MBL/WHOI

0 0301 0013268 4

Die Biochemie in Einzeldarstellungen

herausgegeben von

Dr. Aristides Kanitz

Priv.-Doz. an der Universität zu Kolozsvár

I

Temperatur und Lebensvorgänge

von

Aristides Kanitz

Mit 11 Textfiguren

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1915

H 127(2)

Alle Rechte,
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten

Copyright, 1915, by Gebrüder Borntraeger in Berlin

Seiner Hochgeboren

Herrn Dr. Ludwig Ilosvay von Nagy-Ilosva

Staatssekretär im königlich ungarischen Ministerium
für Kultus und öffentlichen Unterricht, usw. usw.

in dankbarer Ergebenheit zugeeignet

Vorwort.

Es war meine Absicht, in dieser Monographie eine kritische Zusammenfassung der in den physikalisch-chemischen, physiologischen, pharmakologischen, bakteriologischen, botanischen und zoologischen Zeitschriften zerstreuten, sich auf die Temperaturabhängigkeit der Lebensvorgänge beziehenden Arbeiten zu geben.

Die Darstellung ist in doppeltem Sinn eine kritische, indem ich in erster Reihe die Entwicklung, die dieser Gegenstand in theoretischer Beziehung genommen hat, von dem in meinen früheren Arbeiten eingenommenen Standpunkt aus betrachte; dann aber auch die Grundlagen dieser Betrachtungen, die Messungen über die Lebensvorgänge selbst, einer sorgfältigen Sichtung unterwerfe.

Aus dem letztgenannten Grunde kann auch derjenige, der sich für die angestellten Betrachtungen nicht interessiert, von den in den Tabellen dargebotenen Angaben, als von den sichersten, die zurzeit vorhanden sind, Gebrauch machen.

Leipzig, den 11. April 1915.

Aristides Kanitz.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Allgemeiner Teil I	1
1. Einleitung.	1
2. Der Einfluß der Temperatur auf die chemische Reaktionsgeschwindigkeit	1
Formel von Berthelot 2. — Formeln von van't Hoff 3. — Beispiele 4. — Formel von Esson 7. — Die RGT-Regel 9. — Ausnahmen von der RGT-Regel 11. — Hypothese von Arrhenius 12.	
3. Allgemeine Kennzeichnung des Temperatureinflusses auf die Geschwindigkeit der Lebensvorgänge	13
Auffindung der RGT-Regel bei den Lebensvorgängen 14. — Die CO ₂ -Assimilation 16. — Wirkung hoher Temperaturen 19. — Tammann-Duclauxsche Theorie des Temperaturoptimums der Fermentreaktionen 19. — Anorganische Temperaturoptima 20. — Anwendung des Superpositionsprinzips zur Erklärung des Temperaturoptimums der Lebensvorgänge 20. — Theorie von Blackman 20. — Kanitz' Kritik der Theorie von Blackman 22. — Das Ergebnis eingehenderer Experimente über das Temperaturoptimum 24. — Das Temperaturoptimum der Pflanzenatmung 25. — Der Temperatureinfluß auf Proteine und Fermente 26. — Die Wirkung tiefer Temperaturen 27. — Annahme von Kanitz 28.	
Spezieller Teil	29
4. Vorbemerkungen	29
5. Der Herzschlag	29
Übersicht 29. — Die Frequenz von Kaltblüterherzen 30 (<i>Phyllorhoe</i> , <i>Ceriodaphnia</i> , <i>Maja</i> 31, Frosch 32, <i>Helix</i> 33, Schildkröte 34). — Säugerherzen 37. — Kritik der Annahme einer linearen Temperaturabhängigkeit 39. — Vaguswirkung 42. — Der Puls des Menschen 43. — Embryonales <i>Fundulus</i> -Herz 45. — Herzfrequenz des Hühnerembryos 46. — Pulsierende Blutgefäße von Würmern 46. — Dauer der einzelnen Abschnitte der Herzrevolution 48. — Vaguswirkung bei Kaltblütern 48. — Beeinflussung der Frequenz durch lokalisierte thermische Einwirkung 49. — Temperaturabhängigkeit der Schlaggröße und der Auswurfmenge 51.	
6. Das Pulsieren der Medusenglocke	51

16961

	Seite
7. Die rhythmischen Kontraktionen glatter Muskeln.	52
Frequenz des Froschösophagus 52. — Pendelbewegungen des Katzendünndarms 53. — Froschmagen 54. — Hühnerösophagus 55.	
8. Der Atemrhythmus	56
Fische 56. — <i>Sepia</i> 58. — Libellenlarve 58. — Frosch 60. — Warmblüter 61. — Wärmepolypnoë 61.	
9. Die pulsierenden Vakuolen der Infusorien	61
10. Die rhythmischen elektrischen Erscheinungen	63
Muskel- und Nervenrhythmus 63. — Schlagfolge des elektrischen Organs des Zitterwelses 65.	
11. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven .	67
Das ältere Versuchsmaterial und seine Mängel 67. — Messungen am Pedalnerven von <i>Ariolimax</i> 68. — Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Froschischiadikus 69. — Temperaturgrenzen der Leitungsfähigkeit 72.	
12. Die Tätigkeit des quergestreiften und die nichtrhythmische Tätigkeit des glatten Muskels	74
Die Latenzzeit 74. — Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle 76. — Die Dauer der Muskelaktion 77. — Die Refraktärzeit 78. — Die Tetanus hervorrufende Reizfrequenz 78. — Der primäre Reizprozeß 79.	
13. Die elektromotorische Kraft bioelektrischer Ströme	79
Die EMK des Aktionsstromes 79. — Die EMK des Demarkationsstromes und der zeitliche Verlauf ihres Abfalls 80.	
14. Die geotropische und phototropische Reaktion der Pflanze. .	81
Die geotropische Reaktion 81. — Die phototropische Krümmung 85.	
15. Die Protoplasmaströmung.	87
16. Die Protoplasmapermeabilität und die Resorptionsgeschwindigkeit.	89
Pflanzen 89. — Tiere 92.	
17. Die Giftwirkungen.	94
Verhalten von Bakterien 94, Schimmelpilzen 98, Froschmuskeln 99. — Narkotische Wirkung und Teilungskoeffizient 102. — Giftigkeit von Salzlösungen für <i>Daphnia</i> 103. — Wechselwirkung von Temperatur und Salzgehalt in der freien Natur 104. — Absterbungsgeschwindigkeit von Seewasserorganismen in anderen Medien 105.	
18. Die Lebensdauer	105
Lebensdauer von Seeigellarven 105. — J. Loeb's Folgerungen 107. — Einfluß der Temperatur auf die Dorschfischei bei den Lofoten 108. — Lebensdauer von <i>Tubularia</i> 109. — Wärmecytolyse von Seeigeleiern 109. — Lebensdauer von Gerstenkörnern 111, Bakteriensporen 112, Pflanzenzellen 113.	
19. Die Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge	114

Die Embryonalentwicklung des Frosches 114, von Fischeiern 118, von Insekten 119. — Die Furchungsgeschwindigkeit von Seeigeleiern 120. — Widerlegung des Vorliegens einer linearen Temperaturabhängigkeit dabei 122. — Künstliche Parthenogenese und verwandte Erscheinungen 124. — Hühnerei und Mißbildungen 125. — Die Graviditätsdauer beim Menschen 126. — Teilungsgeschwindigkeit von Infusorien 128. — Die Generationsdauer von Bakterien 130. — Askosporenbildung und Generationsdauer von Hefen 133. — Die Puppenruhe 133. — Hauptergebnisse der experimentellen Lepidopterologie 135. — Die Regenerationsgeschwindigkeit 136. — Die Keimung von Pflanzensamen 136. — Das Längenwachstum 137. — Das „Gesetz der Wärmesummen“ 137.	
20. Der tierische Stoffwechsel	138
Ältere Arbeiten über die CO_2 -Produktion des Frosches 138. — Ein vermeintliches Temperaturintervall konstanter CO_2 -Produktion 139. — Der RGT-Regel entsprechende neuere Beobachtungen 141. — O-Verbrauch von Mehlwurmpuppen, normaler und narkotisierter Kröten und Frösche 142. — Ältere Arbeiten über die Atmung der Wassertiere 144. — Stoffwechsel des Karpfens 144, der Schleie 145, des Goldfisches 145, des Flußkrebsses 146. — Die Geschwindigkeit des Energiestromes 146. — Gaswechselgeschwindigkeit des Warmblüters bei wechselnder Körpertemperatur 147. — Die Konstanterhaltung der Körpertemperatur des Warmblüters 149. — Winterschläfer 149. — Atmung isolierter Organe und Zellen 150. — Intramolekulare Atmung 152.	
21. Der pflanzliche Stoffwechsel	153
CO_2 -Assimilation 153. — Pflanzenatmung 153. — Alkoholische Gärung 154. — Fermentbildung 155. — Wärmeproduktion von Hefe 155.	
22. Die Blutgerinnung	156
Allgemeiner Teil II	158
23. Die Frage der Konstanz von Q_{10} bei den Lebensvorgängen . .	158
24. Wird die Temperaturabhängigkeit der Lebensvorgänge durch chemische Vorgänge bedingt?	164
Autorenverzeichnis	167
Sachverzeichnis	171

Allgemeiner Teil I.

I. Einleitung.

Der Einfluß der Temperatur auf die Lebensvorgänge ist ein so augenfälliger, daß er schon früh bemerkt wurde, und bei allen genaueren Untersuchungen Berücksichtigung gefunden hatte. Trotzdem blieb die Bedeutung dieses Temperatureinflusses in theoretischer Beziehung lange gänzlich unbeachtet. Erst in den letzten Jahren ist man dahinter gekommen, daß zwischen dem Einfluß der Temperatur auf die Geschwindigkeit der Lebensvorgänge und dem Einfluß der Temperatur auf die Geschwindigkeit der, mit meßbarer Geschwindigkeit verlaufenden chemischen Vorgänge eine weitgehende zahlenmäßige Übereinstimmung besteht. Mit der eingehenden Erörterung dieser Übereinstimmung werden wir uns auf den folgenden Seiten hauptsächlich beschäftigen.

2. Der Einfluß der Temperatur auf die chemische Reaktionsgeschwindigkeit.

Nach dem vorher Gesagten ist es zweckmäßig, wenn wir uns zunächst über den Einfluß der Temperatur auf die chemische Reaktionsgeschwindigkeit eine Übersicht verschaffen.

Viele chemische Vorgänge, namentlich Ionenreaktionen verlaufen so schnell, daß man bisher keinerlei Temperaturabhängigkeit bei ihnen hat feststellen können. Von sehr vielen anderen chemischen Reaktionen lehrt aber die tägliche Erfahrung, daß ihr Ablauf durch Erwärmen außerordentlich beschleunigt, oder praktisch genommen überhaupt erst möglich wird. Diese Klasse von Reaktionen ist es, an der der Begriff der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit, als das Verhältnis der Änderung der Konzentration zu der dazu erforderlichen Zeit, entwickelt wurde, und diese Klasse von Reaktionen ist es, mit der wir uns hier zu beschäftigen haben.

Bereits der Schöpfer des Begriffs der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit, **Wilhelmy**1) hat den Temperatureinfluß auf die Reaktionsgeschwindigkeit mathematisch zu formulieren versucht, ohne jedoch diesbezüglich die gleiche glückliche Hand, wie bei der Aufstellung des Grundbegriffs der chemischen Kinetik, gehabt zu haben.

Es war vielmehr **M. Berthelot**2), der gelegentlich der Diskussion seiner ausgedehnten mit Péan de St. Gilles ausgeführten Untersuchungen3) über das Gleichgewicht bei der Esterbildung, in einer Fußnote (l. c. 2 S. 126) auch für die Abhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeit von der Temperatur eine Formel angegeben hat, die bis heute ihre Bedeutung beibehielt.

Die Formel von Berthelot lautet:

$$k_1 = a \cdot b^{t_1} \quad (1),$$

worin k_1 die Geschwindigkeitskonstante bei der Temperatur t_1 bedeutet und a und b Konstanten sind.

Um diese Formel in die jetzt gebräuchliche Form zu bringen, wollen wir sie logarithmieren:

$$\log k_1 = \log a + t_1 \log b$$

und $\log a$ durch a und $\log b$ durch b ersetzen. Wir bekommen so

$$\log k_1 = a + bt_1 \quad (1a),$$

und entsprechend für die Geschwindigkeitskonstante k_2 bei einer anderen, höheren Temperatur t_2 haben wir

$$\log k_2 = a + bt_2 \quad (1b).$$

Durch Subtraktion der Gleichung (1a) von der Gleichung (1b) erhalten wir

$$\log k_2 - \log k_1 = bt_2 - bt_1 = b(t_2 - t_1) \quad (1c)$$

woraus

1) **Ludwig Wilhelmy**, Über das Gesetz, nach welchem die Einwirkung der Säuren auf den Rohrzucker stattfindet. Poggend. Ann. 81, 499—526 (1850).

2) **M. Berthelot**, Essai d'une théorie sur la formation des éthers. Ann. de chimie et de phys. (3) 66, 110 (1862).

3) **M. Berthelot** und **L. Péan de Saint-Gilles**, Recherches sur les affinités. De la formation et de la décomposition des éthers. Ann. de chimie et de phys. (3) 66, 1 (1862).

$$b = \frac{\log k_2 - \log k_1}{t_2 - t_1} \quad (2)$$

folgt.

Ist die Abhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeit von der Temperatur durch Formel (1a) gegeben, so muß demnach für b sich ein und derselbe Wert ergeben, wenn für k_2 und k_1 in Formel (2) nacheinander verschiedene Beobachtungstemperaturen und zugehörige Geschwindigkeitskonstanten eingesetzt werden. Daß dies in einigen Fällen tatsächlich der Fall ist, können wir aus Tabelle 1 (S. 4) entnehmen.

Weit öfter ist indessen die Konstanz von b nicht eine so gute, es ist vielmehr ein „Gang“ vorhanden, indem b mit steigender Temperatur langsam kleiner wird. Tabelle 2 gibt einige solche Beispiele. Bei den Reaktionsgeschwindigkeiten dieser Klasse ist vielfach die Temperaturabhängigkeit durch folgende Formel darstellbar:

$$k_2 = k_1 \cdot e^{A \frac{T_2 - T_1}{T_2 \cdot T_1}} \quad (3),$$

worin k_2 und k_1 die frühere Bedeutung haben, e die Basis der natürlichen Logarithmen ist und T_2 und T_1 die absoluten Temperaturen, also $t_2 + 273$ bzw. $t_1 + 273$ bedeuten.

Wir wollen auch diese Gleichung logarithmieren, und erhalten so

$$\lg k_2 = \lg k_1 + A \frac{T_2 - T_1}{T_2 \cdot T_1} \lg e = \lg k_1 + A \frac{T_2 - T_1}{T_2 \cdot T_1}$$

$$\lg k_2 - \lg k_1 = A \frac{T_2 - T_1}{T_2 \cdot T_1}$$

und wenn wir schließlich auf die dekadischen Logarithmen übergehen, so wird

$$A = \frac{2,3 \cdot T_2 \cdot T_1 (\log k_2 - \log k_1)}{T_2 - T_1} \quad (4).$$

Um Formel (3) zu prüfen, haben wir also die sukzessiven Werte von A nach Formel (4) zu berechnen. Die entsprechenden Kolonnen in Tabelle 2 (S. 5 u. 6) zeigen, wie gut die Konstanz von A sein kann.

Formel (3), die vielfach als die „Formel von Arrhenius“ bezeichnet wird, stammt von van't Hoff⁴⁾ der als nächster nach

4) J. H. van't Hoff, Etudes de dynamique chimique, 116. Amsterdam 1884.

Tabelle 1.

Einfluß der Temperatur auf die Geschwindigkeit einiger chemischer Reaktionen (in wässriger Lösung).

Zersetzung von Dibrombernsteinsäure zu Brommaleinsäure (l. c. 4 S. 112).

Temp.	k	b	Q_{10}
ca. 15 °	0,0000042		
40	0,0000375	0,0380	2,40
50	0,000108	0,0459	2,88
60,2	0,000284	0,0412	2,58
70,1	0,000734	0,0417	2,61
80	0,002	0,0440	2,75
89,4	0,0054	0,0378	2,39
101	0,0138	0,0416	2,61

Einwirkung von Äthyljodid auf Natriumäthylat (Ätherbildung) 5).

Temp.	k	b	Q_{10}
0 °	0,000110		
12	0,000584	0,0521	3,32
18	0,001186	0,0513	3,26
24	0,002473	0,0532	3,40
30	0,005136	0,0529	3,38

Einwirkung von Propyljodid auf Natriumäthylat (l. c. 5 S. 283—285).

Temp.	k	b	Q_{10}
0 °	0,0000475		
24	0,000868	0,0526	3,36
30	0,001797	0,0526	3,36
36	0,003696	0,0522	3,33

5) W. Hecht, M. Conrad und C. Brückner, Beiträge zur Bestimmung von Affinitätskoeffizienten. Zs. physik. Chem. 4, 280 (1889).

Tabelle 2.

Einfluß der Temperatur auf die Geschwindigkeit einiger chemischer Reaktionen (in wässriger Lösung).

Temp.	$10^7 \cdot k$	b	Q_{10}	A
0 °	22,7	0,0439	2,75	7820
10	62,4			
20	167	0,0428	2,68	8180
30	394	0,0373	2,36	7620
40	992	0,0401	2,52	8760
50	2200	0,0346	2,22	8070

Methylacetathydrolyse durch H^+ (HCl) 7).

Temp.	k	b	Q_{10}	A
0,05 °	0,0000489	0,0455	2,85	8600
27,95	0,0009185			
40,00	0,002778	0,0400	2,52	8675
49,95	0,006623	0,0378	2,39	8800

Diazoessigesterzerfall durch H^+ 8).

Temp.	k	b	Q_{10}	A
15 °	13,7	0,0449	2,81	8870
25	38,5			
35	102	0,0433	2,65	9150
45	246	0,0382	2,41	8610

6) A. A. Noyes und R. S. Wason, Die Reaktionsgeschwindigkeit zwischen Eisenchlorür, Kaliumchlorat und Salzsäure. Zs. physik. Chem. **22**, 220 (1897).

7) T. S. Price, On the temperature coefficient of ester saponification. Övers. Vetensk. Akad. Forhandl. **56**, 921 (1899).

Tabelle 2 (Fortsetzung).

Umlagerung von Acetochloranilid zu *p*-Chloracetanilid bei Gegenwart von *HCl*(9).

Temp.	<i>k</i>	<i>b</i>	Q_{10}	<i>A</i>
0,04°	0,000613	0,0527	3,37	9710
19,98	0,00694	0,0503	3,18	10110
24,97	0,01237	0,0476	2,99	9900
30,04	0,02141			

Einwirkung von H_2O_2 auf $KJ + H_2SO_4$ 10).

Temp.	<i>k</i>	<i>b</i>	Q_{10}	<i>A</i>
0,00°	0,00433	0,0316	2,07	5520
4,96	0,00621	0,0315	2,07	5700
10,11	0,00902	0,0315	2,07	5920
15,08	0,01294	0,0304	2,01	5910
20,34	0,01871	0,0305	2,02	6130
25,09	0,02590	0,0296	1,98	6145
30,05	0,03630	0,0280	1,91	6010
35,05	0,05010	0,0292	1,96	6480
40,05	0,07010	0,0285	1,93	6520
45,01	0,09700	0,0271	1,87	6420
50,18	0,13400			

8) W. Fraenkel, Chemische Kinetik des Diazoessigesters. Zs. physik. Chem. 60, 231 (1907).

9) A. C. D. Rivett, Zur Dynamik der Umlagerung: Acetochloranilid $\rightarrow$ *p*-Chloracetanilid bei Gegenwart von Säuren. Zs. physik. Chem. 82, 208 (1913).

10) A. Vernon Harcourt und William Esson, On the laws of connexion between the conditions of a chemical change and its amount. III. Further researches on the reaction of hydrogen dioxyde and hydrogen iodide (Bakerian lecture). Transact. Roy. Soc. (A) 186, II, 858 (1895).

Berthelot das Problem der Temperaturabhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeit gefördert hat.

van't Hoff geht von der Formel aus, die er auf Grund der Thermodynamik bezüglich der Abhängigkeit des chemischen Gleichgewichts von der Temperatur erhalten hat.

Es seien bei der Reaktion

c_E, c_F, c_G, c_H die Konzentrationen der reagierenden Stoffe beim Gleichgewicht, $\frac{c_E \cdot c_F}{c_G \cdot c_H} = K$ die Gleichgewichtskonstante, q die, als positiv angenommene, Wärmetönung, wenn ein Mol bei der von links nach rechts gelesenen Reaktion umgesetzt wird; so gilt für die Abhängigkeit von K von der absoluten Temperatur T

$$\frac{d \ln K}{dT} = \frac{q}{RT^2} \quad (5),$$

(R ist die Gaskonstante, also wenn mit g-Kal. gerechnet wird, 1,985.)

Wie nun van't Hoff begründet, kann K gleich k_r/k_l gesetzt werden, wenn mit k_l die Geschwindigkeitskonstante der von links nach rechts gelesenen und mit k_r die Geschwindigkeitskonstante der von rechts nach links gelesenen Reaktion bezeichnet wird, und daraus folgt, daß die reziproken Geschwindigkeitskonstanten der Bedingung

$$\frac{d \ln k_r}{dT} - \frac{d \ln k_l}{dT} = \frac{q}{2T^2} \quad (5a)$$

unterworfen sind. Gleichung (5a) „gibt nicht“, fährt van't Hoff fort, „die gesuchte Beziehung zwischen der Temperatur und dem Wert k (Reaktionsgeschwindigkeit), sie zeigt aber, daß diese Bedingung folgende Form haben wird

$$\frac{d \ln k}{dT} = \frac{A}{T^2} + B \quad (6).$$

Die Integration von Formel (6) führt zu einer Formel mit drei Konstanten. Bekanntlich besteht zwischen den nach irgend einer Formel berechneten und den beobachteten Werten um so eher Übereinstimmung, je mehr Konstanten die Formel enthält, demzufolge kann auf das eventuelle Zutreffen von Formel (6) kein allzu großes Gewicht gelegt werden; die Formel (6) erfordert aber aus anderem Grunde Interesse, setzt man nämlich in ihr $B = 0$, so führt die Integration zu Formel (3), während, wenn $A = 0$ gesetzt wird, die Berthelotsche Formel resultiert.

Außer Formel (1) und (3) sind noch einige andere gelegentlich benutzt worden, von diesen sei nur die von Esson (l. c. 10 S. 859) **11)** erwähnt, sie lautet:

$$\frac{k_2}{k_1} = \left(\frac{T_2}{T_1} \right)^m \quad (7),$$

k_2 , k_1 und T_2 , T_1 haben die frühere Bedeutung, während m eine Konstante ist, die sich wie folgt ergibt

$$\begin{aligned} \log k_2 - \log k_1 &= m (\log T_2 - \log T_1) \\ m &= \frac{\log k_2 - \log k_1}{\log T_2 - \log T_1} \end{aligned} \quad (8).$$

Formel (7) gibt in manchen Fällen recht gute Resultate, sie ist aber nicht allgemeiner als Formel (3).

Einen großen Teil der Literatur über den Temperatureinfluß auf die chemische Reaktionsgeschwindigkeit findet man bei M. Trautz und K. Volkmann¹²⁾¹³⁾ zusammengestellt. Die b -Werte von einer Anzahl von Reaktionsgeschwindigkeiten sind von J. Plotnikow¹⁴⁾, die A -Werte von Halban¹⁵⁾¹⁶⁾ zusammengestellt.

Es ist aber zu beachten, daß die von Halban angegebenen A -Werte 2,3 mal kleiner sind als die sonst unter diesem Zeichen angegebenen und auch hier benutzten. Halban hat nämlich beim Rechnen mit Formel (4) den Umrechnungsfaktor von den natürlichen auf die dekadischen Logarithmen fortgelassen.

Was die **Größe des Temperatureinflusses** anbetrifft, so hat sich die bemerkenswerte Tatsache herausgestellt, daß die Ge-

11) A. Vernon Harcourt, On the variation with temperature of the rate of a chemical change. With an Appendix by W. Esson, Transact. Roy. Soc. (A) **212**, 187—204 (1912).

12) Max Trautz und Karl Volkmann, Der Temperaturkoeffizient chemischer Reaktionsgeschwindigkeiten. Zs. physik. Chem. **64**, 55—88 (1908).

13) Max Trautz, Der Temperaturkoeffizient usw. II. Die physikalische Bedeutung der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit in Gasen und ihre Vorausberechnung aus rein thermischen Daten der beteiligten Stoffe. Zs. physik. Chem. **66**, 496 bis 511 (1909).

14) Joh. Plotnikow, Über eine Gesetzmäßigkeit der chemischen Dynamik. Zs. physik. Chem. **51**, 603—608 (1905).

15) Hans von Halban, Die Rolle des Lösungsmittels in der chemischen Kinetik. Zs. physik. Chem. **67**, 168—180 (1909).

16) Hans von Halban und Alexander Kirsch, Über die Xanthogensäure und die Kinetik ihres Zerfalls. Zs. physik. Chem. **82**, 253—258 (1913).

geschwindigkeit der meisten chemischen Reaktionen, bei gewöhnlicher Temperatur, durch eine zehngradige Temperaturerhöhung ungefähr verdoppelt bis verdreifacht wird. Ich pflege diese Tatsache als die Reaktionsgeschwindigkeit-Temperatur-Regel, abgekürzt **RGT-Regel**, zu bezeichnen (l. c. 43 S. 12). Diese Abkürzung ist von vielen akzeptiert worden, während einige die Bezeichnung „van't Hoff'sche Regel“ benutzen.

Wegen der Anfänge dieser Regel sei auf die unten verzeichneten Literaturangaben **17—20**) sowie l. c. 5 S. 299 verwiesen. In der hier benutzten Form ist sie zum erstenmal in der von E. Cohen bearbeiteten 2. Aufl. von van't Hoff's „Etudes“ **(21) 22)** ausgesprochen.

Sind die Geschwindigkeitskonstanten einer Reaktion bei zwei um 10° verschiedenen Temperaturen bekannt, so brauchen wir, um das Zutreffen der RGT-Regel zu prüfen, nur die zu der höheren Temperatur gehörende Geschwindigkeitskonstante k_{t+10} mit der zu der niedrigeren Temperatur gehörenden Geschwindigkeitskonstante k_t zu dividieren, und festzustellen, ob der Quotient zwischen 2 und 3 liegt. Es hat sich eingebürgert für $\frac{k_{t+10}}{k_t}$ die Bezeichnung Q_{10} zu benutzen und als den Temperaturquotienten oder Temperaturkoeffizienten der Reaktion zu bezeichnen. Wir werden im folgenden stets die Bezeichnung Temperaturquotient benutzen.

17) A. Vernon Harcourt, On the observation of the course of chemical change. Journ. of Chem. Soc. **20** (N. F. 5), 492 (1867).

17 a) Wilhelm Ostwald, Lehrbuch der allgemeinen Chemie. 1. Aufl. **2**, 732, Leipzig 1887.

18) Wilhelm Hecht und M. Conrad, Beiträge zur Bestimmung von Affinitätskoeffizienten. Zs. physik. Chem. **3**, 468, 470, 472 (1889).

19) Svante Arrhenius, Über die Reaktionsgeschwindigkeit bei der Inversion von Rohrzucker durch Säuren. Zs. physik. Chem. **4**, 226—234 (1889).

20) Wilh. Ostwald, Die wissenschaftlichen Grundlagen der analytischen Chemie. 1. Aufl. 67, Leipzig 1894.

21) Studien zur chemischen Dynamik. Nach J. H. van't Hoff's Etudes de dynamique chimique bearbeitet von Ernst Cohen. 128. Amsterdam und Leipzig 1896.

22) Vgl. auch J. H. van't Hoff, Vorlesungen über theoretische und physikalische Chemie. 1. Aufl. 1. Heft, 223—225 (1898).

Um aus den Geschwindigkeitskonstanten bei zwei beliebigen Temperaturen Q_{10} zu berechnen, greifen wir auf Formel (1c) zurück. Danach ist

$\log k_{t+10} - \log k_t = b(t+10) - bt = b(t+10-t) = 10b$
oder anders geschrieben

$$\log Q_{10} = \log \frac{k_{t+10}}{k_t} = 10b \quad (9),$$

hieraus folgt

$$Q_{10} = \frac{k_{t+10}}{k_t} = 10^{10b} \quad (10)$$

und wenn wir für b den aus Formel (2) sich ergebenden Wert einsetzen, so wird

$$Q_{10} = \frac{k_{t+10}}{k_t} = 10^{\frac{10(\log k_2 - \log k_1)}{t_2 - t_1}} \quad (11).$$

Ein Blick auf Formel (9) ergibt, daß wir die RGT-Regel auch so aussprechen könnten, daß bei den meisten chemischen Reaktionen bei gewöhnlicher Temperatur b zwischen **0,03** und **0,047** liegt. Da, wie auf S. 3 mitgeteilt wurde, b zumeist mit steigender Temperatur langsam fällt, so folgt, daß auch Q_{10} nicht konstant ist, sondern mit steigender Temperatur ebenfalls abnimmt. Nachdem es sich herausgestellt hat, daß A der Formel (4) weit öfter eine gute Konstanz zeigt, so sollte man in diesen Fällen nicht Q_{10} sondern A angeben. Daß A bei den bei gewöhnlicher Temperatur meßbaren Reaktionen meistens zwischen **5000** und **8500** liegt, ist dann die entsprechende Formulierung der RGT-Regel.

In der Bezeichnung RGT-Regel ist schon angedeutet, daß auch Reaktionsgeschwindigkeiten mit Q_{10} sowohl größer als 3 wie kleiner als 2 bekannt sind. Eine längst bekannte Reaktion, bei der $A = 12800$ ($Q_{10} = 5$, bei 0° bis 10°) ist, ist die Zuckerinversion durch Wasserstoffion, und in neuerer Zeit sind verschiedentlich Reaktionen mit A bis ca. 15000 ($Q_{10} = \text{ca. } 6$, bei 0° bis 10°) gefunden worden. Halban (l. c. 15) hält diese außergewöhnlich große Temperaturabhängigkeit für monomolare Reaktionen für charakteristisch, doch es sind auch dahinsichtlich Ausnahmen bekannt (vgl. l. c. 16).

Mindestens so gut wie aus übernormalen Werten von Q_{10} auf monomolare Reaktionen gefolgert werden kann, läßt sich aus unternormalen Werten von Q_{10} auf das Vorliegen gewisser anderer chemischer Prozesse schließen.

Unternormale Q_{10} -Werte findet man zunächst unter den heterogenen, namentlich unter den im fest-flüssigen System stattfindenden Reaktionen. Bei diesen Reaktionen ist die beobachtete Reaktionsgeschwindigkeit das Ergebnis von zwei Teilprozessen. Der eine Teilprozeß ist die, in der flüssigen Phase stattfindende, eigentliche chemische Reaktion, der andere Teilprozeß ist die Nachlieferung des in fester Phase vorhandenen, umzusetzenden Stoffes. Geht die eigentliche chemische Reaktion mit großer Geschwindigkeit vor sich, so bestimmt die langsam durch Diffusion erfolgende Nachlieferung die Geschwindigkeit des Gesamtvorganges, und da die Diffusionsgeschwindigkeit nur wenig mit der Temperatur zunimmt, so wird auch Q_{10} des Gesamtvorganges klein (1,5 bis 1,2) sein **22a)**.

Eine weitere Gruppe von Vorgängen mit kleinem Q_{10} bilden die chemischen Prozesse, an denen die gestrahlte Energie beteiligt ist, die photochemischen Prozesse. Von wenigen Ausnahmen abgesehen, übersteigt Q_{10} bei den photochemischen Reaktionen nicht 1,4, ist zumeist sogar nur 1,2 oder 1. Die Temperaturquotienten einer Anzahl photochemischer Reaktionen hat Plotnikow **23)** zusammengestellt, weitere Angaben kann man einer Arbeit von Bodenstein **24)** entnehmen.

Nach Plotnikow (l. c. 23) zeigen die Temperaturquotienten der photochemischen Reaktionen eine charakteristische Gruppierung, die mit dem inneren Wesen der betreffenden Reaktionen zusammenhängen soll, während F. Weigert und O. Krüger **25)** die Ansicht vertreten, daß

22a) Erich Brunner, Reaktionsgeschwindigkeit in heterogenen Systemen. Zs. physik. Chem. **47**, 56 (1904). — Vgl. auch W. Nernst, Theorie der Reaktionsgeschwindigkeit in heterogenen Systemen. Ebda. **47**, 52 (1904).

23) Joh. Plotnikow, Photochemische Studien. IV. Über den photochemischen Temperaturkoeffizienten von Brom. Zs. physik. Chem. **78**, 573 (1912).

24) Max Bodenstein, Eine Theorie der photochemischen Reaktionsgeschwindigkeit. Zs. physik. Chem. **85**, 329 (1913).

25) Fritz Weigert und Otto Krüger, Über umkehrbare photochemische Reaktionen im homogenen System. β -Methylantracen und Dimethyldiantracen. Zs. physik. Chem. **85**, 620 (1913).

die eigentliche Lichtreaktion, für deren Zustandekommen das Einstrahlen von Lichtenergie der einzige Grund ist, von der Temperatur unabhängig ist, und die 1 übersteigenden Temperaturquotienten durch sekundäre, rein chemische Folgereaktionen zustande kommen. Auch Bodensteins Ansicht (l. c. 24) läuft darauf hinaus, daß die Temperaturabhängigkeit bei einem photochemischen Prozeß nicht durch die eigentliche Lichtreaktion bedingt wird. In diesem Zusammenhang ist noch zu erwähnen, daß der radioaktive Zerfall von der Temperatur gänzlich unabhängig ist 26).

Wie bereits Arrhenius (l. c. 19 S. 231) ausgeführt hat, kann der große Zuwachs der Reaktionsgeschwindigkeit mit steigender Temperatur nicht ihren Grund in der Zunahme der Zusammenstöße der reagierenden Molekeln haben. Nach der kinetischen Theorie müßte sogar die Reaktionsgeschwindigkeit mit steigender Temperatur abnehmen 27). Um den Temperatureinfluß zu erklären, nimmt Arrhenius (l. c. 19) an, daß der wirklich reagierende Stoff, z. B. bei der Zuckerinversion, nicht Rohrzucker, sondern ein in äußerst geringer Menge vorhandener, anderer Stoff „aktiver Rohrzucker“ ist, welcher aus dem gewöhnlichen „inaktiven“ Rohrzucker unter Wärmeverbrauch entsteht. Nimmt man an, daß die Reaktionsgeschwindigkeit proportional der Menge dieses „aktiven Rohrzuckers“ ist, so wird die Zunahme der Reaktionsgeschwindigkeit durch die Temperatursteigerung durch dieselbe Formel gegeben sein, welche die Änderung des Gleichgewichts zwischen „inaktivem“ und „aktivem“ Rohrzucker mit der Temperatur darstellt. Es ist dies Formel (5), oder (unter der Annahme, daß q innerhalb des betreffenden Temperaturintervalls konstant bleibt) integriert:

$$K_2 = K_1 \cdot e^{\frac{q}{R} \cdot \frac{T_2 - T_1}{T_2 \cdot T_1}} \quad (12).$$

Setzt man in Formel (12) $\frac{q}{R} = A$, so resultiert Formel (3). Da R nahezu 2 ist, so wäre A die Hälfte der Wärmemenge, die bei Umwandlung von 1 Mol der „inaktiven“ Modifikation in die „aktive“ Modifikation aufgenommen wird. Es gibt auch einige Autoren, die deshalb anstatt A , $\mu = 2 A$ anzugeben pflegen.

Lange Zeit blieb diese Arrheniussche Hypothese der einzige Versuch, den beobachteten empirischen Regelmäßigkeiten über den Temperatureinfluß auf die Reaktionsgeschwindigkeit ein theoretisches Fundament zu geben. Allerjüngst sind aber auch auf diesem dunklen

26) A. S. Russell, *Proceed. Roy. Soc. (A)* 86, 240—253 (1912).

27) Jul. Meyer, *Die stufenweise Verseifung der Ester zweibasischer Säuren I* Zs. physik. Chem. 66, 122 (1909).

Gebiet wesentliche Fortschritte durch die Arbeiten von F. Krüger **28)**, Hans Goldschmidt **28a)** und insbesondere M. Trautz (l. c. 12,13) **29)** zu verzeichnen gewesen.

Diese Übersicht abschließend sei noch bemerkt, daß die gelegentlich vorkommenden Formeln:

$$\ln k = -\frac{A}{T} + \text{Konst.} \quad (13)$$

$$\frac{k}{T^m} = \text{Konst.} \quad (14)$$

$$Q_{10} = \left(\frac{k_2}{k_1}\right)^{\frac{10}{t_2 - t_1}} \quad (15)$$

bereits besprochene Formeln nur in anderer Form geschrieben sind. Und zwar ist Formel (13) identisch mit Formel (3), Formel (14) mit Formel (7) und Formel (15) mit Formel (11).

3. Allgemeine Kennzeichnung des Temperatureinflusses auf die Geschwindigkeit der Lebensvorgänge.

Die in der Einleitung angedeutete Übereinstimmung zwischen der Temperaturabhängigkeit der Geschwindigkeit der Lebensvorgänge und der chemischen Reaktionen können wir nunmehr dahin präzisieren,

28) F. Krüger, Zur Kinetik des Dissoziationsgleichgewichtes und der Reaktionsgeschwindigkeit. Göttinger Nachr. 1908, 318—336.

28a) Hans Goldschmidt, Über die Abhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeit von der Temperatur bei homogenen gasförmigen Systemen. Physik. Zs. 10, 206—210 (1909).

29) Max Trautz, Der Temperaturkoeffizient usw. III. Die physikalische Bedeutung der Geschwindigkeitskonstante und ihre Zerlegung in thermische Größen und die Zeiteinheit bei verdünnten Lösungen. Zs. physik. Chem. 67, 93—104 (1909). — Der Temperaturkoeffizient usw. IV. Die Geschwindigkeitsisochore von Gasreaktionen, ihr Zusammenhang mit der von Reaktionen freier Atome und ihre Anwendung auf Messungen. Ebda. 68, 295—315 (1909). Nachtrag, Ebda. 68, 637 (1909). Berichtigung, Ebda. 69, 747 (1910). — Der Temperaturkoeffizient usw. V. Reaktionsweg und status nascendi. Der obere Grenzwert der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit und die Temperaturen, bei denen er erreicht wird. Ebda. 76, 129 bis 144 (1911). — Beitrag zur chemischen Kinetik. Zs. Elektrochem. 15, 692 (1909). — Die Geschwindigkeit der Gasreaktionen. Zs. Elektrochem. 18, 513—520 (1912). — Zusammenfassende Darstellung: Handwörterbuch d. Naturwiss. 2, 529—543 (1912), Artikel Chemische Kinetik.

daß, innerhalb gewisser Temperaturgrenzen, auch für die Geschwindigkeit sehr vieler Lebensvorgänge die RGT-Regel zutrifft.

Der erste Lebensvorgang, für den dies ausgesprochen wurde, ist die Pflanzenatmung gewesen. Bei van't Hoff-Cohen (l. c. 21 S. 129) wird angegeben, daß die nach den Beobachtungen Clausens³⁰⁾ von Lupinen- und Weizenkeimlingen und Blüten von *Syringa chinensis* ausgeatmete Kohlendioxydmenge innerhalb des Temperaturgebietes von 0° bis 25° pro 10° Temperatursteigerung auf das 2¹/₂ fache ansteigt.

Unter den Biologen hat zuerst Oscar Hertwig³¹⁾ gelegentlich der Diskussion seiner Beobachtungen über die Änderung der Geschwindigkeit der Entwicklung der Froscheier durch die Temperatur, einen Vergleich mit dem Temperatureinfluß auf die chemische Reaktionsgeschwindigkeit ins Auge gefaßt.

Indem Hertwig ausdrücklich auf van't Hoff-Cohen bezugnimmt, schreibt er (l. c. 31 S. 376): „Die Beschleunigung des Entwicklungsprozesses des Eies bei höherer Temperatur beruht demnach, wie ich annehme, in erster Linie darauf, daß unter diesen Bedingungen die komplizierten Nukleinverbindungen usw. im chemischen Laboratorium der Zelle in einer gewissen Proportion zum Wärmegrad schneller gebildet werden, während bei Abnahme der Temperatur die chemische Arbeit verlangsamt und schließlich ganz zum Stillstand gebracht wird.“

Hertwig ist „aber weit entfernt auf diesen einen Faktor alle beobachteten Erscheinungen zurückführen zu wollen“. Hertwig beabsichtigte an Echinodermeneiern, die er für derartige Experimente am geeignetesten hielt, die Frage „einer genaueren Prüfung zu unterziehen und dann auch zu versuchen, inwieweit das ganze Thema einer strengen mathematischen Behandlung zugänglich ist“ (l. c. 31, S. 377). Er ist aber auf das Problem nicht wieder zurückgekommen. Als einige Jahre nachher Hertwigs Versuchsmaterial von anderer Seite³²⁾ auf die RGT-Regel hin durchgerechnet wurde, hat es sich als besser herausgestellt, als es von seinem Autor selbst, eingeschätzt wurde.

30) H. Clausen, Beiträge zur Kenntnis der Atmung der Gewächse und des pflanzlichen Stoffwechsels. Landw. Jahrb. 19, 893—930 (1890).

31) Oscar Hertwig, Über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung von *Rana fusca* und *Rana esculenta*. Arch. mikr. Anat. 51, 319—381 (1898).

32) Ernst Cohen, Vorträge über physikalische Chemie für Ärzte. 1. Aufl. 42—45, Leipzig 1901.

In der nächsten Zeit hat R. O. Herzog **33)** einige von E. Chr. Hansen **34)** herrührende Angaben über einen anderen Entwicklungsvorgang, über die Askosporenbildung der Hefe, vom Standpunkt der RGT-Regel betrachtet, während Aberson **35)** für die alkoholische Gärung durch lebende Hefe in die RGT-Regel hineinpassende A -Werte erhalten hat. Da indessen bei der Askosporenbildung der Hefe Q_{10} nur innerhalb eines kleinen Temperaturintervalls den Wert 2 bis 3 hat, und die Möglichkeit der Gärung ohne lebende Hefe damals bereits allgemein anerkannt war, der von Aberson untersuchte Vorgang also nicht mehr als eine Lebenserscheinung betrachtet wurde, so hatten diese Angaben kein besonderes Interesse hervorgerufen.

Erst das Jahr 1905 war es, von wo ab man die RGT-Regel bei Lebensvorgängen ihrer Bedeutung entsprechend zu würdigen begann. In diesem Jahre erschienen, auf wenige Monate zusammengedrängt, einige von einander unabhängige Arbeiten, die das Geltungsbereich der RGT-Regel bei Lebensvorgängen wesentlich erweitert haben. Unter diesen handeln die Arbeiten von Abegg **36)** und Peter **37)** noch über das alte Thema, über die Entwicklungsgeschwindigkeit, und betreffen nur ein kleines Temperaturintervall. Dann aber habe ich **38)** die Gültigkeit der RGT-Regel für die CO_2 -Assimilation in den grünen Blättern über ein sehr respektables Temperaturintervall hindurch gezeigt, während F. F. Blackman **39)** am selben Vorgang die Abweichungen vom einfachsten, bei den chemischen Reaktionen in vitro beobachtbaren Fall, zu interpretieren versuchte. Gleichzeitig

33) R. O. Herzog, Zur Biologie der Hefe. Zs. physiol. Chem. **37**, 397 (1903).

34) E. Chr. Hansen, Les ascospores chez le genre *Saccharomyces*. Résumé du Compte Rendu d. Labor d. Carlsberg, **2**, II, 13 (1883).

35) J. H. Aberson, La fermentation alcoolique. Rec. trav. chim. Pays-Bas **22**, 78—132 (1903).

36) R. Abegg, Der Temperatureinfluß auf die Entwicklungsgeschwindigkeit animalischen Lebens. Zs. Elektrochem. **11**, 528 (1905).

37) Karl Peter, Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temperatur. Arch. Entwicklungsmech. **20**, 130—154 (1905).

38) Aristides Kanitz, Über den Einfluß der Temperatur auf die Kohlendioxydassimilation. Zs. Elektrochem. **11**, 689 (1905).

39) F. F. Blackman, Optima and limiting factors. Ann. of Botany **19**, 281 bis 295 (1905).

hat Jacques Loeb 40) 41) bei einigen Entwicklungsvorgängen sich mit der Regel befaßt und auf seine Veranlassung wurde von Ch. D. Snyder 42) das Obwalten der RGT-Regel bei der Geschwindigkeit des Herzschlags festgestellt. Als weiterer Vorgang, für den die Regel gilt, wurde von mir 43) bald darauf der Rhythmus der pulsierenden Vakuolen der Infusorien erkannt. In dieser Arbeit, die lange die einzige geblieben ist, in der ein Lebensvorgang der Einzelligen auf die RGT-Regel hin untersucht wurde, habe ich auch allgemeine Erörterungen über den Temperatureinfluß auf die Lebensvorgänge angestellt, die ich auch heute noch als zutreffend bezeichnen kann. Dann wurde die Fortpflanzung der Erregung im Nerven in den Kreis der Betrachtungen gezogen 44), worauf nacheinander die verschiedensten anderen Lebensvorgänge der Tiere und Pflanzen an die Reihe kamen. Hierbei konnten vielfach die in der Literatur vorhandenen Angaben verwertet werden. Nach Erschöpfung des in den Archiven aufgestapelten, so lange unausgenutzt gebliebenen Beobachtungsmaterials, ist mit verschiedenen Neubestimmungen begonnen worden, wobei eine Steigerung der Genauigkeit angestrebt wurde. Eine systematische Übersicht über all dies wird in dem speziellen Teil gegeben, vorher sind aber noch einige prinzipiell wesentliche Punkte zu erörtern.

Wir wollen hierzu die Temperaturabhängigkeit der CO_2 -Assimilation zum Ausgangspunkt wählen. Um für diesen, für das vegetabilische Leben allerbezeichnendsten Vorgang die Gültigkeit der

40) Jacques Loeb, On chemical methods by which the eggs of a mollusc (*Lottia gigantea*) can be caused to become mature. University of California Publications; Physiology 3, 1—8 (1905).

41) Jacques Loeb, On the necessity of the presence of free oxygen in the hypertonic sea-water for the production of artificial parthenogenesis. Univ. of Calif. Publicat.; Physiol. 3, 39—47 (1906).

42) Charles D. Snyder, On the influence of temperature upon cardiac contraction and its relation to influence of temperature upon chemical reaction velocity. Univ. of Calif. Publicat.; Physiol. 2, 125—146 (1905).

43) Aristides Kanitz, Der Einfluß der Temperatur auf die pulsierenden Vakuolen der Infusorien und die Abhängigkeit biologischer Vorgänge von der Temperatur überhaupt. Biolog. Zentralbl. 27, 11—25 (1. Jan. 1907).

44) Charles D. Snyder, Der Temperaturkoeffizient der Geschwindigkeit der Nervenleitung. Arch. (An. u.) Physiol. 1907, 113—117.

RGT-Regel zu zeigen, hatte ich mich (l. c. 38) der eben damals erschienenen Messungen von Gabrielle Matthaei⁴⁵⁾ bedient.

Die Matthaeischen Versuche unterschieden sich von den wenigen vorangehenden Arbeiten über den gleichen Gegenstand dadurch in vorteilhafter Weise, daß in ihnen die innere Temperatur des Blattes während des Versuchs direkt (thermoelektrisch) gemessen und dafür gesorgt wurde, daß sich die Versuchssobjekte vor ihrer Verwendung unter möglichst gleichen Verhältnissen befanden, indem zu allen Versuchen je ein Blatt von ein und demselben Strauch Kirschlorbeer (*Prunus laurocerasus* var. *rotundifolia*) zur Verwendung gelangte. Das Blatt wurde in einem luftdicht verschließbaren, flachen Glaskästchen durch Gaslicht beleuchtet, während ein Luftstrom von bekanntem CO₂-Gehalt bestimmte Zeiten lang durch das Glaskästchen hindurchstrich. Der CO₂-Verlust der durchgeleiteten Luftmenge — der ermittelt wurde — entspricht noch nicht der assimilierten CO₂-Menge, da doch das Blatt gleichzeitig CO₂ auch ausatmet. Die letztere Menge wurde durch entsprechende Versuche im Dunkeln erhalten und zu dem im Licht gefundenen CO₂-Verbrauch hinzugerechnet.

Fig. 1.

Die Versuche ergaben, daß es für jede Temperatur ein Maximum der Kohlendioxydmenge gibt, das ein Blatt in einer gegebenen

45) Gabrielle L. C. Matthaei, Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. III. On the effect of temperature on carbon-dioxyd assimilation. Transact. Roy. Soc. (B) 197, 47—105 (1904).

Zeit zu assimilieren imstande ist, in welchem Überschuß auch Licht und CO_2 dargeboten werden. Wenn auch die verschiedenen Jahreszeiten auf die jeweils assimilierte Menge einen Einfluß ausüben, so bleibt doch das Verhältnis der bei den verschiedenen Temperaturen assimilierten Mengen, d. h. der Verlauf der Assimilationskurve in ihrer Abhängigkeit von der Temperatur, dasselbe. Bei höherer Temperatur vermag ein Blatt nur kurze Zeit das Maximum von CO_2 zu assimilieren, je höher die Temperatur um so kürzere Zeit.

Die gefundenen maximalen in einer Stunde assimilierten CO_2 -Mengen sind, auf eine Blattoberfläche von 50 qcm bezogen, in Fig. 1 (S. 17) durch die ausgezogene Kurve I dargestellt.

Indem man nun die Assimilationsgeschwindigkeit der assimilierten CO_2 -Mengen proportional annimmt und letztere aus der Kurve entnimmt, erhält man die in Tabelle 3 vereinigten Q_{10} -Werte. Wie man sieht, entsprechen sie von 0° bis 37° der RGT-Regel; unterhalb 0° und oberhalb 37° ist indessen der Wert des Temperaturquotienten ein ganz anderer als der von der RGT-Regel geforderte, einerseits sehr groß, andererseits kleiner als eins.

Tabelle 3.
Temperaturabhängigkeit der CO_2 -Assimilation
(Kirschchlorbeerblätter).

Temp.	Assim. CO_2	Q_{10}
-6°	0,2	28,7
0	1,75	
+10	4,2	2,40
20	8,9	2,12
30	15,7	1,76
37	23,8	1,81
40,5	14,9	0,23

Diese abweichende Größe des Temperaturquotienten oberhalb und unterhalb des Temperaturintervalls, für welches die RGT-Regel

gilt, ist für alle Lebensvorgänge charakteristisch; es ist dies eine mathematische Formulierung der Tatsache, daß das Leben nur innerhalb gewisser Temperaturgrenzen möglich ist, und wenn man in die Nähe dieser Temperaturgrenzen gelangt, eine Stockung der Lebensvorgänge eintritt.

Dies ist der nächste Punkt, dem wir uns zuwenden müssen. Wir wollen mit dem oberen Temperaturgebiet, wo Q_{10} kleiner als eins ist, beginnen. Wenn wir dazu nochmals einen Blick auf Fig. 1 (S. 17) werfen, so fällt uns alsbald auf, daß die dort verzeichneten Kurven dieselbe Gestalt besitzen, welche für die Temperatur-Geschwindigkeitskurven einer Klasse von chemischen Reaktionen *in vitro*, nämlich der Fermentreaktionen, zuerst von G. Tammann **46)** mitgeteilt wurde. Tammann sowie eingehender E. Duclaux **47)** erklären das Auftreten von diesem Kurventypus bei den Fermentreaktionen sachgemäß folgendermaßen: Die Reaktionsgeschwindigkeit eines fermentativen Vorganges ist von zwei verschiedenen Faktoren, von der Temperatur und von der wirksamen Fermentmenge abhängig. Die Fermente sind aber zersetzliche Stoffe, d. h. solche, deren Zersetzungsgeschwindigkeit schon bei niedrigen Temperaturen einen meßbaren Betrag aufweist, der sich mit steigender Temperatur dementsprechend vergrößert. Steigert man also die Temperatur, so steigt allerdings die Reaktionsgeschwindigkeit des fermentativen Vorganges, gleichzeitig damit vermindert sich jedoch die wirksame Fermentmenge, und dieser zweite Vorgang führt dahin, daß die Geschwindigkeit des fermentativen Vorganges bei einer gewissen Temperatur ein Maximum erreicht, dann wieder fällt, und schließlich, wenn die ganze Fermentmenge zerstört ist, Null wird.

Eine gute Veranschaulichung gibt hiervon das umstehende von E. Duclaux stammende Diagramm (Fig. 2 S. 20). Der Kurve *OA* entspräche die Temperaturabhängigkeit der Geschwindigkeit des fermentativen Vorganges bei unverändert bleibendem Wirkungsvermögen des Ferments, die Kurve *DB* stellt die Abnahme der Wirksamkeit

46) G. Tammann, Die Reaktionen der ungeformten Fermente. Zs. physiol. Chem. **16**, 317—324 (1892). — Zur Wirkung ungeformter Fermente. Zs. physik. Chem. **18**, 427 (1895).

47) E. Duclaux, *Traité de microbiologie*. **2**, 193, Paris 1899.

des Ferments mit steigender Temperatur dar, die Kurve *OMC* ist die tatsächlich zur Beobachtung gelangende Temperatur-Geschwindigkeitskurve des fermentativen Vorgangs. Das Maximum der Kurve *OMC* ist das sogenannte Optimum. Es ist weiterhin unschwer einzusehen, daß die Lage dieses Optimums kein fixer Punkt ist, sondern von der benutzten Fermentmenge und von der Vorgeschichte des Systems — von der Temperatur, bei der es vorher gehalten

worden ist, von der Geschwindigkeit, mit der es auf die optimale Temperatur gebracht wird, usw. — abhängt.

Die Fermentreaktionen sind übrigens nicht die ausschließlichen chemischen Reaktionen *in vitro*, die Temperaturoptima besitzen; auch unter den anorganischen Reaktionen gibt es einige, so z. B. die Umwandlung des weißen Zinns in die enantiotrope graue Form (48) und die Knallgaskatalyse durch kolloides Platin (49). Auch in diesen Fällen handelt es sich um die Superposition entgegengesetzter Vorgänge.

Das Temperaturoptimum der Lebensvorgänge nicht nur

im Prinzip ähnlich zu erklären, sondern das Zutreffen einer derartigen Theorie auch quantitativ zu beweisen, hat F. F. Blackman (l. c. 39) mit Hilfe des Matthaeischen Beobachtungsmaterials unternommen. Für das Verständnis der Blackmanschen Beweisführung müssen wir eine ergänzende Angabe zu der Matthaeischen Versuchsanordnung machen: Die Matthaeischen Versuche wurden so angestellt, daß mit der ersten Bestimmung bei der jeweiligen Temperatur anderthalb Stunden

Fig. 2.

48) Wilh. Ostwald, Grundlinien der anorganischen Chemie. 1. Aufl., 729, Leipzig 1900.

49) C. Ernst, Über die Katalyse des Knallgases durch kolloides Platin. Abschn. VIII. Temperaturkoeffizient. Zs. physik. Chem. 37, 473—478 (1901).

nachdem der Versuch in Gang gesetzt worden ist, begonnen wurde, so daß die erste Bestimmung zur Kenntnis der zwischen $1\frac{1}{2}$ und $2\frac{1}{2}$ Stunden nach Beginn des Versuches assimilierten Kohlendioxidmenge geführt hat. Es wurden dann noch für die drei weiteren folgenden Stunden die assimilierten Kohlendioxidmengen bestimmt, insgesamt wurden also die stündlich in den $1\frac{1}{2}$ bis $5\frac{1}{2}$ Stunden nach dem Ingangsetzen des Versuchs assimilierten CO_2 -Mengen bestimmt. Diese Stundenwerte waren bis ca. 25° praktisch konstant, zeigten aber, wie schon (S. 18) erwähnt, bei den höheren Temperaturen immer mehr sich vergrößernde Abnahmen. Je nachdem man nun in dem 25° übersteigenden Temperaturgebiet die nach der zweiten, dritten oder vierten Beobachtungsstunde erhaltenen assimilierten CO_2 -Mengen als Grundlage nimmt, bekommt man verschiedene obere Äste der Assimilationsgeschwindigkeit-Temperaturkurve, welche in Fig. 1 (S. 17) durch die gestrichelten, mit II, III und IV bezeichneten Kurven dargestellt sind. Sowohl die Höhe wie die Lage des Optimums zeigen einen sukzessiven Rückgang! Hieraus folgert Blackman, daß der obere Teil der Kurve I auch nicht die Assimilationsgeschwindigkeit-Temperaturkurve schlechtweg ist; diese wäre vielmehr diejenige Kurve, die sich ergeben würde, wenn es auf irgend eine Weise möglich wäre, die Assimilationsgeschwindigkeit sofort bei der betreffenden Temperatur zu bestimmen. Diese Assimilationsgeschwindigkeit-Temperaturkurve wäre aber eine Kurve ohne Optimum, und zwar, wie Blackman annimmt, diejenige Kurve, die einem konstanten Q_{10} -Wert von 2,1 entsprechen würde.

Um dies zu beweisen, konstruiert Blackman diese Kurve — sie ist die gestrichelte Kurve in Fig. 3 (S. 22) — und bezeichnet an ihr mit C_1, D_1, E_1 die den Temperaturen $30,5^\circ, 37,5^\circ$ und $40,5^\circ$ entsprechenden Punkte. Nun denkt sich Blackman diese Punkte in einem neuen Koordinatensystem liegend vor, worin die Ordinaten die frühere Bedeutung haben, die Abszissen indessen nicht mehr Temperaturen, sondern Zeiten bedeuten, und zwar jedes Abszissenintervall 2 Stunden. Die von Frl. Matthaei bei $30,5^\circ$ in den nacheinander folgenden Stunden tatsächlich gefundenen, assimilierten CO_2 -Mengen kommen dann, nach Blackman, auf die Punkte C_2, C_3, C_4, C_5 zu liegen. Ebenso entsprechen die Punkte D_2, D_3, D_4, D_5 resp. E_2, E_3, E_5 den von Frl. Matthaei bei $37,5^\circ$ bzw. $40,5^\circ$ gefundenen Stundenwerten der Assimilation. Legt man durch diese C - bzw. D - bzw. E -Punkte Kurven und ver-

längert sie rückwärts, so läßt sich behaupten, daß sie die gestrichelte, theoretische Kurve in dem C_1 -, D_1 - bzw. E_1 -Punkte schneiden, womit Blackman seinen Beweis erbracht zu haben meint.

Diese Extrapolation ist indessen prinzipiell unrichtig. Aus den fallenden Stundenwerten kann nur auf die CO_2 -Menge extrapoliert werden, die vom Augenblick, wo der Versuch in Gang gesetzt wird, bis zur Vollendung der ersten Stunde bei stetig sich vermindern-

Fig. 3.

der Assimilationsgeschwindigkeit assimiliert werden würde; es werden aber diejenigen CO_2 -Mengen gesucht, die in der ersten Stunde bei konstant bleibender Assimilationsgeschwindigkeit assimiliert werden müßten, denn diese sind es doch, welche die gestrichelte (theoretische) Kurve angibt. Aber auch von diesem prinzipiellen Einwand abgesehen ist es eine mißliche Sache, in einer quantitativen Frage die Entscheidung dem Augenmaß zu überlassen. Ich (l. c. 43 S. 19) hatte deshalb eine rechnerische Prüfung vorgenommen; mit dem Ergebnis, daß eine ausreichende Übereinstimmung zwi-

schen den geforderten und den berechneten Werten nicht vorhanden ist. Gleichzeitig wies ich darauf hin, daß als Grundlage für die theoretische Assimilationsgeschwindigkeit-Temperaturkurve $Q_{10} = 2,1$ zu wählen ganz willkürlich ist, mit der gleichen Berechtigung könnte auch $Q_{10} = 2,4$ (vgl. Tabelle 3) gewählt werden, in welchem Fall dann zwischen geforderten und berechneten Werten nicht einmal

eine entfernte Annäherung zu konstatieren ist. Und ich gab auch die Begründung, warum eine rechnerische Prüfung zu diesem Ergebnis führen mußte. Sie ist die folgende (l. c. 43 S. 20): „Bei der Übertragung der für das Temperaturoptimum von Fermentreaktionen *in vitro* geltenden Überlegungen auf den Assimilationsvorgang ist das sehr wichtige Moment außer acht gelassen worden, daß bei den für die Fermentreaktionen geltenden Überlegungen die stillschweigende Annahme gemacht worden ist, daß die Gefäße, in welchen die Versuche angestellt werden, bei den in Frage kommenden Temperaturen unverändert bleiben und die in ihnen stattfindenden Reaktionen unbeeinflußt lassen. Sind aber statt der angenommenen indifferenten Gefäße solche vorhanden, welche sich bei den Versuchstemperaturen ändern und dadurch möglicherweise fremde Stoffe dem Inhalt zuführen — welche dann mit jenem reagieren, indem sie sich entweder mit einem oder anderem der reagierenden Stoffe verbinden, oder durch ihre bloße Gegenwart die Reaktionsgeschwindigkeit (katalytisch) ändern —, so können die ohne Berücksichtigung all dessen gemachten Ansätze über das Temperaturoptimum der Fermentreaktionen naturgemäß nicht mehr zutreffen. Noch viel weniger kann das der Fall sein, wenn schon die Oberfläche der Reaktionsgefäße die in ihnen stattfindenden Reaktionen in unkontrollierbarer Weise beeinflusste, oder wenn die Reaktionsgefäße beim Erwärmen für irgendeines der Reaktionsprodukte, für welches sie ehemals undurchlässig waren, durchlässig würden, oder wenn der umgekehrte Fall einträte, oder gar, wenn durch Erwärmen die Zertrümmerung der Reaktionsgefäße stattfände und dadurch ihr Inhalt sich mit dem Inhalt anderer Reaktionsgefäße vermischte. Das und ähnliches ist aber der Fall bei dem Kohlendioxyd-assimilationsvorgang im lebenden Blatt, wie auch bei allen anderen Lebensvorgängen.“

Eine weit günstigere Beurteilung als von meiner Seite hat die Theorie Blackmans durch L. Jost ⁵⁰⁾ erfahren. In dem Aufsatz von Jost wurde indessen nicht genug zum Ausdruck gebracht, daß es sich beim Superpositionsprinzip um ein bereits länger bekanntes Prinzip handelt, mit dem der Biochemiker, außer durch die Anwendungen von

⁵⁰⁾ L. Jost, Über die Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus. *Biolog. Zentralbl.* 26, 225—244 (1906).

Tammann und Duclaux, [auch durch eine Darstellung Bredigs 51), bekannt gemacht war*).

Die ausführlichere experimentelle Prüfung der Theorie Blackmans hat durchaus die Richtigkeit des von mir eingenommenen Standpunktes ergeben.

Zuerst ist diese Prüfung durch J. Kuijper⁵²⁾ vorgenommen worden, der dazu die Pflanzenatmung, und zwar die CO₂-Produktion gewählt hat. Seine zahlreichsten Versuche wurden mit Erbsen-Keimpflänzchen ausgeführt; die Resultate sind in Tabelle 4 (S. 25) zu finden. Keimpflänzchen von *Lupinus luteus* und *Triticum vulgare* gaben ganz gleichartige Resultate. Die Betrachtung von Tabelle 4 lehrt, daß für die CO₂-Produktion der Pflanzen die Blackmansche Konstruktion (Fig. 3 S. 22) aus zweifachem Grund unmöglich ist: Erstens fällt Q_{10} schon von 25° ab sehr beträchtlich, während ein Fallen der stündlich ausgeatmeten CO₂-Mengen erst von 35° beginnt, und zweitens ist dieses Fallen der CO₂-Stundenwerte bei hoher Temperatur durch keine einfache Formel darstellbar.

Nun könnte man hinsichtlich des letzten Punktes einwenden, daß dies an der benutzten Versuchsanordnung liegt, indem die schädigende Wirkung der hohen Temperatur während der Beobachtungszeit weiter fortschreitet; eine exakte Versuchsanordnung bestünde vielmehr darin, daß man die Objekte gemessene Zeiten der Einwirkung der hohen Temperatur aussetzt und die Wirkung dann an der Abnahme der bei niedriger Temperatur produzierten CO₂-Menge mißt. Bei Kuijper findet sich auch ein solcher Versuch (l. c. 52 S. 57), aber ohne daß das Resultat ein anderes wäre.

*) Wie sehr ich selbst mit dem Superpositionsprinzip vertraut war, zeigt der Umstand, daß ich bereits im Jahre 1903 davon Gebrauch gemacht habe, als ich für eine Fermentwirkung, für die Invertinwirkung⁵³⁾ das Bestehen eines Reaktions-optimums gezeigt habe.

51) G. Bredig, Die Elemente der chemischen Kinetik mit besonderer Berücksichtigung der Katalyse und der Fermentwirkung. Ergebn. Physiol. 1, I, 198 bis 201 (1902).

52) J. Kuijper, Über den Einfluß der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Rec. trav. botan. Néerland. 7 (1910), S.-A.

53) A. Kanitz, Über den Einfluß der Wasserstoffionen auf die Invertase des *Aspergillus niger*. Pflügers Arch. 100, 547 (1903).

Tabelle 4.

Temperaturabhängigkeit der Pflanzenatmung
(Kuijper l. c. 52 S. 36)

CO₂-Produktion von 100 Keimpflänzchen von *Pisum sativum* in mg pro Stunde.

Temp.	1. Stunde	Q ₁₀	2. Stunde	Q ₁₀	3.	4. Stunde	5.	6.	Temp.
0°	4,0	2,81	4,0	2,25	3,6	4,0	3,8		0°
5	6,7	3,21	6,0	3,48	5,6	5,7	5,8		5
10	12,0	2,40	11,2	2,88	11,1	11,4	11,4	11,3	10
15	18,6	2,37	19,0	2,55	19,4	19,4	20,0	20,2	15
20	28,6	2,29	30,3	1,95	30,3	30,6	30,4		20
25	43,3	1,39	42,4	1,44	42,2	41,7	40,7	40,9	25
30	51,7	1,77	50,9	1,52	52,2	53,6	53,5	53,5	30
35	68,7	1,11	62,8	0,77	60,1	61,7	60,9	60,9	35
40	73,3	1,00	55,2	0,77	49,0	45,3	43,0	41,2	40
45	73,5	1,01	48,4	0,64	41,9	35,9	31,9	28,6	45
50	74,0	0,23	38,8	0,11	17,8	12,0	8,0	5,9	50
55	35,7		12,8		9,7	5,4			55

Ebenso ungünstig für die Theorie von Blackman fielen die Untersuchungen von A. A. L. Rutgers **54)** sowie von Frl. J. van Amstel und G. van Iterson Jr. **55)** aus.

Rutgers fand, daß auf die geotropische Präsentationszeit die Dauer des Vorerwärmens bis 25° ohne Einfluß ist. Bei 30° übt die

54) A. A. L. Rutgers, The influence of temperature on the geotropic presentation-time. Rec. trav. botan. Néerland. **9**, 1 (1910), S.-A.

55) J. van Amstel und G. van Iterson Jr., Over het temperatuuroptimum van physiologische processen. Versl. wis- en natuurk. afd. Akad. van Wetensch. te Amsterdam **19**, 106—118 (1910). — Over het temperatuuropt. usw. II. Ebda. **19**, 534—544 (1910).

56) Jeanne Egbertine van Amstel, De temperatuursinvloed op physiologische processen der alkoholgist. Delfter Dissert. 1912.

Dauer des Vorerwärmens einen Einfluß aus, dieser Einfluß besteht aber in keiner Schädigung, vielmehr in einer Förderung. Erst ab 35° zeigt sich die gewöhnliche, schädigende Wirkung der hohen Temperatur. Der zeitliche Verlauf der Schädigung ist aber auch in diesem Fall ein verwickelter.

van Amstel und van Iterson fanden für verschiedene Funktionen der Hefe (alkoholische Gärung, Sauerstoffverbrauch, Invertierungsvermögen, Methylenblaureduktion) ein starkes Fallen von Q_{10} schon bei den harmlosen Temperaturen.

Während Kuijper und Rutgers zwischen ihren Ergebnissen und der Theorie Blackmans einen Ausgleich herzustellen sich bemühen, verwerfen van Amstel und van Iterson die Theorie vollständig. In einer sich auf pflanzenphysiologische Prozesse beschränkenden, kritischen Studie gelangt schließlich C. P. Cohen Stuart **57)** zu dem von mir von Anfang an eingenommenen Standpunkt: er akzeptiert das Superpositionsprinzip, hält aber die Blackmansche Konstruktion für unausführbar.

Der Grund, daß die Lebensvorgänge um die 40er Grade herum zu einem irreparablen Stillstand gelangen, wird in den Zustandsänderungen zu suchen sein, die in Lösung befindliche Proteine bei diesen Temperaturen zu erleiden beginnen. Harriette Chick und C. J. Martin **58)** sowie Hartridge **59)** haben die letztgenannten Vorgänge in vitro studiert, und eine außerordentlich große Temperaturabhängigkeit gefunden. Chick und Martin geben Q_{10} für die Denaturierung von Hämoglobin zu 14, von Eieralbumin sogar zu 635 an. Noch gewaltigere Temperaturabhängigkeiten (A bis 99000) sind für die freiwillige Zersetzung von Antigenen (Toxinen, Hämolsinen, Fermenten) von Th. Madsen und Mitarbeitern gefunden worden **60)**

57) C. P. Cohen Stuart, A study of temperature-coefficients and van't Hoff's rule. Versl. wis- en natuurr. afd. Akad. van Wetensch. te Amsterdam **20** (1912) S.-A.

58) Harriette Chick und C. J. Martin, On the „heat coagulation“ of proteins. Journ. of Physiol. **39**, 404 (1910); **43**, 25 (1911).

59) H. Hartridge, Heat coagulation of haemoglobin compounds. Journ. of Physiol. **44**, 34 (1912).

60) Zuerst erwähnt bei Svante Arrhenius, Immunochemie. Anwendungen der physikalischen Chemie auf die Lehre von den physiologischen Antikörpern. Übersetzt von Alexis Finkelstein. Leipzig 1907.

bis 63). Es liegt hier eine sehr wichtige Ausnahme von der RGT-Regel vor, die bis jetzt bei den Diskussionen über das Optimum nicht genügend berücksichtigt worden ist.

Weit weniger als mit dem oberen Gebiet der Temperatur-Geschwindigkeitskurve der Lebensvorgänge hat man sich bis jetzt mit dem unteren Gebiet beschäftigt.

Zwischen der Wirkung der beiden Temperaturextreme besteht ein wesentlicher Unterschied. Sind die Lebensvorgänge durch hohe Temperatur zum Stillstand gebracht, und hat die Einwirkung der hohen Temperatur auch nur kurze Zeit gedauert, so kehrt sehr oft, wenn die Temperatur wieder erniedrigt wird, das Leben doch nicht zurück. Die Wirkung der hohen Temperatur ist im allgemeinen eine irreversible. Dagegen kann der bei Temperaturerniedrigung eingetretene Stillstand der Lebenserscheinungen durch Erhöhung der Temperatur vielfach wieder behoben werden, auch wenn die Einwirkung der tiefen Temperatur längere Zeit gedauert hat. Die Wirkung der tiefen Temperatur ist zumeist eine reversible (Belege findet man in einer Übersicht von R. Tigerstedt 64)).

Die sehr hohen Werte von Q_{10} bei niederen Temperaturen, denen wir wiederholt begegnen werden, zeigen, daß das Aufhören bzw. Wiedereinsetzen der Lebensvorgänge sprunghaft erfolgt. Die Erklärung, die wir für dieses Anwachsen von Q_{10} geben, ist das Wort „Auslösung“, dasselbe Wort, womit wir die Ursache für das Eintreten irgend eines Lebensvorganges nahezu immer zu bezeichnen pflegen. Wie aber diese Auslösung eben in dem vorliegenden Fall zu denken sei, ist einstweilen nicht sicher angebbar. In manchen Fällen wäre vielleicht auf Verschiebung der Gleichgewichte mit der Temperatur, in anderen wieder auf Änderung der Konzentrationen

61) Svante Arrhenius, Immunochemie. *Ergebn. Physiol.* 7, 489 (1908).

62) Famulener und Madsen, Die Abschwächung der Antigene durch Erwärmung. *Biochem. Zs.* 11, 186 (1908).

63) Th. Madsen und Osw. Streng, Einfluß der Temperatur auf den Zerfall der Antikörper (Agglutinine). *Zs. physik. Chem.* 70, 263—276 (1910).

64) Robert Tigerstedt, Die Produktion von Wärme und der Wärmehaushalt. *Handb. der vergl. Physiol.* (Winterstein) 3, II, 83—93.

durch Änderung der Verteilungskoeffizienten mit der Temperatur zu denken. Verschiedentlich wird es sich um das Entstehen oder Verschwinden von Phasen handeln. Für eine große Anzahl von Lebensvorgängen, nämlich für die, welche auf Katalyse beruhen, oder, wenn der Ausdruck gestattet ist, durch Fermente betrieben werden, vermutet der Verfasser **64a)** **64b)** folgendes: Wie soeben (S. 26) erwähnt, sind bei der freiwilligen Zersetzung der Fermente und Toxine ungeheure Werte von Q_{10} gefunden worden (l. c. 58—63). Wäre es nun nicht möglich, daß auch für die Reaktionsgeschwindigkeit der Bildung der Fermente derartige enorme Temperaturquotienten bestehen, eben bei den Temperaturen, bei welchen die betreffenden, von ihnen abhängigen Lebensvorgänge mit wahrnehmbarer Geschwindigkeit zu verlaufen beginnen? Ob es sich bei der Fermentbildung um synthetische Vorgänge oder um Spaltungen komplizierterer Stoffe handelt, ist für diese Annahme gleichgültig; der Begriff „Bildung“ kann sogar noch weiter genommen werden, denn es genügt schon, wenn nur extrem große Temperaturquotienten den Reaktionsgeschwindigkeiten der Bildung der die Fermente erst aktivierenden Stoffe (Kinasen) zukämen.

64a) Aristides Kanitz, Arbeiten über die RGT-Regel bei Lebensvorgängen. Zs. Elektrochem. **13**, 708 (1907).

64b) Aristides Kanitz, Bezüglich der gleichgrundlegenden Bedeutung extrem großer Temperaturkoeffizienten für das Entstehen und für die Dauer des Lebens. Zs. Biol. **52**, 140 (1908).

Spezieller Teil.

4. Vorbemerkungen.

Wir gehen nunmehr auf die Betrachtung der Temperaturabhängigkeit der einzelnen Lebensvorgänge über. Wir werden unsere Aufmerksamkeit auf die Temperaturgrenzen richten, innerhalb welcher die RGT-Regel zutrifft, sowie prüfen, inwieweit innerhalb des jeweiligen Geltungsbereichs der RGT-Regel die einfachste Beziehung, die Berthelotsche, erfüllt ist, d. h. inwieweit die nach Formel (11) berechneten Werte von Q_{10} konstant sind. Ich habe überall, wo bisher nicht nach dieser Formel gerechnet worden ist, Neuberechnungen vorgenommen. Die erhaltenen Werte von Q_{10} stehen in den Tabellen entweder zwischen den beiden Geschwindigkeiten, aus denen sie berechnet wurden, oder die respektiven zur Berechnung verwandten Geschwindigkeiten sind durch Klammern gekennzeichnet.

Schließlich noch ein Wort hinsichtlich der getroffenen Einteilung. Dieser liegt der Gedanke zugrunde, zunächst die einzelnen isolierten Lebenserscheinungen und darauf erst die Leistungen des Gesamtorganismus zu betrachten.

5. Der Herzschlag.

Schon aus den bald ein halbes Jahrhundert alten Versuchen Cyons **65)** über die Änderung der Zahl, Dauer und Stärke der Schläge des isolierten Froschherzens beim Erwärmen und Abkühlen, läßt sich die Gültigkeit der RGT-Regel für die **Frequenz** des Herzschlages (d. h. für die Anzahl Schläge in einer Zeiteinheit) entnehmen, ob-

65) E. Cyon, Über den Einfluß der Temperaturänderungen auf Zahl, Dauer und Stärke der Herzschläge. Ber. sächs. Ges. Wiss. math.-physik. Kl. 1866, 275 bis 280.

wohl Cyon eben bei den maßgebenden mittleren Temperaturen nur wenig Daten gesammelt hat. Die Aufdeckung der Gültigkeit der RGT-Regel ist aber — wie bereits erwähnt — erst durch eigens darauf gerichtete Beobachtungen, im Laboratorium Jacques Loeb's, am isolierten Herzen der pazifischen Schildkröte *Clemmys marmorata*, durch Ch. D. Snyder (l. c. 42) erfolgt. Im selben Laboratorium hat gleich darauf T. B. Robertson **66**) durch Zählung der Herzschläge einer winzigen, durchsichtigen Süßwasserkrustazee *Ceriodaphnia*, die Gültigkeit der Regel für den lebenden Kaltblüter bestätigt. Auch Snyder hat seine Beobachtungen vielfach erweitert, durch direkte Zählung an *Phyllorhoe*, einer 2 bis 3 cm langen, durchsichtigen Molluske des Neapler Golfes, sowie durch Registrierung der Kontraktionen des isolierten Herzens der Krustazee *Maja verrucosa* **67**) und des überlebenden Sinus des Froschherzens **68**). Weiterhin hat Snyder (l. c. 67) eine Reihe Q_{10} -Werte aus den über die Wärmeabhängigkeit des isolierten Säugerherzens vorliegenden Mitteilungen berechnet, allerdings ohne den Wert der einzelnen von ihm benutzten Daten kritisch abzuwägen. Fast gleichzeitig damit habe ich den letzten Schritt getan **69**), indem ich ein ausgedehntes, eben damals veröffentlichtes Beobachtungsmaterial von O. Frank verwertend **70**) das Zutreffen der Regel auch für das normal schlagende Herz des lebenden Säugetiers zeigte.

In Tabelle 5 (S. 31) gebe ich einen Versuch über *Phyllorhoe*, und zwei Versuche über *Ceriodaphnia* wieder.

66) T. Brailsford Robertson, Note on the influence of temperature upon the rate of the heart-beat in a crustacean (*Ceriodaphnia*). Biological Bulletin **10**, 242—248 (1906).

67) Charles D. Snyder, The influence of temperature upon the rate of heart beat in the light of the law for chemical reaction velocity II. Amer. Journ. Physiol. **17**, 350—361 (1906).

68) Charles D. Snyder, Der Temperaturkoeffizient der Frequenz des überlebenden Sinus des Froschherzens bei extremen Temperaturen und bei zunehmendem Alter des Präparates. Arch. (An. n.) Physiol. 1907, 118—125.

69) Aristides Kanitz, Auch für die Frequenz des Säugerherzens gilt die RGT-Regel. Pflügers Arch. **118**, 601—606 (1907).

70) Otto Frank, Einfluß der Herztemperatur auf die Erregbarkeit der beschleunigenden und verlangsamenden Nerven. Zs. Biol. **49** (N. F. **31**), 392—420 (1907).

In zwei anderen Versuchen mit *Phyllorhoe* wurden fast identische, in einem vierten Versuch etwas weniger mit der Temperatur steigende Frequenzen gefunden. Bei *Ceriodaphnia* sind die beiden in Tabelle 5 aufgenommenen Beobachtungen so ziemlich die verschiedensten unter den 12 von Robertson mitgeteilt.

Tabelle 5.

Temperaturabhängigkeit der Herzfrequenz von *Phyllorhoe* (Snyder l. c. 67) und *Ceriodaphnia* (T. B. Robertson l. c. 66).

Temp.	Phyllorhoe		Ceriodaphnia				Temp.
	Vers. 3		Vers. 3		Vers. 7		
	Frqz. (Min.)	Q_{10}	Frqz. (Sek.)	Q_{10}	Frqz. (Sek.)	Q_{10}	
11 °					1,6		11 °
13			2,2	3,0		2,1	13
15			2,9		2,4		15
16	37	2,3					16
17			3,5	2,0	2,6	2,3	17
19			2,95		3,0		19
20	52	1,4					20
21			3,9	2,6	4,5	21	
23			5,0			23	
25	66	1,6	5,7	2,2	5,3	25	
27			6,2		5,4	27	
29	82		6,15		5,1	29	

Das isolierte Herz von *Maja verrucosa* konnte Snyder, trotz Speisung mit einer physiologisch äquilibrierten Lösung, nicht länger als eine Stunde im Schlagen erhalten. Die Herzen kontrahierten sich recht langsam und sehr verschieden schnell (8, 9, 18, 23, 24 Schläge p. Min. bei 16—17°), die Q_{10} -Werte schwanken für 8°—25° zwischen 2,1 und 3,3. Dahingegen gibt O. Polimanti (71) die Herzfrequenz von *Maja verrucosa* im Mittel zu 43 bei 15° und 60 bei 25° an, woraus sich für Q_{10} nur 1,35 ergibt. Anschließend daran bemerkt Polimanti bezüglich alter Angaben von Plateau über die Frequenz einiger Krusterherzen: „Viele der Resultate sind absolut unbrauchbar“, berechnet dann aber trotzdem aus „den am ehesten brauchbaren“ eine ganze Reihe Q_{10} -Werte. — —

71) O. Polimanti, Beiträge zur Physiologie von *Maja verrucosa* M. Edw. I. Herz. Arch. (An. u.) Physiol. 1913, 191—195.

Tabelle 6.

Temperaturabhängigkeit der Frequenz des Venensinus des
Frosches (Snyder l. c. 68)
allein (Vers. 1 und 4) und mit den Vorkammern (Vers. 8).

Temp.	Vers. 1			Vers. 4		Vers. 8			Temp.		
	Frqz. (Min.)		Q_{10}	Frqz. (Min.)		Frqz. (Min.)		Q_{10}			
	< 180	>1200		< 180	Q_{10}	<200	>1300				
	Min. alt			Min. alt		Min. alt					
— 3°						1,6			— 3°		
+ 1	5,0	}	2,4	6,0	}	2,25	5,4	}	7,2	+ 1	
2,5	6,5			7,2			9,5			2,5	
6	7,7			9,0			6				
7,5						17,0			7,5		
8					3,2			7,2	8		
10	11,8	}	2,0	16,5					10		
11							25,5			11	
14				25	23			14			
15,5	15	29,2	}	2,0			31	}	3,0	15,5	
16							40			33,5	16
20		37,5			42					39	1,95
21,5				50	}	2,4				21,5	
22								48		22	
23		39,0						51		23	
24,5		43,6							2,0	24,5	
25				60						25	
26,7		45,0					67			26,7	
28							72			28	
30,5		45,7								30,5	

Tabelle 6 enthält drei Versuchsreihen über die Frequenz des, in einer, mit feuchter Luft gefüllten Kammer schlagenden Sinus des Froschherzens.

In den Versuchsreihen 1 und 8 sieht man dabei die Wirkung der Aufbewahrung über Nacht in der feuchten Kammer (bei Zimmertemperatur?). In Versuch 1 wurde die Frequenz dadurch erhöht, in Versuch 8 erniedrigt. In den übrigen, hier nicht wiedergegebenen Versuchen Snyders, war die Folge des Alterns meistens eine wesentliche Beschleunigung des Grundrhythmus, womit hier, wie im folgenden, die ursprünglich zur Beobachtung gelangende Frequenzreihe bezeichnet werden mag. Die hier nicht wiedergegebenen Snyderschen Daten enthalten

auch Andeutungen über die Änderung des Grundrhythmus durch die Einwirkung höherer Temperaturen, — eine Frage, die wir noch öfter streifen werden.

An dieser Stelle mögen Berechnungen, die ich noch nicht veröffentlicht habe, die Herzfrequenz von *Helix pomatia* betreffend, in Tabelle 7 zusammengestellt Platz finden. Die der Abteilung I zugrunde liegenden Frequenzen stammen von Arnold Lang **72)**, der an winterschlafenden Schnecken viele Zählungen angestellt hat. Bei jungen Schnecken ist die Herztätigkeit durch die Schale sichtbar. Bei erwachsenen Exemplaren wurde über dem Herzen in der Schale eine Öffnung herausgefeilt und mittels Lack mit einem gewölbten Glasfensterchen verschlossen, so konnten sie mehrere Monate lang beobachtet werden. Die Frequenzen für die ersten beiden Stäbe der Abteilung II (S. 34) stammen von Emile Yung, für den dritten Stab von J. Richard her. Sie sind alle in der Langschen Publikation abgedruckt und ihr entnommen.

Tabelle 7.

Temperaturabhängigkeit der Herzfrequenz von *Helix pomatia*.

I.

Temp.	Exempl. A				Exempl. C		Temp.
	Febr.		März		März		
	Frqz. (Min.)	Q_{10}	Frqz. (Min.)	Q_{10}	Frqz. (Min.)	Q_{10}	
3,2°					2,8		3,2°
4,5			6,5				4,5
5,2	6,65	4,8	7,5		13,7		5,2
7,7			12,4	} 2,3			7,7
8,4	10,9		2,35		11,2		8,4
9,6			14,7				9,6
11,3		2,25			16,2	3,7	11,3
13,4	16,9		2,8				13,4
14,4			23,5		3,2		14,4
14,8		2,4			24,5		14,8
22,0	34,0						22,0

72) Arnold Lang, Über den Herzschlag von *Helix pomatia* L. während des Winterschlafes. Festschr. z. 60. Geburtst. Rich. Hertwigs, **3** (1910), S.-A.

Tabelle 7 (Fortsetzung).

II.

Temp.	Jan.		Jun.		Frqz.		Temp.
	Frqz. (Min.)	Q_{10}	Frqz. (Min.)	Q_{10}	Frqz. (Min.)	Q_{10}	
0—1 °	0,5	115					0—1 °
5	4	9					5
10	12						10
14					35		14
15	17	2,2					15
17			36		48	1,5	17
20	26			1,6			20
25	38	2,1	52		55		25
30	54		67	1,6	70	1,65	30
35	50		82		90*)		35
40	*)		*)				40
50			**)				50

*) Unregelmäßig. **) Stillstand in der Systole.

Lang betont, daß die Frequenzen im März durchweg größer als im Februar waren. Dies zeigt auch die Yungische Reihe für Juni im Vergleich zu Januar. Richard gab die Jahreszeit nicht an, doch bemerkt Lang ganz richtig, daß es sich offenbar um ein waches Exemplar gehandelt haben muß. Der niedrige Wert, der sich für Q_{10} im Sommer ergeben hat, wäre weiter zu verfolgen.

Gering ist der Einfluß der Erwärmung (bis 25—30°) nach J. Gewin⁷³⁾ auf die Herzfrequenz der Teichmuschel (*Anodonta fluviatilis*). Das Herz pulsiert nur sehr träge, 6 bis 10 mal in der Minute; eine Erhöhung von 10° rief nur eine Beschleunigung von 2 bis 4 Kontraktionen hervor.

Snyders erstes Versuchsobjekt, das Herz der pazifischen Schildkröte ist wenig widerstandsfähig. Die ausgeschnittenen, in der feuchten Kammer befindlichen Herzen erschöpften sich, namentlich bei höherer Temperatur sehr schnell. Ich habe in Tabelle 8 (S. 35), an lauter nur 5 Minuten alten Präparaten erhaltene Frequenzen zusammengestellt. Die Frequenzen des ersten Stabes wurden vom 19. Febr.

⁷³⁾ J. Gewin, Das Flimmern des Herzens. Arch. (An. u.) Physiol. 1906, Suppl., 247.

Tabelle 8.

Temperaturabhängigkeit der Herzfrequenz von *Clemmys marmorata* (Snyder l. c. 42).

Temp.	Frqz. (Min.)	Q_{10}	Frqz. (Min.)	Q_{10}	Temp.
0°			1		0°
7,5			6	10	7,5
10	9,5	1,8		4	10
15	12,8	2,8			15
17			23		17
20	21,5				20
22,5		1,8	29	1,8	22,5
25	29	2,2			25
27,5		2,7	42	1,5	27,5
30	48				30
35	56	1,6	63		35
37	66				37
40			48		40

bis 6. März, die des zweiten Stabes zwischen 1. und 10. Mai erhalten.

Weit widerstandsfähiger als das Herz von *Clemmys* erwies sich das Herz der europäischen Schildkröte *Emys europea*; worüber eine eingehende Studie von Galeotti und Piccinini⁷⁴⁾ veröffentlicht wurde. Tabelle 9 (S. 36) bringt zwei ihrer Beobachtungsreihen.

Die Temperaturen sind in der Reihenfolge angegeben wie sie zur Anwendung gekommen waren. Die Versuche geben ein Beispiel dafür ab, daß nicht nur durch Erwärmen auf eine extreme Temperatur der Grundrhythmus verändert wird, sondern daß derartige auch eintritt, wenn mit der Temperatur zu sehr heruntergegangen wird. Nach Abkühlung unter 4° schlug das Herz des Exp. 2, wie man sieht, beim Wiedererwärmen bei 20° nur noch 27mal in der Minute, während es vorher bei 21° 48mal geschlagen hat. Diese interessante und unerwartete Erscheinung war in allen Versuchen Galeotti und Piccininis aufgetreten, sobald sie die Temperatur auf 5° oder darunter erniedrigten.

74) G. Galeotti und F. Piccinini, *Influenza della temperatura sulla funzione del cuore*. Archivio di fisiol. 8, 337—356 (1910).

Tabelle 9.

Temperaturabhängigkeit der Herzfrequenz von *Emys europaea*
(Galeotti und Piccinini l. c. 74).

Temp.	Exp. 2		Exp. 3	Temp.
	Frqz. (Min.)	Q_{10}	Frqz. (Min.)	
21°	48	2,8 } 2,6	36	21°
15	26		3,2	15
14	2,4		16	14
8	14		9	8
5	15		15	5
4	5		4	4
			4,0	
10	9	2,7 } 2,9	8	10
15	17		3,5	15
20	2,5		15	20
24	2,7		23,5	24
30	40		2,0	30
36	55		31	36
39	1,7		50	39
42	1,75		2,0	42
			1,6	
25	77		66	25
21	82		64—0*)	21
	80—0*)		18	
			14	

*) Das Pulsieren setzt nach einiger Zeit aus; bei 43° tritt irreparabler Stillstand ein.

Da das mit Ringer durchströmte Herz auch in Ringer-Lösung sich befand, so ist ein mangelnder Temperatúrausgleich als Grund dafür kaum anzunehmen. Freilich werden Kontrollversuche nicht mitgeteilt, ob ein und dasselbe Schildkrötenherz bei Variierung der Temperatur nur innerhalb mäßiger Grenzen seinen Grundrhythmus vollständig beibehält, d. h. die bei bestimmten Temperaturen ermittelte Frequenz bei Rückkehr auf diese Temperatur genau wieder zeigt; wenn dies auch sehr wahrscheinlich ist. 75)

Erwähnenswert ist das große Temperaturintervall, für welche die RGT-Regel bei *Emys* gilt. Eine Gleichung zweiten Grades mit zwei Konstanten gibt, wie Verff. zeigen, die Temperaturabhängigkeit über ein noch größeres Temperaturgebiet vorzüglich wieder, woraus Verff. folgern, daß der, dem Herzschlag zugrunde liegende Vorgang stetig mit der Temperatur verändert wird. Zu bemerken ist, daß diese Übereinstimmung

75) Vergl. E. G. Martin, The inhibitory influence of potassium chloride on the heart, and the effect of variations of temperature upon this inhibition and upon vagus inhibition. Amer. Journ. of Physiol. 11, 383 (1904).

zwischen den beobachteten und den mittels der Gleichung zweiten Grades berechneten Frequenzen, für die nach der starken Abkühlung registrierten Frequenzen gilt, oder wenigstens nur für diese gezeigt wird.

Von den Daten über das überlebende **Säugerherz** sind die von Langendorff (76) 77), der durch die Kranzgefäße der völlig isolierten Herzen defibriertes Blut desselben Tieres, oder dieses Blut mit gleichem Volum NaCl-Lösung von 0,8% vermischt, leitete, und die Kontraktionen der Kammerspitze registrierte, die wichtigsten. Von den vielen von Langendorff mitgeteilten Versuchsreihen lassen aber nur die vier in Tabelle 10 (S. 38) enthaltenen, über Katzenherzen, eine rechnerische Verwendung zu. Einige, auf hohe Temperaturen sich beziehende Versuchsreihen sind unbrauchbar, weil sie nicht genug Beobachtungsdaten bringen; die meisten Versuchsreihen sind aber deshalb ungeeignet, weil sie nur über die Temperatur des durchströmenden Blutes, nicht aber über die Temperatur des Herzens selbst — die im allgemeinen einige Grade unter der Temperatur des Blutes blieb — Angaben enthalten. (Auch Wintersteins Angaben 78) scheiden aus diesem Grunde aus.) Die in Tabelle 10 verzeichneten Temperaturen wurden mittels eines sehr leichten und empfindlichen Thermometers, das durch einen in ein Herzzohr gemachten Schlitz in eine der beiden Herzkammern, meistens in die linke, hineingeschoben (l. c. 76 S. 366) war, erhalten.

Aus Tabelle 10 sieht man, daß zwischen 38° und 26° Q_{10} nur zwischen 2,1 und 2,5 schwankt, während in einem Versuch (8) dieser Q_{10} -Wert nach unten sogar bis 22° und in einem anderen Versuch (17) nach oben bis 41° reicht. Zu beachten ist, daß die obere Grenze für die Gültigkeit der RGT-Regel beim isolierten Säugerherzen verhältnismäßig so niedrig liegt.

76) O. Langendorff, Untersuchungen am überlebenden Säugerherzen. II. Abhandl. Über den Einfluß von Wärme und Kälte auf das Herz der warmblütigen Tiere (nach Versuchen von O. Langendorff und Czeslaw Nawrocki). Pflügers Arch. 66, 355—400 (1897).

77) O. Langendorff und C. Lehmann, Der Versuch von Stannius am Warmblüterherzen. Pflügers Arch. 112, 357 (1906).

78) Hans Winterstein, Über die Sauerstoffatmung des isolierten Säugerherzens. Zs. allg. Physiol. 4, 333 (1904).

Tabelle 10.

Temperaturabhängigkeit der Frequenz des isolierten Katzenherzens (Versuchsdaten von Langendorff l. c. 76).

Temp.	Vers. 7		Vers. 8		Vers. 12		Vers. 17		Temp.
	Frqz. (Min.)	Q_{10}	Frqz. (Min.)	Q_{10}	Frqz. (Min.)	Q_{10}	Frqz. (Min.)	Q_{10}	
47°					240				47°
46					252		***) 204		46
42					258				42
41							192		41
39			282		252		} 2,3		39
38			*) (276) 237		264				38
37			(264) 210		} 2,1				37
36	210		(246) 195		222		138		36
34	} 2,3		153	2,2	210				34
32			128	(2,5)	168				32
31	150		123						31
28	114		108						28
26	93		91	2,5					26
24	75		84						24
22	48	4,9	60						22
21	42		**) 51	4,3					21
19			36						19
16			25						16
14			18	5,1					14

*) Der Versuch wurde bei 35° begonnen und zunächst das Herz auf 39° erwärmt, die dabei erhaltenen Frequenzen und der zugehörige Quotient sind eingeklammert.

) Beginnende Unregelmäßigkeit. *) Später 192.

In einer wenig beachteten Abhandlung hat A. Herlitzka 79) bereits im Jahre 1905, ungefähr mit dem Erscheinen der ersten Snyderschen Publikation (l. c. 42) gleichzeitig, also in der Jugendzeit der RGT-Regel, die Frage aufgeworfen, ob der Herzschlag in seiner Abhängigkeit von der Temperatur den chemischen Reaktionen entspricht, und hat zu diesem Behuf eben einige von Langendorffs Versuchsreihen nach der Arrheniusschen Formel (S. 3) durchgerechnet. Bei Versuch 7 und 8 fand er Übereinstimmung, nicht aber bei Versuch 4, der sich durch eine lineare Gleichung darstellen ließ,

79) A. Herlitzka, *Ricerche sull' azione della temperatura sul cuore isolato di mammifero*. Zs. allg. Physiol. 5, 265 (1905).

was ihn zu der Ansicht veranlaßte, daß sich die Beeinflussung durch die Temperatur von keinem einheitlichen Gesichtspunkte aus darstellen lasse. Herlitzka übersah jedoch, daß Versuch 4 zu denen gehört, die nur über die Temperatur des eintretenden Blutes, und nicht über die Temperatur des Herzens selbst, Angaben enthalten, zu quantitativen Betrachtungen somit nicht herangezogen werden können. Weiterhin hat Herlitzka nicht erwogen, daß eine kurze Strecke einer Exponentialkurve beinahe eine Gerade ist, und sich auch nicht darum gekümmert, inwieweit bei den Divergenzen die „Tücke des Objektes“ mit hineingespielt hat. Daß in der Tat das isolierte Säugerherz ein sehr diffiziles Versuchsobjekt ist, wird von Langendorff (l. c. 76 S. 390) betont, und die Unregelmäßigkeit der von Herlitzka selbst mitgeteilten Temperaturfrequenzkurven — teils mit Blut, teils mit Lockescher Lösung gespeiste Herzen betreffend — bestätigt es vollauf.

Daß eine kurze Strecke einer Exponentialkurve nahezu eine Gerade ist, und daß nur die Temperatur des zuströmenden Blutes, nicht jedoch die des Herzens selbst gemessen wurde, ist auch F. P. Knowlton und E. H. Starling 80) entgegenzuhalten, die die Zirkulationsmethode von Newell Martin 81) verbessert haben, und auf Grund je einer Versuchsreihe mit einem Katzen- und Hundeherzen behaupten, daß innerhalb „physiologischer Grenzen“ (für die sie 26° bis 40° ansehen) die Frequenzzunahme arithmetisch proportional der Temperaturzunahme ist, aber weder eine Erklärung dafür geben, warum dieser „lineare“ Temperaturkoeffizient eben die von der RGT-Regel geforderte Größe besitzt, nämlich rund 10% pro Grad beträgt, noch die Frage aufwerfen, ob nicht die Vorgeschichte ihrer Versuchsobjekte die Gestalt ihrer Kurven beeinflußt hat. Wiewohl schon Langendorff bemerkte, daß von etwa 40° ab (oder vielleicht schon früher) die Frequenz mit der Dauer der Einwirkung der hohen Temperatur abnimmt, und wiewohl ebenfalls schon Langendorff

80) F. P. Knowlton und E. H. Starling, The influence of variations in temperature and blood-pressure on the performance of the isolated mammalian heart. Journ. of Physiol. 44, 206—219 (1912).

81) Newell Martin, Studies from the Biol. Lab. of the Johns Hopkins University 2, 119 (1881). — Croonian lecture. Transact. Roy. Soc. 174, 663 (1883).

angibt, daß, sobald das Herz nur irgend erheblich abgekühlt worden ist, beim Wiedererwärmen die ursprüngliche Frequenz selten wieder erreicht wird (Knowlton und Starling haben ihre Versuche bei 30° begonnen, dann bis 26° abgekühlt und darauf wieder erwärmt!), — fehlen systematische Versuche hierüber immer noch vollständig, obwohl aller Wahrscheinlichkeit nach eben sie die Erklärung dafür bringen werden, warum die zur Temperaturachse anfänglich konvexe Temperaturfrequenzkurve, die die einwandfreiesten Versuche Langendorffs ergeben, und die auch Langendorff selbst für die richtige angesehen hat*), nicht immer erhalten wurde. Knowlton und Starling behaupten zwar, daß auch Langendorffs Versuchsreihen praktisch eine Gerade ergeben (l. c. 80 S. 218), das kommt aber nur daher, daß sie nicht die Originalversuchsreihen einzeln in Betracht ziehen, wie ich es hier vorher getan habe, sondern nur die Unterlagen von Snyders Quotienten (l. c. 67) ins Auge fassen, der auch keine kritische Sichtung vorgenommen hat.

Damit aber jeder Zweifel über die Gestalt der Temperaturfrequenzkurve des Säugerherzens behoben werden soll, übernehme ich in Tabelle 11 (S. 41 u. 42) aus meinen Berechnungen (l. c. 69) der Q_{10} -Werte der von Frank (l. c. 70) bei normaler Zirkulation am lebenden Tiere erhaltenen Frequenzen, je zwei vollständige Tabellen über das Kaninchenherz und über das Hundeherz. Innerhalb des respektablen Temperaturintervalls von 38° bzw. 35° bis ca. 20° zeigt in diesem Q_{10} keinen „Gang“, schwankt vielmehr regellos innerhalb überraschend enger Grenzen:

für das Kaninchenherz um $3 (2,96 \pm 0,10^{**}); 3,08 \pm 0,12^{**})$

„ „ Hundeherz „ $2 (2,01 \pm 0,08^{**}); 1,94 \pm 0,16^{**})$

herum. Bemerkt sei noch, daß die Temperaturen Angaben eines durch

*) Er sagt (l. c. 76 S. 389): „Beschränkt man die Beobachtung auf kleinere Temperaturintervalle, so kann man den Eindruck erhalten, als sei wenigstens innerhalb gewisser Breiten der Gang der Frequenz dem der Temperatur geradezu proportional. Daß dies nicht richtig ist, lehrt die Vergleichung zahlreicherer und von weiteren Grenzen eingeschlossener Werte. Hier findet man, daß mit abnehmender Wärme die Schlagzahl des Herzens langsamer sinkt“ (oder umgekehrt mit steigender Temperatur schneller steigt) „als jene“.

**) Durchschnittlicher Fehler.

Tabelle 11.

Temperaturabhängigkeit der Frequenz
des Hunde- und Kaninchenherzens beim lebenden Tiere
(Kanitz, l. c. 69 S. 603 u. 604).

Temp. ₂	Temp. ₁	Frqz. ₂ (Sek.)	Frqz. ₁ (Sek.)	Q ₁₀
--------------------	--------------------	---------------------------	---------------------------	-----------------

Kaninchen.

(Tabelle 1, l. c. 69 S. 603.)

37,6	27,7	4,80	1,56	3,04
37,6	26,1	4,80	1,30	3,10
37,6	24,7	4,80	1,22	2,89
37,6	24,0	4,80	1,04	3,07
37,6	22,8	4,80	1,05	2,80
37,6	21,7	4,80	0,94	2,79
37,6	21,1	4,80	0,77	3,03
27,7	21,1	1,56	0,77	2,93
22,8	20,7	1,05	0,55	13

(Tabelle 2, l. c. 69 S. 604.)

38,2	(33,3)*	5,00	2,90	3,04
38,2	(32,5)	5,00	2,60	3,15
38,2	(24,8)	5,00	1,21	2,88
38,2	24,8	5,00	1,12	3,05
38,2	21,8	5,00	0,73	3,23
38,2	21,4	5,00	0,83	2,91
38,2	20,2	5,00	0,70	2,92
(24,8)	20,2	1,21	0,70	3,26
19,3	18,7	0,62	0,53	13

Hund.

(Tabelle 4, l. c. 69 S. 604.)

35,2	32,8	1,81	1,51	2,12
35,2	30,5	1,81	1,31	1,99
35,2	28,2	1,81	1,17	1,99
35,2	26,8	1,81	1,16	1,70
35,2	25,2	1,81	0,93	1,95
35,2	23,4	1,81	0,78	2,04
35,2	21,6	1,81	0,69	2,03
25,2	21,6	0,93	0,69	2,29
23,2	21,6	0,93	0,69	2,00

*) Die eingeklammerten Frequenzen sind beim Wiedererwärmen des Versuchstiers erhalten.

Tabelle 11 (Fortsetzung).

Hund.

(Tabelle 5, l. c. 69 S. 604.)

Temp. ₂	Temp. ₁	Frqz. ₂ (Sek.)	Frqz. ₂ (Sek.)	Q ₁₀
35,2	(30,8)	1,80	1,35	1,97
35,2	30,0	1,80	1,22	2,10
35,2	(28,1)	1,80	1,08	2,06
35,2	26,7	1,80	0,93	2,17
35,2	(24,4)	1,80	0,82	2,07
35,2	24,1	1,80	0,97	1,74
35,2	(22,5)	1,80	0,75	2,05
35,2	20,0	1,80	0,82	1,68
35,2	18,8	1,80	0,71	1,75
35,2	18,2	1,80	0,66	1,77

die Jugularis bis ins Herz eingeführten Thermometers sind, das mit einem Schreibhebel verbunden war und so gleichzeitig zur Registrierung der Herzbewegungen diente. Wie erforderlich eine solche unmittelbar am Herzen vorgenommene Temperaturmessung ist, folgt daraus, daß die so ermittelten Temperaturen oft bis zu 10^0 höher als die der unmittelbar der Abkühlung ausgesetzten Körperteile waren.

Snyder, der einige meiner Berechnungen in eine seiner Publikationen 82) übernommen hatte, hat auch aus den Frequenzen, die Frank (l. c. 70) bei Vagusreizung erhielt, einige Q_{10} -Werte zugefügt, die innerhalb der von der RGT-Regel verlangten Grenzen bleiben. Ich habe letzteres zu tun absichtlich unterlassen, weil die Beziehung $F/F_0 = \text{konst.}$ (F = Frequenz vor der Reizung, F_0 = niedrigste beobachtete Frequenz bei der Vagusreizung) nur in einigen der Frankschen Versuche ziemlich gut, in den übrigen jedoch nur unvollkommen erfüllt ist, für ein abschließendes Urteil somit noch weitere Beobachtungen erforderlich sind. Ganz unverwendbar sind die von Snyder verschiedentlich (l. c. 82 S. 325 u. 330) benutzten Baxtschen 83) Daten, weil Baxt nur die Rektumtemperatur bestimmte

82) Charles D. Snyder, A comparative study of the temperature coefficients of the velocities of various physiological actions. Amer. Journ. of Physiol. 22, 309 bis 334 (1908).

83) N. Baxt, Über die Stellung des Nervus vagus zum Nervus accelerans cordis. Ber. sächs. Ges. Wiss. math.-physik. Kl. 27, 323 (1875).

(l. c. 83 S. 324), die, wie oben erwähnt, sehr erheblich von der Herztemperatur abweichen kann.

Das Vorstehende über das Säugerherz lag bereits abgeschlossen vor, als am Ende 1912 auch Snyder⁸⁴⁾ sich gegen die Annahme einer linearen Temperaturabhängigkeit beim Säugerherzen aussprach, in seiner Erörterung indessen auf den springenden Punkt, auf die Temperaturangaben, nicht einging. Ich sah mich deshalb zu einer Veröffentlichung meiner entsprechenden Ausführungen veranlaßt (dort ⁸⁵⁾ S. 148, Zeile 6 von oben ist konvex statt konkav zu lesen).

Seitdem hat Snyder⁸⁶⁾ noch eine Anzahl Temperatur-Frequenzkurven veröffentlicht, welche mit durch Lockesche Lösung gespeisten, isolierten Katzen- und Hundeherzen erhalten worden sind. Diese Kurven sind alle nicht linear, sondern zeigen eine zur Temperaturachse konvexe Form. Snyder hat jetzt auf die Feststellung der Herztemperatur sorgsam geachtet. Am ausführlichsten ist über ein Hundeherz berichtet, das dazugehörige Versuchsprotokoll ist in Tabelle 12 (S. 44) wiedergegeben. Die beobachteten Frequenzen stimmen von 16° bis 39° mit den unter der Annahme berechneten, daß eine einfache Exponentialkurve mit $Q_{10} = 2,25$ vorliegt, so gut wie man es nur wünschen kann, überein.

Die schon von Langendorff (l. c. 76) aufgeworfene Frage, ob die febrile Pulsvermehrung allein durch die Temperaturerhöhung verursacht sei, oder ob andere Momente (Vaguslähmung, Acceleransreizung, direkte oder indirekte toxische Einwirkung) in Betracht zu ziehen sind, hat bis jetzt keine Beantwortung erfahren.

Vorderhand besagt es deshalb nicht viel, wenn sich aus der Pulsfrequenz Fiebernder in die RGT-Regel hineinpassende Q_{10} -Werte berechnen lassen; aber ganz zwecklos ist das Vorgehen Snyders (l. c. 67

84) Charles D. Snyder, Concerning some recent experiments on the temperature coefficient of nerve conduction and cardiac rhythmicity. Zs. allg. Physiol. 14, 362—376 (1912).

85) A. Kanitz, Die Temperatur-Frequenz-Kurve des Säugerherzens. Biochem. Zs. 48, 181—186 (1913).

86) Ch. D. Snyder unter Mitwirkung von Roy E. Fallas und du Mont F. Elmendorf, Is the rate of the surviving mammalian heart a linear or an exponential function of the temperature? Zs. allg. Physiol. 15, 72—83 (1913).

Tabelle 12.

Temperaturabhängigkeit des isolierten Hundeherzens
(Snyder, l. c. 86 S. 82).

Unter Berechnet sind die nach der Formel $\log k = 0,6835 + 0,0352 t$ erhaltenen Werte verzeichnet.

Zeit	Temp.	Frqz. rech.		Be- rechnet
		Aur.	Ventr.	
10 40	39,0°	110,0	110,0	113,9
11 00	34,5	81,0	81,0	79,0
11 05	41,8	130,0	130,0	142,8
11 11	30,2	58,5	58,5	55,8
11 16	25,3	35,1	35,1	37,5
11 23	28,2	45,0	45,0	47,4
11 58	33,0	72,0	72,0	70,0
12 03	40,4	116,0	116,0	127,2
12 09	36,2	92,0	92,0	90,0
12 15	32,2	64,8	64,8	65,2
12 20	23,5	35,2	35,2	32,4
12 30	16,0	26,0	16,0	17,6
12 33	15,7	19,6	16,0	17,2
12 35	15,8	*)	**))	—
12 50	30,25	62,4†)	***)	56,0
1 05	25,2	37,6	37,6	37,5
1 09	21,7	32,0	32,0	28,0
1 12	22,0	28,0	28,0	28,7
1 25	37,2	84,0	?	98,4
1 34	?	††)	†††)	

*) Kontraktionen. **) Stillstand. ***) Schwach. †) Wieder stark und regelmäÙig.
††) Immer noch stark und regelmäÙig. †††) Schwach, aber regelmäÙig.

u. 84) aus den von Liebermeister 87) angegebenen Mittelwerten Q_{10} -Werte zu berechnen. Eben sowenig hätte Snyder die Selbstbeobachtungen von John Davy 88) verwenden sollen, da Davys Puls bei ein und derselben Temperatur bis zu 20 Schlägen p. Min. variierte.

Wegen dem Vorliegen unphysiologischer Verhältnisse sei auch nur erwähnt, daß, wenn die Körpertemperatur von Kaninchen durch gewisse

87) C. Liebermeister, Über die Wirkung der febrilen Temperatursteigerung. II. Dtsch. Arch. klin. Med. 1, 465 (1866).

88) John Davy, On the temperature of man. Transact. Roy. Soc. 1845, 319 bis 335.

toxische Einwirkungen (Impfen mit Tollwut 89), Vergiften mit Bromural oder Adalin 90)) stark herabgesetzt wird, die Herzfrequenz der RGT-Regel entsprechend mit hinuntergeht.

Weiterhin ist hier noch kurz die, neuerdings von W. Winogradow 91) bestätigte Tatsache zu verzeichnen, daß man bei kurarierten Hunden durch das Perikard 10—15 Min. lang physiol. NaCl-Lösung von 90—92° strömen lassen kann, ohne daß der Tod eintritt; dabei kann die Temperatur im rechten Ventrikel bis auf 60—62° steigen. Auch die Herzfrequenz ist stark vermehrt, jedoch weniger als von der RGT-Regel gefordert wird.

Über die Temperaturabhängigkeit der Herzfrequenz des Embryos des kleinen, marinen Knochenfisches *Fundulus heteroclitus* haben Ch. G. Rogers 92) sowie Jacques Loeb und W. F. Ewald 93) Angaben gemacht. Die Letztgenannten fanden, daß praktisch jeder Embryo bis kurz vor dem Ausschlüpfen dieselbe Frequenz hat; die gefundenen Mittelwerte, auf 1 Minute als Zeiteinheit umgerechnet, findet man in Tabelle 13 (S. 46).

Recht niedrige Q_{10} -Werte teilt O. Polimanti 94) mit für die Frequenz des embryonalen Herzens des Fisches *Gobius paganellus* ($Q_{10} = 1,67$ für 16,5—25°) und der Schildkröte *Testudo graeca* ($Q_{10} = 1,5$ für 15—35°). Da indessen die niedrigste Beobachtungstemperatur Polimantis 15 bzw. 16,5° war, so könnte doch noch ein normaler Q_{10} -Wert etwa für das Intervall 10—20° vorhanden sein.

Das bisher interessanteste Ergebnis auf dem Gebiet der Temperaturabhängigkeit des embryonalen Herzens betrifft indessen das

89) J. O. Wakelin Barratt, Poikilothermism in rabbits. Journ. of Physiol. 29, 369—374 (1903).

90) Y. Airila, Experimentelle Untersuchungen über zwei bromsubstituierte Acidylcarbamide: das Bromural und das Adalin. Skand. Arch. Physiol. 28, 226 bis 229, 263—266 (1913).

91) W. Winogradow, Über die unmittelbare Einwirkung hoher Temperaturen auf das Herz. Zs. Biol. 60, 1—28 (1913).

92) Charles G. Rogers, Studies upon the temperature coefficient of the rate of heart beat in certain living animals. Amer. Journ. of Physiol. 28, 81—93 (1911).

93) Jacques Loeb und W. F. Ewald, Die Frequenz der Herztätigkeit als eindeutige Funktion der Temperatur. Biochem. Zs. 58, 177—185 (1913).

94) Osw. Polimanti, Influence des agents physiques, concentration, température, sur l'activité du coeur embryonnaire des poissons (I. mémoire). Journ. de physiol. et de pathol. gén. 13, 797 (1911).

Tabelle 13.

Temperaturabhängigkeit der Herzfrequenz des Embryos von *Fundulus heteroclitus* (J. Loeb und F. W. Ewald l. c. 93 S. 179).

Temp.	Frqz. (Min.)	Q_{10}
5°	19,8	3,04
10	34,5	3,06
15	60,6	2,59
20	97,4	1,81
25	131,1	1,63
30	167,7	

Hühnchen, indem bei diesem der für Q_{10} , aus der bei 40° und bei 30° gezählten Frequenz sich ergebende Wert, in den ersten Tagen der Entwicklung sehr klein ist, bei **1,3—1,4** liegt, und erst am 5. oder 6. Tag — das Stattfinden der Entwicklung bei 40° vorausgesetzt — **2** erreicht oder übersteigt; der Übergang auf den normalen Wert mithin mit dem Zeitpunkt zusammenfällt, wo die nervöse Organisation des Herzens sichtbar zu werden beginnt. Tabelle 14 ist ein Auszug von den von G. Cesana 95) beobachteten, diesbezüglichen Daten. Für ein vollständiges Bild reichen sie noch nicht aus, Angaben über die Frequenz bei mehreren zwischenliegenden Temperaturen sind noch erforderlich.

Schließlich ist noch zu erwähnen, daß Ch. G. Rogers (l. c. 92) die Frequenz des **dorsalen Blutgefäßes** zweier Würmer in Übereinstimmung mit der RGT-Regel fand. Bezüglich *Tubifex sp.*? teilt er nur Quotienten und Temperaturen mit, ohne die zugrunde liegenden Frequenzen anzuführen; über die Zahlenwerte bei *Nereis virens* orientiert Tabelle 15.

Herzfrequenz und **Dauer der Herzrevolution** sind reziproke Größen: bezeichnen wir mit δ_2 die Dauer der Revolution bei der

95) Gino Cesana, Intorno al coefficiente termico del cuore embryonale di pollo nei primi giorni dello sviluppo. Archivio di Fisiol. 10, 193—204 (1912).

Tabelle 14.

Herzfrequenz (Aurikel) des Hühnerembryos (G. Cesana l. c. 95)
in verschiedenem Alter bei 40° (k_{40}) und 30° (k_{30}).

Vers. Nr.	Alter	k_{40}	k_{30}	Q_{10}
27	49 Stund.	90	68	1,32
8	58 "	75	59	1,27
5	70 "	92	70	1,31
13	74 "	118	83	1,42
9	74 "	86	61	1,41
17	4 Tage	101	68	1,48
22	4 "	96	65	1,47
19	6 "	112	61	1,85
1	6 "	108	53	2,04
10	6 "	121	46	2,63
20	7 "	111	53	2,09
21	8 "	106	45	2,36
29	9 "	129	61	2,11

Tabelle 15.

Temperaturabhängigkeit der Frequenz des dorsalen Blutgefäßes des marinen Wurm *Nereis virens* (Rogers l. c. 92 S. 88).

Vers. 45.			Vers. 61.		
Temp.	Frqz. (Min.)	Q_{10}	Temp.	Frqz. (Min.)	Q_{10}
21,5°	17,5	2,7	19,9°	15,3	2,0
8,0	4,6		30,0	33,3	
		2,8			1,9
21,9	19,2		20,1	17,4	
		2,1			2,9
35,0	50,2		7,0	4,7	

höheren Temperatur t_2 und mit δ_1 die Dauer der Revolution bei der niedrigeren Temperatur t_1 , so ist die Frequenz bei der höheren Temperatur $k_2 = 1/\delta_2$ und die Frequenz bei der niedrigeren Temperatur $k_1 = 1/\delta_1$; dementsprechend wird der Exponent in Formel (11)

$$\frac{\log k_2 - \log k_1}{t_2 - t_1} = \frac{\log 1/\delta_2 - \log 1/\delta_1}{t_2 - t_1} = \frac{\log \delta_1 - \log \delta_2}{t_2 - t_1} \quad (16).$$

Da die RGT-Regel für die Frequenz gilt, so muß also auch ihr entsprechend die Abkürzung der Dauer der Revolution mit steigen der Temperatur erfolgen. Trifft dies nun auch für die einzelnen Abschnitte der Herzrevolution zu? Snyder erhielt (l. c. 82 S. 317) aus der Dauer der Systole beim Sinus wie beim Ventrikel des Frosches, für Q_{10} lauter zwischen 2 und 3 liegende Werte, dagegen schwankte Q_{10} aus der Dauer der Diastole von 1 bis 6. Der Grund ist der, daß das Ende der Diastole bzw. der Anfang der Pause in den Kurven nur schwer zu erkennen ist. Diese in der Registrierungstechnik begründete Schwierigkeit macht sich auch, wenn auch weniger, in den entsprechenden von Galeotti und Piccinini (l. c. 74) für das Schildkrötenherz abgeleiteten Werten geltend.

Aus den von Burdon-Sanderson und Page 96) bestimmten refraktären Perioden des Froschventrikels ergibt sich zwischen 12° und 27° , wie Snyder (l. c. 67 S. 359) zeigte, Q_{10} zu 2,0 mit sehr befriedigender Konstanz.

Daß eine weitere Bearbeitung der Frage des Temperatureinflusses auf die Vaguswirkung beim Warmblüterherzen vom quantitativen Standpunkt wünschenswert wäre, wurde schon (S. 42) erwähnt. Für quantitative Betrachtungen unausreichend sind auch die über den Temperatureinfluß auf die Vaguswirkung beim Kaltblüterherzen vorliegenden widerspruchsvollen Angaben, die man bei G. H. Clark 97) zusammengestellt findet. Bisher handelte es sich hierbei zumeist um die Feststellung der bei verschiedenen Temperaturen nötigen Reizschwelle, damit das Herz stillsteht. Vielleicht führt die Verfolgung des Temperatureinflusses auf das durch Vagusreizung nur verlangsamte, nicht stillstehende Herz weiter, namentlich wenn sie mit Parallelversuchen über den Einfluß der Temperatur auf den, durch Kaliumwirkung verlangsamten Herzschlag verbunden wäre. Nach einer Kurve von E. G. Martin (l. c. 75) scheint nämlich, bei gewissen K -Konzentrationen der Durchspülungsflüssigkeit, die Frequenz mit der Erhöhung der Temperatur viel weniger zuzunehmen, als von der RGT-Regel gefordert wird.

96) Burdon Sanderson und Page, On the time relations of the excitatory process in the ventricle of the heart of the frog. *Journ. of Physiol.* **2**, 384 (1880).

97) G. H. Clark, The influence of increase of temperature upon the inhibitory mechanism of the heart of the frog. *Journ. of Physiol.* **44**, 169—175 (1912). — Vgl. auch G. N. Stewart, Einfluß der Herztemperatur auf die Tätigkeit der Hemmungsnerven des Herzens. *Zs. f. Biol.* **59**, 531—560 (1913).

Nach Gaskell, Engelmann und Langendorff wird die Frequenz des ganzen Froschherzens allein durch die Temperatur des Sinus bestimmt, „während bei alleiniger Erhöhung der Kammertemperatur deren Rhythmus wie der des ganzen Herzens ungeändert bleibt“ 98).

Beim Limulusherzen hat A. J. Carlson gezeigt, daß der Ursprung des Rhythmus nicht im Herzmuskel selbst, sondern in einem „Ganglion oder Zentrum der Automatie“ liegt, da Exstirpation des letzteren sofort und für immer den Rhythmus vernichtet. Dieses Ganglion ist durch einen motorischen Nervenplexus mit dem Herzmuskel verbunden, und beide liegen so günstig auf der dorsalen Seite des Herzens, daß es A. J. Carlson bei vorsichtiger Präparation gelang, Ganglion und Herzmuskel so weit voneinander zu trennen, daß sie zwar durch die motorischen Nerven miteinander verbunden, aber jedes für sich verschiedenen Temperaturen ausgesetzt werden konnte 99). Carlson fand an solchen Präparaten, daß, wenn die Temperaturvariationen auf das ganglionfreie Ende des Herzmuskels beschränkt wurden, nur die Stärke der Schläge sich veränderte, die Frequenz jedoch unverändert blieb (l. c. 99 S. 216 u. 233). Wurden nun die Kontraktionen des konstant bei 15° gehaltenen, ganglionfreien Herzens registriert und zu gleicher Zeit die Temperatur des Ganglions von 0 bis 42° erhöht, so stieg die Frequenz. Leider kann aus den von Carlson beigelegten Kurven nur eine einzige quantitative Angabe entnommen werden: beim Steigen der Gangliontemperatur von 22 auf 27° hat sich die Frequenz verdoppelt (l. c. 99 Fig. 7 S. 221); für Q_{10} würde daraus 4 folgen, ein ungewöhnlich hoher Wert, wenn man in Betracht zieht, daß er für ein bei über 20° beginnendes Temperaturintervall gelten soll. Ein ausreichenderes Material hierüber, mit Parallelversuchen über die Temperaturabhängigkeit der Frequenz des intakten Limulusherzens, wäre willkommen.

Nachdem schon seit länger bekannt war 100) 100 a), daß auch beim Säugerherzen durch einseitige Veränderung der Temperatur der Sinusgegend die Frequenz beeinflussbar sei, haben neuerdings G. Ganter und A. Zahn 101) sowie K. Brandenburg und P. Hoffmann

98) O. Langendorff, Über den Einfluß verschiedener Temperaturen auf die Herztätigkeit. *Ergebn. Physiol.* 2, II, 520 (1903).

99) A. J. Carlson, Temperature and heart activity with special reference to the heat standstill of the heart. *Amer. Journ. of Physiol.* 15, 207—234 (1906).

100) John A. McWilliam, On the rhythm of the mammalian heart. *Journ. of Physiol.* 9, 182 (1888).

100a) H. Adam, Experimentelle Untersuchungen über den Ausgangspunkt der automatischen Herzreize beim Warmblüter. *Pflügers Arch.* 111, 607—619 (1906). — *Vorl. Mitt. Zentralbl. Physiol.* 19, 39 (1905).

101) G. Ganter und A. Zahn, Über Reizbildung und Reizleitung im Säugetierkanitz, *Die Biochem. in Einzeldarst.* I.

gleichzeitig und unabhängig die Sachlage näher präzisiert. Die letztgenannten haben durch Registrierung des Elektrokardiogramms des isolierten Herzens festgestellt, daß es nur von einer einzigen Stelle aus gelingt, die Frequenz durch Abkühlung zu verlangsamen: „nämlich von der schmalen, kaum $\frac{1}{4}$ cm breiten Grenzzone der rechten Vorkammer gegen die Einmündung der oberen Hohlvene, angefangen vom Herzohrkavawinkel dicht am Übergange zur Venenwand in der Richtung auf die untere Hohlvene laufend und in der Mitte zwischen beiden Venen endigend. Also genau die Stelle, in der von Koch der Sinusknoten beim Menschen gefunden wurde. Die Berührung der unteren Hohlvenenvorkammergrenze war ebenso unwirksam, wie die aller übrigen Herzteile. . . . Es konnte das Sinusgebiet bis auf eine schmale $\frac{1}{2}$ cm breite Brücke unter dem Herzohrkavawinkel abgetrennt werden, ohne daß der Sinusknoten die Führerrolle abgab. Nach Durchtrennung der letzten Brücke setzte plötzlich der atrioventrikuläre Rhythmus“ ein **102**).

Nach einer weiteren Veröffentlichung von Ganter und Zahn **103**) wird die Vaguswirkung auf die Vorhöfe durch Erwärmen des Sinusknotens, auf die Koordination der Herzabschnitte durch Erwärmen des Atrioventrikularknotens, aufgehoben.

Auch die Frequenz des Vogelherzens läßt sich, wie E. Mangold und Toyojiro Kato **104**) soeben mitteilen, „durch lokalisierte thermische Einwirkung von außen nur von einer der Einmündung der großen Vene benachbarten Stelle der rechten Vorhofswand aus beeinflussen“.

In einem gewissen Widerspruch zum Vorstehenden steht folgende Angabe von Moorhouse **105**): Isolierte Streifen des Katzenvorhofs schlagen spontan in Ringer-Lösung, die Frequenz des Nodalgewebe enthaltenden Streifens wird durch Temperaturveränderungen nicht in größerem Umfang beeinflußt als die Frequenz anderer Streifen aus der Sinusgegend.

herzen und ihre Beziehung zum spezifischen Muskelgewebe. *Zentralbl. Physiol.* **25**, 782 (1911). — Experimentelle Untersuchungen am Säugetierherzen über Reizbildung und Reizleitung usw. *Pflügers Arch.* **145**, 335—392 (1912).

102) K. Brandenburg und P. Hoffmann, Über die Folgen der Abkühlung des Sinusknotens und des Vorhofsknotens am isolierten Warmblüterherzen. *Zentralbl. Physiol.* **25**, 916 (1911). — Vgl. auch *Mediz. Klin.* 1912 Nr. 1.

103) G. Ganter und A. Zahn, Über die Beziehungen der Nervi vagi zu Sinusknoten und Atrioventrikularknoten. *Pflügers Arch.* **154**, 492 (1913).

104) E. Mangold und Toyojiro Kato, Über den Erregungsursprung im Vogelherzen. *Pflügers Arch.* **157**, 1 (1914).

105) O. H. K. Moorhouse, The action of various influences upon the rhythmicity of the nodal, sinus and auricular musculature of the mammalian heart. *Amer. Journ. of Physiol.* **31**, 421 (1913).

Galeotti und Piccinini (l. c. 74 S. 346) haben auch eine Kurve über den Zusammenhang der Stärke der Herzschläge, der **Schlaggröße**, mit der Temperatur gegeben. Eine Steigerung ist auch hierbei vorhanden, sie ist aber sehr viel kleiner als die RGT-Regel fordert; auch liegt das Maximum viel niedriger, als für die Frequenz, beim Emysherz schon bei 22—25°. Ausgedehntere Reihen über dieses wenig untersuchte Thema (vgl. Langendorff l. c. 98), wären erwünscht.

Die Auswurfmenge des Säugerherzens (in der Zeiteinheit) ist nach Knowlton und Starling (l. c. 80) ziemlich unabhängig von der Temperatur.

6. Das Pulsieren der Medusenglocke.

Bei der weitgehenden Analogie, die zwischen dem Herzschlag und dem Pulsieren der Glocke der Medusen besteht, war zu erwarten, daß auch die Frequenz des letzteren Vorgangs der RGT-Regel folgt. Das spärliche, in Tabelle 16 zusammengestellte Beobachtungsmaterial entspricht auch dieser Erwartung.

Tabelle 16.

Temperaturabhängigkeit der Pulsierungsfrequenz von Medusenglocken.

Temp.	Cotylorhiza		Rhizostoma		Cassiopea		Temp.
	Frqz. (Min.)	Q_{10}	Frqz. (Min.)	Q_{10}	Frqz. (Min.)	Q_{10}	
14°			80	2,6			14°
16	24	2,05			8	6,5	16
17,5			112	2,3			17,5
20	32		140		17	2,3	20
21,5			155				21,5
25					26	1,6	25
30					33		30

Die Frequenzen von *Cotylorhiza* und *Rhizostoma* hat E. Veress in Neapel beobachtet **106**), bei beiden Arten trat schon bei 24—25° Wärmelähmung ein, es wäre deshalb zu prüfen, wie weit eine Er-

106) Vgl. A. Kanitz, Biochem. Zentralbl. **11**, Referat Nr. 2891 (1911).

weiterung der Beobachtungen nach der Seite der niedrigen Temperaturen hin möglich ist. Die Frequenzen von *Cassiopea xamachana* sind „ungefähre“ Angaben von E. Newton Harvey 107). Diese Cassiopea-Art lebt in Seewasser von 29° im Durchschnitt, und zeigt schon beim Abkühlen auf 18° abnormes Verhalten, verträgt dagegen noch 42°, die Harveyschen Beobachtungen sind demnach nach oben ergänzungsbedürftig. Auch die Temperaturabhängigkeit der Frequenz der Medusenglocken, wenn der Elektrolytengehalt des Seewassers verändert wird, wäre noch zu erforschen.

7. Die rhythmischen Kontraktionen glatter Muskeln.

Die rhythmischen Kontraktionen, in welche glatte Muskeln überaus leicht, wie man zu sagen pflegt „spontan“, geraten, sind zuerst von Snyder 108) vom Standpunkt der RGT-Regel betrachtet worden.

Tabelle 17.

Temperaturabhängigkeit des spontanen Rhythmus des Frosch-ösophagus (Snyder l. c. 108).

Bis 110 Min. alte Präparate.

Temp.	Vers. 1		Vers. 2		Temp.
	Frqz. (Min.)	Q ₁₀	Frqz. (Min.)	Q ₁₀	
14°			2,0		14°
16	2,75	2,2		2,0	16
22			3,0		22
25	5,5	1,8		3,2	25
27	6,0				27
27,9	6,5				27,9
32			9,5		32
32,5	9,0	2,2		2,4	32,5
33			10,0		33
34	10,5		11,3		34

107) E. Newton Harvey, The effect of different temperatures on the medusa Cassiopea, with special reference to the rate of conduction of the nerve impulse. Carnegie Institution of Washington, Publication 132 (Papers from the Tortugas Laboratory 3) 29—39 (1911).

108) Charles D. Snyder, Der Temperaturkoeffizient für die Rhythmik der Bewegungen glatter Muskeln. Arch. (An. u.) Physiol. 1907, 126—128.

Er hat eine von Stiles **109)** mehr nebenbei angegebene Temperatur-Frequenzkurve, die Querkontraktionen eines Ösophagussegments vom Frosch betreffend, durch zwei Versuchsreihen vermehrt und aus ihnen, sowie aus einer Tabelle von R. Magnus **110)**, die Pendelbewegungen des Katzendünndarms in gut sauerstoffhaltiger Lockescher Lösung betreffend, Temperaturquotienten mittels der unzutreffenden Formel

$$Q_{10} = \frac{10 k_2}{k_1 (t_2 - t_1)} \quad (17)$$

berechnet. Ein Teil der Beobachtungen von Snyder (mit den neu-berechneten Q_{10} -Werten) ist auf der vorhergehenden S. 52 in Tabelle 17 wiedergegeben, die Magnusschen Beobachtungen enthält Tabelle 18.

Tabelle 18.

Temperaturabhängigkeit der Pendelbewegungen des Katzen-dünndarms (Beobachtungen von Magnus l. c. 110).

Unter Sek. ist die Dauer je einer Kontraktion in Sekunden angegeben.

Temp.	Sek.	Q_{10}
42°	3,3	4,7
40	4,5	2,6
37	6,0	1,8
32	8,0	2,1
29	10	3,2
23	20	3,9
20	30	2,1
16	40	23
12,5 *)	120	4,2
7,5 *)	240	4,0
5,5 *)	320	

*) Bei ca. 14° erlöschen die spontanen Kontraktionen, auf Reiz reagiert aber der Darm noch durch je eine ganz regelmäßig verlaufende Kontraktion von der angegebenen Dauer.

Aus den Kontraktionen des Froschmagens in gut gelüfteter Ringer-Lösung haben V. De Bonis und L. Midulla **111)** zwischen 2 und 37° Q_{10} fast konstant gleich 2 erhalten, wie Tabelle 19 mit einer Anzahl ihrer Beobachtungen zeigt.

Hinzufügung von Adrenalin oder von Hypophysenauszug machte die Kontraktionen unregelmäßig und setzte die Frequenz herab, Kokain erhöhte die Frequenz, wobei diese, sowohl hinsichtlich ihres zeitlichen Verlaufs wie ihrer Temperaturabhängigkeit, regelmäßig blieb. Diese günstigen Ergebnisse sind etwas auffallend, weil nach Stiles (l. c. 109) nur die Kontraktionen des Froschöso-phagus regelmäßig verlaufen, die des Magens und Darmes dahingegen unregelmäßig und durch größere Pausen unterbrochen, erfolgen sollen.

Tabelle 19.

Temperaturabhängigkeit des spontanen Rhythmus des Froschmagens (De Bonis und Midulla l. c. 111).

Vers. Nr.	Temp. ₂	Temp. ₁	Frqz. ₂ (Sek.)	Frqz. ₁ (Sek.)	Q_{10}
11	37	20	2,1	0,8	1,8
1	30	20	1,6	0,8	2,0
4	30	20	0,7	0,3	2,3
13	30	20	2,2	1,1	2,0
10	18	9	0,8	0,4	2,2
8	18	2	0,8	0,2	2,4

Nach einer, noch nicht ausführlich veröffentlichten, Angabe Laqueurs **112)**, erfolgen die Pendelbewegungen des Dünndarms der Maus etwa 4mal schneller als die des Katzendünndarms, und folgen ebenfalls der RGT-Regel.

Wie Magnus **113)** dargetan hat, ist der Auerbachsche Plexus für das Stattfinden der Pendelbewegungen des Darmes unentbehrlich.

109) Percy G. Stiles, On the rhythmic activity of the oesophagus and the influence upon it of various media. Amer. Journ. of Physiol. 5, 338 (1901).

110) R. Magnus, Versuche am überlebenden Dünndarm von Säugetieren. I. Mitt. Pflügers Arch. 102, 143 (1904).

111) V. De Bonis und L. Midulla, Influenza della temperatura sui movimenti dello stomaco di rana. Archivio di fisiol. 9, 367—376 (1911).

112) E. Laqueur, Int. Physiol. Kongr. Groningen 1913.

113) R. Magnus, Pflügers Arch. 102, 349 (1904).

Es sind demnach nervöse Prozesse, deren der RGT-Regel entsprechender Verlauf, durch die entsprechende Temperaturabhängigkeit der Rhythmik dieser glatten Muskeln zum Ausdruck gelangt. Glatte Muskeln nehmen aus isotonischen und sogar aus hypertonischen Lösungen noch Wasser auf **114**), es wäre deshalb zu prüfen, ob beim Einsetzen der „spontanen“ Kontraktionen bereits eine meßbare Wasseraufnahme (Gewichtszunahme) stattgefunden hat.

Daß in der Tat die Bezeichnung „spontane Rhythmik“ nur eine erste, grobe Umschreibung des Sachverhaltes darstellt, lehrt Tabelle 20. Sie stammt von G. Buglia **115**) und wurde gewonnen, indem je ein, von jungen (10—15 Tage alten) Hühnchen stammendes, Ösophaguspräparat in Ringer-Lösung der angegebenen Temperatur gebracht, und nach verschiedenen Zeiten die Kontraktionsfrequenz bestimmt wurde.

Tabelle 20.

Temperaturabhängigkeit der Kontraktionsfrequenz des jungen Hühnerösophagus (Buglia l. c. **115**).

Temp.	Zahl der Kontraktionen in 30 Min. nach			Temp.
	1 Stunde	3 Stunden	6 Stunden	
9°	0	0	0	9°
13	0	10	6	13
15	0	41	32	15
17	35	50	40	17
21,5	110	105	82	21,5
25	145	115	53	25
26	117	110	24	26
30	60	55	0	30
35	60	12	0	35
40	33	0	0	40
45	10	0	0	45

Tabelle 20 ist nach verschiedener Richtung interessant: so für die außerordentliche Steilheit der Temperaturfrequenzkurve, für das

114) E. B. Meigs, Contributions to the general physiology of smooth and striated muscle. Journ. of exper. Zool. **13**, 497 (1912).

115) G. Buglia, Neue Untersuchungen über die glatten Muskeln, V. Untersuchungen über die „optimale“ Temperatur für die Funktion des glatten Muskelgewebes (Experimente am Hühnerösophagus). Zs. Biol. **55**, 384.

zeitliche Sinken des „Optimums“, für die niedrige Lage desselben, da es sich doch um das Organ eines Warmblüters handelt, und endlich für das Auftreten von Kontraktionen nach 3 und 6 Stunden bei Temperaturen, bei denen vorher keine Kontraktion zu verzeichnen war.

8. Der Atemrhythmus.

Die Temperaturabhängigkeit des Atemrhythmus weist eine größere Mannigfaltigkeit auf.

Die erste Angabe, daß der Atemrhythmus der RGT-Regel folgt, bezog sich auf die Fische und stammt von mir (l. c. 69 S. 601, Fußnote). Ich war auf Grund des in Tabelle 21 benutzten Beobachtungsmaterials von Taco Kuiper **116)** sowie durch eine Angabe Bethes **117)** zu dieser Ansicht gelangt.

Tabelle 21.

Temperaturabhängigkeit der Atmungsfrequenz von
Barbus fluviatilis.

Versuchsdaten

l. c. 116 S. 48—50.			l. c. 116 S. 55—57.		
Temp.	Frqz. (Min.)	Q_{10}	Temp.	Frqz. (Min.)	Q_{10}
11,8°	60—66	2,4	11,6°	72—66	2,5
16	96		8,2	48	
19	126		6	42 *)	
22	156—162	2,2	5	36 *)	
25	186—204		4	**)	

*) Nach vorübergehender Inhibition.

**) Inhibition.

Meine im Jahre 1907 gemachte Angabe ist durch inzwischen veröffentlichte Beobachtungen Baglionis **118)** auf eine sehr breite Grundlage gestellt worden. Baglioni hat die „Atemzyklen“ von

116) Taco Kuiper, Untersuchungen über die Atmung der Teleostier. Pflügers Arch. **117**, 1 (1907).

117) A. Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, 404. Leipzig 1903.

118) S. Baglioni, Der Atmungsmechanismus der Fische. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Atemrhythmus. Zs. allg. Physiol. **7**, 248—250 (1908).

17 Fischarten, die in den großen Aquarien der Neapler zoologischen Station, zum Teil seit mehreren Jahren lebten, Anfang August bei einer Wassertemperatur von 23° und Anfang Dezember bei einer Wassertemperatur von 14° gezählt. Die fast ausnahmslos an denselben Individuen gefundenen Frequenzen (Atemzyklen pro Minute) und die daraus resultierenden Q_{10} -Werte enthält Tabelle 22. Nur bei den 4 mit einem Sternchen versehenen Fischarten fällt Q_{10} außerhalb der RGT-Regel. Wie indessen Baglioni ausführt, vertragen *Dactylopterus* und *Balistes* nicht die niedrige Temperatur, und bei *Muraena* handelte es sich um ein krankes Exemplar. So bleibt als einzige Ausnahme *Serranus hepatus*, wobei aber vielleicht ein Druckfehler oder Versehen vorliegt.

Tabelle 22.

Atmungsfrequenz verschiedener Fische bei 14° und 23°
(Beobachtungsdaten von Baglioni l. c. 118).

Name des Fisches	Frqz. (Min.) bei		Q ₁₀
	23°	14°	
Knochenfische.			
<i>Serranus scriba</i>	56	24	2,6
* <i>Serranus hepatus</i> (gigas)	30—36	4—6	ca. 8,3
<i>Scorpaena porcus</i>	18	7—9	2,5
<i>Trachinus draco</i> (großes Exempl.) .	26	12	2,4
„ „ (mittleres „) .	44	12	4,5
<i>Uranoscopus scaber</i>	37—40	12	3,55
<i>Trigla corax</i>	89	48—54	1,85
* <i>Dactylopterus volitans</i>	38—40	34	1,2
<i>Gobius paganellus</i>	30	18	1,8
<i>Blennius gattorugine</i>	120	36—40	3,6
<i>Labrus festivus</i>	150	50	3,4
<i>Conger vulgaris</i>	48	16	3,4
* <i>Muraena helena</i>	26	20	1,3
<i>Syngnathus acus</i>	68	30	2,5
* <i>Balistes capriscus</i>	100	84	1,2
Knorpelfische.			
<i>Scyllium catulus</i>	52	28	2,0
<i>Squatina angelus</i>	122—134	60	2,3
<i>Torpedo ocellata</i>	60	18—20	3,6

Die in Tabelle 23 mitgeteilten an *Apogon rex mullorum* gemachten Zählungen von Polimanti **119**) bilden eine weitere Bestätigung meiner Angabe. Die in Tabelle 23 weiter aufgenommenen Angaben desselben Autors **120**) über *Sepia officinalis* zeigen, daß die RGT-Regel auch für die Atmungsfrequenz der Kephelopoden zutrifft.

Bei Forellenembryonen hat Babák **121**) eine Vermehrung der Kiemenatembewegungen nur bis 15° beobachtet, nachher bestand ungefähr dieselbe Frequenz bis etwa 20°, bei weiterer Steigerung der Temperatur sank die Frequenz rasch.

Tabelle 23.

Temperaturabhängigkeit der Atmungsfrequenz von *Apogon rex mullorum* (Polimanti l. c. 119) und von *Sepia officinalis* (l. c. 120).

Apogon rex mullorum.			Sepia officinalis.		
Temp.	Frqz. (Min.)	Q ₁₀	Temp.	Frqz. (Min.)	Q ₁₀
10°	14—18	2,8	11°	30—33	2,3
15	24—30	2,1	16	45—49	1,8
20	36—42	2,6	21	60—66	2,5
25	60—66		26	90—110	

Bei den Libellenlarven ist in ausgekochtem Wasser eine ununterbrochene, ganze Stunden regelmäßig fortgesetzte, rhythmische Ventilation des Enddarmes (wo hochentwickelte Tracheenkiemen den äußeren Atmungsgaswechsel vollführen) beobachtbar. Ist das Wasser sauerstoffhaltig, so beobachtet man entweder ununterbrochene, aber seltenere und kleinere Atembewegungen, oder, bei größerem Sauerstoffgehalt, apnoäische Zustände, die mit Perioden von schwachen und seltenen Atembewegungen abwechseln. Die Vorgänge sind gut regis-

119) O. Polimanti, Einfluß niedriger Temperaturen auf die Pigmentierung und Atmung von *Apogon rex mullorum* C. Bp. Zentralbl. Physiol. **25**, 1213 (1912).

120) O. Polimanti, Beiträge zur Physiologie von *Sepia officinalis* L. Arch. (An. u.) Physiol. 1912, 160.

121) Edw. Babák, Die Synchronie des Atem- und Herzrhythmus bei den Fischembryonen und der Einfluß der Temperatur. Unter Mitwirk. von J. Hepner. Folia neurobiol. **6**, 367 (1912).

trierbar und Babák und Roček **122**) haben den Einfluß der Temperatur eingehend untersucht. Es ergab sich, wie Tabelle 24 zeigt, daß die Atmungsfrequenz mit steigender Temperatur bei O-Mangel weit mehr zunimmt als bei O-Überschuß. In beiden Fällen besteht zwischen 14—19° eine auffallend geringe Temperaturabhängigkeit, Q_{10} fällt auf 1,5—1,6.

Auch die Atembewegungen der Kaulquappen werden durch Temperaturerhöhung in ausgekochtem Wasser mehr beschleunigt als in sauerstoffhaltigem; dahingegen ist die Wirkung der Temperaturerhöhung bei der (Äther-)Narkose geringer als in der Norm **123**).

Tabelle 24.

Temperaturabhängigkeit der Atmungsfrequenz der Libellenlarve (Babák und Roček l. c. 122 S. 488).

Temp.	O - Mangel		O - Überschuß		Temp.
	Frqz. (50 Sek.)	Q_{10}	Frqz. (50 Sek.)	Q_{10}	
4°	15	3,3	11,5	3,2	4°
8	26		17		8
9	27		19		9
10		3,6	23	1,9	10
12	38		25		12
14	51		28		14
15	52	1,6	32	1,5	15
18	59		35		18
19			38		19
22	84	2,4		1,8	22
23	97		44		23
25	108		48	1,9	25
26		1,4	53		26
28			60		28
30	128		72	3,0	30
31		1,6	83		31
32	141			1,5	32
34	146				34
35			97		35
37			98		37

122) Edw. Babák und J. Roček, Über die Temperaturkoeffizienten des Atemrhythmus bei reicher und bei ungenügender Versorgung des Atemzentrums mit Sauerstoff. Pflügers Arch. **130**, 477—506 (1909).

Den Atembewegungen des Frosches hat allerjüngst Babák¹²⁴⁾ eine ausführliche Studie gewidmet. Er gelangt darin zu der Auffassung, daß beim Frosch zweierlei Atembewegungen zu unterscheiden sind: die Kehloszillationen, die nur den Pharynx durchlüften, und die eigentlichen Lungenatembewegungen. Bei gewöhnlicher Temperatur sind die Kehloszillationen ganz vorherrschend, da erst in einer oder einigen Minuten je eine Lungenatembewegung erfolgt. Mit Steigerung der Temperatur nehmen die Lungenatembewegungen sprunghaft zu, bei 25° sind 20 und mehr in der Minute beobachtbar; dahingegen wird die Frequenz der Kehloszillationen durch die Temperatursteigerung nur sehr wenig erhöht. Letzteres steht mit früheren Angaben von Pari¹²⁵⁾ in Widerspruch, aus dessen Beobachtungen für 4—19° (also für das Temperaturintervall, wo so gut wie nur Kehloszillationen erfolgen) Q_{10} sich zu rund 2 ergibt.

Die verwickelte Natur des Atembildes des Frosches beeinträchtigt den Wert der Untersuchungen, in denen der Frosch als Versuchsobjekt gedient hat bei Beantwortung der Frage, inwieweit die Atmungsfrequenz von der Temperatur des Gehirns (des Atemzentrums) bestimmt wird. Außer Pari (l. c. 125) hat T. B. Robertson¹²⁶⁾ an dem Frosch in dieser Richtung experimentiert. Robertson hat über das freigelegte Kopfmarg Ringer-Lösung verschiedener Temperatur geleitet und eine der RGT-Regel entsprechende Änderung der Kehloszillationen konstatiert. — Geeigneter für solche Experimente erscheinen die Fische an denen schon Bethe (l. c. 117) gezeigt hat, daß Erwärmung bzw. Abkühlung des Gehirns den Atemrhythmus beschleunigt bzw. verlangsamt und daß diese Frequenzänderung nur allmählich, d. h. nachdem das Gehirn die neue Temperatur angenommen hat, erfolgt.

Mit der Atmungsfrequenz der Warmblüter hat sich vom Standpunkt der RGT-Regel S. Scigliano¹²⁷⁾ beschäftigt. Er hat durch

123) F. Vanysek und V. Laufberger, *Biologické Listy* 2 (1913). (Nach Biochem. Zentralbl. 15, Ref. Nr. 2900).

124) Edw. Babák, Über die Kehl- und Lungenatembewegungen der Amphibien und ihre Regulation. *Pfügers Arch.* 154, 66 (1913).

125) Giulio A. Pari, Sul meccanismo e sul ritmo respiratorio della rana normale e della rana vagotomizzata. *Archivio di fisiol.* 3, 283 (1906).

126) T. Brailsford Robertson, Sur la dynamique chimique du système nerveux central. *Arch. internat. Physiol.* 6, 388 (1908).

127) S. Scigliano, Influenza della temperatura sul ritmo respiratorio. *Archivio di fisiol.* 9, 297—306 (1911).

kalte oder heiße Bäder die Körpertemperatur von Meerschweinchen verändert und die Rektumtemperatur gemessen. Die Ergebnisse sind widerspruchsvoll: In einem Erwärmungsversuch betrug die Atemfrequenz bei 39° 66 p. Min. und stieg ganz regelmäßig einem Temperaturquotienten von 2,7 entsprechend auf 144 p. Min. bei 47°, bei welcher Temperatur das Tier starb. In den Abkühlungsversuchen blieb indessen verschiedentlich die Atmungsfrequenz zunächst unverändert, um dann, als die Temperatur auf ca. 25° heruntergegangen war, plötzlich stark zu fallen. [In den bereits in anderem Zusammenhang (S. 45) erwähnten Fällen, wo die Körpertemperatur von Kaninchen durch toxische Eingriffe (l. c. 89 u. 90) herabgesetzt wurde, fiel auch die Atemfrequenz ungefähr der RGT-Regel entsprechend.]

Aus einigen an fiebernden Menschen gemachten Zählungen Sciglianos ergibt sich $Q_{10} = 1,8$ bis 2,8, er hat aber auch Fälle angeführt wo $Q_{10} > 5$ war.

Endlich ist an dieser Stelle die, vorzugsweise beim Hund **128)**, aber auch bei algerischen Sauriern **129)** etwa bei 39° plötzlich auftretende Wärmepolypnoë zu erwähnen, wobei die Atemfrequenz auf 300 und mehr p. Min. ansteigt.

9. Die pulsierenden Vakuolen der Infusorien.

M. J. Rossbach **130)** hat vor mehr als vierzig Jahren den Einfluß der Temperatur auf die rhythmische Größenveränderung der sog. kontraktilen oder pulsierenden Vakuolen der Infusorien zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung gemacht. Er fand bei den von ihm untersuchten Ciliaten „die Regelmäßigkeit des Rhythmus und die Empfindlichkeit gegen Temperaturunterschiede erstaunlich. An allen Exemplaren derselben Spezies“ erhielt er bei konstanter Temperatur „immer und ohne Ausnahme dieselben Zahlen“, und „abgerechnet von

128) R. Nikolaides und S. Dontas, Wärmезentrum und Wärmepolypnoe. Arch. (An. u.) Physiol. 1911, 249 (dort Literatur).

129) J. P. Langlois, De la polypnée thermique chez les animaux à sang froid. C. r. 133, 1017.

130) M. J. Rossbach, Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen und ihr Verhalten gegen physikalische Agentien und Arzneimittel. Verhandl. physik. mediz. Gesellsch. Würzburg N. F. 2, 179—242 (1872).

der höchsten Temperatur“ blieb „bei langer Einwirkung die Pulsation konstant“.

Ich habe vor bald acht Jahren (l. c. 43 S. 13) das in dieser Arbeit Rossbachs enthaltene Beobachtungsmaterial, sowie neuere *Glaucoma colpidium* betreffende Angaben Degens **131)** benutzt, um das Zutreffen der RGT-Regel zu zeigen. In Tabelle 25 sind meine Rechnungen zusammengestellt.

Tabelle 25.

Temperaturabhängigkeit der Frequenz der pulsierenden Vakuolen der Infusorien (Kanitz l. c. 43 S. 14).

Unter Sek. ist die Dauer einer Pulsation in Sekunden verzeichnet.

Temp.	Euplotes Charon		Stylonychia pustulata		Chilodon cucullulus		Glaucoma colpidium		Temp.
	Sek.	Q_{10}	Sek.	Q_{10}	Sek.	Q_{10}	Sek.	Q_{10}	
3°							120		3°
5	61,5		18		9		50		5
7		1,65		1,65		1,9	30		7
9					7				9
10	48		14			1,7		3,0	10
19		1,7		2,15			10		19
20	28		6		4			1,7	20
24	23,5			1,8					24
27			4				6,5		27
30	23		4						30

Seitdem hat R. Burian **132)** auf eine an *Vorticella* erhaltene Beobachtungsreihe von Giuseppina Ostermann **133)** hingewiesen, die auch die von mir aufgezeigte Beziehung ergibt. Eine weitere Bestätigung bildet eine *Paramaecium caudatum* betreffende Beobachtungsreihe von Khainsky **134)**.

131) Albert Degen, Untersuchungen über die kontraktile Vakuole und die Wabenstruktur des Protoplasmas. Bot. Zeitung **63**, Abt. 1, 163 ff. (1905).

132) R. Burian, Die Exkretion. Handb. der vergl. Physiol. (Winterstein) **2**, II, 263.

133) Giuseppina Ostermann, Ricerche fisiologiche e tossicologiche sulle Vorticelle. Archivio di fisiol. **1**, 1 (1904).

134) A. Khainsky, Zur Morphologie und Physiologie einiger Infusorien (*Paramaecium caudatum*) auf Grund einer neuen histologischen Methode. Arch. Protistenkunde **21**, 26—33 (1910).

Die hinsichtlich der Interpretation der Erscheinung zwischen mir und dem letzterwähnten Autor bestehende Meinungsdivergenz rührt nur daher, daß Khainsky in meine sehr kurzen und vorsichtigen Ausführungen mehr hineininterpretieren will, als ich gesagt habe.

10. Die rhythmischen elektrischen Erscheinungen.

R. Dittler und N. P. Tichomirow **135)** haben von den (anfänglich) rhythmischen Schwankungen des Aktionsstromes im kurariisierten Sartorius des Frosches, mittels des Saitengalvanometers eine Reihe von Kurven aufgenommen, aus denen sich bei Winterfröschen die Dauer einer Periode bei 18° zu im Mittel 16σ , bei 4° zu im Mittel 40σ (σ = tausendstel Sekunde) ergibt. Die Autoren konstatieren die Gültigkeit der RGT-Regel und berechnen Q_{10} zu **1,9**.

Der Eigenrhythmus ist außer von der Temperatur, weitgehend nur noch von der Jahreszeit, d. h. von der stofflichen Beschaffenheit des Muskels, abhängig. So geht im Sommer die Dauer einer Periode bei 18° auf $< 9 \sigma$ hinunter. Leider wurde an Sommerfröschen die Periodendauer bei 4° nicht bestimmt.

Nach einigen wenigen, orientierenden Versuchen von Dittler und Oinuma **136)** wäre die RGT-Regel auch für den Schildkrötenmuskel, dessen Periodendauer bei 20° im Winter zu 26 — 32σ , im Sommer zu 16 — 25σ gefunden wurde, als gültig anzusehen.

S. Garten **137)** Saitengalvanometerkurven vom Aktionsstrom des von Blut durchströmten, vom Nerven aus gereizten Gastroknemius des Kaninchens, zeigen das Zutreffen der RGT-Regel für den elektrischen Eigenrhythmus des quergestreiften Warmblütermuskels. Als mittlere Periodendauer der ersten 4 bis 8 Rhythmen fand Garten bei 24 — 26° 10 — 11σ , bei 35 — 37° $2,5$ — $5,5 \sigma$, also $Q_{10} = \text{ca. } 2,5$. Hervorzuheben ist die, auch von Garten bemerkte Eigentümlichkeit, daß sich der Rhythmus bereits bei 39 — 40° wieder

135) Rudolf Dittler und N. P. Tichomirow, Zur Kenntnis des Muskelrhythmus. Pflügers Arch. **125**, 111 (1908).

136) R. Dittler und Soraku Oinuma, Über die Eigenperiode quergestreifter Skelettmuskeln nach Untersuchungen an der Schildkröte. Pflügers Arch. **139**, 292 (1911).

137) S. Garten, Beiträge zur Kenntnis des Erregungsvorganges im Nerven und Muskel des Warmblüters. Zs. Biol. **52** (N. F. **34**), 534 (1908/9).

verlangsamt, was wir auch bei der Frequenz des isolierten Säugerherzens (S. 37) gesehen haben.

Die Periodendauer der Aktionsstromschwankungen im Ischiadikus des Kaninchens sind, nach derselben Arbeit Gartens (l. c. 137), entweder mit denen im Gastrocnemius gleich, oder eine Kleinigkeit kürzer (bei 37° mitunter $< 2 \sigma$), folgen also gleichfalls der RGT-Regel.

Auch die Oszillationsfrequenzen der bei natürlicher Innervation im Nervus phrenicus und im Zwerchfell des Kaninchens auftretenden Aktionsströme scheinen nicht mit der RGT-Regel zu kollidieren; das erhebliche Schwanken der bei ein und derselben Temperatur gefundenen Frequenzen **138**) verbietet allerdings das Anführen von Belegen.

Dagegen trifft nach E. Th. von Brücke **139**) die RGT-Regel für den Musc. retractor penis des Hundes nicht zu. Dies für alle glatten Muskeln verallgemeinern zu wollen, wäre aber verfrüht angesichts des sehr subtilen und ephemeren Vorganges, um den es sich beim elektrischen Rhythmus handelt, der ja selbst in günstigen Fällen nur wenige Mal sich wiederholen läßt und selten zehn einigermaßen gleiche Rhythmen zeigt (vgl. l. c. 137 S. 551, 544, 545; l. c. 135 S. 121; l. c. 136 S. 313).

Diese Subtilität des elektrischen Rhythmus ist eine Mahnung allzu ins Einzelne gehende, quantitative Betrachtungen, wie sie in einer Arbeit von H. Piper **140**) zu finden sind, zu vermeiden.

Wenn man den Kopf einer Schildkröte faßt und unter dem Schild hervorzieht, so strebt das Tier mit großer Kraft, seinen Kopf zurückzuziehen. Piper hat die hierbei im Muskel vor sich gehenden Aktionsströme bei verschiedenen Temperaturen registriert und behauptet, daß man ohne weiteres sieht, daß von 4° bis 40° eine lineare Temperaturabhängigkeit besteht. Ich kann ihm hierin nicht bei-

138) Rudolf Dittler und Siegfried Garten, Die zeitliche Folge der Aktionsströme in Phrenicus und Zwerchfell bei der natürlichen Innervation. Zs. Biol. **58**, 421—450 (1912).

139) E. Th. von Brücke, Beiträge zur Physiologie der autonom innervierten Muskulatur. I. Die elektromotorischen Wirkungen des Musculus retractor penis im Zustande tonischer Kontraktion. Pflügers Arch. **133**, 333 (1910).

140) H. Piper, Weitere Untersuchungen über die natürliche Innervation von Muskelkontraktionen. Der Temperaturkoeffizient der Rhythmik in Muskel und Nerv. Arch. (An. u.) Physiol. 1910, 207—222.

pflichten; in der von ihm mitgeteilten Figur liegen die eingezeichneten Frequenzen so, daß man auch eine zur Temperaturachse anfänglich konvexe Kurve statt der geraden Linie ziehen könnte. Ich sehe indessen davon ab, dies hier ad oculos zu demonstrieren, weil die von Piper beigegebenen Aktionsstromkurven keineswegs eine so einfache Gestalt zeigen, daß man für jede Temperatur ganz bestimmte Frequenzen angeben könnte; man kann oft nicht entscheiden, was als „Hauptwelle“ zu zählen und was als „superponierte Nebenzacke“ nicht zu zählen ist. Ich begnüge mich deshalb mit der Angabe, daß die Frequenz p. Sek. bei 12° 16—20, bei 20° 25—30, bei 28° 40 bis 45 zu betragen scheint, woraus für Q_{10} etwa 1,7 folgen würde.

Es bildet für den Leser der Piperschen Arbeit eine gewisse Überraschung, daß Piper zu einer so bestimmten Formulierung hinsichtlich der Gestalt der Temperatur-Frequenzkurve gelangt, da er vorher sich über die Unregelmäßigkeit der Aktionsstromkurven (das Temperaturintervall von 18 — 30° ausgenommen) ausführlich verbreitet (l. c. 140 S. 218 u. 219).

Mit dem Temperatureinfluß auf die Schlagfolge des elektrischen Organs des Zitterwelses (*Malapterurus electricus*) hat sich Izuo Koike 141) eingehend beschäftigt. Er traf Vorsorge, daß sich der Fisch vor dem Versuch erst einige Zeit in gut durchlüftetem Leitungswasser der Versuchstemperatur befand.

Außer den spontanen Entladungen des Fisches, deren Bedingungen noch vielfach der weiteren Erforschung bedürfen, reagiert der Zitterwels auf elektrische, und viel leichter auf mechanische Reizung der Haut mit einem Schlag, der aus 2 bis 3, selten 5 bis 6 $\frac{1}{15}$ — $\frac{1}{4}$ Sek. langen Perioden besteht, deren Abhängigkeit hinsichtlich Dauer und Zahl von den Außenbedingungen gleichfalls noch nicht ausreichend geklärt ist.

Diese von Garten 142) als Perioden zweiter Ordnung bezeichneten Schläge, bestehen aus vielen Einzelschlägen, Perioden erster Ordnung, und letztere wurden von Koike mit dem Saitengalvanometer registriert und ausgezählt. Die Durchsicht von Koikes Tabellen ergibt, daß die ersten Glieder der Perioden erster Ordnung,

141) Izuo Koike, Über die Schlagfolge des elektrischen Organs des Zitterwelses. Zs. Biol. 54, 431—454 (1910).

142) S. Garten, Über einen Fall von periodischer Tätigkeit der Ganglienzelle. Nach Versuchen an *Malapterurus electricus*. Zs. Biol. 54, 399—430 (1910).

Kanitz, Die Biochem. in Einzeldarst. I.

namentlich die zweite bis fünfte Periode, außerordentlich gleich sind und, wie Koike ausführt (l. c. 141 S. 443) und unsere Tabelle 26 zeigt, durchaus der RGT-Regel entsprechen.

In Stab I der Tabelle 26 sind die Mittelwerte aus einigen mit einem größeren Tier angestellten Versuchen enthalten; die Werte von Stab II wurden an einem kleineren, ca. 12 cm langen Fisch, dem Hauptversuchsobjekt, gefunden, und sind gewöhnlich das Mittel aus 5 unabhängigen, meistens an verschiedenen Tagen erhaltenen Reihen mit je 5 Perioden, also aus insgesamt 25 Beobachtungen. [Da die Periodendauer das Reziproke der Frequenz bzw. der Geschwindigkeit des Vorganges ist, so wurde Q_{10} natürlich nach Formel (16) berechnet.]

Tabelle 26.

Temperaturabhängigkeit der „Perioden erster Ordnung“ des elektrischen Organs des Zitterwelses (Koike l. c. 140).

Unter σ ist die Dauer einer Periode in $\frac{1}{1000}$ Sek. angegeben.

Temp.	I		II		Temp.
	σ	Q_{10}	σ	Q_{10}	
12,1°			9,8		12,1°
13,5	9,3	2,7	6,9	2,7	13,5
15,7					15,7
18,0					18,0
21,0					21,0
23,5	3,4	2,0	3,1	3,2	23,5
24,5			2,5		24,5
25,5	3,05	2,0	2,2	1,8	25,5
32			1,5		32
33,5	1,65				32,5

Innerhalb des in Tabelle 26 enthaltenen Temperaturbereiches vertragen die Zitterwelse ohne jeden Schaden die weitgehendste Temperaturänderung, wenn sie nur langsam genug vorgenommen wird. Unter 12° erlischt die reflektorische Tätigkeit und bei 10° kommt auch die Atmung der Fische zum Stillstand. Auch nach oben reichen die Beobachtungen soweit wie möglich, indem bei 37° die Zitterwelse sterben.

Die Reflexzeit geht mit steigender Temperatur im allgemeinen ebenfalls stark herab, aber Koikes diesbezüglichen Beobachtungen (l. c. 141 S. 453) enthalten auch mehrere Ausnahmen.

Garten hat durch Anwendung einseitiger Temperaturveränderungen den Nachweis geführt, daß jede Periode erster Ordnung je einem zentralen Innervationsimpuls entspricht. Beim Zitterwels wird das elek-

trische Organ von je einer einzigen, auf jeder Seite am Anfang des Rückenmarkes liegenden Riesenganglienzelle innerviert. Garten (l. c. 142) konstruierte nun einen Drahtkäfig, worin Kopf und Kiemen (also die Ganglienzellen) von Wasser niedrigerer Temperatur als der übrige Körper des Fisches umspült wurden. Die Zeitdauer der Perioden war alsdann dieselbe, wie wenn der ganze Körper des Zitterwelses sich in Wasser von der Temperatur des Kopfwassers befunden hätte. Es trat hierin auch keine Änderung ein, wenn die vorderen Äste des Nervus electricus durchschnitten wurden.

Bereits vor Garten hat Florence Buchanan **143)** einseitige Temperaturänderungen zur Trennung peripherer und zentraler Rhythmen beim Frosch benutzt.

II. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven.

Die interessante Frage, ob die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven der RGT-Regel folgt? ist von Snyder (l. c. 44) angeschnitten und, auf Grund der damals vorliegenden Messungen von Nicolai **144)** und v. Miram **145)**, in bejahendem Sinne beantwortet worden. Gegen die Heranziehung dieses Beobachtungsmaterials, bzw. gegen die Durchführung der rechnerischen Behandlung durch Snyder, hat indessen S. S. Maxwell **146)** **147)** berechnigte Einwände erhoben.

Miram's Angaben über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Froschischiadikus sind unverwendbar, weil sie nur in einer Kurve zusammengefaßte Mittelwerte aus einigen Beobachtungen sind. Nicolai macht zwar über seine Messungen der Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Riechnerven des Hechtes detaillierte Angaben, er hat auch Sorgfalt auf die Temperaturbestimmungen verwendet, die unvermeidlichen, systematischen

143) Florence Buchanan, The electrical response of muscle to voluntary, reflex, and artificial stimulation. *Quart. Journ. of exper. Physiol.* **1**, 211—242 (1908)

144) Fr. G. Nicolai, Über die Leitungsgeschwindigkeit im Riechnerven des Hechtes. *Pflügers Arch.* **85**, 65—85 (1901). — Vgl. auch *Arch. (An. u.) Physiol.* 1905, Suppl. 361 u. 370.

145) v. Miram, Über die Wirkung hoher Temperaturen auf den motorischen Froschnerven. *Arch. (An. u.) Physiol.* 1906, 533—543.

146) S. S. Maxwell, Is the conduction of nerve impulse a chemical or a physical process? *Journ. of biol. Chem.* **3**, 359—385 (1907).

147) Vgl. auch Jacques Loeb, T. Brailsford Robertson, S. S. Maxwell, Theo C. Burnett, On the encouragement of Mr. Charles D. Snyder. *Science (N. F.)* **28**, 645—648 (1908).

Versuchsfehler sind jedoch groß. Aus ein und derselben Bestimmung ergeben sich z. B. die Fortpflanzungsgeschwindigkeiten zu 6,4—10,4 cm/sek bei 6,5° und zu 15,7—21,1 cm/sek bei 19,5°, je nach der Berechnungsweise, die man anwendet. Man kann deshalb nicht mehr behaupten als, daß Nicolais Messungen nicht der RGT-Regel widersprechen.

In der Hoffnung, eine präzisere Antwort zu erhalten, hat Maxwell (l. c. 146) zahlreiche Bestimmungen an einem prinzipiell sehr günstigen Objekt, am Fuß-(Pedal-)Nerven einer Riesennacktschnecke *Ariolimax columbianus*, nach der Helmholtzschen Versuchsanordnung ausgeführt.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit ist in diesem Nerven von der Größenordnung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Hechtolfaktorius, dabei ist die verwendbare Nervenlänge ca. 10 cm, also ein Vielfaches der des Riechnerven des Hechtes. Die Schwäche des Objektes liegt im Registriermuskel (einige cm des hinteren Endes des Fußes): Die Kontraktion und Relaxation erfolgen nur langsam, der Muskel hat die Neigung in spontane rhythmische Kontraktionen zu geraten, die Dosierung des maximalen Reizes ist, wegen der enormen Tonusschwankungen, schwierig.

Diese Umstände beeinflussen die Resultate sehr. Wenn man auch von den ganz herausfallenden Werten, die Maxwell mitunter erhielt, absieht, so schwanken doch noch die von ihm gefundenen Fortpflanzungsgeschwindigkeiten zwischen 34 und 58 cm/sek bei 20,5 bis 21,5° und zwischen 21 und 34 cm/sek bei 10,5 bis 11,5°. Der Mittelwert, der sich für Q_{10} für dieses Temperaturintervall ergibt, beträgt nur 1,6. Das Gesamtmittel aller sich über das Temperaturintervall 0 bis 30° erstreckenden Q_{10} -Werte ist etwas höher, 1,78, infolge eines leichten Ansteigens der Temperaturquotienten mit fallender Temperatur. Eine Wiederholung der Messungen nach einer anderen Methode — Registrierung des Aktionsstromes des Nerven oder Muskels — wäre zu versuchen.

Wir kennen noch verschiedene, motorische Nerven, in denen die Erregung mit geringer Geschwindigkeit fortgepflanzt wird (148), vielleicht findet sich unter diesen einer, der konstantere Resultate als Maxwells Versuchsobjekt gibt. Für die weitere Prüfung der

148) Vgl. die Zusammenstellung von A. J. Carlson, Amer. Journ. of Physiol. 15, 421 (1906).

Gültigkeit der RGT-Regel für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit, die durch Snyder 149), K. Lucas 150) und G. Ganter 151) vorgenommen wurde, ist ausschließlich der Ischiadikus des Frosches benutzt worden.

Methodisch an erster Stelle sind die Bestimmungen von Keith Lucas zu stellen, der die Helmholtzsche Methode nach verschiedener Richtung verbessert, insbesondere die Muskelkontraktion stark vergrößert photographisch registriert hat. Leider hat Lucas nur sechs Versuche, bei nur zwei Temperaturen angestellt. Die gefundenen Fortpflanzungsgeschwindigkeiten schwanken zwischen 10 und 20 m/sek bei 8 bis 9° und zwischen 18 und 20 m/sek bei 18 bis 19°. Die Hälfte der Versuche ergab für Q_{10} 1,8—2, die andere Hälfte nur 1,45—1,6, ohne daß irgend ein Grund für diese Diskrepanz angebbar wäre.

Zahlreichere Bestimmungen hat Snyder ausgeführt. Er hat sein Hauptaugenmerk auf die Bestimmung der Temperatur im Nerven und auf die Konstanthaltung der Temperatur des Muskels gerichtet. Er erhielt an ein und demselben Nerven mitunter während mehrerer Stunden gut übereinstimmende Werte, in anderen Fällen wieder änderte sich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit recht beträchtlich. Snyder möchte deshalb dem Nerven (bei identischer Temperatur) eine variierende Leitungsgeschwindigkeit zuschreiben. Eine genaue Durchmusterung seiner Resultate läßt indessen einen solchen Schluß nicht zu. Die größten Unterschiede haben sich nämlich bei den höchsten Fortpflanzungsgeschwindigkeiten, also bei den mit den größten Versuchsfehlern behafteten Werten, ergeben.

Das Gesagte illustriert Tabelle 27, worin ich aus zwei Versuchsreihen Snyders die extremsten beobachteten Geschwindigkeiten, und davor eingeklammert die Anzahl der angestellten Beobachtungen, zu-

149) Ch. D. Snyder, The temperature coefficient of the velocity of nerve conduction. (Second communication.) Amer. Journ. of Physiol. 22, 179—201 (1908).

150) Keith Lucas, The temperature-coefficient of the rate of conduction in nerve. Journ. of Physiol. 37, 112—121 (1908).

151) Georg Ganter, Über den Temperaturkoeffizienten der Erregungsleitung im motorischen Froschnerven. Pflügers Arch. 146, 185—211 (1912).

sammengestellt habe; Q_{10} ist aus den, der Übersichtlichkeit halber fortgelassenen, Mittelwerten berechnet.

Tabelle 27.

Temperaturabhängigkeit der Fortpflanzungsgeschwindigkeit (m/sek) der Erregung im Froschischiadikus (Snyder l. c. 149).

Temp.	Vers. 17. XII m/sek Q_{10}	Vers. 23. XII, Präp. I m/sek Q_{10}	Temp.
1,5— 2,5 °	(7) 4,9— 8,5		1,5— 2,5 °
10 —10,5	1,8	(2) 13,4—15,1	10 —10,5
18,8—20,2	(5) 18,0—19,5	1,9 (4) 25,9—29,4	18,8—20,2
29,3—29,5	2,5 (4) 33,4—67,1	2,4	29,3—29,5
29,5—30,8		(2) 59,0—72,0	29,5—30,8

Die zahlreichsten Bestimmungen über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Froschischiadikus rühren von G. Ganter (l. c. 151) her. Er hat die Fehlerquellen der Helmholtzschen Versuchsanordnung erwogen und nach Möglichkeit ausgeschaltet. Seine Versuchsergebnisse sind in Gruppen eingeteilt, für die die körperliche Beschaffenheit der benutzten Frösche (frisch oder vor längerer Zeit gefangen, gelaicht, ungelaicht) als Einteilungsprinzip diente. Die Charakterisierung jeder Gruppe wird durch eine Kurve versucht, die das Mittel aus allen in der Gruppe ausgeführten Bestimmungen darstellt. In Fig. 4 und 5 (S. 71) sind zwei dieser Kurven reproduziert. Eine dritte Kurve hat ungefähr die gleiche Gestalt, zwei weitere Kurven sind nahezu gerade Linien. Die aus den aus den Kurven entnommenen Fortpflanzungsgeschwindigkeiten berechneten Temperaturquotienten fallen von etwa 2,0 für das Temperaturintervall 0 bis 5° auf 1,6 für das Temperaturintervall 25 bis 30°. In den Versuchsprotokollen sind indessen mehrere Versuchsreihen zu finden, die für Q_{10} über das ganze Temperaturintervall hindurch konstant 2 bis 2,1 ergeben.

Um einen Begriff zu geben, auf was für kleine Verschiebungen der Muskelkurven (Latenzzeitunterschiede) es hierbei ankommt, ob Q_{10} kon-

stant bleibt, oder mit steigender Temperatur fällt, greife ich (aus Gruppe V, l. c. 151 S. 208 u. 209) folgende bei 28 bis 30° abgelesene Kurvenabstände heraus: 0,85, 1,05, 1,33 mm; diesen entsprechen die Fortpflanzungsgeschwindigkeiten: 68,9, 57,2, 43,7 m. Nicht ganz 0,5 Millimeter entscheiden also über eine Fortpflanzungsgeschwindigkeitsdifferenz von 25 Meter, wohlbemerkt bei mechanischer Registrierung! Dieser

Fig. 4.

Fig. 5.

methodischen Fehlerquelle gegenüber dürften kleinere Ungenauigkeiten in der Temperaturbestimmung, die Snyder (l. c. 84) Ganter vorhält kaum ins Gewicht fallen.

Die aus den Aktionsstromregistrierungen berechneten Fortpflanzungsgeschwindigkeiten im motorischen **152)** und sensiblen **153)** Froschnerven

152) Izno Koike, Über die Fortleitung des Erregungsvorganges in einer narkotisierten Nervenstrecke. Zs. Biol. 55, 325 u. 332 (1910/11).

ergeben $Q_{10} \geq 2$ für das Temperaturintervall 6 bis 16° . Die Messungen sind nicht zahlreich genug, um hier ausführlicher angeführt zu werden, sie sind aber prinzipiell wichtig, weil sie die Ansicht, daß die erhebliche Temperaturabhängigkeit der Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Nerven durch „die Veränderungen der Latenzzeiten des Muskels durch die Variation der Reizgrößen“ vorgetäuscht sei **154**), widerlegen.

Nach zwei Versuchen von E. N. Harvey (l. c. 107) steigt bei der Meduse *Cassiopea* die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Nerven von 18 bis 29° linear, dann bis 33° langsamer an, um von da ab wieder linear abzunehmen; doch ist zu betonen, daß dabei zwischen 18 und 29° die Fortpflanzungsgeschwindigkeit sich mehr als verdoppelt hat.

Die Leitungsfähigkeit des Froschischiadikus erstreckt sich über ein weit größeres Temperaturintervall als das bisher systematisch untersuchte. Die obere Temperaturgrenze für die Leitungsfähigkeit liegt bei $46-47^{\circ}$ (v. Miram l. c. 145) **154a**), die untere Temperaturgrenze wird erst beim Gefrieren des Nerven, das etwa bei -7° eintritt, erreicht **155** **156**). Die Leitungsfähigkeit vieler Warmblüternerven hört dagegen schon bei ca. $+6^{\circ}$ auf (l. c. 156) **156a**). Der Nerv eines tropischen Kaltblüters, des indischen Ochsenfrosches (*Rana hexadactyla*), verhält sich wie ein Warmblüternerv **157**), bereits bei etwa $+5^{\circ}$ folgt darin auf einen Reiz kein nachweisbarer Aktions-

153) Eduard Lenninger, Tritt die Artverschiedenheit zentripetaler und zentrifugaler markhaltiger Nerven auch in Unterschieden ihrer Leitungsgeschwindigkeit hervor? Zs. Biol. 60, 93 (1913).

154) E. Wilke und E. Atzler, Experimentelle Beiträge zum Problem der Reizleitung im Nerven. Pflügers Arch. 146, 437 (1912). — Vgl. auch die Diskussion Zs. Elektrochem. 18, 644—646 (1912).

154a) Über den Zeitpunkt des Erlöschens der Leitungsfähigkeit siehe Hans-Theodor Sanders, Untersuchungen über die Wärmelähmung des Kaltblüternerven, Zs. allg. Physiol. 16, 474 (1914).

155) Karl Bühler, Über den Einfluß tiefer Temperaturen auf die Leitungsfähigkeit des motorischen Froschnerven. Arch. (An. u.) Physiol. 1905, 239—251.

156) A. E. Boycott, On the influence of temperature on the conductivity of nerve. Journ. of Physiol. 27, 488 (1902).

156a) Engène Wollman und Lambert Lecrenier, Influence de la température sur l'excitabilité et la conductibilité des nerfs chez le chien. II. Communicat. Arch. internat. de Physiol. 5, 318—327 (1907).

157) S. Garten und W. Sulze, Über den Einfluß niederer Temperatur auf die Nerven eines tropischen Kaltblüters (*Rana hexadactyla*). Zs. Biol. 60, 163 bis 185 (1913).

strom mehr. Als obere Grenze für die Leitungsfähigkeit des Warmblüternerven (Ischiadikus vom Hund) wird $49-50^{\circ}$ angegeben, nachdem das Maximum der Fortpflanzungsgeschwindigkeit bei 43° erreicht wurde **157a**). Bei etwa 50° erlöscht auch die Fähigkeit der Warmblüternervenzellen, die Erregung zu übermitteln **157b**). Während die Wirkung des oberen Temperaturextrems meistens schon nach kurzer Einwirkungszeit nicht mehr rückgängig gemacht werden kann, erlangt der Hundeischiadikus selbst nach einer Abkühlung auf 0° beim Wiedererwärmen seine volle Leitungsfähigkeit wieder (l. c. **156a**).

Außer die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung zu ändern, übt die Temperatur auch auf die Geschwindigkeit der auf die Erregung folgenden Restitutionsvorgänge im Nerven einen großen Einfluß aus. Nachdem schon durch Gotch und Burch **158**) die Verlängerung der refraktären Periode des Nerven durch Abkühlung festgestellt wurde, hat man in der letzten Zeit am abgekühlten Nerven Ermüdungserscheinungen beträchtlichen Grades hervorrufen können **159—162**). Doch ist der Gegenstand für eine rechnerische Behandlung noch nicht reif.

157a) E. Wollman und L. Lecrenier, Influence de la température sur l'excitabilité usw. Arch. internat. de Physiol. **4**, 116—123 (1906/7).

157b) F. C. Eve, The effect of temperature on the functional activity of the upper cervical ganglion. Journ. of Physiol. **26**, 119—124 (1900).

158) Francis Gotch und G. J. Burch, The electrical response of nerve to two stimuli. Journ. of Physiol. **24**, 410—426 (1899). — Vgl. auch F. Gotch, The delay of the electrical response of nerve to a second stimulus. Ebda. **40**, 255 (1910). — J. Crichton Bramwell und Keith Lucas, On the relation of the refractory period to the propagated disturbance in nerve. Ebda. **42**, 508 (1911).

159) S. Garten, Ein Beitrag zur Kenntnis der positiven Nachschwankung des Nervenstromes nach elektrischer Reizung. Pflügers Arch. **136**, 545 (1910).

160) Karl Tigerstedt, Über die Einwirkung der Temperatur und der Reizfrequenz auf die Ermüdung der markhaltigen Nerven des Frosches. Vorl. Mitt. Zentralbl. Physiol. **25**, 911 (1911). — Studien über die Ermüdung des markhaltigen Nerven des Frosches. Zs. Biol. **58**, 451—539 (1912).

161) Walter Thörner, Über den Einfluß der Temperatur auf die Erregbarkeit, Erstickbarkeit und Ermüdbarkeit des Kaltblüternerven. Zs. allg. Physiol. **13**, 247 bis 263 (1912). — Die Erstickung und Ermüdung des Warmblüternerven und ihre Beeinflussung durch die Temperatur. Ebda. **13**, 264—281 (1912).

162) Hermann Arends, Über die Ermüdung der markhaltigen Nerven des Frosches bei starker Abkühlung. Zs. Biol. **62**, 464—490 (1913).

12. Die Tätigkeit des quergestreiften und die nichtrhythmische Tätigkeit des glatten Muskels.

Unsere Kenntnisse über den Einfluß der Temperatur auf die hierhergehörenden Vorgänge sind sehr erweiterungsbedürftig. Es ist zwar, wie man einer von T. Gayda **163)** herrührenden Literaturübersicht entnehmen kann, an einzelnen gelegentlichen Angaben kein Mangel, doch sind nur wenige eingehende Arbeiten vorhanden.

Verhältnismäßig am eingehendsten sind wir hinsichtlich der **Latenzzeit** des quergestreiften Froschmuskels orientiert. T. C. Burnett **164)** und V. J. Woolley **165)** haben diese Größe auf die RGT-Regel hin untersucht.

Aus Burnetts Beobachtungen am direkt gereizten Gastroknemius, geht für Q_{10} innerhalb des Temperaturintervalls von $5-25^{\circ}$ ein um 2 herum schwankender Wert hervor. Die gefundenen Latenzzeitextreme waren 45 und 22 σ bei 5° , 21 und 10 σ bei 15° , 12 und 5 σ bei 25° . Der kleinste überhaupt beobachtete Wert war 3,7 σ bei $30-33^{\circ}$, unter 5° nahm die Latenzzeit zumeist, doch nicht immer, sprunghaft zu.

Woolley erhielt einen ausgesprochen höheren Wert für Q_{10} , nämlich 3—4 im Mittel. Die Anzahl seiner Versuche, für die der Sartorius als Untersuchungsobjekt diente, ist nicht groß, und sie erstrecken sich nur über das Temperaturintervall von $5-20^{\circ}$, es wurde aber eine sehr vollkommene, von K. Lucas stammende, die Muskelkontraktion photographisch registrierende Versuchsanordnung benutzt. Es ist deshalb zu betonen, daß auch die so erhaltenen Latenzzeiten größere Abweichungen untereinander aufweisen, für die Berechnung von Q_{10} demnach Mittelwerte aus verschiedenen Versuchsreihen nicht verwendet werden können.

163) Tullio Gayda, *Influenza della temperatura sulla funzionalità dei muscoli isolati di riccio (Erinaceus europeus)*. Archivio di Fisiol. **11**, 47—51 (1912).

164) Theo C. Burnett, *The influence of temperature upon the contraction of striped muscle and its relation to chemical reaction velocity*. Journ. of biol. Chem. **2**, 195—202 (1906).

165) V. J. Woolley, *The temperature coefficient of the rate of conduction and of the latent period in muscle*. Journ. of Physiol. **37**, 123—130 (1908).

Snyder hat als Temperaturquotienten der Latenzzeit des quergestreiften Froschmuskels aus drei älteren Arbeiten 1,6 berechnet (l. c. 82 S. 315), und aus diesem niedrigen Wert weitgehende Folgerungen gezogen, ohne zu beachten, auf wie unsicherer Grundlage seine Berechnung ruht. Denn von den von Snyder benutzten Autoren hat Tigerstedt 166) in keinem einzigen seiner vielen Versuche die Latenzzeit von ein und demselben Muskel bei verschiedenen Temperaturen bestimmt, Gad und Heymans 167) geben nur eine offenbar sehr schematische Kurve, und die Messungen von Yeo 167a) beginnen erst bei 15°.

Über den Einfluß der Temperatur auf die Latenzzeit anderer quergestreifter Muskeln liegen nur zwei Angaben vor. Die eine stammt von Chapman 168), sie betrifft den *M. extensor digitorum sublimis* von *Echidna hystrix*, eines Monotremes; die andere rührt von T. Gayda (l. c. 163) her, und betrifft den *Gastrocnemius-Soleus* des Igels. Beide deuten auf das Zutreffen der RGT-Regel.

Mit dem Einfluß der Temperatur auf die Latenzzeit glatter Muskeln haben sich auch nur zwei Autoren näher befaßt: Paul Schultz, der mit der Muskularis des Froschmagens und Colin C. Stewart, der mit der Blase der Katze experimentierte. P. Schultz gibt eine schematische Kurve 169), C. C. Stewart Mittelwerte 170). Tabelle 28, die diese beiden Angaben vor Augen führt, ist demnach durchaus provisorischer Natur. Es hat aber den Anschein, daß eine eingehende Untersuchung über ein großes Temperaturintervall hindurch konstante, in die RGT-Regel fallende Q_{10} -Werte ergeben dürfte.

166) Robert Tigerstedt, Untersuchungen über die Latenzdauer der Muskelzuckung in ihrer Abhängigkeit von verschiedenen Variablen. Arch. (An. u.) Physiol. 1885, Suppl. 111—265.

167) J. Gad und J. F. Heymans, Über den Einfluß der Temperatur auf die Leistungsfähigkeit der Muskelsubstanz. Arch. (An. u.) Physiol. 1890, Suppl. 59—115.

167a) G. Yeo, On the normal duration and significance of the „latent-period of excitation“ in muscle-contraction. Journ. of Physiol. 9, 425 (1888).

168) H. G. Chapman, The physiological properties of the muscle of *Echidna hystrix*. Journ. of Physiol. 26, 390 (1901).

169) Paul Schultz, Über den Einfluß der Temperatur auf die Leistungen der längsgestreiften Muskeln der Wirbeltiere. Arch. (An. u.) Physiol. 1897, 22.

170) Colin C. Stewart, Mammalian smooth muscle. — The cat's bladder. Amer. Journ. of Physiol. 4, 202 (1900).

Tabelle 28.

Temperaturabhängigkeit der Latenzzeit (Sek.) glatter Muskeln.

Temp.	Froschmagen		Katzenblase		Temp.
	Sek.	Q_{10}	Sek.	Q_{10}	
5°	4	2,0		2,2	5°
10	3		3,5		10
15	2		2,5		15
20	1,4	2,1	1,6	4,0	20
25	1		0,75		25
30	0,65		0,4		30
35	0,35	4,3	0,3	2,0	35
40	0,15		0,2		40
45	0,5				45
50	1				50

Zugleich mit der Latenzzeit hat Woolley (l. c. 165) auch die **Fortpflanzungsgeschwindigkeit** der Kontraktionswelle im Froschsartorius gemessen. Der dafür von ihm erhaltene Mittelwert von Q_{10} beträgt **2,0** für das Temperaturintervall 5—15° und **1,8** für das Temperaturintervall 10—20° (Maximum 2,37, Minimum 1,46). Aus der eingehenden Analyse einiger, sorgfältigst aufgenommenen Kapillarelektrometerkurven von Keith Lucas **171)** hat sich dagegen, sowohl für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Aktionsstromes wie für die Geschwindigkeit der Ausbildung des Maximums der elektromotorischen Kraft des Aktionsstromes, nur ein Temperaturquotient von **1,45** bis **1,65** ergeben.

Die Zeitdauer innerhalb der die EMK des Aktionsstromes von $\frac{1}{10}$ ihres Wertes auf das Maximum stieg, betrug 2,1—2,9 σ bei 18° und 3,4—4,2 σ bei 8°. Weder Woolley noch Lucas geben die Fortpflanzungsgeschwindigkeiten selbst an, sondern nur die zugrunde liegenden Leitungszeiten. Burdon Sanderson **172)** hat in einem Versuch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Aktionsstromes im kurarisierten Froschsartorius bei 17° zu 3,2 m/sek, bei 7° zu 1,4 m/sek gefunden.

171) Keith Lucas, On the relation between the electric disturbance in muscle and the propagation of the excited state. Journ. of Physiol. **39**, 207—227 (1909).

172) J. Burdon Sanderson, The electrical response to stimulation of muscle. Part II. The monophasic and diphasic variation of the sartorius. Journ. of Physiol. **23**, 347 (1898).

B. P. Babkin **173**) findet, ebenfalls mit dem Kapillarelektrometer, ca. 1,1 m/sek bei ca. $3,5^{\circ}$ und 1,7 m/sek bei ca. 14° . Fast dieselben Werte, die Babkin fand, sind auch mit dem Saitengalvanometer erhalten worden (l. c. 135 S. 131) **174**). Recht gering ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Musc. retractor penis der Schildkröte: 15 bzw. 27 bzw. 41 cm/sek bei 5° bzw. $12,5^{\circ}$ bzw. 22° **175**). [Zwischen der Geschwindigkeit der Ausbildung des Maximums der EMK des Aktionsstromes im Nerv und Muskel und der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung besteht eine ausgesprochene Sympatie. Siehe darüber R. S. Lillie **175a**.]

Über den Einfluß der Temperatur auf die **Dauer der Muskelaktion** haben Gad und Heymans (l. c. 167), Chapman (l. c. 168), T. Gayda (l. c. 163), P. Schultz (l. c. 169) und C. C. Stewart (l. c. 170) an denselben Objekten, an denen sie die Latenzzeit bestimmt haben, Untersuchungen angestellt. Außerdem sind Versuche von J. Carvallo und G. Weiss **176**) an Froschmuskeln mit intakter Zirkulation ausgeführt worden. Das zusammengetragene Material erlaubt nicht mehr als die allgemeine Behauptung, daß der Temperatureinfluß nicht unter der von der RGT-Regel geforderten Größe bleibt. Für eine Diskussion, ob und innerhalb welcher Temperaturgrenzen Q_{10} konstant bleibt, oder ob eine lineare Temperaturabhängigkeit vorliegt — die Angaben von Gayda sprechen im letzteren Sinne —, müßten viel ausgedehntere und systematischere Versuche vorliegen. Es hat auch keinen Zweck, auf Grund der vorliegenden, meist schematischen Kurven oder Mittelwerte in eine Erörterung einzugehen, ob der Temperatureinfluß auf die Dauer des Verkürzungs- und des Erschlaffungsstadiums ein quantitativ übereinstimmender ist.

173) B. P. Babkin, Zeigen die Aktionsströme verschieden rasch zuckender Muskeln des Frosches einen verschiedenen zeitlichen Verlauf? Pflügers Arch. **125**, 595—600 (1908).

174) Paul Hoffmann, Über die Leitungsgeschwindigkeit der Erregung im quergestreiften Muskel bei Kontraktion und Ruhe. Zs. Biol. **59**, 9 (1912).

175) Paul Hoffmann, Einige Versuche zur allgemeinen Muskelphysiologie an einem sehr günstigen Objekte (Retractor penis der Schildkröte). Zs. Biol. **61**, 315 (1913).

175a) Ralph S. Lillie, The conditions determining the rate of conduction in irritable tissues and especially in nerve. Amer. Journ. of Physiol. **34**, 414 bis 445 (1914).

176) J. Carvallo und G. Weiss, Influence de la température sur la contraction musculaire de la grenouille. Journ. de Physiol. et Pathol. gén. **2**, 225 (1900).

Einen ungleich kleineren Einfluß als auf die Zuckungsdauer übt die Temperatur auf die Größe der Muskelverkürzung (Höhe der registrierten Kurve) aus.

Nach P. Jensen **177)** bleibt die Länge des ruhenden, frischen Froschmuskels bei langsamer Temperaturerhöhung bis 36° unverändert, von da ab nimmt sie ab. Die Geschwindigkeit, womit diese Verkürzung eintritt, steigt nach G. Buglias Untersuchungen **178)** äußerst schnell mit der Temperatur. Q_{10} übersteigt 100, ist also von der Größenordnung des Temperaturquotienten der Denaturierungsgeschwindigkeit der Proteine (S. 26). Man geht nicht fehl, wenn man die Hitzeverkürzung des Muskels auf Zustandsänderungen der Muskelproteine zurückführt.

Die RGT-Regel war die Veranlassung, daß H. C. Bazett **179)** die Refraktärzeit des Froschsartorius zwischen 0 und 15° eingehender untersuchte. Er erhielt Q_{10} sehr konstant gleich **3** bis **3,5**. Im Gegensatz zu der Refraktärzeit, d. h. zu der Dauer der verminderten Erregbarkeit nach einem adäquaten Reiz, wird nach K. Lucas' **180)** Erfahrung die Dauer der erhöhten Erregbarkeit nach einem inadäquaten Reiz nur auf das 1,3fache verlängert, wenn die Temperatur von 18 auf 8° erniedrigt wird. K. Lucas **181)** erblickt hierin einen Hinweis auf die Verschiedenartigkeit der zugrundeliegenden Vorgänge.

Das über die Dauer der Muskelaktion Gesagte gilt auch für die Reizfrequenz, die zur Hervorrufung eines vollständigen Tetanus notwendig ist: Die Reizfrequenzzunahme mit der Temperatur ist von der Größenordnung, wie sie von der RGT-Regel gefordert wird, inwieweit aber Q_{10} konstant bleibt, läßt sich noch nicht sagen. Vorläufig hat T. Gayda (l. c. 163) das meiste Beobachtungsmaterial zu diesem Punkt mitgeteilt.

177) Paul Jensen, Die Länge des ruhenden Muskels als Temperaturfunktion. Zs. allg. Physiol. 8, 291—342 (1908).

178) G. Buglia, Azione del calore sui colloidi proteici, I. Sull' accorciamento da calore dei muscoli striati. Archivio di Fisiol. 7, 281—301 (1909). — Vgl. auch Kolloid-Zs. 5, 291 (1909).

179) H. C. Bazett, Observations on the refractory period of the sartorius of the frog. Journ. of Physiol. 36, 414—430 (1908).

180) Keith Lucas, Quantitative researches on the summation of inadequate stimuli in muscle and nerve, with observations on the time factor in electric excitation. Journ. of Physiol. 39, 469 (1910).

181) Keith Lucas, Proc. Roy. Soc. (B) 85, 501, 510 (1912). — Vgl. auch Journ. of Physiol. 41, 380 (1910).

Den **primären Reizprozeß** in bezug auf die RGT-Regel hat bis jetzt nur G. Filon **182)** beachtet. Sie hat unter Lapiques Leitung die von diesem als Chronaxie bezeichnete Konstante zum Gegenstand ihrer Untersuchung gemacht, und im Temperaturintervall $3-18^{\circ}$ $Q_{10} = 2-4$ erhalten, während für höhere Temperaturen Q_{10} bis auf 1,5 hinunterging. Verschiedene Muskeln des Frosches wurden benutzt, die Bestimmungen jedoch leider nur bei drei um 10° verschiedenen Temperaturen ausgeführt.

[Bekanntlich braucht ein konstanter Strom, um noch als Reiz zu wirken, eine um so kleinere Intensität zu haben, je länger er das reizbare Gebilde durchfließt. Dies geht indessen nicht ad infinitum so, vielmehr gibt es eine Stromstärke, unter die man nicht hinuntergehen kann, wenn man auch die Einwirkungsdauer noch so sehr (praktisch genommen auf einige Sekunden) verlängert. Diese Stromstärke bezeichnet Lapicque als die Rheobasis. Die kürzeste Zeitdauer, während der ein Strom, dessen Stromstärke das Doppelte der Rheobasis beträgt, einwirken muß, um noch als Reiz zu wirken, ist die Chronaxie. Zu ihrer Bestimmung verwendet Lapicque Kondensatorentladungen **182 a).**]

Wenn wir im vorstehenden aus der Dauer eines Prozesses (Latenzzeit, Chronaxie usw.) Temperaturquotienten berechnet haben, so lag diesem Vorgehen die Annahme zugrunde, daß die Geschwindigkeit dieser Vorgänge ihrer Dauer umgekehrt proportional ist, was zur Verwendung von Formel (16) führt. Im folgenden werden wir noch oft diese Annahme machen, ohne ausdrücklich darauf hinzuweisen.

13. Die elektromotorische Kraft bioelektrischer Ströme.

Mit einer solchen Genauigkeit ausgeführte Messungen der EMK des **Aktionsstromes**, wie sie für die Feststellung des Temperatureinflusses notwendig wären, sind nur bei K. Lucas (l. c. 171) zu finden. Die Anzahl der von ihm mitgeteilten Messungen ist indessen so klein, daß man aus ihnen nur schließen kann, daß die EMK bei 18° kleiner als bei 8° ist.

182) Geneviève Filon, Variation de la vitesse d'excitabilité musculaire avec la température. Journ. de Physiol. et Pathol. gén. **13**, 19—30 (1911). (Dort Literatur über Temperatur und Erregbarkeit.)

182 a) Wegen der Versuchsanordnung vgl. Louis Lapicque, Journ. de Physiol. et Pathol. gén. **13**, 42 (1911).

Mit dem Temperatureinfluß auf die EMK des **Demarkationsstromes** haben sich L. Hermann (1871) und eingehender J. Bernstein 183) beschäftigt. Aus den Messungen des letztgenannten ergibt sich folgendes: Die Demarkations-EMK des Muskels (Froschsartorius) nimmt von 0—30° 0,3—0,8 Proz. pro Grad zu. Die Demarkations-EMK des Nerven (Froschischiadikus) steigt von 0—18° 0,4—0,8 Proz. pro Grad, nimmt hingegen von 18—30° ca. 1 Proz. pro Grad ab. Der Temperaturkoeffizient ist demnach teils größer, teils kleiner als wenn (direkte oder umgekehrte) Proportionalität mit der absoluten Temperatur bestehen würde; in welchem letzterem Fall die EMK pro Grad um $\frac{1}{273}$ (0,367 Proz.) ihres Wertes bei 0° C. zu- bzw. abnehmen müßte.

Das vorstehende Ergebnis bildet indessen nur eine erste Orientierung, und keine definitive Erledigung des Problems, da die von Bernstein benutzte Versuchsanordnung dem Umstand, daß die EMK des Demarkationsstromes während des Versuchs fortwährend abnimmt, nicht genug Rechnung trägt. Galeotti und Porcelli 184) fanden denn auch mit einer etwas abweichenden Versuchsanordnung, im Gegensatz zu Bernstein, daß die Demarkations-EMK des Froschischiadikus zwischen 14 und 30° zunimmt. Zu einem Abschluß ist allerdings der Gegenstand auch durch die letztere Untersuchung nicht gebracht worden.

Wohl aber sind Galeotti und Porcelli in einer anderen Richtung erfolgreich gewesen. Sie fanden, daß bei konstanter Temperatur der zeitliche Verlauf der Abnahme der Demarkations-EMK weitgehend (bis über die Hälfte der ursprünglichen EMK) mittels einer der monomolaren Reaktionsgeschwindigkeitsformel nachgebildeten Formel

$$\log E_0 - \log E_{\vartheta} = k\vartheta \quad (18)$$

(E_0 die EMK zur Zeit 0, E_{ϑ} die EMK zur Zeit ϑ , k Konstante) darstellbar ist.

183) Julius Bernstein, Untersuchungen zur Thermodynamik der bioelektrischen Ströme. Erster Teil. Pflügers Arch. 92, 521—562 (1902).

184) G. Galeotti und F. Porcelli, Ricerche di elettrofisiologia secondo i criteri dell'elettrochimica, VI. Influenza della temperatura sulle correnti di demarcazione dei nervi. Zs. allg. Physiol. 11, 331—338 (1911).

Sieht man den Demarkationsstrom als von einer Konzentrationskette herrührend an, so würde die Formel (18) sowohl mit der Annahme, daß der Ausgleich in der Konzentration der elektromotorisch wirksamen Ionen durch Diffusion erfolgt, wie auch mit der Annahme, daß der Konzentrationsausgleich durch eine chemische Reaktion zustande kommt, vereinbar sein. Der hohe Wert der Konstante k spricht aber, wie Galeotti und Porcelli ausführen, gegen die Diffusion, und die Frage völlig zugunsten einer chemischen Reaktion entscheidet der Temperatureinfluß: wie Tabelle 29 zeigt, ist $Q_{10} \geq 2,4$.

Tabelle 29.

Temperaturabhängigkeit der Geschwindigkeit der Abnahme der Demarkations-EMK des Froschischiadikus (Galeotti und Porcelli l. c. 184).

Temp.	k	Q_{10}	k	Q_{10}	Temp.
10 °	0,012	2,7	0,013	3,5	10 °
20	0,032	2,4	0,046	2,4	20
30	0,075		0,11		30

Eine weitere Art bioelektrischer Ströme entsteht, wenn die beiden Ableitungsstellen des Nerven oder Muskels verschiedenen Temperaturen ausgesetzt werden. Bei der sehr verwickelten Natur dieser „Thermoströme“ genügt es, auf die letzte darüber erschienene Arbeit (185) zu verweisen, wo die frühere Literatur zu finden ist.

14. Die geotropische und phototropische Reaktion der Pflanze.

Als geotropische Präsentationszeit bezeichnet man in der Pflanzenphysiologie die kürzeste Zeitdauer, während welcher die Untersuchungsobjekte (Keimwurzeln, Keimscheiden) der einseitigen Einwirkung der Gravitation ausgesetzt werden müssen, damit noch eine Krümmung des „erregten“ Organs, als Nachwirkung erfolgt. Die ganze Zeit, die vom Beginn der „Reizung“ bis zu dem Zeitpunkt verläuft, wo diese Krümmung mit dem freien Auge eben wahrnehmbar wird, nennt man die geotropische Reaktionszeit. Auch ein

185) Fritz Verzár, Über die Natur der Thermoströme des Nerven. Pflügers Arch. 143, 252 (1911).

anscheinend einheitliches Beobachtungsmaterial weist, hinsichtlich seiner geotropischen Sensibilität eine nicht unbeträchtliche Streuung auf. Man pflegt deshalb als Präsentationszeit diejenige Reizungszeit anzunehmen, nach welcher bei 50 Proz. der Versuchspflanzen ein Erfolg zu konstatieren ist.

Es war nur ein ziemlich beschränktes und sicherlich mit nicht unbeträchtlichen Beobachtungsfehlern behaftetes Beobachtungsmaterial, das ich im Jahre 1909 auf die RGT-Regel hin prüfen konnte (186), immerhin war das Ergebnis — hier als Tabelle 30 aufgenommen — ein so eindeutiges, daß ich sowohl für die Verkürzung der Präsentations- wie der Reaktionszeit die RGT-Regel als gültig annehmen mußte.

Tabelle 30.

Temperaturabhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit (Kanitz l. c. 186).

Beobachtungsdaten von Fr. Czapek (*Lupinus*) 187) und H. Bach (*Vicia*) 188).

Temp.	Lupinus albus Keimwurzel				Vicia Faba Keimspresse				Temp.
	Präs.-Zeit Min.	Q_{10}	Reakt.-Zeit Min.	Q_{10}	Präs.-Zeit Min.	Q_{10}	Reakt.-Zeit Min.	Q_{10}	
0°	1080	575	∞						0°
5	45	2,25	360	9					5
10	30		120						10
14		2,25		2,25	14		123		14
15	20		80			2,25		1,2	15
17					11		115		17
20	20		80		7,5	3,6	98	1,7	20
25					3	3,75	65	2,3	25
30	20		70		2		48	1,8	30
35	25		120		4		81		35

186) A. Kanitz, Weitere Beiträge zur Abhängigkeit der Lebensvorgänge von der Temperatur. Zs. physik. Chem. 70, 195—202 (1909).

Unabhängig von mir ist ein Jahr später A. A. L. Rutgers in einer gründlichen Arbeit (l. c. 54) hinsichtlich der Präsentationszeit zum gleichen Ergebnis gelangt, während er die Reaktionszeit von $10-35^{\circ}$ unabhängig von der Temperatur fand. Das letztere, allerdings nur aus wenigen Versuchen abgeleitete Ergebnis ist sehr merkwürdig. Man kann nämlich die Reaktionszeit auch als die Präsentationszeit plus eine „Latenzzeit“ auffassen, und da die Präsentationszeit mit der Temperatur abnimmt, so würde aus der Unabhängigkeit der Reaktionszeit von der Temperatur folgen, daß die Latenzzeit mit der Temperatur zunimmt. Was geschieht nun aber während der Latenzzeit? Der Keimling wächst und enthüllt, durch die ungleiche Wachstumsgeschwindigkeit seiner gegenüberliegenden Flanken, die stattgefundene geotropische Einwirkung. Die Wachstumsgeschwindigkeit, die sonst mit der Temperatur steigt, zeigt somit in diesem Fall nach der geotropischen Reizung das entgegengesetzte Verhalten. Eine ausgedehnte Vergleichung der Temperaturabhängigkeit der geotropischen Reaktionszeit und der Wachstumsgeschwindigkeit könnte demnach noch interessante Beziehungen zutage fördern.

Rutgers hielt die Temperaturen viel konstanter als seine Vorgänger, was ihm darum leichter möglich war, weil vorher C. J. Rutten-Pekelharing 189) festgestellt hatte, daß um die Versuchspflanzen vor und nach der Reizung der einseitigen Einwirkung der Gravitation zu entziehen, die langsame Drehung um eine horizontale Achse (Klinostat), wie das bis dahin allgemein als erforderlich erachtet wurde, nicht notwendig ist. Die stattgefundene geotropische Reizung — die im Horizontallegen der Versuchspflanzen bestand — läßt sich vielmehr ebensogut wahrnehmen, wenn die Keimpflanzen sich vorher und nachher mit der Sproßachse in vertikaler Stellung befinden.

Tabelle 31 (S. 84) ist die Zusammenfassung der Ergebnisse von Rutgers. Auf die in anderem Zusammenhang (S. 25) bereits erwähnte, förderliche Wirkung des Vorerwärmens bei 30° sei besonders

187) Fr. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegung. *Jahrb. wiss. Bot.* 32, 195—198 (1898).

188) H. Bach, Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. *Jahrb. wiss. Bot.* 44, 69 (1907).

189) C. J. Rutten-Pekelharing, Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. *Rec. trav. botan. Néerland.* 7, 258 (1910).

aufmerksam gemacht. Zu Tabelle 31 ist noch folgendes zu bemerken: Im Laufe der Untersuchung hatte das Versuchsmaterial plötzlich seine geotropische Sensibilität geändert, während früher die Präsentationszeit bei $20^{\circ} 4' 20''$ gewesen war, betrug sie später $3'$. Da bei 0° die Präsentationszeit sich im selben Verhältnis, von $72'$ auf $48'$ geändert hatte, so hielt sich Rutgers für berechtigt, alle Versuche auf die zuerst beobachtete Präsentationszeit zu beziehen. Die in Tabelle 31 bei 5, 10, 15, 37, 38, 39 und 40° verzeichneten Präsentationszeiten sind die durch Multiplikation mit $\frac{13}{9}$ aus den beobachteten erhaltenen.

Tabelle 31.

Temperaturabhängigkeit der geotropischen Präsentationszeit von Koleoptilen von *Avena sativa* (Rutgers l. c. 54).

Temp.	Präsentationszeit nach einem Vorwärmen von						Temp.		
	1	Q_{10}	2	4	6	12		24	
	Stunde		Stunden						
0°	72'	20 2,25 3,2 1,9 3,45	2,7	72'				0°	
5	16'			16'				5	
10	10' 40"			10' 40"				10	
15	6'			6'				15	
20	4' 20"	2,6			*) 4' 10"			20	
25	2' 20"			2' 20"	2' 20"			25	
30	3' 30"			3' 10"	2' 10"	1' 50"	1' 40"	1' 40"	30
35	2' 30"			3' 30"	4'	4'	**) 5'	5'	35
37	9' 20"		16'		21' 40"		21' 40"	37	
38	11' 30"		19' 10"	38'	53'	75'	347'	38	
39	23'		40'					39	
40	260'							40	

*) Nach einem Vorwärmen von 8 Stunden. **) Nach einem Vorwärmen von 18 Stunden.

Bildet die Sproßachse des Keimlings bei der geotropischen Reizung einen kleineren Winkel mit der Vertikalen als 90° , d. h. wird der Keim-

ling nicht horizontal gelegt, so verlängert sich die Präsentationszeit, und zwar hat sich das einfache Gesetz herausgestellt, daß das Produkt aus dem Sinus des mit der Vertikalen gebildeten Winkels (des „Ablenkungswinkels“) und der Präsentationszeit eine Konstante ist (vgl. l. c. 189). Die Präsentationszeit ist also nichts anderes als der eine Faktor der Reizschwelle, die erreicht werden muß, damit eine geotropische Krümmung eintritt, während der andere Faktor die den Keimling senkrecht angreifende Schwerkraftkomponente ist.

Die gleiche Bedeutung besitzt die Präsentationszeit bei der **phototropischen** Krümmung, während die Lichtintensität dabei den anderen Reizschwellenfaktor bildet. Trotz dieser zwischen der geotropischen und phototropischen Reaktion bestehenden Ähnlichkeit*) wäre es nicht überraschend gewesen, wenn sich die geotropische Reizschwelle, in Analogie mit den photochemischen Prozessen, nur wenig oder gar nicht abhängig von der Temperatur erwiesen hätte. Die erste darauf bezügliche Angabe lautete auch in diesem Sinn **190**). Eine eingehende Prüfung durch M. S. de Vries **191) 192)** führte dann

*) Man hat diese Ähnlichkeit zu dem Gesetz zusammengefaßt: „Gleiche Energiemengen rufen gleiche Erregungen hervor“ **189 a)**. Für die phototropische Reizung ist diese Formulierung gewiß zutreffend, für die geotropische ist sie hingegen unbewiesen und nicht einmal die einzige Interpretationsmöglichkeit. Es gibt auch verschiedene andere Annahmen, die den Beobachtungen gerecht werden. So könnte z. B. die geotropische Reizung darin bestehen, daß eine bestimmte Menge Arbeit seitens der Pflanze gegen die Schwerkraft geleistet wird. Eine andere Möglichkeit ist, daß durch die Schwerkraft ein Gleichgewicht mehr oder weniger verschoben und dadurch der Ablauf einer chemischen Reaktion ermöglicht wird. Die jüngsten kritischen Bemerkungen Hileys **189 b)** rufen wieder in Erinnerung, wie dunkel noch das ganze Gebiet des Geotropismus ist.

189 a) Paul Fröschel, Zs. allg. Physiol. **11**, Ref.-Abt. 60 (1910).

189 b) W. E. Hiley, Ann. of Botany **27**, 719—756 (1913).

190) Torsten Nybergh, Studien über die Einwirkung der Temperatur auf die tropistische Reizbarkeit etiolierter Avenakeimlinge. Ber. dtsh. botan. Ges. **30**, 542—552 (1912).

191) Marie S. de Vries, Die phototropische Empfindlichkeit des Segerhafers bei extremen Temperaturen. Ber. dtsh. botan. Ges. **31**, 233—238 (1913).

192) M. S. de Vries, De invloed der temperatuur op de phototropie bij keimplantjes van *Avena sativa*. Versl. wis- en natuurk. afd. Akad. van Wetensch. te Amsterd. **21**, II, 1056—1060 (1913).

aber zu der (etwas gekürzten) Tabelle 32, die ein vollständiges Gegenstück zur Tabelle 31 bildet, indem man sogar die günstige Wirkung eines längeren Vorwärmens bei 27,5 und 30° wiederfindet. Auch die merkwürdige von Rutgers gefundene Unabhängigkeit der Reaktionszeit von der Temperatur ergab sich (zwischen 5 und 37°) wieder.

Tabelle 32.

Temperaturabhängigkeit der Reizschwelle für die phototropische Krümmung von Koleoptilen von *Avena sativa* (M. S. de Vries l. c. 192).

Temp.	Reizschwelle in Meterkerzen-Sek. nach einem Vorwärmen von					Temp.
	1 Stunde	Q_{10}	2	6	18 Stunden	
— 2°	200	3,05	200			— 2°
0	160	5,05	160	160		0
+ 5	70	1,8	70	70		+ 5
10	52,5	4,6	52,5	52,5		10
15	24,5	1,5	24,5	24,5	24,5	15
20	20	4,5	20	20	20	20
25	9,5		9,5	9,5	9,5	25
27,5	9,2		7,2	4,8	4	27,5
30	8		6	3	2	30
31	8		8	8	8	31
32,5	9,2		12	14,4	14,4	32,5
35	10		15	22	26	35
37	40		64	88	92	37
37,5	48		72	120	176	37,5
38	56		84	160	272	38
39	120		176	280	400	39
40	1600					40

15. Die Protoplasmaströmung.

Nachdem schon der Entdecker der Protoplasmaströmung Bonaventura Corti (1772/4) festgestellt hatte, daß die Strömung in der Kälte sehr langsam wird bzw. ganz aufhören kann, haben C. Nägeli 193) an *Nitella syncarpa* und W. Velten 194) an einigen weiteren Pflanzenzellen die Geschwindigkeit der Strömung bei einer Reihe von Temperaturen beobachtet. Die sich aus ihren Beobachtungen ergebenden Temperaturquotienten (l. c. 186) sind in Tabelle 33 zu finden.

Tabelle 33.

Temperaturabhängigkeit der Protoplasmarotation
in verschiedenen Pflanzenzellen (Kanitz l. c. 186 S. 197).

Unter Sek. ist die Zeitdauer in Sekunden angegeben, die ein bestimmter Zellkörper braucht, um 0,1 mm zurückzulegen.

Temp.	Nitella syncarpa		Vallisneria spiralıs *)		Chara foetida **)		Elodea cana- densis ***)		Temp.
	Sek.	Q ₁₀	Sek.	Q ₁₀	Sek.	Q ₁₀	Sek.	Q ₁₀	
1,25°	60	9,4	45	14,7	20	2,2	29	2,4	1,25°
2,5					7,1				2,5
3,75	33		23		5,3				3,75
10	8	4,1	11,5	3,0	3,9	2,2	13,1	1,3	10
12,5							11,9		12,5
15	5		6,6		2,7				15
20	3,6	2,0	5	1,9	2,4	1,6		1,3	20
22,5			4,1						22,5
26	2,4						8,5		26
30	1,7	3,4	3,2	1,4	1,3	1,3		1,3	30
35			2,7		1,3		6,0		35
37	0,6								37
41—45			†)		†)		†)		41—45

*) Stengelparenchymzelle des Blütenstiels. **) Stammzelle nicht fern vom Gipfel.

***) Schmale Stengelparenchymzelle aus der Umgebung des Gefäßbündels.

†) Wärmestarre.

193) C. Nägeli, Ortsbewegungen der Pflanzenzellen und ihrer Teile (Strömungen). Beitr. z. wiss. Bot. 2, 77 (1860).

194) W. Velten, Die Einwirkung der Temperatur auf die Protoplasma-
bewegung. Flora 59, 177—182, 193—199, 209—217 (1876).

Die auffällig niedrige obere Gültigkeitsgrenze der RGT-Regel in den von Velten beobachteten Fällen, fordert zu einer Nachprüfung um so mehr heraus, da nach einigen Angaben von A. J. Ewart 195) eine Abnahme der Geschwindigkeit der Plasmaströmung mit der Dauer der Temperatureinwirkung (bei *Nitella translucens*) erst von 30° ab eintritt.

Den Untersuchungsobjekten, die den Gegenstand von Tabelle 33 bilden, ist die als Rotation bezeichnete Strömungsart eigen, d. h. der nur aus einem der Zellmembran anliegenden Plasmaschlauch bestehende Plasmahalt bewegt sich in einem in sich selbst zurückkehrenden Strom in der Längsrichtung der Zelle. Eine andere, bei *Didymium nigripes* vorkommende, rhythmische Plasmaströmung hat neuerdings V. Vouk 196) eingehend beschrieben. Die Bewegung der Plasmodien dieses Myxomyzeten ist die unmittelbare Folge der Protoplasmaströmung. Vouk hat auch festgestellt, daß durch Erhöhung der Temperatur von 15 auf 25° die Geschwindigkeit des von ihm beschriebenen Vorganges verdoppelt wird. Bei 5° geht das Plasmodium in den Zustand der (reversiblen) Kältestarre, bei 35° in den Zustand der Wärmestarre über, dauert die Einwirkung der letzteren Temperatur länger an, so tritt der Tod ein.

Im Gegensatz zu der Myxomyzeten-Plasmaströmung sind wir über die Rolle der Plasmarotation noch nicht ausreichend orientiert. Wir wissen nur, daß die Plasmarotation teils als ein normaler (autonomer), teils als ein Erregungs- (aitogener) Vorgang, der durch Schnitt, Erschütterung usw. hervorgerufen wird, aufzufassen ist. Die Rotation bei *Elodea* z. B. gehört in die letztere Kategorie. Die **Fortpflanzungsgeschwindigkeit** der durch Schnitt hervorgerufenen Strömung in den Blättern von *Vallisneria* hat P. Kretzschmar 197)

195) A. J. Ewart, On the physics and physiology of protoplasmic streaming in plants. Oxford 1903.

196) Vale Vouk, Untersuchungen über die Bewegung der Plasmodien. II. Teil: Studien über die Protoplasmaströmung. Denkschr. Wiener Akad. math.-nat. Kl. 88, 669—674 (1912).⁶

197) P. Kretzschmar, Über Entstehung und Ausbreitung der Plasmaströmung infolge von Wundreiz. Jahrb. wiss. Bot. 39, 286 (1904).

untersucht. Er fand hinsichtlich der Temperaturabhängigkeit, daß die Strömung bei 12° zehn Minuten nach der Verletzung auftrat und 52 Minuten gebraucht hat, um einen Weg von 12 cm zurückzulegen, während bei 21° sich die Rotation bereits 3 Minuten nach der Verletzung einstellte und zum Durchmessen des 12 cm langen Weges 28 Minuten gebrauchte. Es ergibt sich hieraus Q_{10} für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit zu 2,0, und für die Ausbildungs- (Latenz-) Zeit der Strömung zu 3,8.

Mangels einer passenderen Stelle sei hier noch anhangsweise auf einige Angaben von O. Prochnow (198) (198a) hingewiesen, aus denen man auf das Zutreffen der RGT-Regel für die Geschwindigkeit der auf eine Reizung hin erfolgenden Blattbewegungen von *Mimosa pudica* schließen kann.

16. Die Protoplasmapermeabilität und die Resorptionsgeschwindigkeit.

Aus der Mitte der 90er Jahre des vergangenen Jahrhunderts, aus einer Zeit also, als die ganze Aufmerksamkeit sich auf die Größe des osmotischen Druckes in den Organismen konzentrierte, besitzen wir eine posthume Arbeit von G. Krabbe (199), die sich mit der Geschwindigkeit der Änderung des osmotischen Druckes in der Pflanze und mit dem Temperatureinfluß darauf in einer Weise beschäftigt, daß vieles davon den Eindruck macht, als ob es erst unlängst geschrieben worden wäre. Krabbes Untersuchungsmethode beruht auf der Tatsache, daß in hyper- bzw. hypotonischen Lösungen das junge Markgewebe mancher Pflanzen eine erhebliche Größenänderung erfährt, die so gut wie ausschließlich in einer Längenänderung besteht. So verhält sich z. B. das Markgewebe der Sonnenblume (*Helianthus annuus*), mit dem Krabbe seine meisten Experimente ausführte.

198) Osc. Prochnow, Die Abhängigkeit der Entwicklungs- und Reaktionsgeschwindigkeit bei Pflanzen und poikilothermen Tieren von der Temperatur. Dissert. Berlin 1908.

198a) Vergl. auch J. C. Bose, On diurnal variation of moto-excitability in mimosa. Ann. of Bot. 27, 760—779 (1913).

199) G. Krabbe, Über den Einfluß der Temperatur auf die osmotischen Prozesse lebender Zellen. Jahrb. wiss. Bot. 29, 441—498 (1896).

Die freipräparierten Markgewebezylinder wurden zunächst durch einen mehrstündigen Aufenthalt in reinem Wasser in einen hohen Grad von Turgeszenz versetzt, dann der Länge nach gespalten; darauf wurde je eine Gewebezylinderhälfte in ein großes Volumen konzentrierter Rohrzuckerlösung von 0° resp. 20° gebracht, und zu bestimmten Zeiten die Länge gemessen.

Das Ergebnis war, daß (l. c. 199 S. 461) das Maximum der Verkürzung, d. h. die völlige Plasmolyse bei 20° in der Regel in 4 bis 6 Stunden, bei 0° hingegen erst in 24—30 Stunden eingetreten war. Ebenso erfolgte die Wiederverlängerung der plasmolysierten Markzylinder in reinem Wasser, die Deplasmolyse, wobei in Parenthese gesagt, infolge des Wachstums kompliziertere Verhältnisse vorliegen, bei 26° 4 bis 5mal schneller als bei 4° (l. c. 199 S. 467). Demgegenüber wird, wie Krabbe ausführt, durch die gleiche Temperaturerhöhung von 20° die Fluidität des Wassers und (nach einigen Angaben Pfeffers) die Geschwindigkeit des Wassereintritts in ein Ferrozyankupferosmometer noch nicht einmal verdoppelt, so daß es, nach Krabbe, keinem Zweifel unterliegt, daß bei dem von ihm studierten Vorgang außer den physikalischen noch andere Faktoren beteiligt sein müssen, die von der Lebenstätigkeit des Plasmas abhängen (l. c. 199 S. 481/2).

Einige Jahre später wiederholte Fr. van Rysselberghe ²⁰⁰⁾ mit Holundermark (*Sambucus nigra*) Krabbes Versuche. Rysselberghe legte Gewicht darauf, immer Gewebezylinder von gleicher Länge zu verwenden, und hat die Versuche bei verschiedenen bis 30° reichenden Temperaturen ausgeführt, trotzdem kann man aus seinen Versuchen nicht mehr als eine allgemeine Bestätigung von Krabbes Ergebnis entnehmen.

Die Plasmolyseversuche Rysselberghes sind nämlich nach zwei Richtungen unvollständig; 1. wurde mit den Messungen zu spät (erst nach 2 Stunden) begonnen, dann ist aber bei den höheren Temperaturen das Maximum der Wasserabgabe beinahe, oder schon ganz erreicht, 2. wurden bei den niedrigen Temperaturen die Messungen nicht bis zum Zeitpunkt des Maximums der Wasserabgabe fortgesetzt. Es können

²⁰⁰⁾ Fr. van Rysselberghe, Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme vivant pour l'eau et les substances dissoutes. Bull. Acad. de Belg. Cl. Sciences 1901, 173—221.

deshalb weder die Zeiten vollständiger Plasmolyse, noch, was wichtiger wäre, die Zeiten, wo $\frac{1}{4}$ oder $\frac{1}{3}$ der Plasmolyse eingetreten war, verglichen werden; ebensowenig läßt es sich verifizieren, ob das Gleichgewicht (die schließlich abgegebene Wassermenge) gänzlich von der Temperatur unabhängig sei. — Die Deplasmolyseversuche werden von dem ersten Einwand nicht betroffen, aber auch aus ihnen lassen sich Zeiten gleicher Längenänderung nicht ableiten.

Weiterhin verfolgte Rysselberghe mikroskopisch den Zeitpunkt des Eintritts der Plasmolyse und Deplasmolyse bei verschiedenen Temperaturen. Tabelle 34 enthält seine an den Zellen der unteren Blattepidermis von *Tradescantia discolor* mit 0,2 mol. KNO_3 -Lösung erhaltenen Ergebnisse. Rohrzucker, als Plasmolysierungsmittel, und *Spirogyra*, als Objekt, gaben identische Resultate. Eine gleichartige

Tabelle 34.

Temperaturabhängigkeit der Protoplasmapermeabilität
(van Rysselberghe l. c. 200 S. 194).

Blattepidermiszellen von *Tradescantia* wurden mit 0,2 mol. KNO_3 plasmolysiert.

Temp.	Dauer der Plasmolyse in Minuten	Q_{10}	Dauer der Deplasmolyse in Minuten	Q_{10}	Temp.
0°	195	3,3	187	4,1	0°
6	95	2,5	80	2,4	6
16	38	1,8	34	1,7	16
20	30	1,2	28	1,2	20
25	27	1,2	25	1,2	25
30	24		23		30

Temperaturabhängigkeit ergab sich auch, wenn durch Rohrzucker plasmolysiert, und die Deplasmolyse durch KNO_3 -, Glyzerin- oder Harnstofflösung vorgenommen — mit anderen Worten die Geschwindigkeit des Durchtritts dieser Substanzen durch das Protoplasma bestimmt — wurde. Bekanntlicherweise verlaufen die letzteren Vorgänge mit einer viel kleineren Geschwindigkeit als womit der Wasserdurchtritt durch das Protoplasma erfolgt.

In theoretischer Hinsicht versucht van Rysselberghe Krabbes Annahme über die Rolle der Lebenstätigkeit zu widerlegen, ohne den Parallelismus mit der Temperaturabhängigkeit der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit zu bemerken.

Nun trat eine mehr als zehnjährige Pause ein, bis zu einer Veröffentlichung von Adrian Brown und Worley **201**), die schon ganz auf dem inzwischen veränderten Boden steht. Die genannten Autoren haben bei drei Temperaturen ($34,6^{\circ}$, $21,1^{\circ}$ und $3,8^{\circ}$) die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme von Gerstenkörnern durch Wägung verfolgt, mit dem Ergebnis, daß Q_{10} für das ganze Temperaturintervall gerade 2 beträgt. Es wurden für die Berechnung von Q_{10} sachgemäß die Zeiten gleicher prozentischer Wasseraufnahme benutzt.

Auf tierphysiologischem Gebiet gibt es bekanntlich eine sehr reiche Literatur über die Wasseraufnahme bzw. -Abgabe, welche Froschmuskeln in anisotonischen Lösungen erleiden, es existiert aber keine einzige Publikation, die die Beeinflussung der Geschwindigkeit dieses Prozesses durch die Temperatur systematisch behandelte. Von den gelegentlichen Angaben sei auf die von Meigs **202**) hingewiesen. Über die Temperaturabhängigkeit der Quellung quergestreifter Säugermuskeln und Nieren ist soeben eine Arbeit von L. Lichtwitz und A. Renner **203**) erschienen. Sie leidet an dem Fehler, der vorhin bei der Besprechung von Rysselberghe's Untersuchung (S. 90) auseinandergesetzt wurde: Zu der Zeit als mit den Messungen begonnen wurde, war schon die Gewichtszunahme viel zu weit fortgeschritten. Ihr Befund, daß mit steigender Temperatur sowohl Quellungs geschwindigkeit wie Quellungsmaximum abnehmen **203 a**), betrifft mehr

201) Adrian J. Brown und F. P. Worley, The influence of temperature on the absorption of water by seeds of *Hordeum vulgare* in relation to the temperature coefficient of chemical change. *Proc. Roy. Soc. (B)* **85**, 546—553 (1912).

202) Edward B. Meigs, Water rigor in frogs muscle. *Journ. of Physiol.* **39**, 384 (1909). — The effects of distilled water and of various solutions on the weight and length of striated muscle. *Amer. Journ. of Physiol.* **26**, 191 (1910).

203) L. Lichtwitz und A. Renner, Über die Temperaturabhängigkeit der Quellung von Muskel und Niere. *Zs. physiol. Chem.* **92**, 104—112 (1914).

203 a) Edwin Hauberrisser und Fritz Schönfeld, *Arch. exp. Path. u. Pharm.* **71**, 102 (1913) fanden dasselbe bei der Quellung des Nackenbandes vom Rind.

oder weniger nicht die überlebenden, sondern die absterbenden Organe. Weitere Bearbeitung erfordern auch die übrigen hier noch zu erwähnenden Beobachtungen:

Bialaszewicz 204) gibt an, daß die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme im unbefruchteten Froschei durch Erhöhung der Temperatur von 10° auf 20° verfünffacht wird, während im befruchteten Ei die gleiche Temperaturerhöhung, nur eine halb so große Wirkung ($Q_{10} = 2,5$) ausübt. Es sind aber beim unbefruchteten Ei nur die in der gleichen Zeit aufgenommenen Wassermengen miteinander verglichen worden.

Im Jahre 1904 berichtete Overton 205), ohne später darauf zurückzukommen, folgendes: Wird ein Frosch, Triton oder Unke „so in reines Wasser getaucht, daß der Kopf außerhalb des Wassers bleibt und ein Trinken durch das Maul unmöglich ist“, so nimmt das Tier fortwährend Wasser durch die Haut auf. „Eine ungefähr gleiche Menge Wasser wird aber in der Regel durch die Niere wieder ausgeschieden, so daß der osmotische Druck des Blutes und das Gewicht des Tieres nach jeweiligem Entleeren der Harnblase beinahe unverändert bleibt“. Die Geschwindigkeit dieses Prozesses ist „in außerordentlich hohem Grade abhängig von der Temperatur, dieselbe ist bei $30-33^{\circ}$ vier- bis fünfmal größer als bei 0° “.

Noch größer ist die Temperaturabhängigkeit der Wasseraufnahme, wenn es sich um Frösche handelt, welche vorher bis zu ein Viertel ihres Gewichtes durch Verdunsten verloren haben. Snyder 206), der im Jahre 1908 in einer ebenfalls „vorläufigen“ Mitteilung einige Bestimmungen darüber veröffentlichte, sprach sich für das Zutreffen der RGT-Regel aus.

Kurt Naumann 207) fand, mikroskopisch, die Geschwindigkeit des Ablaufs der Fettresorption im Darmepithel des Frosches bei niedriger Temperatur sehr verkleinert.

204) K. Bialaszewicz, Beiträge zur Kenntnis der Wachstumsvorgänge bei Amphibienembryonen. Anz. Krakauer Akad. Math. Nat. Kl. 1908, 825—834.

205) E. Overton, Neununddreißig Thesen über die Wasserökonomie der Amphibien und die osmotischen Eigenschaften der Amphibienhaut. Vorl. Mitt. Verh. physik. mediz. Gesellsch. Würzburg N. F. 36, 282 (1904).

206) Ch. D. Snyder, Der Temperaturkoeffizient der Resorption bei tierischen Membranen. Vorl. Mitt. Zentralbl. Physiol. 22, 236—242 (1908).

Dasselbe gilt nach E. Masing (208) auch von der Geschwindigkeit womit zum Menschenblut zugesetzter Traubenzucker sich auf Serum- und Blutkörper verteilt. Die zur Erreichung des Gleichgewichts erforderliche Zeit ergab sich zu ungefähr 18 Stunden bei $0,5^{\circ}$, $4\frac{1}{2}$ Std. bei $5,5^{\circ}$, $1\frac{1}{2}$ Std. bei 10° , $\frac{3}{4}$ Std. bei 15° und $\frac{1}{3}$ Std. bei 25° . Masing fügt auch die Temperaturquotienten hinzu und zieht aus ihrem starken Fallen mit steigender Temperatur weitgehende Folgerungen. Für eine derartige Verwendung reichen indessen Zahl und Genauigkeit seiner Versuche nicht aus.

17. Die Giftwirkungen.

Mit der Anwendung der physikalischen Chemie auf die Vorgänge bei der **Desinfektion** wurde früh begonnen. Zunächst war es indessen nur die Frage der Bedeutung des Dissoziationsgrades, die da interessierte (Dreser 1893, Th. Paul und Krönig 1896), der zeitliche Verlauf und der Temperatureinfluß blieben unberücksichtigt. Letzteres erscheint um so merkwürdiger, als schon damals die gesteigerte Wirkung der Desinfektionsmittel in der Wärme bekannt war (Literatur siehe bei Chick 209)). Erst nachdem die Erforschung des Temperatureinflusses auf die Lebensvorgänge in vollem Gange war, ist auch die Untersuchung der Desinfektionswirkung von diesem Gesichtspunkt aus, fast gleichzeitig von Madsen und Nyman und Harriette Chick, in Angriff genommen worden.

Madsen und Nyman (210) suchten zunächst nach einem Maß der Desinfektionswirkung und fanden, daß bei der Abtötung von auf Tarier-Granaten verteilten und getrockneten Milzbrandsporen durch verdünnte, wässrige Sublimatlösungen der zeitliche Verlauf durch die monomolare Reaktionsgeschwindigkeitsformel

$$k = \frac{1}{\vartheta_2 - \vartheta_1} 2,3 \log \frac{N_1}{N_2} \quad (19)$$

207) Kurt Naumann, Ein Beitrag zur Kenntnis des Ablaufs der Fettresorption im Darmepithel des Frosches. Zs. Biol. 60 (N. F. 42), 58—74 (1913).

208) Ernst Masing, Über die Verteilung von Traubenzucker im Menschenblut und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. Pflügers Arch. 156, 401—425 (1914).

209) Harriette Chick, An investigation of the laws of disinfection. Journ. of Hygiene 8, 92—158 (1908).

210) Th. Madsen und M. Nyman, Zur Theorie der Desinfektion. I. Zs. Hygiene u. Infektionskrankh. 57, 388—404 (1907).

beschrieben wird, wenn mit N_1 die zur Zeit ϑ_1 und mit N_2 die zu einer späteren Zeit ϑ_2 noch vorhandene Anzahl lebender Bakterien-sporen bezeichnet wird. Die Konstante k erhielt den Namen Desinfektionskonstante und es ergab sich, daß sie sich zwischen 25° und 45° — Temperaturen, welche an und für sich für Milzbrandsporen noch nicht schädlich sind — für je 10° Temperaturerhöhung um das 2,5fache vergrößerte.

Zu derselben Formel (19) gelangte auch Frl. Chick (l. c. 209) beim Studium der Abtötungsgeschwindigkeit von in 5%igem Phenol suspendierten Milzbrandsporen. Sie erhielt aber einen höheren Wert für Q_{10} , nämlich 5,5 (aus k bei 20° und 33° berechnet). Den Temperatureinfluß hat Frl. Chick indessen eingehend an dem in vegetativer Form sich vermehrenden *Bacillus paratyphosus* erforscht. Bei dieser Bakterie ist die Abtötungsgeschwindigkeit durch keine einfache Formel darstellbar; es wurden deshalb die erforderlichen Zeiten bestimmt, um (praktisch) alle Bakterien in einer Bouillonkultur abzutöten, und die Abtötungsgeschwindigkeiten umgekehrt proportional den Abtötungszeiten angenommen. Im Temperaturintervall 0 bis 40° ergab sich Q_{10} mit HgCl_2 zu 3 bis 3,9, mit AgNO_3 zu 2,8 bis 3. Mit Phenol, sowie mit einer aus höheren Phenolen bestehenden Emulsion variierte im Temperaturbereich von 0 bis 30° Q_{10} mit der Menge der benutzten Paratyphusbazillen; bei kleiner Bazillenmenge war $Q_{10} < 4$, um bei Verwendung vieler Millionen bis auf 10 zu steigen (es ist aber zu betonen, daß in ein und derselben Versuchsreihe Q_{10} über das ganze untersuchte Temperaturintervall hindurch konstant blieb). Chick ist der Ansicht, daß die größere Resistenz der jungen Bakterien diese Unterschiede hervorbringt. Daß das Verhältnis der benutzten Bakterienzahl zu der Menge des Desinfektionsmittels das Ergebnis der Temperaturwirkung beeinflussen kann, geht auch aus der Beobachtung von F. Croner (211) hervor, daß Bouillonkulturen von Staphylokokken und Colibakterien durch Phenol und Lysol in gewissen stärkeren Verdünnungen bei niedriger Temperatur schneller als bei höherer Temperatur abgetötet werden, indem die Steigerung der Wachstums-

211) Fr. Croner, Beitrag zur Theorie der Desinfektion. Zentralbl. Bakteriol. I. Abt. Origin. 61, 175—184 (1911/12).

geschwindigkeit durch die Temperatur, die Steigerung der Giftwirkung durch die Temperatur überwiegt (siehe ferner l. c. 209 S. 154).

Die Absterbungsgeschwindigkeit des Eitererregers (*Staphylococcus pyogenes aureus*) in $1/100$ norm. Salzsäure ist von Th. Paul, G. Birstein und A. Reuss **212)** eingehend nach der Granatenmethode mit dem Ergebnis untersucht worden, daß der Vorgang sich gut durch Formel (19) darstellen läßt. Tabelle 35 gibt die Zusammenfassung ihrer Ergebnisse in extenso. Versuchsreihe III wird von ihnen als die zuverlässigste bezeichnet, weil alle Bestimmungen an einem Tage ausgeführt sind, dann folgt Versuchsreihe II, während Versuchsreihe I nur ein beiläufiger Wert zukommen soll. Vergleicht

Tabelle 35.

Einfluß der Temperatur auf die Abtötung von Staphylokokken durch $1/100$ Salzsäure (Th. Paul, G. Birstein und A. Reuss l. c. 212 S. 276/7).

Versuchsreihe I (Granate II)			Versuchsreihe II (Granate IVa)			Versuchsreihe III (Granate IVa)		
Temp.	k	Q_{10}	Temp.	k	Q_{10}	Temp.	k	Q_{10}
1°	0,035		1,4°	0,027		0,4°	0,031	
		1,79			1,46			1,53
10	0,059		10,6	0,038		9,2	0,045	
		2,02			3,02			2,00
18	0,103		18,1	0,087		17,9	0,082	
		3,76			2,20			2,35
26	0,297		28	0,190		27,7	0,189	
		1,49			2,99			2,67
37	0,461		37,1	0,515		37,0	0,472	
		4,35						
47	2,001							

man die für die annähernd gleiche Temperatur in den 3 Reihen gefundenen Desinfektionskonstanten, so sieht man, daß sie ziemlich beieinander liegen — abgesehen von der Konstante bei 26° in Versuchsreihe I, die ganz herausfällt —, die individuellen Eigenschaften

212) Theodor Paul, Gust. Birstein und Ant. Reuss, Beiträge zur Kinetik der Giftwirkung von gelösten Stoffen. 2. Teil: Einfluß der Neutralsalze und der Temperatur auf die Desinfektionsgeschwindigkeit von Säuren. Biochem. Zs. **29**, 267—278 (1910).

der einzelnen benutzten Kulturen demnach zwar nicht ganz ohne Einfluß sind, immerhin aber der Einfluß nicht so groß ist wie man es vielleicht vermutet hätte. Diese Übereinstimmung der drei Versuchsreihen erstreckt sich auch auf die Q_{10} -Werte, diese nehmen nicht wie so oft mit steigender Temperatur ab, sondern zu. Dieser interessanten Erscheinung weiter nachzugehen wäre sicher lohnend. Sie ist übrigens selbst für das Verhalten der benutzten Bakterienart nicht nach allen Richtungen hin kennzeichnend. Nach denselben Autoren **213**) ergaben sich nämlich für Q_{10} aus den „Desinfektionskonstanten“ der trockenen, den Granaten anhaftenden Staphylokokken in Luft (20,8% O + 79,2% N) und in technischem Sauerstoff (96,2% O + 3,8% N) die in Tabelle 36 enthaltenen Werte.

Tabelle 36.

Temperaturabhängigkeit der Absterbungsgeschwindigkeit von Staphylokokken in Luft und 96,2prozentigem Sauerstoff (Th. Paul, G. Birstein und A. Reuss l. c. 213 S. 394/5).

Temp.	Luft		Sauerstoff		Granate
	60 k	Q_{10}	60 k	Q_{10}	
18°	0,0017	3,16	0,0034	2,83	VIII
37,4	0,0157		0,0256		
24,9	0,0107	2,04	0,0200	1,90	XII
37,4	0,0264		0,0444		

In diesem Zusammenhang sei noch erwähnt, daß die Staphylokokken in einer Mischung von fester Kohlensäure und Äther (ca. — 80°) wochenlang am Leben bleiben, während sich in flüssiger Luft (ungefähr — 190°) die Zahl der lebenden Bakterien auch nach 125 Tagen noch nicht verändert hatte **214**) **215**).

213) Th. Paul, Gust. Birstein und Ant. Reuss, Beitrag zur Kinetik des Absterbens der Bakterien in Sauerstoff verschiedener Konzentration und bei verschiedenen Temperaturen. Biochem. Zs. **25**, 393—401 (1910).

214) Th. Paul, Der chemische Reaktionsverlauf beim Absterben trockener Bakterien bei niederen Temperaturen. Biochem. Zs. **18**, 1 (1909).

Kanitz, Die Biochem. in Einzeldarst. J

Weitere, nicht quantitative Angaben über die Widerstandsfähigkeit der Mikroorganismen gegen niedere Temperaturen findet man bei A. Kraus (216) zusammengestellt.

Die Tatsache, daß nicht alle in einem Desinfektionsmittel befindlichen Bakterien gleichzeitig abgetötet werden, sondern der zeitliche Verlauf ihres Absterbens vielfach nach Formel (19) vonstatten geht, hat eine gewisse Überraschung und einen größeren Meinungsaustausch hervorgerufen (217). Der Schlüssel zu der beobachteten Erscheinung liegt nun darin, daß Formel (19) nicht nur den Verlauf einer monomolaren chemischen Reaktion darstellt, sondern auch der Ausdruck ist, der sich aus den Wahrscheinlichkeitsgesetzen für die Lebensdauer einer großen Anzahl gleichzeitig entstandener, und infolge einer gemeinsamen Ursache sterbender Individuen ergibt, gleichgültig, ob diese Individuen Bakterien, Menschen (217 a), oder radioaktive Atome (217 b) sind.

Mit der toxischen Wirkung vieler organischer und anorganischer Substanzen auf **Schimmelpilze** (*Penicillium glaucum* und *Aspergillus niger*) hat sich B. Zehl (218) befaßt. Es wurden die Grenzkonzentrationen festgestellt, in denen die betreffenden Substanzen in einer Nährlösung vorhanden sein durften, um eben noch Keimung zu erlauben.

Der Temperatureinfluß ist auffallend klein, erst eine mehr als zwanziggradige Erhöhung der Temperatur (von 12° auf 34°) verminderte die Grenzkonzentration, bzw. steigerte die Giftwirkung auf das 2^{1/2}- bis 3fache. Bei weiterer Temperaturerhöhung, von 34° auf

215) Th. Paul und F. Prall, Die Wertbestimmung von Desinfektionsmitteln mit Staphylokokken, die bei der Temperatur der flüssigen Luft aufbewahrt wurden. Arb. Gesundheitsamt 26, 73—129 (1907).

216) A. Kraus, Untersuchungen über Desinfektionsmittel. II. Mitt. Arb. Gesundheitsamt 26, 154 (1907).

217) Harriette Chick, The process of disinfection by chemical agencies and hot water. Journ. of Hygiene 10, 237 (1910) (282—286 Literatur und Diskussion).

217a) G. Udny Yule, On the distribution of deaths with age when the causes of death act cumulatively, and similar frequency distributions. Journ. Roy. Statistical Soc. 73, 26—35 (1910).

217b) L. v. Bortkiewicz, Die radioaktive Strahlung als Gegenstand wahrscheinlichkeitstheoretischer Untersuchungen. Berlin, J. Springer 1913.

218) Bernhard Zehl, Die Beeinflussung der Giftwirkung durch die Temperatur, sowie das Zusammengreifen von zwei Giften. Zs. allg. Physiol. 8, 140 bis 190 (1908).

40°, stieg, besonders bei *Aspergillus* die Giftwirkung erheblich, jedoch dürfte dies, wie Zehl richtig bemerkt (l. c. 218 S. 159) darauf beruhen, daß „die Temperaturen um 40° herum an und für sich schon einen minder günstigen Effekt auf das Pilzwachstum unter normalen Verhältnissen ausüben“. Ein interessantes Verhalten zeigten die typischen Narkotika, Chloroform und Äther sowie (*Aspergillus* gegenüber) Benzamid und Äthylurethan, die Giftigkeit dieser Substanzen nahm mit steigender Temperatur ab, und zwar war bei den drei erstgenannten Narkoticis die Giftigkeitsabnahme mit steigender Temperatur etwa ebenso groß wie die Giftigkeitszunahme bei den übrigen Substanzen. Es muß dahingestellt bleiben, inwieweit Zehls Ergebnisse durch seine Versuchsanordnung bedingt sind, die eine viel verwickeltere ist als die der vorher besprochenen Arbeiten. Zu ganz unübersichtlichen Resultaten ist bezüglich der Giftempfindlichkeit der Pilze Brooks **219)** gelangt, der die toxische Substanz zu einer Kulturlösung fügt und aus der, nach ein oder mehreren Tagen eingetretenen Schädigung Kurven konstruiert, ohne Zahlenbelege beizufügen.

Ganz in die RGT-Regel hineinfallende Q_{10} -Werte haben sich für die Geschwindigkeit der Einwirkung von Giften auf den **Froschmuskel** ergeben.

A. V. Hill **220)** und V. H. Veley und A. D. Waller **221)**, die gleichzeitig die Feststellung machten, haben sie (in Verbindung mit anderen Tatsachen) als Stütze für die Auffassung verwendet, daß die Gifte sich mit bestimmten Bestandteilen des Muskels chemisch verbinden und nicht bloß in ihn hineindiffundieren. (Die Möglichkeit von Adsorption wäre noch zu diskutieren, indessen liegen über die Tem-

219) Charles Brooks, Temperature and toxic action. Botan. Gazette **42**, 359 (1906).

220) A. V. Hill, The mode of action of nicotine and curari determined by the form of the contraction curve and the method of temperature coefficients. Journ. of Physiol. **39**, 361—374 (1909).

221) V. H. Veley und A. D. Waller, The rate of action of drugs on muscle as a function of temperature. Journ. of Physiol. **39**, Proc. Physiol. Soc. XXXVI (1909/10). Ausführlich: Observations on the rate of action of drugs (alcohol, chloroform, quinine, aconite) upon muscle as a function of temperature. Proc. Roy. Soc. (B) **82**, 205—217 (1910).

peraturabhängigkeit der Adsorptionsgeschwindigkeit noch keine ausreichenden Messungen vor 222)).

A. V. Hill hat sich mit den Kontraktionen, die durch sehr verdünnte Nikotinlösungen hervorgerufen werden und durch Kurare, den Antagonisten des Nikotins, aufgehoben werden können, beschäftigt.

Veley und Waller haben die Wirkung von $\frac{n}{1}$ Alkohol, $\frac{n}{100}$ Chloroform und $\frac{n}{2000}$ Chinin-HCl untersucht und gefunden, daß der (in physiol. NaCl-Lösung¹ der Einwirkung ausgesetzte) Muskel bei 7° seine Kontraktilität in 20, bzw. 24,5, bzw. 53 Minuten verloren hatte, während bei 19° die entsprechenden Einwirkungszeiten 7,5, bzw. 13, bzw. 16 Min. waren, Q_{10} sich also zu 2,2, bzw. 1,7, bzw. 2,7 ergibt.

$Q_{10} \Rightarrow 2,2$ ergibt sich auch für die Veratrinwirkung auf Grund einer von G. Lamm 223) mitgeteilten Versuchsreihe. Zu einer O-haltigen Ringerlösung, in welcher sich ein Froschsartorius befand, wurde mikrogramm-(milliontelgramm-)weise Veratrin gefügt und festgestellt, wie weit die Temperatur erniedrigt werden konnte, ohne daß die Veratrinwirkung ausblieb. Als eine noch vorhandene Wirkung wurde angesehen, wenn auf einen Momentanreiz der Muskel mit einer ganzen Zuckung und darauf mit einem einige Sekunden dauernden, unvollständigen Tetanus reagierte.

Bei niedriger Temperatur nimmt auch in dieser Erscheinungsgruppe Q_{10} sehr zu. So steigen in Lamms erwähnter Versuchsreihe unterhalb 5° die Veratrinkonzentrationen erheblich und Veley und Waller geben an, daß Akonitinlösungen, die bei höherer Temperatur noch sehr wirksam waren, bei 7° gar keine Wirkung mehr ausübten.

Weitere verwandte Beobachtungen sind folgende: Hausmann 224) fand, daß winterschlafende (zwischen den Doppelfenstern des Laboratoriums gehaltene) Fledermäuse, die Colchicin erhalten haben, in der Kälte weiter lebten, jedoch an Colchicinvergiftung verendeten, wenn sie

222) Vergl. G. v. Georgievics und A. Dietl, Zur Kenntnis der Kinetik der Sorption. Zs. physik. Chem. 87, 678 (1914).

223) G. Lamm, Untersuchungen über die Wirkung des Veratrin auf den quergestreiften Muskel. I. Mitt. Zs. Biol. 56, 221. — Über die Temperaturabhängigkeit der Rhythmik des Aktionsstromes im veratrinvergifteten Muskel siehe Paul Hoffmann, Zs. Biol. 58, 67 (1912).

224) Walter Hausmann, Über den Einfluß der Temperatur auf die Inkubationszeit und Antitoxinbildung nach Versuchen an Winterschläfern. Pflügers Arch. 113, 317 (1906).

in die Wärme (25°) gebracht wurden. „Der Tod trat nach einer Inkubationszeit ein, als wäre den Tieren zu der Zeit das Gift gegeben worden, zu der sie in die Wärme kamen.“ Von Tannin und Saponin wurden winterschlafende Fledermäuse (in der Kälte) nur nach vieltägiger Inkubationszeit getötet. Nach Fühner²²⁵⁾ und Sanno²²⁶⁾ ist Colchicin Fröschen gegenüber bei 30—37° mehrere hundert mal wirksamer als bei Zimmertemperatur und auch die Wirksamkeit von Atoxyl auf Frösche steigt nach Sanno erheblich mit der Temperatur. Ebenso sind nach J. Courmont und M. Doyon²²⁷⁾ und nach F. Gumprecht²²⁸⁾ Frösche bei niedriger Temperatur gegen Tetanustoxin unempfindlich, reagieren aber bei höherer Temperatur, und umgekehrt reagieren nach A. Koeninck²²⁹⁾ und H. Meyer und J. T. Halsey^{229a)} die sonst tetanusempfindlichen Fledermäuse während des Winterschlafes nicht auf Tetanustoxin. Bringt man Frösche in chloroformhaltiges Wasser von 32°, so tritt nach Richet augenblicklich Narkose ein, während bei 0° fast jede Wirkung ausbleibt²³⁰⁾ ^{230a)}. Bei einer weiteren Bearbeitung dieser Beobachtungen wird man streng zu unterscheiden haben zwischen dem Einfluß der Temperatur auf die Geschwindigkeit der Giftwirkung bei konstant gehaltener Giftmenge einerseits und dem Einfluß der Temperatur auf die eben noch wirksame Giftmenge, auf die Giftschwelle, anderseits. In Lamms Versuch haben wir ein Beispiel dafür kennen gelernt, daß die Giftschwelle nach der RGT-Regel abnehmen kann. Doch ist dies nicht allgemein der Fall; der Temperatureinfluß kann auch ein viel kleinerer sein, ja die Giftschwelle kann sich mit steigender

²²⁵⁾ Hermann Fühner, Über den toxikologischen Nachweis des Colchicins. Arch. exper. Path. u. Pharm. **63**, 357 (1910).

²²⁶⁾ Y. Sanno, Über den Einfluß der Temperatur auf die Giftempfindlichkeit des Frosches. Versuche mit Atoxyl und Colchicin. Arch. exper. Path. u. Pharm. **65**, 325—335 (1911).

²²⁷⁾ J. Courmont und M. Doyon, Du tétanos de la grenouille. C. r. Soc. Biol. 1893 (zit. nach l. c. 226).

²²⁸⁾ F. Gumprecht, Versuche über die physiologischen Wirkungen des Tetanustoxins im Organismus. Pflügers Arch. **59**, 105 (1895).

²²⁹⁾ A. Koeninck, Versuche und Beobachtungen an Fledermäusen. Arch. (An. n.) Physiol. 1899, 394.

^{229a)} H. Meyer, Tetanusstudien. (Nach gemeinschaftlich mit J. T. Halsey und Fr. Ransom ausgeführten Untersuchungen.) Festschr. f. M. Jaffé (Chem. u. med. Untersuch.) 297—317, Braunschweig 1901.

²³⁰⁾ Ch. Richet, La chaleur animal. S. 212, Paris 1889.

^{230a)} Vgl. ferner C. B. Davenport und H. V. Neal, On the acclimatization of organisms to poisonous chemical substances. Arch. Entwicklungsmech. **2**, 569 (1895).

Temperatur vergrößern, d. h. die Giftigkeit kann mit steigender Temperatur abnehmen.

Unter den Schwellenwerten, die Hans Meyer 230b) für die narkotische Wirkung einer Anzahl Substanzen **Kaulquappen** gegenüber bei 3° und 30° erhielt, sind alle diese Möglichkeiten verwirklicht. Tabelle 37 führt sie vor Augen. Als Schwellenwert ist die reziproke Normalität, die sogenannte Verdünnung, der Lösung, worin eben noch vollständige Narkose eintrat, angegeben.

Tabelle 37.

Narkotischer Schwellenwert und Teilungskoeffizient einiger Substanzen bei 3° und 30° (H. Meyer l. c. 230b).

Name der Substanz	Bei 3°		Bei 30°	
	Schwellen- wert	Teilungs- koeffizient	Schwellen- wert	Teilungs- koeffizient
Salizylamid . .	1300	2,223	600	1,400 *)
Benzamid . . .	500	0,672	200	0,437 *)
Monacetin . . .	90	0,099	70	0,066 *)
Äthylalkohol . .	3	0,026	7	0,047
Chloralhydrat . .	50	0,053	250	0,236
Azeton	3	0,146	7	0,235

*) Bei 36°.

Nach der bekannten Annahme von Meyer-Overton soll die Giftigkeit, insbesondere die narkotische Wirkung einer Substanz mit ihrem Teilungskoeffizienten $\frac{\text{Lipoid (Öl)}}{\text{Wasser}}$ symbat gehen. Es wäre demnach zu verlangen, daß für diejenigen in Tabelle 37 verzeichneten Substanzen, welche bei 30° narkotisch wirksamer als bei 3° gefunden wurden, der Teilungskoeffizient bei 30° ebenfalls größer als bei 3° sein soll, und für die Substanzen, die bei 30° weniger wirksam als bei 3° waren, auch hinsichtlich des Teilungskoeffizienten das Umgekehrte der Fall sein soll. Die Forderung der Theorie ist nun im vorliegenden Fall, wie die in Tabelle 37 beigelegten Teilungskoeffizienten $\frac{\text{Öl}}{\text{Wasser}}$ zeigen, tatsächlich erfüllt. Zu bemerken ist allerdings, daß der Teilungskoeffi-

230b) Hans Meyer, Zur Theorie der Alkohalnarkose, 3. Mitt. Der Einfluß wechselnder Temperatur auf Wirkungsstärke und Teilungskoeffizient der Narkotika. Arch. exper. Path. u. Pharm. 46, 338—346 (1901).

zient zumeist nur bei einer einzigen Konzentration bestimmt worden ist, demnach für den neuerdings erhobenen Einwand, daß es sich bei der Lipoidlöslichkeit gar nicht um eine Verteilung durch Auflösung, sondern um eine Adsorption handelt, Raum übrig bleibt.

Die Lebensdauer des kleinen Süßwasserkrusters *Daphnia magna* in Seewasser und in NaCl-Lösungen entspricht nach Dernoscheck 231) ganz und gar der RGT-Regel. Die in Tabelle 38 verzeichneten Lebensdauerangaben in Seewasser sind das arithmetische Mittel aus den arithmetischen Mitteln von 5—15 einzelnen Versuchsreihen, die Dernoscheck mit je 25 Individuen ausgeführt hat; die auf NaCl-Lösungen bezüglichen Lebensdauerangaben stammen aus einer älteren Arbeit von E. Warren 232) und sind nur das Mittel von einigen Beobachtungen. Als Kriterium des eingetretenen Todes hat das Aufhören der Antennenbewegungen gedient.

Tabelle 38.

Temperaturabhängigkeit der Lebensdauer (Min.) von *Daphnia magna* in Nordseewasser (mit 3,2‰ Salz) und in NaCl-Lösungen (Dernoscheck l. c. 231).

Temp.	Seewasser		1,6 ‰ NaCl		2 ‰ NaCl		Temp.
	Min.	Q_{10}	Min.	Q_{10}	Min.	Q_{10}	
2°					75		2°
3			94,5	1,9	2,1	1,95	3
5	41		70				5
7		2,3	46,5				7
14					30		14
15	18			2,0	1,6		15
21		1,8	30				21
25	10		22,5				18,5
29,5			15,5		14,5	1,8	29,5
33		2,0	14,5		2,0		33
35	5				9,5		35

231) Alfred Dernoscheck, Studien über die Giftigkeit von Seewasser für Süßwassertiere, mit besonderer Berücksichtigung der Anpassungserscheinungen. Pflügers Arch. 143, 316—321 (1911).

232) Ernest Warren, On the reaction of *Daphnia magna* (Straus) to certain changes in its environment. Quart. Journ. Microsc. Science 43, 199—224 (1900).

In diesem Zusammenhang erinnert Dernoscheck an folgende interessante Beobachtungen von Schmankewitsch 233) über die Wechselwirkung von Temperatur und Salzgehalt auf die Organismen in der freien Natur:

In der Umgebung von Odessa erscheint *Daphnia rectirostris* mit dem Fortschreiten der Jahreszeit in großer Menge in Süßwasserbassins, in Salzpflützen und im Chadschibaisky-Salzsee, dessen Salzgehalt 5—8 Proz. beträgt. Der Grund dafür liegt, wie Schmankewitsch feststellte, darin, daß die für *Daphnia rect.* günstigste Temperatur im Salzwasser eine viel niedrigere ist „als diejenige Temperatur, welche für die nämliche *Daphnia* im süßen Wasser günstig ist, so daß die eigentlich eine Sommerform des Süßwassers darstellende *Daphnia rect.* im Salzwasser zu einer Herbstform wird“ (l. c. 233 S. 430). Während *Daphnia rect.* im Sommer Konzentrationen des Chadschibaisky-Sees von 6 Proz. nicht aushalten kann, findet sie sich im Herbst bei einer Konzentration des Salzwassers von 7—8 Proz. in ungeheurer Menge vor und bleibt „selbst noch bei einer Temperatur lebendig gebärend, bei der die Exemplare der Süßwassergenerationen dieser Art in ihren Süßwasserbassins nicht mehr zu leben vermochten“. Die Salzseeexemplare der *Daphnia rect.* stellen „eine degradierte, bis zu einem gewissen Punkt retrograd entwickelte und veränderte Form der Süßwasserexemplare dar“ (l. c. 233 S. 431). Die Salzseeexemplare können aber auch bei niedrigerer Konzentration des Salzwassers gezüchtet werden „nur fordern sie hierbei eine höhere Temperatur als die für sie in dem sehr salzigen See geeignete. In diesem weniger konzentrierten Salzwasser verringert sich die Degradation der Exemplare bedeutend mit den Generationen, so daß sie zuletzt den Exemplaren dieser Art aus den Salzpflützen ähnlicher werden, d. h. den Süßwasserexemplaren näher kommen“ (l. c. 233 S. 433).

Das gleiche Verhalten beobachtete Schmankewitsch auch bei der Zucht von *Artemia salina*. Geht man bei der Züchtung dieses Salzwasserorganismus mit der Salzkonzentration zu sehr herunter, so werden die Organismen geschädigt. „Bemerkt man aber bei der übermäßigen Verdünnung des Salzwassers die Krankheit der Tiere zur rechten Zeit und erhöht, anstatt der Verstärkung der Konzentration des Salzwassers, dessen Temperatur um einige Grade, so ermuntern sich die kranken Tiere und leben ganz gut“ weiter (l. c. 233 S. 454). Auch wenn man die Salzkonzentration des Wassers übermäßig erhöht, geht *Artemia salina* ein. „Erniedrigt man jedoch in diesem Fall zur rechten Zeit die Tem-

233) Wladimir Schmankewitsch, Zur Kenntnis des Einflusses der äußeren Lebensbedingungen auf die Organisation der Tiere. Zs. wiss. Zool. 29, 429 bis 494 (1877).

peratur, anstatt der Verdünnung des Salzwassers, so erholen sich die Tiere“ und bleiben am Leben (l. c. 233 S. 455).

Über die Lebensdauer von Seewasserorganismen in anderen Medien sind bis jetzt vom Standpunkt der RGT-Regel nur einige Versuche von N. K. Koltzoff **234**) mitgeteilt worden. Er verfolgte mikroskopisch den „Kinoplasmazerfall“ des Kolonien bildenden, marinen Infusoriums *Zoothamnium alternans* in NaCl- und KCl-Lösungen, und fand $Q_{10} = \text{ca. } 2,5$ im Temperaturbereich $13-23^{\circ}$.

In einer mir unzugänglichen, von O. von Fürth **235**) erwähnten Arbeit von J. Gogorza **236**) sind zahlreiche Daten über die Lebensdauer bei unmittelbarer Übertragung in Süßwasser von 70 aus allen Gruppen des Tierreichs entnommenen marinen Arten enthalten, und es wird hervorgehoben, daß alle untersuchten Arten „dem delätären Einflusse des Süßwassers bei niederer Temperatur (2—3mal) länger widerstehen als bei hoher Temperatur“. Hier ist für systematische Versuche noch ein großes Feld offen!

18. Die Lebensdauer.

Mit der Bedeutung der Temperatur für die Lebensdauer unter adäquaten Bedingungen hat sich insbesondere Jacques Loeb **237**) beschäftigt, nachdem schon Arthur Meyer **238**) in einer beachtenswerten Notiz das Problem ins Auge gefaßt hat. Um sich von den Zufälligkeiten individueller Variationen unabhängig zu machen, hielt Loeb es für geraten, mit Millionen von Organismen, die außerdem sich im gleichen Zustand befinden, zu arbeiten, und hat in den Seeigeleiern bzw. Larven ein geeignetes Untersuchungsobjekt gefunden.

234) N. K. Koltzoff, Über eine physiologische Kationenreihe, Pflügers Arch. **149**, 336—338 (1912).

235) Otto von Fürth, Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903. S. 621.

236) J. Gogorza, Influencia del agua dulce en los animales marinos. Anal. Soc. España H. N. **20**, 220—270.

237) Jacques Loeb, Über den Temperaturkoeffizienten für die Lebensdauer kaltblütiger Tiere und über die Ursache des natürlichen Todes. Pflügers Arch. **124**, 411—426 (1908).

238) Arthur Meyer, Notiz über eine die supramaximale Tötungszeit betreffende Gesetzmäßigkeit. Ber. dtsh. botan. Ges. **24**, 340—352 (1906).

„Diese Eier sind“ nämlich „bei der Herausnahme aus dem Eierstock im allgemeinen alle reif und können alle praktisch gleichzeitig befruchtet werden.“

Frisch befruchtete Seeigeleier wurden also in Seewasser der Einwirkung verschiedener konstanter Temperaturen — die Eier je eines Weibchens der Einwirkung je einer Temperatur — ausgesetzt. „Wenn die Eier bei höherer Temperatur gehalten werden, so kann man es ihnen natürlich nicht ansehen, ob sie noch am Leben oder schon tot sind.“ Es wurde deshalb in gewissen Zeitintervallen je ein Tropfen Eier mit einer Pipette entnommen, in Seewasser von Zimmertemperatur (15—17°) gebracht und zugesehen, ob sich die Eier normal weiterzuentwickeln imstande waren. Ist dies der Fall, so steigen die Larven, sobald sie das Blastulastadium erreicht haben, an die Oberfläche des Wassers. Sind die Larven kränklich, so bleiben sie am Boden liegen.

Es wurde nun für jede Temperatur die Einwirkungszeit festgestellt, nach welcher die Larven noch eben imstande waren, an die Oberfläche zu steigen und die Einwirkungszeit, nach der sie das nicht mehr vermochten. Die Zeit, die in der Mitte der beiden Grenzen lag, wurde als Maß der Lebensdauer angesehen. In einer anderen Versuchsreihe sind die entsprechenden Zeiten für die unbefruchteten Eier ermittelt worden. Das Verfahren entsprach dem vorher Geschilderten, nur daß die entnommenen Eierproben nach ihrer Übertragung in Seewasser von Zimmertemperatur zunächst befruchtet wurden.

Man findet die Ergebnisse beider Versuchsreihen in Tabelle 39. Die sich aus ihnen ergebenden Temperaturquotienten überraschen durch ihre ungeheure Größe. Man kann abgerundet sagen, daß bereits ein Grad Temperaturerhöhung die Lebensdauer auf die Hälfte verkürzt, der Temperaturquotient tausend beträgt ($Q_1 = 2$ und $Q_{10} = Q_1^{10} = 2^{10} = 1024$).

Loeb erwähnt außerdem noch einige Versuche, aus welchen auch für die Lebensdauer der Seeigelspermatozoen ein Temperaturquotient von derselben Größenordnung hervorzugehen scheint, und weist dann auf den außerordentlichen Unterschied hin, der zwischen diesen Temperaturquotienten und dem der RGT-Regel entsprechenden Temperaturquotienten der Entwicklungsgeschwindigkeit besteht. Er schließt hieraus, „daß die Prozesse, welche den natürlichen Tod

Tabelle 39.

Temperaturabhängigkeit der Lebensdauer der Eier des Seeigels *Strongylocentrotus purpuratus* (J. Loeb l. c. 237).

Temp.	Befruchtet				Unbefruchtet				Temp.
	Lebensdauer			Q_{10}	Lebensdauer			Q_{10}	
32°	1½ Min.			240	> 1½ < 2 Min.			600	32°
31	> 2¼	< 3	"						31
30	> 4	< 5	"		> 3	< 5	"		30
29	> 6	< 7	"						29
28	> 11	< 13	"	300	> 8	< 10	"		28
27	> 20	< 22	"		ca. 18 "				27
26	> 35	< 40	"		> 35	< 40	"		26
25	> 76	< 81	"						25
24	> 192	< 209	"	1450	> 168 < 200 "				24
22	ca. 10½ Std.								22
21	"	24	"						21
20	"	3	Tage						20

eines Organismus bedingen, nicht mit den Vorgängen identisch sind, welche den Entwicklungs- und Differenzierungsvorgängen zugrunde liegen“.

Man kann zwei Einwände gegen diese Annahme erheben. Erstens, daß nur an einer Tierform Versuche angestellt wurden, und zweitens, daß die Versuche sich nur auf die höheren Temperaturen erstrecken. „Was den letzten Einwand betrifft, so liegt es in der Natur der Sache,“ entgegnet Loeb, „daß wir einstweilen keine Versuche bei niederen Temperaturgraden haben anstellen können. Bei dem enorm hohen Temperaturkoeffizienten nimmt die Lebensdauer so rasch zu, daß eine Ausdehnung der Versuche auf niedere Temperaturgrade fast aussichtslos erscheint. Wir sind aber in der Lage, Beobachtungen aus der Natur anzuführen, welche auf die Wahrscheinlichkeit hinweisen, daß unsere Beobachtungen auch für niedere Temperaturen gelten. Diese Beobachtungen können auch den anderen Einwand zerstreuen,“ daß die mitgeteilten hohen Temperaturquotienten nur für die Lebensdauer der untersuchten Formen gelten. Der Umstand, daß Q_{10} für die Lebensdauer etwa 300mal so groß, wie für die Entwicklungsgeschwindigkeit gefunden wurde, führt zu der merkwürdigen Folgerung, daß eine — bei verschiedenen Temperaturen bzw. Klimaten lebensfähige — Spezies in den kalten Regionen in einer viel größeren Dichtigkeit als in den warmen Regionen vertreten sein müßte. Denn „eine Temperaturabnahme von

10⁰ reduziert die Geschwindigkeit der Entwicklung auf rund ein Drittel; allein die Lebensdauer jedes Individuums wird gleichzeitig damit auf das Tausendfache erhöht, und eine Temperaturdifferenz von 20⁰ erhöht die Lebensdauer auf das Millionenfache, reduziert die Geschwindigkeit der Entwicklung aber nur auf ein Neuntel.“ Es müssen somit „viel mehr aufeinander folgende Generationen . . . bei 0⁰ gleichzeitig am Leben sein, als bei 10⁰ oder erst recht bei 20⁰. Freilich wird die Futterfrage, z. B. die infolge der Polarnacht bedingte Abnahme der chlorophyllhaltigen Organismen . . . verhindern“, daß eine quantitative Bestätigung der Theorie sich erbringen ließe. Überdies kann man sich bei der Prüfung nur „an die Seetiere halten, da nur im Seewasser diejenige Konstanz der Temperatur vorhanden ist, welche für eine derartige Vergleichung nötig ist. Und da ferner nur die Oberflächenfauna genügend sichere Beobachtungen in dieser Hinsicht zuläßt, so müssen wir uns an Planktonbeobachtungen halten.“ Diese sprechen nun für die Richtigkeit der gezogenen Folgerung. Denn es ist „tatsächlich allen Zoologen, welche die polaren Regionen besucht haben, aufgefallen, wie ungeheuer zahlreich die dort vorkommenden Organismenformen im Plankton vorhanden sind.“ Als Beleg fügt Loeb zwei Aussprüche von Chun **239)** hinzu.

Die skizzierten Ausführungen haben einen lebhaften Widerspruch entfesselt **240) 241)**. Ein Hauptargument der Gegner besteht in einer brieflichen Mitteilung von Chun. Danach „dürfte es sich bei dem Reichtum des antarktischen Planktons weniger um auffallend große Mengen je einer Art handeln . . . sondern es scheint vielmehr eine ungeheure Mannigfaltigkeit . . . zu bestehen“ (l. c. 240 S. 431).

Unleugbar sind die von Loeb zitierten Sätze Chuns nicht so klar abgefaßt, daß sie jede Interpretation ausschließen würden, die Einschränkung von Chun ist aber in einer so zurückhaltenden Form gegeben worden — ich verweise auf die von mir gesperrten Wendungen „dürfte“, und „es scheint“ —, daß mit diesen Gegenreden Loeb's Gedanke nicht abgetan ist, vielmehr wird die Erbringung der für die Entscheidung erforderlichen Unterlagen die besondere Beachtung künftiger Polarforscher erfordern.

Die Zukunft muß auch zeigen, inwieweit die Idee Loeb's geeignet ist, folgende bemerkenswerte Ergebnisse von B. Helland-Hansen und F. Nansen **241a)** zu erklären. Diese Forscher haben durch Vergleichung

239) C. Chun, Aus den Tiefen des Weltmeeres, 2. Aufl. Jena 1903. S. 225, 281.

240) K. Demoll und J. Strohl, Temperatur, Entwicklung und Lebensdauer. Biolog. Zentralbl. **29**, 427—441 (1909).

241) S. O. Mast, Biolog. Zentralbl. **33**, 591 (1913).

241a) Björn Helland-Hansen und Fridtjof Nansen, Die jährlichen Schwankungen der Wassermassen im norwegischen Nordmeer in ihrer Beziehung zu den

der Fischfangstatistiken und der meteorologischen Angaben gefunden, daß für die Temperatur während der Dorschfischereisaison bei den Lofoten (Ende Januar bis Ende April), wie für den Zeitpunkt des Eintreffens des — an den dortigen Bänken laichenden — Dorsches und für den Ertrag der Fischerei, die Temperatur des atlantischen Wassers des „Sognefjordschnitts“ unterhalb der Oberfläche, im Mai des vorhergehenden Jahres bestimmend ist. Eine niedrige Temperatur des Vorjahres im Sognefjordschnitt (Linie vom Sognefjord nach Island) hat eine niedrige Temperatur im Lofotenschnitt (Linie von Island nach den Lofoten), ein frühes Eintreffen des Dorsches und einen reichen Fang zur Folge. Und zwar nicht nur hinsichtlich der Anzahl der gefangenen Fische, sondern auch hinsichtlich der Leber- und Rogenquantität. Ebenso ist die Anzahl der in der Nordsee gefangenen kleinen (2—3jährigen) Schellfische größer, wenn in ihrem Geburtsjahr die Temperatur des Sognefjordschnitts, unweit dessen der Schellfisch laicht, niedrig war. Wiewohl die maximalen Temperaturunterschiede, um die es sich hierbei handelt, nicht viel mehr als einen Grad betragen, bedingen sie doch Schwankungen in den Fangergebnissen um ein mehrfaches.

Die tatsächlichen Feststellungen Loebs sind keineswegs vereinzelt geblieben. Zunächst hat auf seine Veranlassung A. R. Moore **242)** die Lebensdauer des Hydroids *Tubularia crocea* untersucht und eine gleich gewaltige Temperaturabhängigkeit gefunden. Es wurden etwa 200 Stengel in Seewasser der Einwirkung der einzelnen Temperaturen ausgesetzt, von Zeit zu Zeit 30—40 Stück entnommen und bei Zimmertemperatur abgewartet, ob eine Regeneration der Hydranten eintrat. Die kürzeste Einwirkungsdauer, nach der keine Regeneration mehr erfolgte, ist die in Tabelle 40 (S. 110) angegebene Lebensdauer.

Weiterhin hat A. R. Moore **243)** Beobachtungen über die Wärmecytolyse von Seeigeleiern (*Strongylocentrotus purpuratus*) gemacht. Er fand, indem er zahlreiche mikroskopische Felder durchmusterte, daß 10 Proz. von den frischen, unbefruchteten, in Seewasser befind-

Schwankungen der meteorologischen Verhältnisse, der Ernteerträge und der Fischereiergebnisse in Norwegen. Internat. Revue d. gesamt. Hydrobiologie u. Hydrographie, 2, 337—361 (1909).

242) A. R. Moore, The temperature coefficient of the duration of life in *Tubularia crocea*. Arch. Entwicklungsmech. 29, 287—289 (1910).

243) A. R. Moore, The temperature coefficient of cytolysis in the case of the unfertilised egg of the sea-urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. Quart. Journ. of exper. Physiol. 3, 257—260 (1910).

Tabelle 40.

Temperaturabhängigkeit der Lebensdauer von *Tubularia crocea*
(A. R. Moore l. c. 242).

Temp.	Lebensdauer	Q_1	Q_{10}	Lebensdauer	Q_1	Q_{10}	Temp.
36°	1½—2 Min.	1,5	485	1—1½ Min.	2,2	650	36°
35	2—3 "	1,4		2½—3 "	1,6		35
34	3—4 "	2,1		4—5 "	1,9		34
33	7—8 "	1,9		8—9 "	1,8		33
32	14—15 "	2,4		14—16 "	1,9		32
31	30—40 "	1,6		27—30 "	2,4		31
30	50—60 "	2,4		65—75 "	1,6		30
29	130—140 "	3,3		110—120 "	5,5		29
28	7—8 Std.	2,2		10—11 Std.	1,6		28
27	15—18 "	1,7		16—18 "	1,9		27
26	25—30 "	2	3900	30—35 "	1,7	2300	26
25	55—60 "			53—59 "			25

lichen Eiern bei 40° in 2—5, bei 38° in 5—10, bei 36° in 15—20, bei 34° in 60 Minuten cytolysiert waren. Bereits durch eine Temperaturerhöhung von 2° wurde somit die Cytolysegeschwindigkeit verdoppelt bis verdreifacht ($Q_{10} = 50—500$).

Eine ungefähr gleich große Temperaturabhängigkeit folgt auch, wie Moore bemerkt, aus den bei 50° und 52,5° ausgeführten Versuchen von O. Gros **244**), für die Geschwindigkeit der Hämolyse in „indifferenten“, annähernd mit dem Serum isosmotischen Salzlösungen, also sozusagen für die Lebensdauer der Erythrocyten in solchen Salzlösungen.

Dahingegen wird die Hämolyse durch Ammoniak bzw. Natriumkarbonat durch Erhöhung der Temperatur von 34° auf 40° nur auf das

244) Oscar Gros, Studien über die Hämolyse. Arch. exp. Path. u. Pharm. 62, 1 (1909).

1,55fache bzw. 2,15fache gesteigert **245**), Q_{10} hat also einen ganz normalen Wert (2,1 für die NH_3 -Hämolyse und 3,5 für die Na_2CO_3 -Hämolyse).

Angeregt durch die Arbeit Loebs und in analoger Weise, hat ferner H. Goodspeed **246**) mit Gerstenkörnern viele Versuche ausgeführt. Die von der Deckspelze befreiten Samen wurden zunächst eine Stunde in Leitungswasser von Zimmertemperatur gehalten und darauf ebenfalls in Leitungswasser der Einwirkung der höheren Temperatur ausgesetzt. Die in Tabelle 41 als Lebensdauer angegebenen Zahlen sind die Einwirkungszeiten in Minuten, nach welchen alle Samen ihre Keimungsfähigkeit verloren hatten. Der für Q_{10} sich ergebende Wert (ca. **11**) ist nicht so enorm wie bei den tierischen Objekten, immerhin aber sehr, sehr viel größer als es der RGT-Regel entspricht.

Tabelle 41.

Temperaturabhängigkeit der Lebensdauer (Min.) von Gerstenkörnern (H. Goodspeed l. c. **246**).

Temp.	Min.	Q_{10}	
70°	1½—2	10	16
69	2—2¾		
68	3—5		
67	4—5		
66	5—6		
65	6—8		
64	7—9	13	10
63	10—12		
62	11—12		
61	15—16		
60	18—19		
59	21—24		
58	24—26		
57	32—35		
56	42—47		
55	65—70		

245) Oscar Gros, Über die Hämolyse durch Ammoniak, Natriumhydroxyd und Natriumkarbonat. Biochem. Zs. **29**, 350—367 (1910).

246) Harper Goodspeed, The temperature coefficient of the duration of life of barley grains. Bot. Gazette **51**, 220—224 (1911).

Q_{10} zu rund 10 ergibt sich auch, wie Harriette Chick mitteilt (l. c. 209 S. 151) für die Lebensdauer bzw. Absterbungsgeschwindigkeit von Milzbrandsporen in gesättigtem Wasserdampf aus Ballners 247) in Tabelle 42 hergesetzten Bestimmungen. $Q_{10} = 8-15$ erhielt H. Chick selbst (l. c. 217) für die Absterbungsgeschwindigkeit von *B. coli commune* in Wasser aus ihren bei 49° und 53° ausgeführten Versuchen, während sie für *Staphylococcus pyogenes aureus* unter denselben Bedingungen $Q_{10} = 30$ und für *B. typhosus* sogar $Q_{10} = 50-320$ erhielt.

Tabelle 42.

Temperaturabhängigkeit der Lebensdauer von Milzbrandsporen in Wasserdampf (Versuchsdaten von Ballner l. c. 247).

Unter Min. ist die Einwirkungsdauer in Minuten angegeben, die eine vollständige Sterilisierung zur Folge hatte.

Temp.	Min.	Q_{10}
90,4°	14,7	12
91,2	14	
92,7	8,7	
93,3	9	
94,2	5	
95,2	4,5	
96,4	3,3	9
97,5	3,2	
98,4	2,8	
99,7	2,5	
100,7	1,7	
101,2	1,15	
102,3	0,9	12
103,3	0,75	
104,5	0,67	
105,3	0,43	

Von einer ganzen Reihe von Bazillensporen ist die Lebensdauer bei 80° und 100° auf Arthur Meyers Veranlassung von Oskar

247) Franz Ballner, Experimentelle Studien über die Desinfektionskraft gesättigter Wasserdämpfe bei verschiedenen Siedetemperaturen. Sitzungsber. Wiener Akad. Math.-Nat. Kl. 111, III. Abt., 97—112 (1902).

Blau 248) bestimmt worden. Q_{10} ergibt sich aus diesen Bestimmungen gleichfalls meistens zu 7—10. In einigen Fällen ist der Temperaturquotient noch höher (bis 14), hat aber in einem Fall (*Bacillus subtilis*) den — relativ gesprochen — recht niedrigen Wert 5. Mit *B. subtilis* sowie mit *Bacillus robur* hat Meyer später (l. c. 238) die Bestimmungen auf 100° übersteigende Temperaturen ausdehnen lassen. Die Sporen wurden mit Wasser aufgeschwemmt in zugeschmolzenen Glaskapillaren in einem Paraffinbad der Einwirkung der hohen Temperaturen ausgesetzt, und die Einwirkungszeiten mittels eines Chronoskops bestimmt. In Tabelle 43 sind als Lebensdauer die Einwirkungszeiten angegeben, nach welchen alle Sporen abgetötet waren. Die Konstanz von Q_{10} ist besser, als verlangt werden kann, A. Meyer war berechtigt zu sagen, daß die Tötungszeit mit steigender Temperatur in einer geometrischen Progression abnimmt.

Tabelle 43.

Temperaturabhängigkeit der Lebensdauer von *Bacillus subtilis*- und *Bacillus robur*-Sporen (Arthur Meyer l. c. 238).

Temp.	Bacillus subtilis		Bacillus robur		Temp.
	Lebensdauer	Q_{10}	Lebensdauer	Q_{10}	
80°	74—75 Std.	5,0	25—27 Std.	6,7	80°
100	175—180 Min.	4,6	34—35 Min.	4,5	100
110	38—39 „	5,0	7—8 „	9,4	110
120	7½—8 „	3,5	48—50 Sek.	4,0	120
130	2—2½ „	5,0	12—14 „		130
140	25—30 Sek.				140

Hierher gehört schließlich noch eine Publikation von W. W. Lepeschkin 249) über die Geschwindigkeit des Absterbens von

248) Oskar Blau, Über die Temperaturmaxima der Sporenkeimung und der Sporenbildung, sowie die supramaximalen Tötungszeiten der Sporen der Bakterien, auch derjenigen mit hohen Temperaturmaxima. Zentralbl. Bakteriöl. Abt. II, 15, 97.

249) W. W. Lepeschkin, Zur Kenntnis der Einwirkung supramaximaler Temperaturen auf die Pflanze. Ber. dtsh. bot. Ges. 30, 703—714 (1912).

Pflanzenzellen in der Hitze. Es wurde die eingetretene Zerstörung der Semipermeabilität teils plasmolytisch (*Tradescantia*) festgestellt, teils aus dem Farbstoffaustritt (bei der roten Rübe) erschlossen. Beim ersten Objekt ergibt sich Q_{10} zu 6 im Temperaturbereich 52° bis 72° , beim zweiten zu 3,5 zwischen 50° und 85° ; in beiden Fällen ist die Konstanz von Q_{10} eine gute.

19. Die Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge.

Nachdem die historische Bedeutung von O. Hertwigs Arbeit über die **Embryonalentwicklung** des Frosches (l. c. 31) bereits (S. 14) gewürdigt wurde, sei aus dem Inhalt noch folgendes nachgeholt.

O. Hertwig bezeichnet die Froscheier als ein nicht besonders geeignetes Material zum Studium des Furchungsprozesses unter dem Einfluß verschiedener Temperaturen. „Es hängt dies mit ihrer Größe und mit ihrem Dotterreichtum zusammen. Infolgedessen verlaufen die ersten Prozesse, die Befruchtung, die erste und die zweite Durchteilung der Eikugel sehr langsam und geben von Anfang an zu kleinen Verschiedenheiten Veranlassung . . . Dazu kommt die Schwierigkeit, nach demselben Maßstab den Zeitpunkt zu bestimmen, auf welchen man in jedem einzelnen Fall den Beginn der ersten, der zweiten und dritten Furche verlegen will. Denn jede Furche tritt zuerst kaum wahrnehmbar auf und wird allmählich deutlicher, was namentlich bei niederen Temperaturen sehr langsam vor sich geht. Von einer wirklich exakten Bestimmung kann daher der ganzen Natur des Objektes nach keine Rede sein“ (l. c. 31 S. 363). Trotz dieser Mahnung sind aus Hertwigs Angaben wiederholt Temperaturquotienten berechnet worden.

„Das eben von dem Furchungsprozeß Gesagte läßt sich auf die übrige Embryonalentwicklung beim Frosch nicht ausdehnen. Im Gegenteil bietet hier das Froschei große Vorzüge dar“ weil die Entwicklung über ein großes Temperaturintervall — bei *Rana fusca* von $2,5^{\circ}$ bis 24° — normal vonstatten geht und zahlreiche Stadien durchläuft, „die zur scharfen Charakterisierung genügend äußere Merkmale darbieten“. O. Hertwig hat die Eintrittszeiten von sieben solchen späteren Entwicklungsstadien bei *R. fusca* festgestellt und die Resultate in einer Kurventafel mitgeteilt, die anbei (Fig. 6) reproduziert ist. Die zugehörigen Q_{10} -Werte enthält Tabelle 44 (S. 116). Berücksichtigt man, daß die Bestimmung des Eintritts der einzelnen Entwicklungsstufen immerhin mit einer gewissen Schwierigkeit verbunden ist und

daß die Temperaturen unter 10° nicht ganz konstant waren, so muß die Konstanz von Q_{10} im Temperaturintervall $6-20^{\circ}$ als sehr befriedigend bezeichnet werden. Insbesondere ist zu betonen, daß für ein Fallen von Q_{10} mit steigender Temperatur, innerhalb des bezeichneten Temperaturintervalls, keinerlei Anhaltspunkte zu finden sind.

Fig. 6.

Die von Hertwig benutzten Entwicklungsstadien waren, kurz charakterisiert, die folgenden: I. Gastrula mit eben zum Ring geschlossenem Urmund; II. Anlage der Medullarplatte; III. Embryo mit kürzlich geschlossenem Medullarrohr, mit deutlich markiertem Kopfende; IV. Mehr

in die Länge gestreckter Embryo, mit deutlich ausgeprägtem Schwanzende ohne Kiemen; V. Embryo von 5 mm Länge mit Kiemenhöckern; VI. Embryo von 7,5 mm Länge mit Kiemenbüscheln; VII. Embryo von 9 mm Länge mit Anlage des Kiemendeckels.

Tabelle 44.

Aus O. Hertwigs Beobachtungen (l. c. 31) sich ergebende Temperaturquotienten für die Entwicklungsgeschwindigkeit von *Rana fusca*.

Temperaturintervall	Q_{10} aus Stadium							Temperaturintervall
	I	II	III	IV	V	VI	VII	
2,5— 6°	10	13	15	14				2,5— 6°
6—15	2,6	2,6	2,5	2,6	3,1	3,5	4,5	6—15
10—20	2,9	3,3	3,2	2,9	3,5	3,4	3,3	10—20
20—24	1,5	1,4	2,0	2,0	2,0	2,0	1,8	20—24

Einige weitere uns interessierende Angaben über das Froschei sind bei Bialaszewicz (l. c. 204) und Konopacka **250)** zu finden: Aus Bialaszewicz' Arbeit geht hervor, daß es bei 10° 38—50, bei 20° hingegen 12—21 Stunden dauert, bis die Eier von *R. fusca* vom Zweiblastomerenstadium zum Blastulastadium gelangen, d. h. bis zum „Augenblick, wo die ersten Stufen des Gastrulationsprozesses“ auftreten (dies ergibt sich aus Tabelle 9 und 10 in Bialaszewicz' Arbeit, wenn man von den dort angegebenen Zeiten, die Zeit von der Befruchtung bis zum Zweiblastomerenstadium, die alle Eier bei derselben Temperatur zugebracht haben, abzieht). Ferner hat Bialaszewicz bestätigt, daß das Wachstum des sich teilenden Froscheies im Anfang lediglich in Wasseraufnahme besteht. Konopacka fand, daß in Entwicklung befindliche Froscheier (*R. fusca*) durch Zentrifugieren tiefgreifende Veränderungen erleiden, welche Veränderungen aber im Laufe der weiteren Entwicklung wieder vollständig ausgeglichen („reguliert“) werden können; und zwar ist die Regulierung bei Erreichung ein und desselben Entwicklungsstadiums vollendet, unabhängig davon, bei welcher (zwischen 5° und 20° liegenden) Temperatur die zentrifugierten Eier gehalten werden.

Eingehende mit *R. butyrhina* ausgeführte Versuche hat ganz neuerdings A. Krogh **251)** veröffentlicht. Er hält ganz im Gegen-

250) B. Konopacka, Die Gestaltungsvorgänge der in verschiedenen Entwicklungsstadien zentrifugierten Froschkeime. Anz. Krakauer Akad. Math.-Nat. Kl. 1908, 721—726.

satz zu O. Hertwig das Froschei für „ausgezeichnet“ geeignet für die Bestimmung der ersten Furchung, für die er die in Tabelle 45 zusammengefaßten Zeiten erhielt. Q_{10} fällt sehr stark mit steigender Temperatur, die Temperatur-Furchungsgeschwindigkeitskurve ist zwischen 7 und 21° eine Gerade.

Tabelle 45.

Temperaturabhängigkeit der Furchungsgeschwindigkeit von
Rana butyrhina (Krogh l. c. 251).

Unter Φ ist die Zeitdauer zwischen Befruchtung und Beginn der ersten Furchung in Minuten angegeben.

Temp.	Serie 1 Φ Q_{10}	Serie 2 Φ Q_{10}	Serie 4 Φ	Temp.
22,1°	138 *)			22,1°
20,6		134		20,6
18,45	155			18,45
16,8		1,9	172	16,8
15,5	187			15,5
15,4		188		15,4
12,55	244	2,95		12,55
10,2		332		10,2
10,15	328			10,15
7,7			482	7,7
4,9	734 **)		730	4,9
2,7	1844 **)			2,7

*) Bei dieser Temperatur furchte sich nur ein Ei, bei höherer Temperatur gar keins.

**) Mittelwerte aus Serie 5.

Fünf spätere Entwicklungsstadien betreffende Resultate Kroghs sind in Fig. 7 (S. 118) veranschaulicht, während auf eine weitere, höhere Temperaturen betreffende Versuchsreihe verwiesen werden muß. Indem Krogh aus diesen Entwicklungszeiten die, auf eine gemeinsame Einheit bezogenen Entwicklungsgeschwindigkeiten berechnet, gelangt er zu einer Kurve, die nur zwischen 8° und 12° eine Spur konvex zur Temperaturachse ist, im übrigen bis 25° nach oben gerade verläuft. Q_{10} nimmt folgendermaßen ab: 5,3 (8,5°—12°), 3,25 (12°—16°), 1,9 (18°—25°).

251) August Krogh, On the influence of the temperature on the rate of embryonic development. Zs. allg. Physiol. 16, 166—177 (1914).

Krogh weicht einer Vergleichung seiner Resultate mit denen O. Hertwigs mit dem Bemerken aus, daß Hertwig die befruchteten Eier erst allmählich auf die verschiedenen Temperaturen verteilt hat. Da indessen die Verteilung des Materials in Hertwigs Versuchen sicherlich in einigen Stunden beendet war (l. c. 31 S. 328), so schließt dieser Umstand die Vergleichbarkeit nur hinsichtlich der ersten Furchung, nicht jedoch hinsichtlich der späteren Stadien, wo es sich

um Entwicklungszeiten von wenigstens 60 Stunden handelt, aus. Eine Klärung der stark differierenden Ergebnisse erscheint sogar dringend erforderlich.

Eine lineare Temperaturabhängigkeit fand Krogh ferner mit A. C. Johansen 252) für die Entwicklungsgeschwindigkeit der Scholle (*Pleuronectes platessa*) zwischen 3 und 13°. Dieses Ergebnis kollidiert nicht mit unseren übrigen Kenntnissen, denn auch aus den früheren, über die Entwicklungsdauer der Fische vorliegenden Angaben 253), 253 a) insbesondere aus Dannevig's Beobachtungen 254)

Fig. 7.

252) A. Krogh und A. C. Johansen, The influence of temperature and certain other factors upon the rate of development of the eggs of fishes. Conseil international pour l'exploration de la mer. Publications de circonstance, 1914 (zit. nach l. c. 251).

253) Zusammengestellt bei R. O. Herzog, Über den Temperatureinfluß auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Organismen. Zs. Elektrochem. 11, 820—822 (1905).

253 a) Vgl. auch J. Reibisch, Über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung von Fischeiern. Wissenschaftl. Meeresuntersuch. (Kiel) N. F. 6, 213 bis 231 (1902).

geht, wie aus Fig. 8 ersichtlich, eine lineare Temperaturabhängigkeit hervor. Freilich darf man nicht übersehen, daß es sich bei diesen Angaben nur um sehr kleine Temperaturintervalle, wiederholt nur 6° , handelt. Sobald sich die Angaben über ein etwas größeres Temperaturintervall erstrecken, sind auch gleich Abweichungen zu finden. So habe ich in der von Krogh stammenden Fig. 8 beim Kabeljau (*Gadus morrhua*) auch die sich aus Dannevigs Bestimmung für -1° ergebende

Entwicklungsgeschwindigkeit eingezeichnet, die erheblich aus der Geraden herausfällt. Bemerkt muß auch noch werden, daß, infolge der großen individuellen Schwankungen in der Entwicklungsdauer, die in Fig. 8 gegebenen Entwicklungsgeschwindigkeiten von einer gewissen Willkür keineswegs frei sind. „Dannevig hat beispielsweise angegeben, daß bei *Pleuronectes platessa* sich bei einer mittleren Temperatur von 10° das Ausschlüpfen auf 4 Tage verteilte: am 11. Tage kamen 9 Fischchen heraus, am 12. 29, am 13. 10 und am 14. noch 2“ (l. c. 253a S. 225). Im übrigen lehrt ein Blick auf Fig. 8, daß die Größenordnung der Temperaturabhängigkeit der RGT-Regel entspricht.

Noch an einem anderen Objekt, an einem Insekt, *Acilius sulcatus* fand Krogh eine lineare Temperaturabhängigkeit für die Entwicklungsgeschwindigkeit. Allerdings betrifft auch dieser Befund nur ein Temperaturintervall von 11° und basiert nur auf drei Bestimmungen. Die Eier wurden etwa 52 Stunden nach dem Legen auf

Fig. 8.

254) Dannevig, 13. Annual-Report of the Fishery Board for Scotland 147 bis 153 (1894) (zit. nach l. c. 252, 253 u. 253a).

die Temperaturen $28,2^{\circ}$, $25,3^{\circ}$, $19,6^{\circ}$, $14,2^{\circ}$ verteilt. Bei 28° war die Entwicklung anfänglich sehr rasch, die Eier starben aber dann ab. Bei den drei niedrigeren Temperaturen waren die Larven in $55,9 \pm 1$ bzw. $87,3 \pm 0,3$ bzw. $175 \pm 3,1$ Stunden erschienen ($Q_{10} = 2,2$ bzw. $3,6$).

Die von O. Hertwig wegen ihrer Kleinheit und Durchsichtigkeit besonders empfohlenen Echinideneier hat zuerst Peter (l. c. 37) benutzt. Er konnte indessen mit den ihm in Neapel zugänglichen Arten (*Sphaerechinus granularis* und *Echinus microtuberculatus*) nur innerhalb des Temperaturintervalls 14° bis 25° experimentieren, auch hat er eine eigentliche Konstanthaltung der Temperatur nicht durchgeführt, da er die Befruchtung immer bei einer Temperatur vornahm und die befruchteten Eier die gewünschte Versuchstemperatur erst allmählich erreichen ließ. Es sei deshalb nur kurz angegeben, daß für die ersten Entwicklungsstadien, bis zum 32-Zellenstadium, Q_{10} sich zu $2,3$ ergab, bei den späteren Entwicklungsstadien aber bis auf $1,5$ herunterging (das 32-Zellenstadium wurde bei 15° von *Sphaerechinus gran.* in ca. 9, von *Echinus microtub.* aber schon in etwa $5\frac{1}{2}$ Stunden erreicht, die Entwicklung wurde bei *Echinus* bis zum Pluteusstadium, bei *Sphaerechinus* bis zur Skelettanlage verfolgt). Umgekehrt bis zu etwa 4 steigende Q_{10} -Werte würden aus einer von Rh. Erdmann stammenden, von Rich. Hertwig (255) veröffentlichten Tabelle folgen, die über die Geschwindigkeit der Entwicklung von *Strongylocentrotus lividus* bis zum Pluteusstadium bei 10° und 20° handelt.

Über weitere Temperaturgrenzen sich erstreckende Angaben sind von J. Loeb (l. c. 237) bezüglich *Strongylocentrotus purpuratus* und von J. Loeb und H. Wasteneys (256) bezüglich *Arbacia* gemacht worden. Sie bestimmten die Zeit von der Befruchtung bis zur ersten und zweiten Furchung. „Den Zeitpunkt für den Eintritt späterer Stadien kann man“ nach ihren Erfahrungen „nicht leicht so scharf

255) Richard Hertwig, Über neuere Probleme der Zellenlehre. Arch. Zellforsch. 1, 12 (1908).

256) Jacques Loeb und Hardolph Wasteneys, Sind die Oxydationsvorgänge die unabhängige Variable in den Lebenserscheinungen? Biochem. Zs. 36, 345 bis 356 (1911).

bestimmen.“ Die Eier desselben Seeigels wurden immer nur für zwei Bestimmungen bei um 10^0 verschiedener Temperatur benutzt. Der

Tabelle 46.

Temperaturabhängigkeit der Furchungsgeschwindigkeit von Seeiegeln (J. Loeb l. c. 237 und J. Loeb und H. Wasteneys l. c. 256).

Unter ϑ ist die Minutenzahl zwischen Befruchtung und erster Furchung bzw. zwischen erster und zweiter Furchung eingetragen.

Temp.	Strongylocentrotus purpuratus		Arbacia		Temp.
	1. Furchung ϑ	2. Furchung Q_{10}	1. Furchung ϑ	Q_{10}	
3 ⁰	532				3 ⁰
4	469				4
5	352				5
6	275	6,8			6
7	291				7
8	210				8
9	159				9
10	143				10
12	131	2,1			12
14	121				14
15	100				15
16					16
17,4	87	1,8			17,4
18					18
19	78				19
20	75				20
21	78				21
22	75				22
25	*)				25
26					26
27,5					27,5
30					30
31					31
32					32

*) Bei 23⁰ tritt keine Furchung mehr ein. **) Abnorme Furchung.

***) Keine Furchung.

Thermostat wurde auf 0,2⁰ konstant gehalten. In Tabelle 46 gebe ich die Resultate. Die Furchungsdauer (ϑ) ist zuweilen in dieser

Tabelle als eine Summe zweier Zahlen angegeben. In diesen Fällen wurden die Eier nicht sofort nach Samenzusatz, sondern erst nach der als zweite Zahl der Summe angegebenen Anzahl Minuten in die Thermostaten gebracht. Bei der Benutzung der Daten werden diese letzteren Zeiten unberücksichtigt gelassen.

Fig. 9 stellt die sich aus Tabelle 46 ergebenden Furchungsgeschwindigkeiten, der bequemerer Darstellung halber mit 1000 multi-

Fig. 9.

pliziert, graphisch dar. Man sieht, daß es einigermaßen gelingt, die Punkte durch eine Gerade zu verbinden. Krogh sieht hierin den Beweis (l. c. 251 S. 175), daß eine lineare Temperaturabhängigkeit vorliegt. Er nimmt indessen die Abweichung von der Geraden bei *Arbacia* zu leicht, und berücksichtigt nicht, daß man auch sonst unschwer statt der Geraden zur Temperaturachse konvexe Kurven durch die gegebenen Punkte legen könnte. Es läßt sich aber auch

direkt zeigen, daß man sich geradezu einer Erkenntnis verschließen würde, wenn man Krogh folgend, überall eine lineare Temperaturabhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit aufgefunden zu haben vermeinte. Trägt man nämlich statt der Furchungsgeschwindigkeiten deren Logarithmen als Ordinaten auf, so resultiert Fig. 10. Die Logarithmen der Furchungsgeschwindigkeiten bilden demnach zwei Geraden, die in einem scharfen Knick aufeinander treffen. Fallen aber die Logarithmen der Geschwindigkeiten in einer ge-

Fig. 10.

raden Linie, so besagt das, daß Formel (1a) die Temperaturabhängigkeit darstellt. Die vermeintliche Gerade, die die Temperatur-Furchungsgeschwindigkeitskurve sein sollte, besteht also in Wirklichkeit aus zwei Exponentialkurven. Die eine Exponentialkurve geht bei *Arbacia* von 7° — 13° ($Q_{10} = 12$), die andere von 13° — 26° ($Q_{10} = 2,6$), bei *Strongylocentrotus* sind 3° — 9° bzw. 3° — 10° ($Q_{10} = 6,8$ bzw. $3,8$) und 9° — 20° bzw. 10° — 20° ($Q_{10} = 2$) die respektiven Temperaturintervalle. [Bei der zweiten Furchung von *Strongy-*

locentrotus weichen einige Bestimmungen erheblicher von den geforderten ab, daß hier Versuchsfehler im Spiele sind, hat Loeb gleich bei der Veröffentlichung der Daten (l. c. 237 S. 421) bemerkt.]

Über die Rolle der Temperatur bei der künstlichen **Parthenogenese** und verwandten Erscheinungen liegen folgende Angaben vor:

J. Loeb fand (l. c. 40), daß die Eier der Molluske *Lottia gigantea* durch Hinzufügung von etwas NaOH zum Seewasser zur Reifung gebracht werden können, und daß dazu die Eier der Einwirkung dieser Flüssigkeit bei 18° nur etwa ein Drittel so lange als bei 8° ausgesetzt zu werden brauchen.

Ebenso fand J. Loeb (l. c. 41), daß das erforderliche Zeitminimum, um durch die Einwirkung von hypertonischem Seewasser bei Seeigeleiern (*Strongylocentrotus purpur.*) künstliche Parthenogenese hervorzurufen, bei 20° etwa ein Drittel des Zeitminimums bei 10° beträgt. In beiden Fällen handelt es sich, nach Loeb, demnach um chemische Vorgänge.

Dieselbe Folgerung zieht aus analogen, mit Eiern von *Toxopneustes variegatus* ausgeführten Versuchen E. Newton Harvey **257)** bezüglich der Befruchtungsmembranbildung, welche durch die Einwirkung von essigsäurehaltigem (oder eine andere Fettsäure enthaltendem) Seewasser hervorgerufen werden kann.

Hiermit sind die systematischen Untersuchungen über den Temperatureinfluß auf die Geschwindigkeit der Embryonalentwicklung erschöpft. Einige ältere Beobachtungen findet man bei Semper **258)** aufgezählt, zu denen noch hinzugefügt werden kann, daß nach Bohr **259)** die Entwicklung der Ringelnatter bei 28° fast dreimal so schnell als bei gewöhnlicher Temperatur (16°) vonstatten geht und, daß nach

257) E. Newton Harvey, The mechanism of membrane formation and other early changes in developing sea urchins' eggs as bearing on the problem of artificial parthenogenesis. Journ. of exper. Zool. 8, 355—376 (1910).

258) Karl Semper, Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere (Internat. Wissenschaftliche Bibliothek **39**). Leipzig 1880. I. Teil, S. 159.

259) Chr. Bohr, Über den respiratorischen Stoffwechsel beim Embryo kaltblütiger Tiere. Skand. Arch. Physiol. **15**, 23—34 (1904).

Féré **260**) die Geschwindigkeit der Ausbrütung des Hühnereies bei 40° etwa doppelt so schnell als bei 34° verläuft.

Beim letzten Objekt zeigt sich aber in hohem Grade eine andere Wirkung der Temperatur, nämlich die Veränderung der Zustände, zu denen die Entwicklung führt. Nach Dareste **261**), der eingehende Untersuchungen hierüber ausgeführt hat, ist eine normale Entwicklung des Hühnchens nur zwischen 35° und 39° gewährleistet. Bei Überschreitung dieser Temperaturgrenzen bei der Ausbrütung entstehen häufig Mißbildungen. Bei etwas über 43° stirbt das Ei rasch ab, unter 28° findet eine Weiterentwicklung nicht statt, das Ei befindet sich in „Kälteruhe“. Nach den Untersuchungen von Kaestner **262**) kann das Hühnerei nach dem ersten Tag der Bebrütung eine 6 Tage lange Abkühlung auf Zimmertemperatur vertragen, ohne seine Entwicklungsfähigkeit bei Wiedererhöhung der Temperatur zu verlieren. Mit dem Fortschreiten der Eientwicklung wird die Dauer der Abkühlung, die überstanden wird, immer kürzer. Je länger die Kälteruhe war und je tiefer die Temperatur, bei der sie durchgemacht wurde, um so größer die Wahrscheinlichkeit, daß Mißbildungen entstehen. Von den Fröschen sagt Semper (l. c. 258 S. 269), „daß sie oft genug ihren Laich ablegen in Wasser, dessen Temperatur kaum über dem Gefrierpunkt steht“ und die direkte Untersuchung hat denn auch eine weitgehende Resistenz der Froscheier 0° gegenüber festgestellt. Die Folgen der Abkühlung auf 0° beim Seeigellei hat neuerdings J. Bury **263**) eingehend studiert und auch die das Froschei betreffende Literatur zusammengestellt.

[Eine interessante bisher nur in wenig Fällen untersuchte Bedeutung besitzt die Temperatur für die Erzeugung der Geschlechtsreife. So wird z. B. *Hydra fusca* wohl bei ca. 10° , niemals aber bei Zimmer-

260) Féré, Note sur l'influence de la température sur l'incubation de l'œuf de poule. Journ. de l'anat. et de la physiol. **30**, 352 (1894) (zit. nach H. Przibram, Handb. der vergl. Physiol. [Winterstein] **3**, II, 420).

261) Dareste, Recherches experimentales sur la production artificielle des monstruosités. 2. Ed. Paris 1891.

262) S. Kaestner, Über künstliche Kälteruhe von Hühnereiern im Verlaufe der Bebrütung. Arch. Anat. (u. Phys.) 1895, 319—337.

263) Janina Bury, Experimentelle Untersuchungen über die Einwirkung der Temperatur 0° C auf die Entwicklung der Echinideneier. Arch. Entwicklungsmech. **36**, 537—596 (1913).

temperatur geschlechtsreif, während geschlechtsreife Exemplare von *Hydra grisea* am leichtesten bei 20° entstehen 264).]

Bei dem durchgehends festgestellten Einfluß der Temperatur auf die Geschwindigkeit der Embryonalentwicklung ist es naheliegend, anzunehmen, daß auch die **Graviditätsdauer** beim Menschen eine um so kürzere ist, eine je höhere Körpertemperatur die Mutter besitzt. In der Tat zeigt die Rechnung, daß die von Individuum zu Individuum nur einige Zehntelgrade betragenden Schwankungen der mittleren Körpertemperatur ausreichen, um erhebliche Unterschiede in der Schwangerschaftsdauer zu erklären, falls man die RGT-Regel heranzieht. Denn, angenommen, daß Q_{10} für die Entwicklungsgeschwindigkeit des Menschen 3 beträgt, so würde ein Unterschied in der Körpertemperatur der Mütter von 0,33° einen zehntägigen und ein Körpertemperaturunterschied von 0,65° einen zwanzigtägigen Unterschied in der Schwangerschaftsdauer hervorrufen. Ja, selbst wenn Q_{10} für die menschliche Embryonalentwicklung nur 2 betragen würde, so wäre nur ein Körpertemperaturunterschied der Mütter von 0,52° erforderlich, damit ein zehntägiger Unterschied in der Schwangerschaftsdauer zustande käme, während ein Körpertemperaturunterschied von 1° einen zwanzigtägigen Schwangerschaftsdauerunterschied verursachen würde. Es folgt auch hieraus, wie verfehlt die wiederholt hervortretenden Bestrebungen sind, auf Grund von statistischen Daten eine mittlere „normale“ Schwangerschaftsdauer aufzustellen.

Ich habe noch keine Gelegenheit gehabt, die vorstehende, vor längerer Zeit von mir veröffentlichte Annahme 265), die offenbar auch ein praktisches Interesse besitzt, weiter zu bearbeiten. Aber Herr Prof. F. B. Hofmann hatte die Freundlichkeit, mir mitzuteilen, daß er in einem unveröffentlichten Vortrag auf eine, seit meiner Veröffentlichung erschienene Arbeit von O. Wellmann 266) hingewiesen

264) Wilhelm Koch, Über die geschlechtliche Differenzierung und den Gonochorismus von *Hydra fusca*. Biolog. Zentralbl. 31, 545—575 (1911).

265) A. Kanitz, Bezüglich der Dauer der „normalen“ Schwangerschaft. Zs. Biol. 52, 142—145 (1908).

266) O. Wellmann, Über die Schwankungen der Trächtigkeitsdauer nach Jahreszeiten. Landw. Jahrbücher 39, 409—428 (1910).

hat, die bis zu einem gewissen Grade geeignet ist, meine Annahme zu stützen. Wellmann ist durch die Bearbeitung ausgedehnter Gestütsprotokolle zu dem Resultat gelangt, daß die mittlere Trächtigkeitsdauer der Stuten, die von Juli bis September fohlen, eine merklich kürzere (326 Tage) ist, als bei den von März bis Mai foehlenden Stuten (343 Tage). Dieses Ergebnis kann nicht ohne weiteres durch meine Annahme erklärt werden, wohl aber wird es verständlich, wenn wir annehmen, daß die Körpertemperatur der Stuten in den letzten Trächtigkeitsmonaten für die Trächtigkeitsdauer ausschlaggebend ist, und wenn wir die weitere Annahme machen, daß die Körpertemperatur der Stuten im Sommer eine höhere als im Winter ist. Nach den am Menschen gemachten Beobachtungen ist letzteres nicht unwahrscheinlich **267) 268)**, und auch dafür, daß die Entwicklung nicht mit einer konstanten Geschwindigkeit verläuft, ließe sich manches ins Feld führen — insbesondere nimmt T. B. Robertson **269)** mehrere Wachstumszyklen an —, immerhin muß es dahingestellt bleiben, ob tatsächlich die größte Entwicklungsgeschwindigkeit des Foetus mit der höchsten Körpertemperatur der im Frühjahr foehlenden Stuten zusammenfiel. — Ferner fand Wellmann eine um einige Tage kürzere Trächtigkeitsdauer bei den Arbeitsstuten als bei den nur zur Zucht dienenden. Hier liegt die Wirkung der durch die Arbeit erzeugten höheren Körpertemperatur klar zutage. — In der letzten Zeit haben sowohl E. D. Congdon **270)** wie F. B. Sumner **270a)** Versuche über den Einfluß erhöhter Umgebungstemperatur auf die Körpertemperatur der Maus angestellt. Ihre

267) Ruggero Cobelli, Il trentesimottavo anno della mia vita. Studio di termometria. Rovereto 1906. (Festbroschüre für Vintschgau.) Die Bekanntschaft mit dieser Arbeit verdanke ich ebenfalls Herrn Prof. F. B. Hofmann.

268) Vos, Körpertemperatur an heißen Tagen. Tijdschr. voor Geneesk. 1908 Nr. 20 (zit. nach Dtsch. med. Wochenschr. 1908, S. 2281).

269) T. Brailsford Robertson, On the normal rate of growth of an individual, and its biochemical significance. Arch. Entwicklungsmech. **25**, 581—614 (1908).

270) E. D. Congdon, The surroundings of the germ plasm. III. The internal temperature of warmblooded animals (*Mus decumanus*, *M. musculus*, *Myoxus glis*) in artificial climates. Arch. Entwicklungsmech. **33**, 703—715 (1912).

270a) Francis B. Sumner, The effect of atmospheric temperature upon the body temperature of mice Journ. of exper. Zool. **15**, 315—378 (1913).

Ergebnisse sind zwar etwas abweichend, doch stimmen sie beide darin überein, daß beim Weibchen eine Körpertemperaturerhöhung von nahezu 1° erzielt werden kann. An diesem Objekt könnte somit meine Annahme einer direkten, experimentellen Prüfung unterzogen werden, die ich auszuführen beabsichtige.

Wenden wir uns jetzt dem anderen Ende der Entwicklungsreihe, den **Einzelligen**, zu.

Ich hatte gelegentlich (l. c. 43 S. 16) erwähnt, daß auch die Vermehrungsgeschwindigkeit der Infusorien der RGT-Regel zu entsprechen scheint. Blackman (271) berechnete später aus Beobachtungen von Maltaux und Massart (272) für die Teilungsgeschwindigkeit von *Chilomonas* zwischen 15° und 35° Q_{10} zu 2,4. Eine eigens die RGT-Regel bei der Teilungsgeschwindigkeit von *Paramaecium aurelia* betreffende Arbeit haben L. L. Woodruff und G. A. Baitsell (273) veröffentlicht. Die Teilungsgeschwindigkeit von *Paramaecium aurelia* zeigt, wie diese Autoren in früheren Arbeiten feststellten auch unter den konstantesten Bedingungen rhythmische Fluktuationen, so daß eine Kultur mit der verlangsamenden Phase

Tabelle 47.

Temperaturabhängigkeit der Zahl der Teilungen (k) von *Paramaecium aurelia* (L. L. Woodruff und G. A. Baitsell l. c. 273).

	Temp. ₂	Temp. ₁	k_2	k_1	Q_{10}
Acht Linien in 40 Tagen	28,0°	24,5°	527	370	2,74
Hundert „ „ 5 „	28,0	21,0	662	336	2,63
Acht „ „ 5 „	28,0	16,0	71	18	3,13
Acht „ „ 5 „	24,5	16,0	44	18	2,86

271) F. F. Blackman, The manifestation of the principles of chemical mechanics in the living plant. Opening Adress of the Section K (Botany) of the British Association for the Advanc. of Sc. Nature 78, 556—564 (1908) und Amer. Naturalist 42, 632—664 (1908).

272) Maltaux u. Massart, Recueil de l'institute botanique de Bruxelles 6 (1906).

273) Lorande Loss Woodruff und George Alfred Baitsell, The temperature coefficient of the rate of reproduction of *Paramaecium aurelia*. Amer. Journ. of Physiol. 29, 147—155 (1911).

des Teilungsrhythmus bei 28° eine kleinere Teilungsgeschwindigkeit zeigen kann als eine andere Kultur bei $24,5^{\circ}$, welche sich in der steigenden Phase des Teilungsrhythmus befindet. Werden aber Kulturen in derselben Phase des Teilungsrhythmus verglichen, oder die Experimente auf einige vollständige Teilungsrhythmen ausgedehnt, so geht, wie Tabelle 47 zeigt, die unzweideutige Gültigkeit der Regel hervor.

Die *Paramaecien*, von denen Tabelle 47 handelt, stammten aus einer Kultur, die über vier Jahre lang täglich beobachtet wurde. Die Infusorien hatten ohne Konjugation oder künstliche Stimulation 2540 Generationen erreicht, und befanden sich seit zehn Monaten auf einem konstanten Kulturmedium. Alle Bestimmungen wurden also mit „demselben Protoplasma“ ausgeführt. Die Kultur zeigte eine merkwürdige Eigenschaft, sie war an eine Temperatur über 21° und unter $31,5^{\circ}$ adaptiert; die *Paramaecien* lebten innerhalb dieser Temperaturen über 40 Tage lang, während bei 32° innerhalb zwei Tage, bei 8° bereits in einem Tag alle zugrunde gingen. [Über den Einfluß der Temperatur auf die Größe der Infusorien, sowie auf die Kernplasmarelation siehe V. Jollos 274) bzw. H. Rautmann 274a).]

Tabelle 48.

Vermehrung von *Actinosphaerium Eichhorni* bei 11° und 20°
(Borowsky l. c. 274).

Datum	I		II	
	Temp.	Anzahl Tierchen	Temp.	Anzahl Tierchen
29. X.	20	1	11,5	1
30. X.	21	2	11	1
31. X.	19	3	11	2
1. XI.	20	5	10,5	3
2. XI.	20	6	10,5	3
3. XI.	19,5	8	11	4
4. XI.	19	10	11	6
5. XI.	20	16	11	8
6. XI.	20	21	11	9
7. XI.	20	26	11	11

274) Victor Jollos, Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biol. Zentralbl. 33, 222 (1913).

Kanitz, Die Biochem. in Einzeldarst. I.

Eine Versuchsreihe, die als eine hübsche Demonstration der RGT-Regel dienen kann, hat Borowsky 275) mit *Actinosphaerium Eichhorni* ausgeführt. Zwei, einige Wasserpflanzen und *Paramaecien* enthaltende Schälchen wurden mit je einem *Actinosphaerium* beschickt. Das eine Schälchen (I) wurde im Laboratorium, das andere (II) in einem kalten Gang gehalten, und zehn Tage lang täglich die Anzahl der vorhandenen *Actinosphaerien* notiert. Das Protokoll ist in Tabelle 48 auf der vorhergehenden Seite wiedergegeben.

Wenn man Bakterien in eine frische Nährflüssigkeit überimpft, so bleibt vielfach zunächst mehrere Stunden die Zahl der lebenden Organismen fast konstant oder nimmt sogar etwas ab, nachher setzt die Vermehrung ein und geht mit einer gleichmäßigen Geschwindigkeit vor sich, bis ungefähr die Höchstzahl der Organismen erreicht ist, die unter den betreffenden Bedingungen existenzfähig ist. Ist zum Anfang dieser Teilungsperiode gleichmäßiger Geschwindigkeit die Bakterienzahl N_0 und beträgt sie eine gewisse Zeit ϑ später N_1 , so wird, wenn n die Anzahl der stattgefundenen Teilungen bedeutet

$$N_1 = 2^n \cdot N_0 \quad \text{oder} \quad \log N_1 = n \log 2 + \log N_0 \quad (20)$$

und

$$n = \frac{\log N_1 - \log N_0}{\log 2} \quad (21)$$

sein.

Andererseits ist

$$n \cdot G = \vartheta \quad \text{bzw.} \quad n = \vartheta / G \quad (22),$$

wenn wir mit G die Dauer zwischen zwei Teilungen, die „Generationsdauer“, bezeichnen. Setzen wir für n in Gleichung (21) ϑ / G ein und lösen die Gleichung nach G auf, so wird

$$G = \frac{\vartheta \cdot \log 2}{\log N_1 - \log N_0} \quad (23),$$

und die Konstanz der G -Werte für eine Reihe von ϑ - und N_1 -Werte ist der Beweis, daß die Vermehrung mit gleichmäßiger Geschwindigkeit vor sich gegangen ist.

J. E. Lane-Claypon 276) hat den Temperatureinfluß auf den zeitlichen Verlauf der Vermehrung von *B. coli*, *B. typhosus* und

274 a) H. Rautmann, Der Einfluß der Temperatur auf das Größenverhältnis des Protoplasmakörpers zum Kern. Experimentelle Untersuchungen an *Paramaecium caudatum*. I. Teil. Arch. Zellforschung 3, 44—80 (1909).

275) Wladimir Borowsky, Untersuchungen über *Actinosphaerium Eichhorni*. Arch. Protistenkunde 19, 255 (1910).

B. enteriditis Gaertner in Bouillon mittels Plattenauszählung verfolgt und durch Anwendung von Formel (23) für die Generationsdauer die in Tabelle 49 enthaltenen, die Gültigkeit der RGT-Regel ergebenden Mittelwerte erhalten.

Tabelle 49.

Temperaturabhängigkeit der Generationsdauer (Stunden)
einiger Bakterien (Lane-Claypon l. c. 276).

Temp.	B. coli		B. typhosus		B. enteriditis		Temp.
	Std.	Q_{10}	Std.	Q_{10}	Std.	Q_{10}	
20°	1,30		1,67		1,0		20°
25	2,1		1,30	1,65			25
25,5	0,86					1,75	25,5
26	2,4			2,5	0,71		26
31	0,53		0,75		0,56	1,6	31
34,3	0,44		0,55	2,5	0,51	1,3	34,3
42	0,32				0,37	1,5	42

Für *B. coli* geht das Obwalten der Regel auch aus den Bestimmungen von H. Chick 277) und M. A. Barber 278) hervor. Ich habe aus den Angaben des letzteren (l. c. 278 S. 387/8) die Teilungsgeschwindigkeiten berechnet. Sie ergeben, mit 1000 multipliziert, die gestrichelte (untere) Kurve in Fig. 11 (S. 132), während Fig. 11 oben die Logarithmen der Teilungsgeschwindigkeit veranschaulicht. Man sieht, daß die Logarithmen zwischen 22° und 38° in einer Geraden liegen ($Q_{10} = 2,1$), ebenso die zwischen 15° und 22° ($Q_{10} = 5,2$).

276) J. E. Lane-Claypon, The multiplication of bacteria and the influence of temperature and some other conditions thereon. Journ. of Hyg. 9, 239—248 (1909).

277) Harriette Chick, The bactericidal properties of blood serum. I. The reaction velocity of the germicidal action of normal rabbit-serum on *B. coli commune* and the influence of temperature thereon. Journ. of Hyg. 12, 414—435 (1913).

278) M. A. Barber, The rate of multiplication of *Bacillus coli* at different temperatures. Journ. of infect. Diseases 5, 379—400 (1908).

Q_{10} -Werte von 2 bis 3 ergaben sich ferner im Temperaturbereich 10° — 25° für die Generationsdauer verschiedener auf Fleisch usw. vorkommender Bakterien, die Max Müller 279) isoliert hat, und die dadurch bemerkenswert sind, daß sie auch noch bei 0° , wiewohl sehr langsam, wachsen.

Fig. 11.

Die Geschwindigkeit der Sporenkeimung und Sporenbildung bei den verschiedenen Stämmen der Bodenbakterie *Bacillus mycoides* Flüge scheint ebenfalls der RGT-Regel zu folgen. Genauere Bestimmungen hätten ein gewisses Interesse, weil nach den vorliegenden

279) Max Müller, Über das Wachstum und die Lebenstätigkeit von Bakterien, sowie den Ablauf fermentativer Prozesse bei niedriger Temperatur unter spezieller Berücksichtigung des Fleisches als Nahrungsmittel. Arch. Hyg. 47, 149—154 (1903).

Angaben **280**) Q_{10} bis zum Optimum eher zu- als abzunehmen scheint, und das Optimum schon bei ca. 30° liegt, während das Stattfinden der Prozesse erst bei 40° aufhört.

Mit der Askosporenbildung der Hefen hat sich R. O. Herzog, außer in der bereits erwähnten (l. c. 33), noch in einer zweiten Publikation (l. c. 253) beschäftigt. Auch die dort herangezogenen Versuchsreihen von E. Chr. Hansen ergeben nur einen sehr beschränkten Geltungsbereich der RGT-Regel. Bekanntlich ist die Askosporenbildung eine Fortpflanzungsweise der Saccharomyceten, die nur unter gewissen (ungünstigen?) Lebensbedingungen eintritt, während normalerweise die Vermehrung durch Sprossung erfolgt. Die Abhängigkeit der Sprossungsgeschwindigkeit bzw. der Generationsdauer von der Temperatur, ließe sich im hängenden Tropfen leicht, von einer einzigen Hefezelle ausgehend, verfolgen. Aus einer alten, von Pedersen herrührenden, bei Herzog (l. c. 253) zitierten Angabe zu schließen, dürfte dafür die RGT-Regel über ein größeres Temperaturintervall gelten.

Nach H. Przibram **281**) soll für die **Puppenruhe** verschiedener Schmetterlinge und für die Entwicklungsvorgänge der Gottesanbeterinnen die RGT-Regel zutreffen. Hinsichtlich der ersten Angabe stützt sich Przibram auf Beobachtungen von Merrifield **281a**), hinsichtlich der zweiten auf seine eigenen Beobachtungen.

Diese Beobachtungen Przibrams **282**) erstrecken sich indessen nur auf sehr kleine Temperaturintervalle. So hat er z. B. über die Entwicklungsdauer des Eies nur festgestellt, daß sie (l. c. 282 S. 595/6) bei *Sphodromantis bioculata* bei 25° durchschnittlich 63 Tage und bei 30° durchschnittlich 35 Tage beträgt ($Q_{10} = 3,3$).

280) K. Holzmüller, Die Gruppe des *Bacillus mycoides* Flüge. Zentralbl. Bacteriol. 2. Abt. **23**, 346—349 (1909).

281) Hans Przibram, Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme (Heft 3 von Roux' Vorträgen über Entwicklungsmechanik). Leipzig 1908, S. 30.

281a) F. Merrifield, Zahlreiche Arbeiten in den Transat. Entomolog. Soc. London. Vollständig aufgezählt l. c. 286 S. 1988.

282) Hans Przibram, Aufzucht, Farbenwechsel und Regeneration der Gottesanbeterinnen (Mantidae). III. Temperatur und Vererbungsversuche. Arch. Entwicklungsmech. **28**, 586 (1909).

O. Prochnow (l. c. 198) wollte den Temperatureinfluß auf die Metamorphose eingehender studieren, ist aber an die Aufgabe mit einer unzumessigen Versuchsanordnung herangetreten. Die Puppen (und Eier) wurden nämlich nur während einer gewissen Zeit der Einwirkung der zu untersuchenden Temperaturen ausgesetzt, vorher und nachher befanden sie sich jedoch bei Zimmertemperatur. Anstatt nun aber wenigstens seine Versuchsprotokolle zu veröffentlichen, teilt Prochnow nur die von ihm, unter ganz willkürlichen Annahmen für die einzelnen Temperaturen berechneten Entwicklungsgeschwindigkeiten mit. Ich enthalte mich deshalb jedweder Folgerung aus dieser Arbeit.

Die hier vorhandene Lücke hat erst neuerdings einigermaßen A. Krogh (283) ausgefüllt, indem er über die Dauer der Puppenruhe von *Tenebrio molitor*, die in Tabelle 50 wiedergegebenen Beobachtungen veröffentlichte. Q_{10} fällt demnach auch in diesem von Krogh untersuchten Fall stark mit steigender Temperatur, die Temperatur-Geschwindigkeitskurve ist in der Hauptsache eine Gerade.

Tabelle 50.

Temperaturabhängigkeit der Puppenruhe (Stunden) von
Tenebrio molitor (A. Krogh l. c. 283).

Temp.	Std.	Q_{10}
32,95 °	134,25	1,5
32,7	137,9	
27,25	172,5	
23,65	234,1	2,6
20,9	320	
18,8	439,6	
17,0	593	4,9
15,55	742	
13,45	1116	

Daß systematische, quantitative Beobachtungen auf diesem Gebiet bis allerjüngst gefehlt haben, ist etwas überraschend, weil mit

283) August Krogh, On the rate of development and CO_2 production of chrysalides of *Tenebrio molitor* at different temperatures. Zs. allg. Physiol. 16, 178 bis 190 (1914).

der qualitativen, morphologischen Seite des Gegenstandes viele sich beschäftigt haben. Hat sich doch aus Georg Dorfmeisters im Jahre 1864 veröffentlichter Angabe, daß die Temperatur, bei welcher die Schmetterlingspuppen ihre Metamorphose durchmachen, die Gestaltung, Färbung und Zeichnung der ausgebildeten Falter beeinflusst, ein ganzer Zweig der experimentellen Biologie entwickelt. Das Hauptergebnis dieses Zweiges, der sogenannten „experimentellen Lepidopterologie“, ist — wegen Einzelheiten und Literatur sei auf M. v. Linden 284), W. v. Schuckmann 285) und W. Biedermann 286) verwiesen — folgendes: Um zu Schmetterlingsvarietäten zu gelangen, müssen die Puppen eine gewisse Zeit der Einwirkung einer, unter oder über der „normalen“ Temperatur liegenden Temperatur ausgesetzt werden. Überschreitet man nur wenig nach oben oder nach unten die normale Temperatur, z. B. bei *Vanessa urticae* etwa $+10^{\circ}$ bzw. $+35^{\circ}$, so ist die Wirkung eine entgegengesetzte; es entstehen bei der höheren Temperatur die in den südlichen Gegenden einheimischen, bei der niedrigen Temperatur die nördlichen, oder polaren Falterformen („Varietäten“). Geht man aber mit der Temperatur weiter hinunter oder hinauf, bei verschiedenen *Vanessa*-Arten konnte man bis -20° hinunter und bis $+46^{\circ}$ hinaufgehen 287), so entstehen ein- und dieselben, in der freien Natur höchst selten vorkommenden „Aberrationen“; aller Wahrscheinlichkeit nach, wie ich annehme, deshalb, weil durch diese extremen Temperaturen ein und derselbe Prozeß ausgeschaltet wird. Die Temperaturen, welche die Entstehung der klimatischen Varietäten von den Aberrationen scheiden, sind, genau wie die Optima, keine fixen Punkte, und dementsprechend gibt es auch zwischen den Varietäten und den Aberrationen Übergänge.

284) M. von Linden, Die Ergebnisse der experimentellen Lepidopterologie. Biol. Zentralbl. 24, 615—634 (1904).

285) Waldemar von Schuckmann, Über die Einwirkung niederer Temperaturen auf den Fortgang der inneren Metamorphose bei der Puppe von *Vanessa urticae*. Arch. Entwicklungsmech. 27, 513—557 (1909).

286) W. Biedermann, Farbe und Zeichnung der Insekten. Handb. der vergl. Physiol. (Winterstein) 3, I, 1734—1773 (1914).

287) E. Fischer, Zur Physiologie der Aberrationen- und Varietätenbildung der Schmetterlinge. Arch. Rass.- u. Gesellsch.-Biol. 4, 761—793 (1907).

Aus gelegentlichen Angaben ist zu schließen, daß auch eine ausgedehntere Untersuchung des Temperatureinflusses auf die **Regenerationsgeschwindigkeit** sich lohnen würde. Die bis jetzt ausführlichsten Angaben stammen aus J. Loeb's Laboratorium von A. R. Moore (288), und sind in Tabelle 51 reproduziert. Das Objekt, *Tubularia crocea*, vertrug leider nur eine beschränkte Variation der Temperatur, unter 7° starben die meisten Exemplare und auch eine Temperatur von über 23° war schädlich. Als Kriterium der vollständigen Entwicklung, wurde das Erscheinen von Tentakeln außerhalb des Perisarks angesehen.

Tabelle 51.

Temperaturabhängigkeit der Regenerationsdauer (Stunden)
von *Tubularia crocea* (A. R. Moore l. c. 288).

(Mittelwerte aus 2 bis 4 Versuchsreihen.)

Temp.	Std.	Q_{10}
8°	151	6,4
10	122,5	
12	72	
16	46	2,8
18	37	
20	34	
22	26	2,4
23	24	

Bezüglich der Temperaturabhängigkeit der Geschwindigkeit der **Keimung von Pflanzensamen** hat R. O. Herzog (l. c. 253) auf Grund der Beobachtungen von Friedr. Haberlandt (289) und Alph. de Candolle (290) konstatiert, daß in einem gewissen Temperatur-

288) A. R. Moore, The temperature-coefficient for the process of regeneration in *Tubularia crocea*. Arch. Entwicklungsmech. **29**, 146—149 (1910).

289) Friedr. Haberlandt, Die oberen und unteren Temperaturgrenzen für die Keimung der wichtigeren landwirtschaftlichen Sämereien. Landwirtschaftl. Versuchsstationen **17**, 104—116 (1874).

290) Alph. de Candolle, De la germination sous des degrés divers de température constant. Arch. des sciences physiques et naturelles (Genève) N. F. **24**, 243—282 (1865). — Sur la méthode des sommes de température appliquée aux phénomènes de végétation. Ebda. N. F. **63**, 257—280, **64**, 5—47 (1875).

bereich die RGT-Regel gilt. Bemerkenswerterweise liegt die obere Grenze des Geltungsbereichs vielfach unter 20° , worauf eine breite optimale Temperaturzone folgt. Ob dies der wahre Sachverhalt ist, oder ob nur die mäßige Genauigkeit der Beobachtungsdaten es vortäuscht, könnten erst neue Untersuchungen entscheiden. Es wäre dann zweckentsprechend, die Verfolgung der beim Keimen im Samen vor sich gehenden stofflichen Veränderungen in die Untersuchung einzubeziehen. Eine derartige, jedoch nicht genug eingehende Versuchsreihe hat W. Zaleski **291)** hinsichtlich der Eiweißzersetzung und Asparaginbildung bei der Keimung der Lupine ausgeführt.

Den Einfluß der Temperatur auf den sehr komplizierten Vorgang des **Längenwachstums**, hat vom modernen Standpunkt bisher nur L. W. Balls **292)** unter Blackmans Leitung studiert. Er verfolgte mikroskopisch das Wachstum der Hyphen eines Pilzes (der „Baumwollpest“) und beschäftigte sich insbesondere mit der Wachstumsgeschwindigkeit bei hoher Temperatur.

Das ist alles, was zurzeit vom Pflanzenwachstum zu sagen wäre. Es gab aber eine Zeit, wo eben diesem Gegenstand eine größere Aufmerksamkeit zuteil wurde, indem das Wenige, was in theoretischer Beziehung hinsichtlich des Temperatureinflusses früher geleistet wurde, sich gerade hierauf bezog. Man wollte damals Unmögliches. Es sollte nämlich nichts weniger als die Abhängigkeit der ganzen Vegetation vom Klima in eine Formel gefaßt werden. Diese Formel, das „Gesetz der Wärmesummen“, lautete einfach dahin, daß das Produkt aus der Anzahl Tage, die eine Pflanze zur Erreichung eines bestimmten Lebensstadiums (Sichtbarwerden der Wurzel, Erblühen, Fruchtreife) gebraucht, und der mittleren Temperatur dieser Zeitdauer eine Konstante ist. Nachdem namentlich Boussingault **293)** gar nicht schlechte Belege für diese Formel zu liefern vermocht hat (Reifungsdauer der Getreidearten), ist man doch unter dem Einfluß von J. Sachs allmählich davon abgekomm-

291) W. Zaleski, Zur Frage über den Einfluß der Temperatur auf die Eiweißzersetzung und Asparaginbildung der Samen während der Keimung. Ber. dtsch. botan. Ges. **24**, 292—295 (1906).

292) Lawrence W. Balls, Temperature and growth. Ann. of Bot. **22**, 557 bis 591 (1908).

293) J. B. Boussingault, Die Landwirtschaft in ihren Beziehungen zur Chemie, Physik und Meteorologie. Deutsch bearb. von N. Graeger. 2. Aufl. Halle 1851, 2, 384—399.

men. Sachs war es, der die drei „Kardinalpunkte“: Minimum, Optimum und Maximum, einführt (294).

20. Der tierische Stoffwechsel.

„In der gelehrten Welt herrscht eine erfreuliche Übereinstimmung über die Tatsache, daß die **Kaltblüter** einen um so energischeren Stoffwechsel haben, je höher die Temperatur ihrer Umgebung, resp. ihres Körpers ist. Als ich . . . die einzelnen Literaturangaben genauer kritisch untersuchte, gelangte ich zu der Einsicht, daß unsere Auffassungen sich bisher mehr durch eine Art wissenschaftlichen Instinktes, als durch Beweise haben leiten lassen. Denn die Beweise für die Ansicht, daß der Stoffwechsel der Kaltblüter mit der Temperatur wachse, stehen auf sehr schwachen Füßen.“ Mit diesen Worten kennzeichnete im Jahre 1877 E. Pflüger (295) den damaligen Stand der Kenntnisse hinsichtlich der jetzt an die Reihe kommenden Erscheinungen, und seine Literaturübersicht zeigt in der Tat — wenn er auch eine Arbeit (295a) übersehen hat —, wie berechtigt sein Urteil war.

Man kann indessen nicht behaupten, daß von seiten Pflügers nun auch alles getan worden wäre, den Gegenstand völlig zu erforschen. Denn aus der zu dem Behuf in seinem Laboratorium ausgeführten Untersuchung von Hugo Schulz (296) geht zwar hervor, daß die von Fröschen in der Zeiteinheit produzierte CO_2 -Menge, d. h. die Geschwindigkeit der CO_2 -Produktion, zwischen 0° und 25° um mehr als das 16fache ansteigt, und, wenn man bis zu der für Frösche oft letalen Temperatur von 33° hinaufgeht, sogar das 60fache der Geschwindigkeit bei 0° erreicht; allein die Anzahl der bei den

294) Julius Sachs, Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. Jahrb. wiss. Bot. 2, 338—377 (1860). — Die weiteren einschlägigen Veröffentlichungen von Sachs und andere ältere Arbeiten über Pflanzenwachstum findet man bei Jost (l. c. 50) aufgezählt.

295) E. Pflüger, Über den Einfluß der Temperatur auf die Respiration der Kaltblüter. Pflügers Arch. 14, 73—77 (1877).

295a) O. Bütschli, Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffwechsels, insbesondere der Respiration bei den Insekten. Arch. Anat. u. Physiol. 1874, 348—361.

296) Hugo Schulz, Über das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Stoffwechsel und Körpertemperatur bei den Amphibien. Pflügers Arch. 14, 78—91 (1877).

zwischenliegenden Temperaturen gemachten Bestimmungen reicht bei weitem nicht aus, um eine genaue Charakterisierung der Temperatur- CO_2 -Produktionskurve zu ermöglichen; überdies blieb unentschieden, ob eine Beobachtung, die bei 14° eine geringere ausgeatmete CO_2 -Menge als bei 6° ergeben hat, auf Versuchsfehlern beruht, oder die wirklichen Verhältnisse wiedergibt. Man braucht deshalb schon etwas guten Willen, um mit Abegg **297)** in dieser Arbeit eine Demonstration der RGT-Regel für die tierische Atmung zu erblicken.

Einige Jahre nach H. Schulz' Publikation erschien eine Arbeit von H. Aubert **298)**, die hauptsächlich vom Einfluß der Temperatur auf die CO_2 -Abgabe von Fröschen in sauerstoffloser Luft handelt, aber auch eine Tabelle über die CO_2 -Abgabe unter normalen Verhältnissen enthält. Die darin gegebenen Werte sind regelmäßiger als die von H. Schulz, aber auch unter ihnen befindet sich ein ganz herausfallender, niedriger Wert, bei 24° .

Hiermit gab man sich geraume Zeit zufrieden. Erst im Jahre 1894 wurde das Problem, durch H. M. Vernon **299)**, wieder aufgenommen. Dieser Autor trat mit der überraschenden Behauptung hervor, daß die vom Frosch produzierte CO_2 -Menge von 2° bis 17° so gut wie unverändert bleibt, und erst von da ab in die Höhe geht, während bei kurarisierten Fröschen oder bei Fröschen, deren Medulla oblongata an ihrem unteren Rand durchtrennt worden war, die Geschwindigkeit der CO_2 -Produktion im ganzen Temperaturbereich stetig ansteigt. Doch hat Vernon seine mit *R. fusca* erhaltenen Ergebnisse bald darauf **300)** dahin eingeschränkt, daß die Geschwindigkeit der CO_2 -Produktion einerseits nur zwischen 12° und 17° (bei *R. esculenta* zwischen 15° und 20°) unverändert bleibt, anderseits nur mit sehr großen Dosen Kurare behandelte Frösche ein regelmäßigeres

297) R. Abegg, Noch ein Beitrag zum Temperatureinfluß auf Lebensvorgänge. Zs. Elektrochem. **11**, 823 (1905).

298) Hermann Aubert, Über den Einfluß der Temperatur auf die Kohlensäureausscheidung und die Lebensfähigkeit der Frösche in sauerstoffloser Luft. Pflügers Arch. **26**, 293—323 (1881).

299) H. M. Vernon, The relation of the respiratory exchange of cold-blooded animals to temperature. Journ. of Physiol. **17**, 277—292 (1895).

300) H. M. Vernon, The relation usw. Part. II. Journ. of Physiol. **21**, 442 bis 496 (1897).

Verhalten als die unvergifteten zeigen. Das beim Frosch nicht wiedergefundene große Temperaturintervall konstanter CO_2 -Produktion soll aber nach dieser zweiten Untersuchung Vernons bei der Kröte und verschiedenen anderen Kaltblütern (Axolotl, Blindschleiche, Molch, selbst beim Regenwurm) tatsächlich vorhanden sein. Nur bei der Schabe (*Periplaneta orientalis*) und, bis hinauf zu 20° , bei der Schnecke fand Vernon ein regelmäßiges Ansteigen der Geschwindigkeit der CO_2 -Abgabe mit der Temperatur. Merkwürdigerweise waren die Temperaturbereiche innerhalb der die Geschwindigkeit der CO_2 -Abgabe unverändert blieb, verschieden, je nach dem das Tier von 2° bis 30° allmählich erwärmt oder abgekühlt wurde.

Während Fürth (l. c. 235) den Vernonschen Arbeiten eine hohe Wertschätzung angedeihen ließ und auch R. Tigerstedt (l. c. 64) eine tatsächliche Wiedergabe der Verhältnisse in ihnen erblickt, haben schou L. Krehl und F. Soetbeer 301) ihre Bedenken folgendermaßen ausgedrückt: „Für die sonderbare Tatsache, daß die Reihenfolge der Variationen der Außentemperatur Einfluß auf die Gleichmäßigkeitszone habe, findet Vernon keine genügende Erklärung. Uns aber erscheint diese Tatsache als ein Anhaltspunkt für die Annahme, daß eben nicht reine Resultate der fixierten Temperaturgrade erhalten wurden, sondern durch die Kürze der Beobachtungen Mischprodukte.“ Und allerjüngst äußert sich Ph. Lindstedt 302) ganz ähnlich: „Vernons Untersuchungsmethoden krankten besonders an dem einen prinzipiellen Fehler, daß er seine Versuchstiere zu schnell Temperaturveränderungen unterwirft, was zur Folge hat, daß sie entweder Kohlensäure zurückhalten, oder früher retinierte CO_2 neben der während des Versuchs gebildeten abgeben.“

Die letzteren Urteile dürften das Richtige getroffen haben, wenn auch nicht behauptet werden soll, daß alle späteren ähnlichen Angaben auf diese Weise restlos erklärbar wären. Vernon hat sich zunächst J. Athanasiu 303) angeschlossen, den seine Versuche über die Änderung des respiratorischen Quotienten mit der Jahreszeit beim Frosch, hinsichtlich der Beziehung zwischen Gaswechselgeschwindigkeit

301) L. Krehl und F. Soetbeer, Untersuchungen über die Wärmeökonomie der poikilothermen Wirbeltiere. Pflügers Arch. 77, 614 (1899).

302) Ph. Lindstedt, Untersuchungen über Respiration und Stoffwechsel von Kaltblütern. Zs. f. Fischerei 14, 193—245 (1914).

303) J. Athanasiu, Über den Respirationswechsel des Frosches in den verschiedenen Jahreszeiten. Pflügers Arch. 79, 400—422 (1900).

und Temperatur zu dem Ausspruch veranlaßt haben: „daß dieses Verhältnis doch nicht so innig sei, wie angenommen wurde“. Einen auffallend geringen Anstieg zeigte weiterhin die CO_2 -Produktion der Eidechse *Cyclodus gigas* zwischen 10° und 20° in den Versuchen von C. J. Martin **304**). Ferner fand Slowtsoff **305**) beim Mistkäfer eine ungefähre Verdoppelung der CO_2 -Abgabe zwischen 0 und 12° , dann eine Stagnation bis 24° , und von da ab wieder ein allmähliches Ansteigen bis 48° . Und aus seinen Beobachtungen bei der Ameise ergibt sich eine Verdoppelung zwischen 0 und 10° , eine Veracht-fachung zwischen 10 und 20° , dann Stagnation bis 34° , darauf wieder eine Verdoppelung zwischen 34 und 44° . Auch in bezug des Stoffwechsels des Blutegels sollen Temperaturintervalle unveränderter Geschwindigkeit vorhanden sein **306**).

Indessen befinden sich diese Angaben in der Minderzahl. Die meisten neueren Untersuchungen haben ein regelmäßiges Ansteigen der Gaswechselgeschwindigkeit mit der Temperatur, in einem der RGT-Regel entsprechenden Ausmaße, ergeben. So betont Konopacki **307**), daß beim Regenwurm Q_{10} für die O-Aufnahme zwischen $2,5$ und 30° konstant 2 beträgt. Ebenso bemüht sich O. Hesse **308**) das Vorliegen einer logarithmischen Temperaturabhängigkeit dieser Größenordnung bei der Atmung hungernder Schnecken zu zeigen. Auf eine stete Steigerung deuten auch die Beobachtungen von Battelli und Stern **309**) über die CO_2 -Produktion verschiedener Insekten. Endlich hat Krogh für den O-Verbrauch von Mehlwurmpuppen die in Tabelle 52 (S. 142) enthaltenen Werte veröffentlicht **310**), während Ta-

304) C. J. Martin, Thermal adjustment and respiratory exchange in monotremes and marsupials. Transact. Roy. Soc. (B) **195**, 1—37 (1902).

305) B. Slowtsoff, Über den Gaswechsel der Insekten und dessen Beziehungen zur Temperatur. Biochem. Zs. **19**, 497—503 (1900).

306) August Pütter, Der Stoffwechsel des Blutegels (*Hirudo medicinalis* L.), I. Teil. Zs. allg. Physiol. **6**, 217—286 (1907).

307) M. Konopacki, Über den Atmungsprozeß bei Regenwürmern. Anz. Krakauer Akad. Math.-naturw. Kl. 1907, 357—431.

308) Otto Hesse, Zum Hungerstoffwechsel der Weinbergschnecke. Zs. allg. Physiol. **10**, 273—340 (1910).

309) F. Battelli und L. Stern, Intensität des respiratorischen Gaswechsels der Insekten. Biochem. Zs. **56**, 50—58 (1913).

belle 53 seine Messungen an einer decerebrierten Kröte, an einem normalen, an einem mit Urethan narkotisierten und an einem kurarierten Frosch **311)** enthält.

Tabelle 52.

Temperaturabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von Mehlwurmpuppen (Krogh l. c. 310).

Temp.	O-Verbrauch pro kg u. Std.	
	ccm	Q_{10}
10°	43,5	5,7
15	104	3,2
20	185	2,6
25	300	2,2
30	445	2,2
32,5	529	

Krogh ist der Ansicht, daß der Temperatureinfluß auf den Stoffwechsel eines Kaltblüters ein doppelter ist. Einmal steigert eine Temperaturerhöhung den Grundstoffwechsel („basal metabolism“), dann aber beeinflußt sie die Prozesse des Zentralnervensystems in dem Sinne, daß eine gesteigerte Muskeltätigkeit („Muskeltonus“) entsteht, die einen gesteigerten Muskelstoffwechsel zur Folge hat. Da überdies beim normalen Frosch der Tabelle 53 der O-Verbrauch bei höherer Temperatur größere Schwankungen aufwies, und ein anderer, in der Brunstzeit untersuchter Frosch ganz unregelmäßige Zahlen lieferte, so meint Krogh, daß nur die drei in Tabelle 53 verzeichneten Versuchsreihen, bei denen die Wirkung des Nervensystems ausgeschaltet war, sich zu weiteren Betrachtungen eignen. Hinsichtlich dieser drei Versuchsreihen bemüht sich nun Krogh, zu

310) August Krogh, Ein Mikrorespirationsapparat und einige damit ausgeführte Versuche über die Temperaturstoffwechselkurve von Insektenpuppen. Biochem. Zs. **62**, 266—279 (1914). — Berichtigung dazu. Ebda. **66**, 512 (1914).

311) August Krogh, The quantitative relation between temperature and standard metabolism in animals. Internat. Zs. physik.-chem. Biol. **1**, 491—508 (1914).

zeigen, daß sie eine identische Temperaturabhängigkeit, und zwar einen mit steigender Temperatur ausgesprochen fallenden Temperaturquotienten, besitzen. Er nimmt dazu gewisse Reduktionen an seinem Beobachtungsmaterial vor, die mir indessen nicht willkürfrei erscheinen. Hält man sich an das unveränderte Zahlenmaterial, so kann man, wie eine genaue Inspektion von Tabelle 53 lehrt, weder beim urethan-

Tabelle 53.

Temperaturabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs eines normalen sowie eines kurarisierten bzw. urethanisierten Frosches und einer decerebrierten Kröte (Krogh l. c. 311 S. 498).

Temp.	Decerebrierte Kröte		Mit Urethan narkotisierter Frosch		Kurarisierter Frosch		Normaler Frosch im Winter		Temp.	
	O-Verbrauch pro Kilogramm und Stunde									
	ccm	Q_{10}	ccm	Q_{10}	ccm	Q_{10}	ccm	Q_{10}		
4,2°	5	3,8	14	3,7	18	2,8	14	4,6	4,2°	
5,95										
7,7	8	2,9	22	3,5	25	2,3	23	3,6	7,7	
9,4										9,4
13,6	14		44							13,6
13,6	15		46							13,6
13,7	17		46	2,55			3,45		13,7	
15,05					41			15,05		
15,1		3,1			1,95	38		2,7	46	15,1
15,1									46	40
15,2					46	2,3	38	3,9	15,2	
20,15	31		71		61		80		20,15	
24,75		2,15		2,45	88	1,95	154		5,0	24,75
24,75							93			
27,15	53		133						27,15	

sierten noch beim kurarisierten Frosch im Temperaturbereich 7,7 bis 27,15° ein Fallen von Q_{10} mit Sicherheit behaupten. Wie man ferner sieht, schwankt zwar beim normalen Frosch Q_{10} beträchtlicher, ohne indessen einen ausgesprochenen „Gang“ zu zeigen. Ich bin deshalb der Meinung, daß auch die Temperaturabhängigkeit der Atmung intakter Frösche weitere Aufmerksamkeit verdient.

Im selben Jahr, als die Publikation von H. Schulz erschien, wurde auch eine grundlegende Untersuchung von Jolyet und Regnard **312)** über die Atmung der **Wassertiere** veröffentlicht, worin sich bereits eine auf das Obwalten der RGT-Regel hindeutende Angabe befindet: beim Goldkarpfen betrug der O-Verbrauch bei 30° das Zehnfache des O-Verbrauchs bei 2°.

Eingehender mit dem Temperatureinfluß hat sich indessen erst, fast zwanzig Jahre später, Vernon **313)** beschäftigt. Seine Beobachtungen betreffen das Temperaturintervall 10—24° und haben sich auf folgende pelagische Organismen erstreckt: *Carmarina hastata*, *Rhizostoma pulmo*, *Beroe ovata*, *Cestus veneris*, *Tethys laporina*, *Pterotrachea coronata*, *Octopus vulgaris*, *Salpa pinnata*, *Salpa tilesii*, *Amphioxus lanceolatus*, *Heliastes chromis* und *Serranus scriba*. Die von Vernon veröffentlichten Werte beruhen auf zu wenig und zu sehr differierenden Beobachtungen, um hier wiedergegeben zu werden, immerhin ist es bemerkenswert, daß, trotz des großen Unterschieds im O-Verbrauch der verschiedenen Formen, Q_{10} im Temperaturbereich 14—24° nur zwischen 2 und 2,8 variiert; zwischen 10—14° bleibt der Temperaturquotient teils unverändert, geht teils jedoch auf 4 hinauf.

Mit einem von Zuntz konstruierten Respirationsapparat hat Knauth den Gaswechsel des Karpfens untersucht und außerdem den ausgeschiedenen Stickstoff bestimmt. Die Resultate hat Zuntz **314)** in einer Kurve zusammengefaßt, die den Temperatureinfluß zwar deutlich vor Augen führt, aber auch verschiedene Unregelmäßigkeiten aufweist, die zum Teil darauf beruhen, daß die Versuche sich auf eine längere Zeit erstreckt haben, wobei die stoffliche Beschaffenheit der Versuchsobjekte Veränderungen erfuhr. Ich habe in Tabelle 54 Beobachtungen zusammengestellt **315)**, die innerhalb drei aufeinander

312) Félix Jolyet und Paul Regnard, Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques. Arch. de Physiol. norm. et path. (2) **4**, 584 (1877).

313) H. M. Vernon, The respiratory exchange of the lower marine invertebrates. Journ. of Physiol. **19**, 18—70 (1895).

314) N. Zuntz, Über den Winterschlaf der Tiere. Naturwiss. Wochenschr. N. F. **4**, 145—148 (1905).

315) Diese Beobachtungen von Knauth sind in keiner Zeitschrift erschienen, sondern nur von W. Cronheim im Handb. der Biochem. (Oppenheimer) **4**, II, 415 veröffentlicht.

folgender Tage (4.—6. Mai) gemacht wurden und das Obwalten der RGT-Regel klar zum Ausdruck bringen. Die Versuche betreffen vier Tiere im Gesamtgewicht von 2,5 kg. Für den O-Verbrauch kleiner ausgewachsener Karpfen erhielt A. Lipschütz 316) $Q_{10} = 2,8$.

Tabelle 54.

Temperaturabhängigkeit des Stoffwechsels des Karpfens
(Knauthe l. c. 315).

Temp.	O-Verbrauch		CO ₂ -Abgabe		N-Ausscheidung		Temp.
	pro Kilogramm und Tag						
	ccm	<i>Q</i> ₁₀	ccm	<i>Q</i> ₁₀	mg	<i>Q</i> ₁₀	
9,6 °	661	3,5	569	2,95	60	6,3	9,6 °
13,5	1076		1063		124		13,5
17,3	1638		1309		106		17,3
18,2	1692		1244		146		18,2
21	2537	4,2	1903	2,75	187	2,4	21

Ph. Lindstedt (l. c. 302) hat am Zuntzschen Apparat Verbesserungen angebracht, und damit namentlich an Schleien zahlreiche Beobachtungen angestellt. Trotz sorgfältiger Umgehung verschiedener Fehlerquellen (Bakterientätigkeit, CO₂-Retention) variieren die von ihm bei ein und derselben Temperatur gefundenen Werte beträchtlich, wahrscheinlich infolge der größeren oder geringeren Lebhaftigkeit der Versuchstiere. (Es wurden 10—72 drei- bzw. zweisömmerige benutzt.) Daß die Größenordnung der Temperaturabhängigkeit des Stoffwechsels aber auch bei diesem Fische der RGT-Regel entspricht, ist zweifellos. Für den O-Verbrauch des Goldfisches haben R. Ege und Krogh 317) fast identische Q_{10} -Werte gefunden wie Krogh (l. c. 311) für den urethanisierten Frosch erhielt. Be-

316) Alexander Lipschütz, Zur Frage der Ernährung der Fische. Zs. allg. Physiol. 12, 95 (1911).

317) R. Ege und A. Krogh, On the relation between the temperature and the respiratory exchange in fishes. Int. Revue ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 7, 48 bis 55 (1914).

merkwürdigerweise übte Narkotisieren mit Urethan keinerlei Einfluß auf die Gaswechselgeschwindigkeit aus.

Dem Hungerstoffwechsel des Flußkrebsses hat H. Brunow 318) eine umfassende Studie gewidmet, deren Resultate indessen nach Lindstedt (l. c. 302 S. 229) teilweise durch Nichtbeachtung der Bakterientätigkeit getrübt sein sollen. In Tabelle 55 gebe ich Mittelwerte aus einer Versuchsreihe Brunows, die von dem Einwand Lindstedts nicht betroffen wird — da die Versuchsdauer nur zwei Stunden betrug — und auch den Verdacht, daß eine Retention von CO_2 vorgekommen wäre, nicht aufkommen läßt.

Tabelle 55.

Temperaturabhängigkeit des Gaswechsels des hungernden Flußkrebsses in Wasser (H. Brunow l. c. 318 S. 269).

Temp.	O-Verbrauch pro Kilogramm u. Stunde		CO_2 -Abgabe		Temp.
	mg	Q_{10}	mg	Q_{10}	
7,6°	24,0	2,9	25,3	2,8	7,6°
9,4	28,6		30,7		9,4
12,0	38,5		40,7		12,0
13,1	42,9	3,2	45,5	3,4	13,1
13,6	45,8		48,2		13,6
15,4	53,2		56,1		15,4
16,3	62,3	4,0	66,6	3,8	16,3
17,5	72,7		78,7		17,5
18,3	80,7		88,7		18,3
19,7	92,4	4,0	101,0	3,8	19,7
21,5	120,7		134,6		21,5

Stoffverbrauch und Verbrauch von chemischer Energie sind verschiedene Ausdrücke für ein und dieselbe Sache. Die Aussage, daß die RGT-Regel für die Geschwindigkeit des Stoffwechsels gilt, schließt die Aussage, daß die in der Zeiteinheit umgesetzte Energiemenge — die **Geschwindigkeit des Energiestromes** — der RGT-Regel folgt, in sich. Bei Unabhängigkeit des respiratorischen Quotienten von der

318) Hanns Brunow, Der Hungerstoffwechsel des Flußkrebsses. Zs. allg. Physiol. 12, 215—276 (1911).

Temperatur ist die Temperaturabhängigkeit der Geschwindigkeit des Energiestromes durch die Temperaturabhängigkeit des O-Verbrauchs gegeben. Aber auch wenn sich der respiratorische Quotient mit der Temperatur ändert, läßt sich bekanntlich aus dem O-Verbrauch der Energieumsatz annähernd berechnen. Es ist deshalb begreiflich, daß man sich mit der experimentell viel schwierigeren Aufgabe, die Energieproduktion bei verschiedenen Temperaturen direkt kalorimetrisch zu messen, bis jetzt nur sehr wenig beschäftigte. Von der über die erste Orientierung nicht hinausgehenden Publikation von Krehl und Soetbeer (l. c. 301) abgesehen, ist hier nur A. V. Hill **319**) zu nennen. Letzterer hat hauptsächlich am Frosch experimentiert und im Temperaturbereich 9° — 28° $Q_{10} = 2,4 \pm 0,2$ gefunden. Einige Beobachtungen an einer Schlange ergaben einen ähnlichen Q_{10} -Wert, beim Molch hingegen schwankte Q_{10} aus mehreren bei 13° und 22° gemachten Bestimmungen zwischen 1,06 und 1,9.

Erniedrigt man die Umgebungstemperatur eines Warmblüters, so beobachtet man ein entgegengesetztes Verhalten als beim Kaltblüter, die Gaswechselgeschwindigkeit fällt nicht nur nicht, sondern nimmt mit sinkender Umgebungstemperatur zu, die charakteristische Eigenheit des Warmblüters, durch erhöhte Wärmeproduktion seine Körpertemperatur auf unveränderter Höhe zu erhalten, kommt zum Vorschein. Diese Fähigkeit hat aber ihre Grenzen. Treibt man die Wärmeentziehung weit genug, so beginnt die Körpertemperatur des Warmblüters zu fallen, und nun verhält er sich, wie namentlich Pflüger zeigte, ganz wie der Kaltblüter, die Gaswechselgeschwindigkeit steigt oder fällt, entsprechend der Erhöhung oder Erniedrigung der Körpertemperatur. Diese mit Kaninchen ausgeführten Versuche Pflügers **320**) deuten auf einen um 2 herum liegenden Temperaturquotienten, und ein ähnlicher Wert für Q_{10} folgt auch aus den umfangreicheren Beobachtungen, die W. Velten **321**) auf Pflügers Ver-

319) A. V. Hill, The total energy exchanges of intact cold-blooded animals at rest. Journ. of Physiol. **43**, 379—394 (1911).

320) E. Pflüger, Über Wärme und Oxydation der lebendigen Materie. Pflügers Arch. **18**, 247—380 (1878).

321) Wilhelm Velten, Über Oxydation im Warmblüter bei subnormalen Temperaturen. Pflügers Arch. **21**, 361—398 (1880).

anlassung an kurarisierten Kaninchen angestellt hat. Neue, zwischen 35° und 39° sich bewegende Versuche von H. E. Roaf **322)** an enthirnten Katzen ergaben $Q_{10} = 2,5 \pm 0,2$, und eine soeben von Krogh (l. c. 311) veröffentlichte, in Tabelle 56 hergesetzte Versuchsreihe ergibt für den O-Verbrauch eines jungen, kurarisierten Hundes

Tabelle 56.

Temperaturabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs eines kurarisierten Hundes (Krogh l. c. 311).

Temp.	O-Verbr. pro Min. ccm	Q_{10}
39,75 °	11,2	
37,2	13,0	1,76
32,25	9,8	
28,65	6,8	1,81
28,15	7,65	
22,65	4,8	2,35
14,1	2,15	
		2,57

einen kaum verschiedenen Wert. In dieser Kroghschen Versuchsreihe wurden die Temperaturen rasch geändert. Es ist deshalb sehr wahrscheinlich, daß die angegebenen Rektumtemperaturen kaum der Temperatur des ganzen Körpers exakt entsprechen (vgl. l. c. 70). Man wird also auf den Gang von Q_{10} kein allzu großes Gewicht legen dürfen. Merkwürdig ist ferner, daß in Tabelle 56 die Oxydationsgeschwindigkeit bereits bei $39,75^{\circ}$ wieder zu fallen beginnt. Wir kennen nämlich verschiedene andere Beobachtungen, aus denen her-

322) H. E. Roaf, The influence of muscular rigidity on the carbon dioxide output of decerebrate cats. Quart. Journ. of Physiol. 5, 31—54 (1912). — The influence of muscular rigidity on the oxygen intake of decerebrate cats. Quart. Journ. of Physiol. 6, 395—402 (1913).

vorgeht, daß beim Warmblüter eine geringe Erhöhung der Eigen-temperatur mit einer Steigerung des Stoffwechsels beantwortet wird **323**).

Nur in scheinbarem Widerspruch steht hierzu, daß bei herabgesetzter Körpertemperatur der Blutzucker in die Höhe geht, Glukosurie durch toxische Substanzen leicht hervorgerufen wird, die Milchsäureausscheidung im Harn ansteigt **324**), denn diese Erscheinungen beruhen offenbar darauf, daß bei erniedrigter Körpertemperatur die Kohlehydrate nicht so vollkommen verbrannt werden wie sonst.

Die Steigerung des Gasaustausches bzw. der Wärmeproduktion, womit der Warmblüter bei Erniedrigung der Umgebungstemperatur seine konstante Körpertemperatur aufrecht hält, hat den Gegenstand zahlreicher, zum Teil sich stark widersprechender Arbeiten gebildet, die in der letzten Zeit wiederholt, von verschiedenen Standpunkten aus, zusammengefaßt wurden (l. c. 64) **325**)—**327**). Indem auf diese Darstellungen verwiesen wird, sei nur bemerkt, daß die gesteigerte Wärmebildung in der Hauptsache in den Muskeln vor sich geht, denn die Größe des Gasaustausches bleibt bei einem nüchternen, ruhenden Menschen so lange von der Umgebungstemperatur unabhängig, als die Zitterbewegungen ausbleiben (vgl. l. c. 327).

Eine vielfache und berechtigte Beachtung ist der Bedeutung der Temperatur für das Zustandekommen des Winterschlafes zuteil

323) Vgl. die Literaturübersicht von **M. Berrár**, Die Wirkung des Aloins auf den Stoffwechsel. *Biochem. Zs.* **49**, 432 (1913). — Vgl. auch **V. Scaffidi**, Influence de la température sur l'ammoniaque contenu dans le sang. *Arch. ital. de Biol.* **58**, 353—359 (1912).

324) Literatur siehe bei **A. Bonanni**, Influence de la température sur la glycosurie provoquée par l'oxyde de carbone. *Arch. ital. de Biol.* **58**, 156—172 (1912). — Vgl. auch **O. von Fürth**, Über die Beziehungen der Milchsäure zum Kohlenhydratstoffwechsel. II. Über die Milchsäureausscheidung im Harne abgekühlter Kaninchen. *Biochem. Zs.* **64**, 156 (1914).

325) **Hans Murschhauser**, Der Gasstoffwechsel bei extremen Außentemperaturen in seinen Beziehungen zur Körperoberfläche. Der zeitliche Ablauf der Kohlensäureproduktion usw. *Zs. physiol. Chem.* **79**, 301 (1912).

326) **Erich Götsch**, Über die Beziehung des respiratorischen Stoffwechsels zur Körperoberfläche bei extremen Außentemperaturen. *Arch. (An. u.) Physiol.* 1912, 421.

327) **Lennart Sjöström**, Über den Einfluß der Temperatur der umgebenden Luft auf die Kohlensäureabgabe beim Menschen. *Skand. Arch. Physiol.* **30**, 1 (1913).

geworden*), keine der Gaswechselbestimmungen ist indessen, wie Nagai 328) mit Recht ausführt, ganz einwandfrei. Auch Nagais Resultate beim Murmeltier, die ich in Tabelle 57 übernehme, sind nur Durchschnittswerte. Vielleicht kann man aber doch soviel aus ihnen schließen, daß mit dem Fallen der Körpertemperatur der Gaswechsel ungefähr der RGT-Regel entsprechend abnimmt, bis leiser Schlaf eintritt, worauf ein geringes weiteres Fallen der Körpertemperatur eine sprunghafte Erniedrigung des Gaswechsels und tiefen Schlaf zur Folge hat.

Tabelle 57.

Gaswechsel des Murmeltieres bei verschiedener Körpertemperatur (Nagai l. c. 328 S. 257).

(Durchschnittswerte.)

Temp.	O-Verbrauch		CO ₂ -Abgabe		Zustand des Tieres
	pro kg und Stunde				
	ccm	Q ₁₀	ccm	Q ₁₀	
36,5°	606		487		Wach
		2,0		2,1	
24,4	258		200		Schlaftrunken
		3,0		3,5	
13,5	77		50		Leiser Schlaf
		13		16	
10	31		19		Tiefer Schlaf

Der Temperatureinfluß auf die Atmung **isolierter Organe und Zellen** wurde bis jetzt nur in einigen Fällen eingehender untersucht.

Messungen von J. Loeb und Wasteneys, die „Anspruch auf Genauigkeit erheben dürfen“ (l. c. 256), haben für den O-Verbrauch von befruchteten Seeigelleiern (*Arbacia*) einen im Temperaturbereich 3° bis 30° konstanten Temperaturquotienten von 2,1 ergeben. Ein identischer Temperaturquotient wird, auf Grund je einer bei 38°, 29° und 19° ausgeführten Bestimmung, von O. Meyerhof 329) für die

*) Die Winterschläfer erscheinen auch als sehr geeignete, bis jetzt unbenutzte Objekte für die Untersuchung der Graviditätsdauer.

328) H. Nagai, Der Stoffwechsel des Winterschläfers. Zs. allg. Physiol. 9, 243—367 (1909).

O-Zehrung von Gänseerythrozyten angenommen, während R. Usui für dasselbe Objekt folgende Q_{10} -Werte angibt: 2,4 (38° — 28°), 3,2 (28° — $16,4^{\circ}$), 5 ($16,4^{\circ}$ — 0°).

O. Warburg **330**), auf dessen Veranlassung letztere Bestimmungen ausgeführt wurden, betont nicht nur das Ansteigen von Q_{10} mit fallender Temperatur, sondern gibt auch eine graphische Darstellung, die den Unterschied veranschaulichen soll, der zwischen den gefundenen Oxydationsgeschwindigkeiten und den Oxydationsgeschwindigkeiten besteht, die sich unter der Voraussetzung ergeben, daß der zwischen 28° und 38° geltende Q_{10} -Wert nach unten unverändert bliebe. Wenn man sich auch über das Bedenken hinwegsetzt, daß die paar Bestimmungen Usuis bei weitem nicht ausreichen, den Verlauf von Q_{10} näher zu charakterisieren, so kann doch nicht verschwiegen werden, daß Warburgs graphische Darstellung irreführend ist, indem als Ausgangspunkt der mit $Q_{10} = 2,4$ konstruierten Vergleichskurve die bei 0° beobachtete Oxydationsgeschwindigkeit gewählt wurde, während dazu die bei 38° resp. 28° beobachtete Oxydationsgeschwindigkeit genommen werden muß.

Die beschleunigende Wirkung der Temperatur auf die Atmung des isolierten Hundemuskels, geht schon aus alten (bei R. Tigerstedt l. c. 64 S. 8—10 aufgezählten) Beobachtungen hervor, und für den isolierten Froschmuskel hat T. Thunberg **331**) bereits vor einem Jahrzehnt, in einer sprachlich schwerer zugänglichen Publikation, das Zutreffen der RGT-Regel nachgewiesen. Er hatte mit seinem Mikrorespirometer folgende Temperaturquotienten erhalten: Für den O-Verbrauch 1,8 (0 — 10°), 1,9 (10 — 20°), 2,3 (20 — 30°), für die CO_2 -Abgabe 2,3 (0 — 10°), 2,1 (10 — 20°), 2,5 (20 — 30°). Neuerdings wird dieser Versuch als Übungsbeispiel empfohlen **332**).

Der Temperatureinfluß auf die Atmung des Säugerherzens ist aus Versuchen von H. Winterstein (l. c. 78) und L. C. Evans **333**)

329) Otto Meyerhof, Über Wärmetönungen chemischer Prozesse in lebenden Zellen (Versuche an Blutzellen). Pflügers Arch. **146**, 167 (1912).

330) Otto Warburg, Beiträge zur Physiologie der Zelle, insbesondere über die Oxydationsgeschwindigkeit in Zellen. Ergebn. Physiol. **14**, 309—312 (1914).

331) Torsten Thunberg, Den isolerade grodmuskelnas gasutbyte i dess beroenda af olika temperaturer. Upsala Läkareförenings Förhandlingar N. F. **9**, 340 bis 346 (1904).

332) Erik M. P. Widmark, Skand. Arch. Physiol. **24**, 337 (1911).

333) C. Lovatt Evans, The gaseous metabolism of the heart and lungs. Journ. of physiol. **45**, 231 (1912).

ersichtlich. Der letztgenannte fand, daß die Zunahme des O-Verbrauchs zwischen 32° und 39° im genau gleichen Verhältnis wie die Frequenzzunahme erfolgt.

Nach V. Weizsäcker³³⁴⁾ nimmt beim Froschherzen das Verhältnis Arbeit/O-Verbrauch mit steigender Temperatur ab, das Herz arbeitet um so unökonomischer, je wärmer es ist.

Die sogenannte „**intramolekulare Atmung**“, d. h. die CO₂-Ausscheidung bei Abwesenheit von Sauerstoff, hat beim Frosch seit Aubert (l. c. 298) noch Socor³³⁵⁾ untersucht. Beide stimmen darin überein, daß Temperaturerhöhung die Geschwindigkeit der CO₂-Abgabe sehr beschleunigt, während aber nach Aubert die insgesamt produzierte CO₂-Menge von der Temperatur nahezu unabhängig ist, fand Socor auch letztere bei hoher Temperatur bedeutend größer. Beim Verweilen in O-freier Luft tritt beim Frosch nach einer gewissen Zeit eine völlige Bewegungslosigkeit ein; dieser Zeitpunkt fällt nach Aubert mit dem Aufhören der CO₂-Produktion zusammen. Aus den von ihm dafür angegebenen Zeiten würde für Q_{10} 3—5 folgen. Die erhebliche Abkürzung der Erstickungszeit durch Erhöhung der Temperatur ist neuerdings wiederholt beobachtet worden³³⁶⁾, wenn auch, von Konopacki (l. c. 307 S. 395 und 421) abgesehen, der quantitativen Seite der Erscheinung keine sonderliche Beachtung geschenkt wurde. In Zusammenhang hiermit ist noch von Interesse, daß es, nach Winterstein³³⁷⁾, gelingt, durch künstliche Durchspülung mit Ringer-Lösung von Zimmertemperatur die Reflexerregbarkeit von einige Tage alten Kaninchen auf mehr als eine Stunde zurückzurufen, während bei Verwendung von körperwarmer Zirkulationslösung die Reflexerregbarkeit nur auf 10—15 Minuten wiederkehrt.

³³⁴⁾ Victor Weizsäcker, Arbeit und Gaswechsel am Froschherzen. III. Mitt. Pflügers Arch. **148**, 535 (1912).

³³⁵⁾ Émile Socor, Recherches sur l'élimination de l'acide carbonique d'une hétérotherme placé dans un gaz inerte et soumis à différents degrés de température. Journ. de Physiol. et Path. gén. **14**, 715—720 (1912).

³³⁶⁾ Vgl. die Literaturübersicht bei Hans Winterstein, Zs. allg. Physiol. **6**, 357—361 (1907).

³³⁷⁾ H. Winterstein, Pflügers Arch. **138**, 173 (1911).

O. Riddle 338) hat den Temperatureinfluß auf die Eiweißverdauung bei einigen Kaltblütern in vivo derart untersucht, daß Mettsche Röhren in den Magen eingeführt und die Tiere nach einer gewissen Zeit getötet wurden. Q_{10} war meistens 2—3, in einigen Fällen aber auch viel größer bzw. kleiner. Es ist weit naheliegender, den Grund für diese Abweichungen in der Mangelhaftigkeit der verwendeten Mettschen Methode als in dem Einfluß der Jahreszeit, wie Riddle es getan hat, zu suchen.

21. Der pflanzliche Stoffwechsel.

Seit der Matthaeischen Arbeit (l. c. 45), womit wir uns bereits ausführlich beschäftigt haben, sind über die Temperaturabhängigkeit der **CO₂-Assimilation** nur noch zwei kurze Angaben hinzugekommen. Blackman und Matthaei 339) fanden, daß eine Blattoberfläche von 50 qcm von *Helianthus tuberosus* im Tageslicht, bei Zuführung von mehr als ausreichendem CO₂, in einer Stunde bei 18° 9,0 mg, bei 22,3° 13,1 mg und bei 30,0° 29,0 mg CO₂ assimilierte ($Q_{10} = 2,4$ bzw. 2,8), und Blackman und Smith 340) geben von einem 137 qcm großen Blatt der Wasserpflanze *Elodea* an, daß es in einer Stunde bei 7° 11,5 mg und bei 13° 17,7 mg CO₂ verbrauchte ($Q_{10} = 2,05$).

Von den älteren Arbeiten ist die von Kreuzler 341) für ihre Zeit (1887) eine hervorragende, doch läßt sich daraus die RGT-Regel noch nicht ableiten. Auch bezüglich der **Pflanzenatmung** ist diese Arbeit neben der von Clausen (l. c. 30) unter den älteren die wichtigste. Eine kritische Würdigung der übrigen findet man bei J. Kuijper (l. c. 52).

338) Oscar Riddle, The rate of digestion in cold-blooded vertebrates. — The influence of season and temperature. Amer. Journ. of Physiol. 24, 447—458.

339) F. F. Blackman und Gabrielle Matthaei, Experimental researches usw. IV. A quantitative study of carbon-dioxyd-assimilation and leaf-temperature in natural illumination. Proceed. Roy. Soc. (B) 76, 402—459 (1905).

340) F. F. Blackman und A. M. Smith, Experimental researches usw. IX. On assimilation in submerged water-plants and its relation to the concentration of carbon dioxyde and other factors. Proceed. Roy. Soc. (B) 83, 401 (1911).

341) U. Kreuzler, Beobachtungen über die Kohlensäure-Aufnahme und Ausgabe (Assimilation und Atmung) der Pflanzen. II. Mitt. Abhängigkeit vom Entwicklungszustand. — Einfluß der Temperatur. Landw. Jahrbücher 16, 711.

Der letzterwähnte Autor hat seine in Utrecht ausgeführte Untersuchung in Buitenzorg auf die CO_2 -Produktion der Keimlinge des Reises und insbesondere der Erdnuß (*Arachis hypogaea*) ausgedehnt **342**). Die Resultate glichen den früheren (vgl. S. 24), Q_{10} fiel schon stark, ehe die stündlich gebildete CO_2 -Menge abnahm, die Temperatur, bei der dies eintrat, war aber ca. 10° höher als bei den früher untersuchten, im gemäßigten Klima heimischen Objekten. Auf ein Fallen von Q_{10} schon bei niedriger Temperatur deuten auch die Bestimmungen von F. W. Morse **343**) über die CO_2 -Abgabe von Äpfeln.

Ein generelles Gesetz für die Pflanzenatmung ist aber das Fallen von Q_{10} nicht. Für die Atmung von *Hydrilla verticellata*, einer tropischen Wasserpflanze, soll nach A. M. Smith **344**) Q_{10} zwischen 7° und 50° konstant 2,2 betragen. Zahlenbelege fehlen allerdings. Für die Atmung des Kirschlorbeerblatts folgt aus der Matthaeischen Untersuchung, daß von 5° bis mindestens 35° Q_{10} kaum von 2,5 verschieden ist, eher noch mit steigender Temperatur zu- als abnimmt (l. c. 38 vgl. auch l. c. 271 S. 562).

Ein schwacher Punkt sämtlicher Arbeiten über Pflanzenatmung ist, daß nur die abgeschiedene CO_2 -Menge gemessen wurde, die zwar leichter als die O-Aufnahme exakt zu bestimmen, aber nicht die primäre Größe ist.

Neue Arbeiten über den Temperatureinfluß auf die bei Pflanzen sehr verbreitete intramolekulare Atmung liegen noch nicht vor.

Von anderen Stoffwechselvorgängen höherer Pflanzen, die zu einer neuen Bearbeitung einladen, sei nur der, seit der Untersuchung von Müller-Thurgau (1882) bekannten Anhäufung von Zucker an Stelle von Stärke bei 0° etwas übersteigenden Temperaturen gedacht.

Für die alkoholische Gärung ergaben die sich zwischen 12° und 33° bewegendenden Versuche von Aberson (l. c. 35) regellos um 2,5 schwankende Q_{10} -Werte. Slator **345**), dessen Messungen sich

342) J. Kuijper, Einige weitere Versuche über den Einfluß der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Ann. jard. bot. Buitenzorg **24** [Ser. 2, 9], 45—54 (1911).

343) Fred. W. Morse, The effect of temperature on the respiration of apples. Journ. of Americ. Chem. Soc. **30**, 876—881 (1908).

344) A. M. Smith, Physiology of plants in the tropics. Respiration of *Hydrilla verticellata*. Proc. of the Cambridge Phil. Soc. **14**, 279 (1907).

345) Arthur Slator, Studies in fermentation. I. The chemical dynamics of alcoholic fermentation by yeast. Journ. of Chem. Soc. **89**, 136 (1906).

über ein größeres Temperaturgebiet erstreckten, erhielt dann aber folgende stark fallenden Temperaturquotienten: **7,0** (5° — 10°), **4,5** (10° — 15°), **3,3** (15° — 20°), **2,5** (20° — 25°), **2,0** (25° — 30°), **1,8** (30° bis 35°), **1,5** (35° — 40°). Es war gleichgültig, ob Bier-, Wein- oder Preßhefe zur Vergärung von Glukose diente und auch ein Wechseln des Substrats (Lävulose, Rohrzucker, Maltose, Mannose) war fast ohne Einfluß, nur mit Galaktose ergaben sich etwas kleinere Werte für Q_{10} **346**). Das Ergebnis von Slator ist von van Iterson und van Amstel (l. c. 55 u. 56) bestätigt worden, von deren Arbeiten schon (S. 26) die Rede gewesen ist.

Slator bemerkt, daß bei 0° die Gärung so langsam verlief, daß ihm ihre Messung kein Interesse zu haben schien. Angesichts der von mir auf S. 28 entwickelten Gesichtspunkte, erscheint aber eben die eingehende Untersuchung dieses Punktes von Wichtigkeit. Vorläufig liegt über den Einfluß der Temperatur auf die **Fermentbildung** nur sehr wenig vor. Euler und Cramér **347**) beobachteten in lebender Hefe bei 39° eine geringere Invertinbildung als bei 16° . In mehreren Versuchen von J. Meisenheimer und L. Semper **348**) war hingegen bei 25° eine etwa vierfache Steigerung des Invertin-gehaltes gegenüber der bei 3° — 4° gezüchteten Hefe vorhanden.

Abschließend sei noch erwähnt, daß Rubner **349**) die **Wärme-produktion** von obergäriger Hefe in Zuckerlösung bei 24° , 30° und 38° für zweistündige Perioden bestimmte und davon die von derselben Hefemenge unter gleichen Bedingungen, jedoch in Gegenwart von Toluol entwickelte („fermentative“) Wärmemenge subtrahierte. Die Differenz, die „vitale“ Wärmeproduktion war bei allen drei Temperaturen gleich groß, dahingegen verhielt sich die Geschwindigkeit, wo-

346) Arthur Slator, Studies in fermentation. II. The mechanism of alcoholic fermentation. Journ. of Chem. Soc. **93**, 230 (1908).

347) Hans Euler und Harald Cramér, Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung und Bildung der Enzyme. X. Mitteilung. Zs. physiol. Chem. **89**, 272 (1914).

348) J. Meisenheimer und L. Semper, Einfluß der Temperatur auf den Invertasegehalt der Hefe. Biochem. Zs. **67**, 364—381 (1914).

349) Max Rubner, Die Ernährungsphysiologie der Hefezelle bei alkoholischer Gärung. Arch. (Anat. u.) Physiol. 1912. Suppl. 81—87.

mit diese Wärmemenge abgegeben wurde, wie 1 : 1,36 : 2,06, woraus für Q_{10} 1,7 folgt, wobei zu bemerken ist, daß die verwandte Hefe die Temperatur von 38° noch „sehr gut ertrug“ (l. c. 349 S. 221).

22. Die Blutgerinnung.

Der große Einfluß der Temperatur auf die Geschwindigkeit der Blutgerinnung war schon lange bekannt, aber erst K. Bürker hat darüber eine, neuerdings verbesserte Kurve mitgeteilt, die mit einer Methodik, die die Gerinnungszeiten auf mindestens eine halbe Minute genau anzugeben erlauben soll, erhalten wurde **350**). Eine noch ge-

Tabelle 58.

Temperaturabhängigkeit der Gerinnungszeit des Menschenblutes (Addis l. c. 351).

Temp.	Ger.-Zeit		Q_{10}
	Min.	Sek.	
2,25°	63	20	9,1
7,25	32	45	
10,25	21	30	3,7
13,5	14	32	
15,5	11	46	
17,5	8	27	
19,5	6	2	
20,5	5	22	4,7
26,0	3	40	
28,0	2	55	2,6
30,0	2	35	
32,0	2	15	2,7
34,0	1	40	
36,0	1	25	
38,0	1	30	
42,5	1	40	
46,3	3	30	
51,5	5	15	

350) K. Bürker, Blutplättchen und Blutgerinnung. Pflügers Arch. **102**, 36 (1904). — Vereinfachte Methode zur Bestimmung der Blutgerinnungszeit. Pflügers Arch. **149**, 318—326 (1912).

nauere Beobachtungsreihe ist von T. Addis **351)** veröffentlicht und in Tabelle 58 wiedergegeben. Man entnimmt ihr, daß Q_{10} zwischen 10° — 20° **4,0** und zwischen 20° und 34° **2,65** beträgt.

Das Wesentliche der von Addis angewandten Methode besteht in folgendem: Ein Blutstropfen wird bei konstanter Temperatur in Petroleum suspendiert und gegen den Rand des Tropfens ein Petroleumstrom von derselben Temperatur geleitet. Dabei werden, ohne daß der Tropfen rotiert, die Blutkörper in einem stetigen, ruhigen Strom hinweggeführt. Verfolgt man dies unterm Mikroskop, so hört nach einiger Zeit der Blutkörperstrom plötzlich auf, — dieser Augenblick wird als der Zeitpunkt der Gerinnung angesehen.

Im Gegensatz zur Gerinnung des genuinen Blutes, wurde die Gerinnung des aus dem Blutplasma abgetrennten Fibrinogens durch isoliertes Thrombin in den Versuchen von L. J. Rettger und H. Stromberg **352)** nur bis zu ca. 17° von der Temperatur beschleunigt, worauf bis 41° die Gerinnungszeit unverändert blieb. Wie M. Landsberg **353)** in einer eingehenden Untersuchung zeigte, handelt es sich hier um ein Temperaturoptimum, das durch passend gewählte Versuchsbedingungen bis 35 — 40° in die Höhe gerückt werden kann. Neben der Hauptreaktion, der Gerinnung, findet eine Hemmung der Thrombinwirkung infolge Adsorption statt, je mehr diese Nebenreaktion herabgedrückt wird, um so höher liegt das Optimum.

Handelt es sich um ein blutplättchenhaltiges Blut, so schließt sich bekanntlich der Blutgerinnung ein zweiter Vorgang an; der Blutkuchen zieht sich zusammen und das Serum wird herausgepreßt. Von zwei Seiten gemachte Angaben über den Zeitpunkt, wann dieser Vorgang bei verschiedenen Temperaturen vollendet ist, passen, wie ich gelegentlich **354)** bemerkt habe, ganz gut in die RGT-Regel.

351) T. Addis, The coagulation time of blood in man. Quart. Journ. of exper. Physiol. 1, 305 (1908).

352) L. J. Rettger, The coagulation of blood. Amer. Journ. of Physiol. **24**, 412 (1909). — H. Stromberg, Methodisches über Blutgerinnung usw. Biochem. Zs. **37**, 177—218 (1911).

353) M. Landsberg, Studien zur Lehre von der Blutgerinnung. Physikalisch-chemische Vorgänge in ihrer Bedeutung für die Thrombinwirkung. Biochem. Zs. **50**, 245—272 (1913).

354) A. Kanitz, Biochem. Zentralbl. **7**, Referat Nr. 2537 (1908), Biochem. Zentralbl. **9**, Referat Nr. 44 (1909/10).

Allgemeiner Teil II.

23. Die Frage der Konstanz von Q_{10} bei den Lebensvorgängen.

Fragen wir uns nun, was sich aus dem im vorangegangenen unterbreiteten Beobachtungsmaterial hinsichtlich der Konstanz von Q_{10} ergibt, so lautet die Antwort unzweifelhaft dahin, daß es verschiedene Lebensvorgänge gibt, bei denen über ein biologisch erhebliches Temperaturintervall hindurch Q_{10} konstant bleibt. Namentlich aus dem Gebiet der rhythmischen Lebensvorgänge (Herzfrequenz, Rhythmik glatter Muskeln, Athemrhythmus) lassen sich viele Belege dafür entnehmen, aber auch die Geschwindigkeit der Giftwirkungen bzw. die Lebensdauer und die Gaswechselgeschwindigkeit bieten manche Beispiele. Ebenso entspricht die geotropische und phototropische Präsentationszeit der Pflanzen dieser einfachen Beziehung. Besonders gedacht sei ferner noch des in der ausgesprochensten Form bei der Furchungsgeschwindigkeit des Seeigeleies und der Teilungsgeschwindigkeit von *B. coli* begegneten Falles, daß zwei Temperaturgebiete mit konstantem aber verschieden großem Q_{10} vorliegen.

Bei einer anderen Gruppe von Vorgängen waren die Messungen bisher nicht mit einer solchen Genauigkeit durchführbar, daß wir ein definitives Urteil über die Konstanz von Q_{10} abzugeben in der Lage wären. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven und die rhythmischen Schwankungen des Aktionsstromes gehören hierher.

Einige Beobachtungsreihen über die Absterbungsgeschwindigkeit infolge Vergiftung, haben uns den interessanten Fall kennen gelehrt, daß Q_{10} mit steigender Temperatur wächst.

Dann gibt es aber zahlreiche Vorgänge, wie die CO_2 -Assimilation und vielfach die Pflanzenatmung, die mit steigender Temperatur ein

ausgesprochenes Fallen von Q_{10} aufweisen. Manchmal ist dieses Fallen von Q_{10} so erheblich, daß die ganze Temperatur-Geschwindigkeitskurve als eine Gerade erscheint. In diesen Fällen, so z. B. bei der Entwicklungsgeschwindigkeit der Fische, ist der Temperaturbereich, innerhalb dessen der Verlauf des betreffenden Lebensvorganges überhaupt möglich ist, sehr klein.

Im allgemeinen beginnt bei Kaltblütern und Pflanzen das Temperaturgebiet mit konstantem Q_{10} bei etwa $+5^{\circ}$ und endet ungefähr bei 25° , entspricht somit den „Behaglichkeitsgrenzen“ (Abegg) dieser Organismen. Auch beim Warmblüter erstreckt sich die Konstanz von Q_{10} über ein etwa zwanziggradiges Temperaturgebiet, indem die untere Grenze des Geltungsbereichs um 20° herum zu liegen pflegt. Man kann die übrigen kennen gelernten Temperaturabhängigkeitstypen aus diesem einfachsten Typus ableiten, indem man sich die Konstanz von Q_{10} auf ein immer kleineres Temperaturgebiet beschränkt vorstellt.

Während ich von jeher, wo es angebracht war (l. c. 38 u. 43 S. 20), das Fallen von Q_{10} nach Gebühr hervorgehoben habe, wurde sonst zunächst diesem Punkt keinerlei Bedeutung beigemessen, man hat sogar vielfach aus stark fallenden Werten von Q_{10} „Mittelwerte“ berechnet und miteinander verglichen. Namentlich Snyder hat dies früher häufig getan. Allmählich ist aber hierin ein Wandel eingetreten, augenblicklich bildet das Fallen von Q_{10} den Gegenstand lebhafter Erörterungen, und es gibt schon Autoren (Krogh), die eine Konstanz von Q_{10} überhaupt leugnen, was nur ein weiterer Beleg für den Satz ist, daß jede Entwicklung, auch die der Wissenschaft, in sprunghaften Übertreibungen vor sich geht.

Da für die Darstellung der Temperaturabhängigkeit chemischer Reaktionsgeschwindigkeiten Formel (3) weit öfter als Formel (1) zutrifft, so wäre ein geringes Fallen von Q_{10} allgemein zu erwarten gewesen. Und es ist nicht unwahrscheinlich, daß, wenn z. B. bei der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven Q_{10} sich wirklich als inkonstant erweisen sollte, Formel (3) exakt zutreffen wird. Selbst bei einem biologisch erheblichen Temperaturintervall, ist aber das so zu erwartende Fallen von Q_{10} so gering, daß es vorderhand ganz allgemein kaum die durch die Beobachtungsfehler

bedingte Unsicherheit übersteigt. Hierin liegt zugleich die Antwort auf die vielleicht auftauchende Frage, warum ich nicht Formel (3) meiner Darstellung zugrunde gelegt habe.

Das Fallen von Q_{10} , wovon jetzt die Rede ist, ist also erheblicher, als es Formel (3) entspricht. Allein auch dieses Fallen ist im Prinzip vom Standpunkt des Parallelismus mit der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit leicht verständlich, sobald man bedenkt, daß die Lebensvorgänge in heterogenen Systemen vor sich gehen. In der Tat, wenn man die den Lebensvorgängen am nächsten kommenden Reaktionen in vitro, die Fermentreaktionen, hinsichtlich ihrer Temperaturabhängigkeit durchgeht, so wird man mit Überraschung konstatieren, wie schwer es ist, einen Fermentvorgang namhaft zu machen, bei dem Q_{10} bzw. A der Formel (3) konstant wäre; vielmehr fällt dort fast durchgehends Q_{10} schon weit vor dem „Optimum“ erheblich*). Man kann nun zwar vermuten, daß dies teilweise daher rührt, daß die betreffenden Messungen noch aus der Zeit stammen, wo die Reproduzierbarkeit der Fermentreaktionen, infolge der Vernachlässigung der Bedeutung der H-Ionkonzentration noch nicht sehr weit gediehen war; zugleich liegt hierin aber eine Mahnung, bei der Interpretation des Fallens von Q_{10} auf vitalem Gebiet, sich große Zurückhaltung aufzuerlegen.

Bisher sind in dieser Richtung folgende Erklärungsversuche zu verzeichnen gewesen: Snyder 356) 357) hat, eine Anregung von Sutherland 358) aufgreifend, das Bestehen eines Parallelismus

*) Es ist mir deshalb auch unverständlich, wie R. O. Herzog 355) trotzdem in diesen Fällen Mittelwerte für μ ($= 2A$) zu berechnen für zulässig hält.

355) R. O. Herzog, Physikalische Chemie der Fermente und Fermentwirkungen. Oppenheimers Fermente, 4. Aufl. 2 (1913).

356) Ch. D. Snyder, On the meaning of variation in the magnitude of temperature coefficients of physiological processes. Amer. Journ. of Physiol. 28, 167 bis 176 (1911). — Vorl. Mitt. Amer. Journ. of Physiol. 25, XXVII (1910).

357) Ch. D. Snyder und Martillus H. Todd, The viscosity of body fluids at various temperatures within physiological limits. I. The problem and method. II. Viscosity of blood, plasmata and sera. Amer. Journ. of Physiol. 28, 161—166 (1911).

358) William Sutherland, The nature of the conduction of nerve impulse. Amer. Journ. of Physiol. 23, 115—130 (1908).

zwischen dem Fallen von Q_{10} und der Temperaturabhängigkeit der inneren Reibung des Wassers bzw. des Blutplasmas nachzuweisen versucht. Mehrere Autoren haben auf die Ergebnisse von Trautz und Volkmann (l. c. 12) hingewiesen, die für Q_{10} bei der Esterverseifung ein leichtes Maximum zwischen 10^0 — 20^0 und dann stark fallende Werte erhielten. Cohen Stuart (l. c. 57) vermeint sogar dieses Maximum in den Kuiperschen Beobachtungen (l. c. 52) wiederzufinden. Es muß aber bemerkt werden, daß eben diese Trautz-Volkmannschen Versuchsreihen mit den Messungen von drei anderen Autoren im Widerspruch stehen 359), nach denen die Esterverseifung Formel (3) genau folgt. A. Pütter 360) schließlich führt als Zusammenfassung einer umfangreichen Publikation, nachdem er konstatiert hat, daß Q_{10} meistens innerhalb eines großen Temperaturintervalls konstant bleibt, folgendes aus:

„Die Erklärung dafür, daß der geordnete Ablauf von Lebensprozessen, der die Erfüllung einer großen Anzahl verschiedener physikalischer und chemischer Bedingungen verlangt, bei wechselnden Temperaturen sich durch eine einzige Exponentialkurve (mit konstantem Q_{10}) auf weite Strecken darstellen läßt, liegt darin, daß stets ein Prozeß den Gesamtumsatz begrenzt, und zwar bei Prozessen des Stoffumsatzes und Stoffaustausches der langsamste Prozeß, der als ‚begrenzender Faktor‘ auftritt. Wirken verschiedene Prozesse herabsetzend, schädigend auf den Umsatz ein, so beobachtet man stets den Erfolg des Prozesses, der am raschesten verläuft. Diese beiden Fälle des Prinzips der begrenzenden Faktoren stellen besondere Anwendungen des ‚Gesetzes vom Minimum‘ dar. — Bei niederen und mittleren Temperaturen ist nicht stets derselbe Prozeß der begrenzende“, es gibt vielmehr Beispiele, „in denen bei niederer Temperatur ein Prozeß mit viel höherem Temperaturkoeffizienten den Umsatz begrenzt, als bei mittleren. In solchen Fällen setzen sich die Kurven beider begrenzenden Faktoren bei einer bestimmten Temperatur in einem mehr oder weniger scharfen Knick gegeneinander ab, gehen nicht allmählich ineinander über, denn es begrenzt entweder der eine, oder der andere den Gesamtumsatz, nämlich stets der langsamste“. — Der Verlauf der Lebensvorgänge bei hohen Temperaturen erklärt sich dadurch, „daß sich zwei Exponentialkurven gegenseitig überlagern,

359) Warder, Ber. dtsch. chem. Ges. 14, 1365 (1881). — Reicher, Liebigs Ann. 232, 211 (1886). — A. Quartaroli, Gaz. chem. ital. 34, I, 505 (1904).

360) August Pütter, Temperaturkoeffizienten. Zs. allg. Physiol. 16, 574 bis 627 (1914).

nämlich: erstens die Kurve der Beschleunigung der ‚Hauptreaktion‘, die mit demselben Temperaturkoeffizienten, der bei mittleren Temperaturen bestimmt wurde, bis zu den höchsten Temperaturen, nahe der Lebensgrenze weiter wirksam ist, und zweitens die Kurve einer ‚Gegenreaktion‘, in der die Wirkung irgend eines verlangsamenden, schädigenden Momentes zum Ausdruck kommt, die mit einem, im Vergleich zur ‚Hauptreaktion‘ hohen Temperaturkoeffizienten wächst. Diese Analyse gibt sowohl den verlangsamten Anstieg zum Maximum wie den beschleunigten Abfall zur Lebensgrenze zahlenmäßig wieder.“

Die Beurteilung, ob die theoretischen Ansichten Pütters, sofern sie neu sind, eine wirkliche Vertiefung unserer Kenntnisse in sich schließen, sei dem Leser überlassen, hier soll nur an zwei Beispielen gezeigt werden, daß Pütters Analyse der Temperaturabhängigkeit bei hohen Temperaturen, die in nichts anderem als in der — auch von Balls (l. c. 292) versuchten — quantitativen Durchführung des in Fig. 2 (S. 20) gegebenen Diagramms besteht, eher einen Rückschritt als einen Fortschritt bedeutet.

Als erstes Beispiel will ich eine von Pütter stammende, neue, den O-Verbrauch des Blutegels in Wasser betreffende Versuchsreihe benutzen. Beträgt der Partialdruck des zu veratmenden Sauerstoffs nicht mehr als ca 160 mm Hg, so ist bei diesem Prozeß Q_{10} von 5° bis ca. 21° konstant und hat den Wert 4,8. Würde der O-Verbrauch bei höherer Temperatur diesem Wert von Q_{10} entsprechend weiter steigen, so müßten die in Tabelle 59 im dritten Stab angegebenen O-Mengen

Tabelle 59.

Temp.	Sauerstoffverbrauch		Differenz		O-Verbrauch berechnet $Q_{10} = 4,8$ — $Q_{10} = 8,0$
	be- obachtet	berechnet mit $Q_{10} = 4,8$	be- obachtet	berechnet mit $Q_{10} = 8,0$	
26,5°	145	450	305	290	160
29,0	187	662	475	488	174
31,0	174	990	816	738	252
32,0	182,5	1110	928	910	200
34,0	328	1530	1202	1380	150
38,0	233	3160	2927	3170	— 10

verbraucht werden, tatsächlich sind nur die im zweiten Stab verzeichneten O-Mengen verbraucht worden. Die Behauptung von Pütter geht nun dahin, daß die im vierten Stab angegebene Differenz zwischen be-

obachtetem und berechnetem O-Verbrauch sehr nahe einem $Q_{10} = 8,0$ entsprechend zunimmt, und ein Vergleich mit dem fünften Stab, der die mit $Q_{10} = 8,0$ berechneten Werte enthält, scheint diese Behauptung wirklich zu bestätigen. Kontrolliert man aber dieses Ergebnis, indem man die Werte des fünften Stabes von denen des dritten Stabes subtrahiert, und diese im sechsten Stab von mir hinzugefügten Differenzen mit dem wirklichen O-Verbrauch (zweiter Stab) vergleicht, so gelangt man zu erheblichen Abweichungen und bei der höchsten Temperatur sogar zu einem unmöglichen Ergebnis.

Als zweites Beispiel diene Pütters, in Tabelle 60 wiedergegebene Berechnung der Kuiperschen Messungen (l. c. 52) der CO_2 -Produktion der Keimlinge von *Lupinus luteus*. Auch hier führt die Vergleichung

Tabelle 60.

Temp.	CO_2 -Produktion		Differenz		CO_2 -Produktion berechnet $Q_{10} = 2,4$ — $Q_{10} = 4,4$
	be- obachtet	berechnet mit $Q_{10} = 2,4$	be- obachtet	berechnet mit $Q_{10} = 4,4$	
5°	5,2	5,0			
10	8,0	7,8			
15	11,2	12,0			
20	20,9	18,6			
25	30,5	28,8			
30	37,9	43,0	5,1	11,7	31,8
35	43,8	68,0	24,2	23,7	44,3
40	58,0	103,0	45,0	49,5	53,5
45	57,1	160,0	102,9	106,7	53,3
50	49,9	248,0	198,1	218,0	30,0

der von mir im sechsten Stab hinzugefügten Differenz des dritten und fünften Stabes mit der im zweiten Stab enthaltenen, beobachteten CO_2 -Produktion zu keinem günstigeren Ergebnis. Ich bemerke, daß ich nicht etwa für die Püttersche Analyse ungünstige Versuche herausgegriffen habe, die gewählten Beispiele gehören vielmehr zu den Fällen, wo die Analyse anscheinend zu den befriedigendsten Ergebnissen geführt hat. (Im allgemeinen ist Pütter bei der Heranziehung der Literatur wenig sorgfältig vorgegangen; verschiedene der von ihm benutzten Versuchsreihen sind für quantitative Betrachtungen unbrauchbar, andere wieder wurden willkürlich beschnitten.)

Daß das Fallen von Q_{10} bei den Lebensvorgängen anfänglich so allgemein vernachlässigt werden konnte, ist hauptsächlich auf die

Berechnungsweise zurückzuführen, die für die Auswertung von Q_{10} angewandt wurde. Man verfuhr so, daß man von Temperaturgrad zu Temperaturgrad fortschreitend den Quotienten für die entsprechende zehngradige Temperaturdifferenz bildete. Wie man sich leicht überzeugen kann, wird aber so ein eventueller Gang von Q_{10} sehr verdeckt, selbst der Sprung bei niedriger Temperatur tritt kaum hervor. Zunächst und hauptsächlich wurde dieses Rechenverfahren seiner Einfachheit halber angewandt, später gaben ihm indessen manche Autoren (l. c. 12, 57) gegenüber Formel (11) in der Annahme den Vorzug, daß letztere eine „Interpolationsformel“ sei. Das Unzutreffende dieser Ansicht hat schon Halban (l. c. 15) betont. Das Verlangen, für die Berechnung von Q_{10} immer zu genau um 10^0 verschiedenen Temperaturen gehörende Geschwindigkeitskonstanten zu verwenden, ist ebensowenig berechtigt, wie wenn man bei der Prüfung, ob eine monomolare Reaktion vorliegt, verlangen würde, daß in Formel (19) immer nur zu gleichen Zeitintervallen gehörende Konzentrationen eingesetzt werden sollen. Höchstens wäre zu diskutieren, ob nicht anstatt Q_{10} der Konstante b von Formel (2) der Vorzug zu geben wäre; aber bei der vorläufig begrenzten Genauigkeit und Reproduzierbarkeit der auf die Lebensvorgänge sich beziehenden Messungen, wäre auch dies eine mehr akademische Erörterung. Bei der Handhabung physikalisch-chemischer Formeln vergessen die Biologen nur allzuhäufig, daß auch die physikalisch-chemischen Gesetze nur für ideale Vorgänge geltende Grenzesetze sind, welche bei der Darstellung der realen Erscheinungen der unbelebten Welt ganz ebenso mehr oder weniger versagen wie bei der Darstellung der Lebenserscheinungen.

24. Wird die Temperaturabhängigkeit der Lebensvorgänge durch chemische Vorgänge bedingt?

Neuerdings begegnet man öfter der Behauptung, daß die Feststellung von abnehmenden Q_{10} -Werten bei einem Lebensvorgang mit der Aussage zusammenfällt, daß der betreffende Lebensvorgang nicht der RGT-Regel folgt. Diese Auffassung ist unrichtig. Die RGT-Regel befaßt sich nicht mit der Konstanz von Q_{10} , sondern nur mit der Größe der Temperaturabhängigkeit. Wie wir gesehen haben, hat sich aber

bezüglich der Größe der Temperaturabhängigkeit der Lebensvorgänge in geradezu überwältigendem Umfange ergeben, daß sie innerhalb der Behaglichkeitsgrenzen kaum nennenswert kleiner bzw. nur selten viel größer ist, als es $Q_{10} = 2$ bis 3 entspricht. Namentlich die bei chemischen Reaktionsgeschwindigkeiten in der letzten Zeit öfter gefundene Temperaturabhängigkeit von $Q_{10} > 5$ ist auf dem Gebiet der Lebensvorgänge auffallend selten, abgesehen von den bei der Lebensdauer gefundenen, deutlich auf eine andere Gesetzmäßigkeit hinweisenden, enormen Werten ($Q_{10} = 10-1000$).

So trivial heutzutage das Zutreffen der RGT-Regel für die Geschwindigkeit der Lebensvorgänge auch erscheinen mag, so war es doch im Anfang unerwartet. Ich habe daraus zunächst auf das Vorliegen fermentativer Vorgänge gefolgert (l. c. 38), und auch J. Loeb 361) hat sich zunächst ganz ähnlich geäußert. Da aber bei gewissen Lebensvorgängen, den sogenannten Stoffwechselvorgängen, die chemische Seite der Erscheinungen ganz und gar in den Vordergrund tritt, war es naheliegend, auch bei den übrigen Lebensvorgängen, bei denen sich die RGT-Regel als zutreffend erwies, den Grund dazu in den chemischen Prozessen zu suchen. Da ohne Stoffverbrauch, also ohne Umwandlung von chemischer Energie, kein Lebensprozeß existiert, so war ein prinzipieller Widerspruch gegen diese Auffassung nicht vorhanden, während der Umstand sehr zu ihren Gunsten sprach, daß damals, den Dampfdruck ausgenommen, so gut wie keine physiko-chemische Größe bekannt war, deren Temperaturabhängigkeit auch nur annähernd der Temperaturabhängigkeit der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit gleichgekommen wäre (vgl. die Zusammenstellung l. c. 82 S. 311).

Seitdem sind indessen noch bei einigen Erscheinungen große Temperaturabhängigkeiten bekannt geworden. Diese sind: Das Dissoziationsgleichgewicht sehr schwacher Elektrolyte; für das Ionenprodukt des Wassers beträgt Q_{10} im Temperaturgebiet $0-25^{\circ}$ gerade 2,5. Die innere Reibung sehr zäher Stoffe, wie Rizinusöl, Glycerin. Die elektrolytische Leitfähigkeit von Alkalihalogeniden in Glycerin 362).

361) Jacques Loeb, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906, S. 159.

Ein konkreter Versuch, die Temperaturabhängigkeit eines Lebensvorganges auf einen dieser Vorgänge zurückzuführen, wurde bis jetzt noch nicht unternommen.

Eine andere Möglichkeit, die große Temperaturabhängigkeit der Lebensvorgänge ohne Zurückgreifen auf die chemische Reaktionsgeschwindigkeit zu erklären, besteht in der Annahme, daß sie durch Multiplizierung oder Potenzierung von niedrigen Temperaturkoeffizienten zustande kommt. Der erste Versuch in dieser Richtung war eine die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven darstellende Formel von Sutherland (l. c. 358), worin die innere Reibung des Wassers im Exponenten vorkommt. Neuestens hat Pütter (l. c. 360) an verschiedenen Gedanken-Beispielen die Möglichkeit weiter diskutiert. Unzweifelhaft realisiert ist der Fall bei der von Weevers 363) untersuchten Geschwindigkeit der Abtötung von Pflanzenzellen durch Chloroformdampf. Die $Q_{10} > 2$ betragende Temperaturabhängigkeit läßt sich hier völlig darauf zurückführen, daß der Dampfdruck des Chloroforms mit der Temperatur $Q_{10} = 1,55$ entsprechend zunimmt und daß die Absterbungsgeschwindigkeit annähernd dem Quadrat der Chloroformdampfkonzentration proportional wächst. Wurden in der Tat Pflanzen bei verschiedener Temperatur der Einwirkung von Chloroformdampf gleicher Konzentration bzw. gleichen Partialdrucks ausgesetzt, so stieg die Absterbungsgeschwindigkeit nur etwa $Q_{10} = 1,15$ entsprechend, was auf einen reinen Diffusionsvorgang hindeuten würde.

362) P. B. Davis und Harry C. Jones, Leitfähigkeits- und negative Viskositätskoeffizienten gewisser Rubidium- und Ammoniumsalze in Glyzerin und in Gemischen von Glyzerin mit Wasser von 25 bis 75°. Zs. physik. Chem. 81, 68 bis 112 (1912).

363) Th. Weevers, Betrachtungen und Untersuchungen über die Nekrobiose und die letale Chloroformwirkung. Rec. trav. botan. Néerland 9, 261—272 (1912).

Autorenverzeichnis.

<p>Abegg, R. 15, 139, 159.
 Aberson, J. H 15, 154.
 Adam, H. 49.
 Addis, T. 156, 157.
 Airila, Y. 45.
 Amstel, Jeanne Egbertine
 van 25, 26, 155.
 Arends, Hermann 73.
 Arrhenius, Svante 3, 9,
 12, 26, 27, 38.
 Athanasiu, J. 140.
 Atzler, E. 72.
 Aubert, Hermann 139, 152.</p> <p>Babák, Edw. 58—60.
 Babkin, B. P. 77.
 Bach, H. 82, 83.
 Baglioni, S. 56, 57.
 Baitsell, George Alfred 128.
 Ballner, Franz 112.
 Balls, Lawrence W. 137, 162.
 Barber, M. A. 131.
 Barratt, J. O. Wakelin 45.
 Battelli, F. 141.
 Baxt, N. 42.
 Bazett, H. C. 78.
 Bernstein, Julius 80.
 Berrár, M. 149.
 Berthelot, M. 2, 7, 29.
 Bethe, A. 56, 60.
 Bialaszewicz, K. 93, 116.
 Biedermann, W. 135.
 Birstein, Gust. 96, 97.</p> | <p>Blackman, F. F. 15, 20 bis
 26, 128, 137, 153.
 Blau, Oskar 113.
 Bodenstein, Max 11, 12.
 Bohr, Chr. 124.
 Bonanni, A. 149.
 Bonis, V. De 54.
 Borowsky, Wladimir 129,
 130.
 Bortkiewicz, L. v. 98.
 Bose, J. C. 89.
 Boussingault, J. B. 137.
 Boycott, A. E. 72.
 Bramwell, J. Crighton 73.
 Brandenburg, K. 49, 50.
 Bredig, G. 24.
 Brooks, Charles 99.
 Brown, Adrian J. 92.
 Brücke, E. Th. von 64.
 Brückner, C. 4.
 Brunner, Erich 11.
 Brunow, Hanns 146.
 Buchanan, Florence 67.
 Bühler, Karl 72.
 Bürker, K. 156.
 Bütschli, O. 138.
 Buglia, G. 55, 78.
 Burch, G. J. 73.
 Burian, R. 62.
 Burnett, Theo C. 67, 74.
 Bury, Janina 125.</p> | <p>Candolle, Alph. de 136.
 Carlson, A. J. 49, 68.
 Carvallo, J. 77.
 Cesana, Gino 46, 47.
 Chapmann, H. G. 75, 77.
 Chick, Harriette 26, 94,
 95, 98, 112, 131.
 Chun, C. 108.
 Clark, G. H. 48.
 Clausen, H. 14, 153.
 Cobelli, Ruggero 127.
 Cohen, Ernst 9, 14.
 Cohen Stuart, C. P. 26, 161.
 Congdon, E. D. 127.
 Conrad, M. 4, 9.
 Corti, Bonaventura 87.
 Courmont, J. 101.
 Cramér, Harald 155.
 Croner, Fr. 95.
 Cronheim, W. 144.
 Cyon, E. 29, 30.
 Czapek, Fr. 82, 83.</p> <p>Dannevig 118, 119.
 Dareste 125.
 Davenport, C. B. 101.
 Davis, P. B. 166.
 Davy, John 44.
 Degen, Albert 62.
 Demoll, K. 108.
 Dernoscheck, Alfred 103, 104.
 Dietl, A. 100.
 Dittler, Rudolf 63, 64.</p> |
|--|--|---|

- Dontas, S. 61.
 Dorfmeister, Georg 135.
 Doyon, M. 101.
 Dreser 94.
 Duclaux, E. 19, 24.

 Ege, R. 145.
 Elmendorf, du Mont F. 43.
 Engelmann 49.
 Erdmann, Rh. 120.
 Ernst, C. 20.
 Esson, William 6—8.
 Euler, Hans 155.
 Evans, C. Lovatt 151.
 Eve, F. C. 73.
 Ewald, W. F. 45, 46.
 Ewart, A. J. 88.

 Fallas, Roy E. 43.
 Famulener 27.
 Féré 125.
 Filon, Geneviève 79.
 Fischer E. 135.
 Fraenkel, W. 6.
 Frank, Otto 30, 40, 42.
 Fröschel, Paul 85.
 Fühner, Hermann 101.
 Fürth, Otto von 105, 140, 149.

 Gad, J. 75, 77.
 Galeotti, G. 35, 36, 48, 51, 80, 81.
 Ganter, Georg 49, 50, 69 bis 71.
 Garten, Siegfried 63—67, 72, 73.
 Gaskell 49.
 Gayda, Tullio 74, 75, 77, 78.
 Georgievics, G. v. 100.
 Gewin, J. 34.
 Götsch, Erich 149.
 Gogorza, J. 105.
 Goldschmidt, Hans 13.

 Goodspeed, Harper 111.
 Gotch, Francis 73.
 Gros, Oscar 110, 111.
 Gumprecht, F. 101.

 Haberlandt, Friedr. 136.
 Halban, Hans v. 8, 10, 164.
 Halsey, J. T. 101.
 Hansen, E. Chr. 15, 133.
 Harcourt, Vernon A. 6, 8, 9.
 Hartridge, H. 26.
 Harvey, Newton E. 52, 72, 124.
 Hauberrisser, Edwin 92.
 Hausmann, Walter 100.
 Hecht, Wilhelm 4, 9.
 Helland-Hansen, Björn 108.
 Herlitzka, A. 38, 39.
 Hermann, L. 80.
 Hertwig, Oscar 14, 114 bis 118, 120.
 Hertwig, Richard 120.
 Herzog, R. O. 15, 118, 133, 136, 160.
 Hesse, Otto 141.
 Heymans, J. F. 75, 77.
 Hiley, W. E. 85.
 Hill, A. V. 99, 100, 147.
 Hoff, J. H. van't 3, 7, 9, 14.
 Hoffmann, Paul 49, 50, 77, 100.
 Hofmann, F. B. 126, 127.
 Holzmüller, K. 133.

 Iterson Jr., G. van 25, 26, 155.

 Jensen, Paul 78.
 Johansen, A. C. 118.
 Jollos, Victor 129.
 Jolyet, Felix 144.
 Jones, Harry C. 166.
 Jost, L. 23, 138.
 Kaestner, S. 125.

 Kanitz, Aristides 15, 16, 22 bis 24, 28, 30, 41, 43, 51, 56, 62, 82, 87, 126, 157, 159, 165.
 Kato, Toyojiro 50.
 Khainsky, A. 62, 63.
 Kirsch, Alexander 8.
 Knauthe, 144, 145.
 Knowlton, F. P. 39, 40, 51.
 Koch 50.
 Koch, Wilhelm 126.
 Koeninck, A. 101.
 Koike, Izuo 65, 66, 71.
 Koltzoff, N. K. 105.
 Konopacka, B. 116.
 Konopacki, M. 141, 152.
 Krabbe, G. 89, 90, 92.
 Kraus, A. 98.
 Krehl, L. 140, 147.
 Kretzschmar, P. 88.
 Kreusler, U. 153.
 Krönig 94.
 Krogh, August 116—119, 122, 123, 134, 141—143, 145, 148, 159.
 Krüger, F. 13.
 Krüger, Otto 11.
 Kuijper, J. 24—26, 153, 154, 161, 163.
 Kuiper, Taco 56.

 Lamm, G. 100, 101.
 Landsberg, M. 157.
 Lane-Claypon, J. E. 130, 131.
 Lang Arnold 33, 34.
 Langendorff, O. 37—40, 43, 49, 51.
 Langlois, J. P. 61.
 Lapicque, Louis 79.
 Laqueur, E. 54.
 Laufberger, V. 60.
 Lecrenier, Lambert 72, 73.

- Lehmann, C. 37.
 Lenninger, Eduard 72.
 Lepeschkin, W. W. 113.
 Lichtwitz, L. 92.
 Liebermeister, C. 44.
 Lillie, Ralph S. 77.
 Linden, M. von 135.
 Lindstedt, Ph. 140, 145, 146.
 Lipschütz, Alexander 145.
 Loeb, Jacques 16, 30, 45, 46, 67, 105—109, 111, 120, 121, 124, 136, 150, 165.
 Lucas, Keith 69, 73, 74, 76, 78, 79.
 Madsen, Th. 26, 27, 94.
 Magnus, R. 53, 54.
 Maltaux 128.
 Mangold, E. 50.
 Martin, C. J. 26, 141.
 Martin, E. G. 36, 48.
 Martin, Newell 39.
 Masing, Ernst 94.
 Massart 128.
 Mast, S. O. 108.
 Matthaei, Gabrielle L. C. 17, 20, 21, 153.
 Maxwell, S. S. 67, 68.
 Mc William, John A. 49.
 Meigs, Edward B. 55, 92.
 Meisenheimer, J. 155.
 Merrifield, F. 133.
 Meyer, Arthur 105, 112, 113.
 Meyer, Hans 101, 102.
 Meyer, Jul. 12.
 Meyerhof, Otto 150, 151.
 Midulla, L. 54.
 Miram v. 67, 72.
 Moore, A. R. 109, 110, 136.
 Moorhouse, O. H. K. 50.
 Morse, Fred. W. 154.
 Müller, Max 132.
 Müller-Thurgau 154.
 Murschhauser, Hans 149.
 Nägeli, C. 87.
 Nagai, H. 150.
 Nansen, Fridtjof 108.
 Naumann, Kurt 93, 94.
 Nawrocki, Czeslaw 37.
 Neal, H. V. 101.
 Nernst, W. 11.
 Nicolai, Fr. G. 67, 68.
 Nikolaides, R. 61.
 Noyes, A. A. 5.
 Nybergh, Torsten 85.
 Nymann, M. 94.
 Oinuma, Soraku 63.
 Ostermann, Giuseppina 62.
 Ostwald, Wilh. 9, 20.
 Overton, E. 93, 102.
 Page 48.
 Pari, Giulio A. 60.
 Paul, Theodor 94, 96—98.
 Pedersen 133.
 Peter, Karl 15, 120.
 Pfeffer 90.
 Pflüger, Eduard 138, 147.
 Piccinini, F. 35, 36, 48, 51.
 Piper, H. 64, 65.
 Plateau 31.
 Plotnikow, Joh. 8, 11.
 Polimanti, Osw. 31, 45, 58.
 Porcelli, F. 80, 81.
 Prall, F. 98.
 Price, T. S. 5.
 Prochnow, Osc. 89, 134.
 Przibram, Hans 125, 133.
 Pütter, August 141, 161 bis 163, 166.
 Quartaroli, A. 161.
 Ransom, Fr. 101.
 Rautmann, H. 129, 130.
 Regnard, Paul 144.
 Reibisch, J. 118.
 Reicher 161.
 Renner, A. 92.
 Rettger, L. J. 157.
 Reuss, Ant. 96, 97.
 Richard, J. 33, 34.
 Richet, Ch. 101.
 Riddle, Oscar 153.
 Rivett, A. C. D. 6.
 Roaf, H. E. 148.
 Robertson, T. Brailsford 30, 31, 60, 67, 127.
 Roček, J. 59.
 Rogers, Charles G. 45—47.
 Rossbach, M. J. 61, 62.
 Rubner, Max 155.
 Russell, A. S. 12.
 Rutgers, A. A. L. 25, 26, 83, 84, 86.
 Rutten-Pekelharing, C. J. 83.
 Rysselberghe, Fr. van 90 bis 92.
 Sachs, Julius 137, 138.
 Saint-Gilles, L. Péan de 2.
 Sanders, Hans-Theodor 72.
 Sanderson, J. Burdon 48, 76.
 Sanno, Y. 101.
 Scaffidi, V. 149.
 Schmanekwitsch, Wladimir 104.
 Schönfeld, Fritz 92.
 Schuckmann, Waldemar von 135.
 Schultz, Paul 75, 77.
 Schulz, Hugo 138, 139, 144.
 Scigliano, S. 60, 61.
 Semper, Karl 124, 125.
 Semper, L. 155.
 Sjöström, Lennart 149.

- Slator, Arthur 154, 155.
 Slowtsoff, B. 141.
 Smith, A. M. 153, 154.
 Snyder, Charles D. 16, 30
 bis 35, 38, 40, 42—44,
 48, 52, 53, 67, 69—71,
 75, 93, 159, 160.
 Socor, Emile 152.
 Soetbeer, F. 140, 147.
 Starling, E. H. 39, 40, 51.
 Stern, L. 141.
 Stewart, Colin C. 75, 77.
 Stewart, G. N. 48.
 Stiles, Percy G. 53, 54.
 Streng, Osw. 27.
 Strohl, J. 108.
 Stromberg, H. 157.
 Sulze, W. 72.
 Sumner, Francis B. 127.
 Sutherland, William 160, 166.

 Tammann, G. 19, 24.
 Thörner, Walter 73.
 Thunberg, Torsten 151.
 Tichomirov, N. P. 63.

 Tigerstedt, Karl 73.
 Tigerstedt, Robert 27, 75,
 140, 151.
 Todd, Martillus H. 160.
 Trantzt, Max 8, 13, 161.

 Usui, R. 151.

 Vanysek, F. 60.
 Veley, V. H. 99, 100.
 Velten, Wilhelm 87, 88, 147.
 Veress, E. 51.
 Vernon, H. M. 139, 140,
 144.
 Verzár, Fritz 81.
 Volkmann, Karl 8, 161.
 Vos 127.
 Vouk, Vale 88.
 Vries, Marie S. de 85, 86.

 Waller, A. D. 99, 100.
 Warburg, Otto 151.
 Warder 161.
 Warren, Ernest 103.
 Wason, R. S. 5.

 Wasteneys, Hardolph 120,
 121, 150.
 Weevers, Th. 166.
 Weigert, Fritz 11.
 Weiss, G. 77.
 Weizsäcker, Victor 152.
 Wellmann, O. 126, 127.
 Widmark, Erik M. P. 151.
 Wilhelmy, Ludwig 2.
 Wilke, E. 72.
 Winogradow, W. 45.
 Winterstein, H. 37, 151, 152.
 Wollman, Eugène 72, 73.
 Woodruff, Lorand Loss 128.
 Woolley, V. J. 74, 76.
 Worley, F. P. 92.

 Yeo, G. 75.
 Yule, G. Udny 98.
 Yung, Emile 33.

 Zahn, A. 49, 50.
 Zaleski, W. 137.
 Zehl, Bernhard 98, 99.
 Zuntz, N. 144.

Sachverzeichnis.

- Absolute Temperatur 3, 7.
 Absterbungsgeschwindigkeit, Bakterien 94—97.
 —, Schimmelpilze 98, 99.
Acilius sulcatus 119, 120.
Actinosphaerium Eichhorni 129, 130.
 Ätherbildung 4.
 Aktionsstrom, Ausbildungsdauer 76.
 —, EMK 79.
 —, Fortpflanzungsgeschwindigkeit 76, 77.
 —, Rhythmik 63—65.
 Aktiver Rohrzucker 12.
 Ameise, Atmung 141.
Amphioxus lanceolatus 144.
Anodonta fluviatilis, Herzfrequenz 34.
 Antigene, Zersetzung 26.
 Apfel, Atmung 154.
Apogon rex mullorum 58.
Arachis hypogaea 154.
Arbacia 120—123, 150.
Ariolimax columbianus 68.
Artemia salina 104.
 Askosporenbildung 15, 133.
Aspergillus niger 24, 98, 99.
 Atemrhythmus, Fische 56—58.
 —, Frosch 59, 60.
 —, Libellenlarve 58, 59.
 —, Warmblüter 60, 61.
 Atmung, Frosch 138—143.
 —, intramolekulare 152, 154.
 —, Insekten 141.
 —, Muskeln 151.
 —, Pflanzen 14, 24, 25, 153, 154.
 Atmung, Warmblüter 147, 148.
 —, Wassertiere 144—146.
 —, Winterschläfer 149, 150.
 — isolierter Zellen 150, 151.
 —, s. auch Stoffwechsel.
 Auslösung 27.
Avena sativa, Geotropismus 83, 84.
 — —, Phototropismus 85, 86.
Bacillus coli 95, 112, 130—132.
 — *enteriditis Gaertner* 131.
 — *mycoides Flügge* 132.
 — *paratyphosus* 95.
 — *robur* 113.
 — *subtilis* 113.
 — *typhosus* 112, 130, 131.
 Bakterien, Absterbungsgeschwindigkeit 94—97.
 —, Teilungsgeschwindigkeit 130—132.
 Bakteriensporen, Lebensdauer 112, 113.
Balistes caprisus 57.
Barbus fluviatilis, Atemrhythmus 56.
 Baumwollpest 137.
 Begrenzende Faktoren 161.
 Behaglichkeitsgrenzen 159, 165.
Beroe ovata 144.
Blennius gattorugine 57.
 Blutgerinnung 156, 157.
 Blutkörper, Atmung 151.
 Blutzucker 94, 149.
Carmarina hastata 144.
Cassiopca xamachana 51, 52, 72.

- Ceriodaphnia*, Herzfrequenz 30, 31.
Cestus veneris 144.
Chara foetida 87.
 Chemische Reaktionsgeschwindigkeit 1, 2,
 3, 8, 165.
Chilodon cucullulus 62.
Chilomonas 128.
 Chloroformwirkung auf Pflanzen 166.
 Chronaxie 79.
Clemmys marmorata, Herzfrequenz 30,
 34, 35.
 CO₂-Assimilation 15—23, 153.
 CO₂-Produktion, s. Atmung.
Conger vulgaris 57.
Cotylorhiza 51.
Cyclodus gigas 141.

Dactylopterus volitans 57.
 Dampfdruck 165, 166.
Daphnia magna 103.
 — *reclirostris* 104.
 Demarkationsstrom 80, 81.
 Deplasmolyse 90.
 Desinfektion 94 f.
 Desinfektionskonstante 95.
 Diazoessigesterzerfall 5.
 Dibrombernsteinsäurezersetzung 4.
Didymium nigripes 88.
 Diffusionsgeschwindigkeit 11, 166.
 Dorschfischerei 109.

Echidna histrix 75.
Echinus microtuberculatus 120.
 Eieralbumin, Denaturierung 26.
 Eiweißverdauung 153.
 Elektrokardiogramm 50.
 Elektrolytische Leitfähigkeit 165, 166.
Elodea canadensis 87, 88, 153.
 Embryonalentwicklung, Fische 118, 119.
 —, Frosch 114—118.
 —, Seeigel 120—124.
Emys europaea, Herzfrequenz 35, 36.
 Energiemengengesetz 85.
 Energiestrom 146, 147.
 Entwicklungsvorgänge 15, 114—138, 159.
 Erstickungszeit 152.
 Esterbildung 2.
 Esterverseifung 161.
Euplores charon 62.

 Fermentbildung 28, 155.
 Fermentreaktionen 19, 23, 160, 165.
 Fermentzersetzung 26.
 Fledermaus 100, 101.
 Flußkrebs 146.
 Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Er-
 regung im Muskel 76.
 — — — — Nerven 16, 67—73, 158.
 — — Plasmaströmung 88, 89.
 Frosch, CO₂-Produktion 138—140.
 —, Einwirkung von Giften 101.
 —, Energieproduktion 147.
 —, Herzfrequenz 29—32.
 —, O-Verbrauch 142—143.
 Froschei, Entwicklung 14, 114—118, 125.
 —, Wasseraufnahme 93.
 Froschmagen 54, 75, 76.
 Froschmuskel 74, 75, 92, 99, 100, 151.
 Froschösophagus 52, 53.
Fundulus heteroclitus 45.

Gadus merlangus 119.
 — *morrhua* 119.
 Gänseerythrozyten 151.
 Gärung 15, 26, 154, 155.
 Generationsdauer, Bakterien 130—132.
 —, Hefen 133.
 Generationsdauerformel 130.
 Geotropische Präsentationszeit 25, 81—85,
 158.
 — Reaktionszeit 81—83.
 Gerstenkörner, Lebensdauer 111.
 —, Wasseraufnahme 92.
 Geschlechtsreife 125, 126.
 Geschwindigkeitskonstanten chemischer
 Reaktionen 4—6.
 Gestrahlte Energie 11.
 Glatte Muskeln 52—56, 64, 75, 76.

- Glaucoma colpidium* 62.
 Gleichgewichtskonstante 7, 27.
 Glukosurie 149.
Gobius paganellus 45, 57.
 Goldfisch 145, 146.
 Goldkarpfen 144.
 Graviditätsdauer 126, 127, 150.
 Hämoglobin, Denaturierung 26.
 Hämolyse 110.
 Hämolsine, Zersetzung 26.
 Hechtolfaktorius, Leitungsgeschwindigkeit 67, 68.
 Hefe, Fermentbildung 155.
 —, Gärung 15, 26, 154, 155.
 —, O-Verbrauch 26.
 —, Wärmeproduktion 155, 156.
Helianthus annuus, Permeabilität 89.
 — *tuberosus*, Assimilation 153.
Heliastes chromis 144.
Helix pomatia, Herzfrequenz 33, 34.
 Heterogene Reaktionen 11, 160.
 Herzfrequenz, Hund 39—45.
 —, Kaltblüter 29—37.
 —, Kaninchen 40, 41, 45.
 —, Katze 37, 38, 43.
 —, Vogel 50.
 Herzrevolution, Dauer 46—48.
 Herzschlag 16, 29—51.
 H-Ion 5, 10, 160.
Hirudo medicinalis 141, 162.
 Hühnerembryo, Entwicklungsgeschwindigkeit 125.
 —, Herzschlag 46, 47.
 Hühnerösophagus 55, 56.
 Hund, Herzfrequenz 39—45.
 — O-Verbrauch 148.
Hydra fusca 125.
 — *grisea* 126.
Hydrilla verticellata 154.
 Infusorien, Größe 129.
 —, Pulsierende Vakuole 16, 61—63.
 —, Vermehrungsgeschwindigkeit 128.
 Innere Reibung 165, 166.
 Invertierungsvermögen, Hefe 26, 155.
 Ionenprodukt des Wassers 165.
 Ionenreaktionen 1.
 Kardinalpunkte 138.
 Katalyse 28.
 Katzenblase 75, 76.
 Katzenherz 37, 38, 43.
 Kinetische Theorie 12.
 Kirschlorbeerblatt, Assimilation 17—22.
 —, Atmung 154.
 Knallgaskatalyse 20.
 Körpertemperatur des Menschen 127.
 Kröte, O-Verbrauch 142, 143.
Labrus festivus 57.
 Latenzzeit 74—76.
 Lebensdauer 105—114.
 Lepidopterologie, experimentelle 135.
 Limulusherz 49.
Lottia gigantea 124.
Lupinus luteus, Atmung 14, 24, 163.
 —, Geotropismus 82.
Maja verrucosa 30, 31.
Malapterurus electricus 65.
 Maus 127.
 Medusenglocke, Pulsieren der 51, 52.
 Mehlwurmpuppen, O-Verbrauch 141, 142.
 —, Puppenruhe 134.
 Methylazetathydrolyse 5.
 Methylenblaureduktion 26.
 Milzbrandsporen 95, 112.
Mimosa pudica 89.
 Minimum, Gesetz vom 161.
 Mistkäfer 141.
 Monomolare Reaktionen 10.
Muraena helena 57.
 Marmeltier, Gaswechsel 150.
 Muskelaktion, Dauer der 77, 78.
 Muskellänge 78.
 Muskelproteine, Zustandsänderung 78.

Narkotische Wirkung 102.

Nereis virens 47.

Nilella syncarpa 87.

— *translucens* 88.

Nukleinverbindungen 14.

Octopus vulgaris 144.

Optimum 20, 21, 56, 138, 157, 162.

Osmotischer Druck 89.

O-Verbrauch, s. Atmung.

Paramaecium aurelia 128, 129.

— *caudatum* 62.

Parthenogenese, künstliche 124.

Pendelbewegungen des Dünndarms 53, 54.

Penicillium glaucum 98.

Periplaneta orientalis 140.

Pferd, Trächtigkeitsdauer 127.

Pflanzenatmung 14, 24, 25, 153, 154.

Phasen 28.

—, s. auch heterogene Reaktionen.

Photochemische Prozesse 11, 12.

Phototropische Krümmung 85, 86.

Phyllorhoe 30, 31.

Pisum sativum, Atmung 24, 25.

Plankton, polares 108.

Plasmolyse 90, 114.

Platin, kolloides 20.

Pleuronectes flesus 119.

— *platessa* 118, 119.

Proteine, Zustandsänderung 26.

Protoplasmapermeabilität 89—91.

Protoplasmaströmung 87, 88.

Prunus laurocerasus var. *rotundifolia* 17.

— —, s. auch Kirschlorbeerblatt.

Pterotrachea coronata 144.

Puls des Menschen 43, 44.

Pulsieren der Medusenglocke 51, 52.

Pulsierende Blutgefäße 46.

— Vakuolen 16, 61—63.

Q_{10} , Berechnung 10, 164.

—, Definition 9.

—, Konstanz bei Lebensvorgängen 158f.

Radioaktiver Zerfall 12.

Rana butyrhina 116, 117.

— *esculenta* 139.

— *fusca* 114—116, 139.

— *hexadactyla* 72.

Reaktionsoptimum 24.

Reflexerregbarkeit 152.

Refraktäre Periode, Froschventrikel 48.

—, Muskel 78.

—, Nerv 73.

Regenerationsgeschwindigkeit 136.

Regenwurm 141.

Resorptionsgeschwindigkeit 89f.

Respiratorischer Quotient 140.

RGT-Regel, Auffindung bei den Lebensvorgängen 14f.

—, Definition 9, 10, 164.

Rheobasis 79.

Rhizostoma pulmo 51, 144.

Rhythmische Lebensvorgänge 158.

Ringelnatter 124.

Säugerherz, Atmung 151, 152.

—, Frequenz 30, 37—45.

Salpa pinnata 144.

— *tilerii* 144.

Sambucus nigra 90.

Samenkeimung 136, 137.

Schildkröte 63—65.

—, s. auch *Clemmys*, *Emys*, *Testudo*.

Schnecke 141.

—, s. auch *Helix*.

Scorpaena porcus 57.

Scyllium catulus 57.

Sepia officinalis 58.

Serranus hepatus 57.

— *scriba* 57, 144.

Sphaerechinus granularis 120.

Sphodromantis bioculata 133,

Spirogyra 91.

Squatina angelus 57.

Staphylococcus pyogenes aureus 96, 112.

Stoffwechsel, Flußkrebs 146.

Stoffwechsel, Karpfen 144, 145.

—, Schleie 145.

—, s. auch Atmung.

Strongylocentrotus purpuratus, Lebensdauer der Larven 107.

— —, Cytolyse des Eies 109.

— —, Furchungsgeschwindigkeit 120 bis 124.

— *lividus* 120.

Stylonychia pustulata 62.

Superpositionsprinzip 20, 23, 24, 26, 126.

Syringa chinensis 14.

Temperaturkoeffizient, s. Q_{10}

Temperaturquotient, s. Q_{10} .

Tenebrio molitor, s. Mehlwurmpuppen.

Testudo graeca 45.

Tetanisierende Reizfrequenz 78.

Tethys laporina 144.

Thermoströme 81.

Torpedo ocellata 57.

Toxine, Zersetzung 26.

Toxopneustes variegatus 124.

Trachinus draco 57.

Tradescantia discolor 91, 114.

Trigla corax 57.

Triticum vulgare 24.

Tubularia crocea, Lebensdauer 109, 110.

— —, Regenerationsgeschwindigkeit 136.

Uranoscopus scaber 57.

Vaguswirkung 42, 50.

Vallisneria spiralis 87, 88.

Vanessa urticae 135.

Verteilungsgeschwindigkeit 94.

Verteilungskoeffizient 28, 102.

Vicia Faba 82.

Vorticella 62.

Wärmepolypnoë 61.

Wärmeproduktion 155.

—, s. auch Energiestrom.

Wärmesummen, Gesetz der 137.

Wärmetönung 7, 12.

Warmblüter 147—149, 159.

Wasseraufnahme von Amphibien 93.

Winterschlaf 149, 150.

Würmer 46.

Zinn 20.

Zitterwels 65, 66.

Zoothamnium alternans 105.

Zentralblatt für Biochemie und Biophysik mit Einschluß der theoretischen Immunitätsforschung unter Leitung von **P. Ehrlich**-Frankfurt a. M., **E. Fischer**-Berlin, **A. Heffter**-Berlin, **A. Kossel**-Heidelberg, **F. v. Müller**-München, **B. Proskauer**-Berlin, **E. Salzkowski**-Berlin, **N. Zuntz**-Berlin, herausgegeben von **Professor Dr. phil. et med. Carl Oppenheimer**. —

Ab Band X erscheint das Biochemische Zentralblatt vereinigt mit dem Biophysikalischen Zentralblatt unter dem Titel „Zentralblatt für Biochemie und Biophysik“. Preis pro Band 55 Mk. Band X bis XVI liegen abgeschlossen vor. Band XVII befindet sich im Erscheinen.

Generalregister zum Biochemischen Zentralblatt Band I—IX und Biophysikalischen Zentralblatt Band I—V bearbeitet von **Dr. med. W. Wolff**. Geheftet 75 Mk.

Fortschritte der Chemie, Physik und physikalischen Chemie, herausgegeben von **Professor Dr. H. Großmann**, Privatdozenten in Berlin.

Erscheint monatlich einmal. Ca. 20 Druckbogen bilden einen Band zum Preise von 16 Mk. pro Band. — Band I—X liegen abgeschlossen vor. Band XI befindet sich im Erscheinen.

Die Biochemie in Einzeldarstellungen

herausgegeben von

Dr. Aristides Kanitz

Priv.-Doz. an der Universität zu Kolozsvár

I

Temperatur und Lebensvorgänge

von

Aristides Kanitz

Mit 11 Textfiguren

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1915

Die Biochemie in Einzeldarstellungen

herausgegeben von Aristides Kanitz

Ankündigung.

Nachdem es schon seit langem nicht mehr möglich war, daß jemand auch nur alle wichtigeren Arbeiten über die chemische Seite der Lebenserscheinungen im Original lesen konnte, hat in den letzten Jahren die Literatur einen derartigen Umfang angenommen, daß es einem auch an der Hand von Referaten kaum mehr gelingt, sich auf dem laufenden zu erhalten. Man sucht deshalb immer mehr in der Benutzung zusammenfassender Darstellungen seine Zuflucht.

Sobald man aber auf Gewährsmänner angewiesen ist, liegt es in der Natur der Sache, daß man einseitig informiert wird, — im gewissen Sinne sogar um so einseitiger, je ausgesprochener die wissenschaftliche Individualität des Berichtenden ist. Wie man sich aber bei einer Messung durch die Benutzung mehrerer unabhängiger Methoden von systematischen Fehlern mit Erfolg befreit, so wird man sich meistens vor einer Einseitigkeit des wissenschaftlichen Weltbildes bewahren können, wenn man sich auf mehrere Darstellungen eines Gebietes stützt. Hierin liegt nicht nur die Berechtigung, sondern die Notwendigkeit, daß die Resultate und inneren Zusammenhänge einer Wissenschaft von verschiedener Seite zusammengefaßt werden.

Fortsetzung auf Seite 3 des Umschlags

Die Biochemie in Einzeldarstellungen

herausgegeben von Aristides Kanitz

„Die Biochemie in Einzeldarstellungen“ wird nun die gesamte Biochemie in Form von zwanglos erscheinenden, eingehend kritischen Monographien sachkundiger Autoren zur Darstellung bringen. In methodischer Hinsicht soll die Einheit der Biochemie in den Vordergrund gestellt werden, und dementsprechend die Chemie der Organismen vom Tier- und Pflanzentypus nach Möglichkeit eine gemeinsame Behandlung erfahren.

Die zunächst erscheinenden Monographien behandeln Gebiete, die in besonders regem Fortschritt begriffen sind. Zu ihrer Bearbeitung sind Forscher gewonnen worden, deren Auffassung der allgemeinen Aufmerksamkeit sicher ist.

Jede Monographie ist in sich abgeschlossen und einzeln käuflich. Diese Erscheinungsweise soll dem vielfachen Bedürfnis derer entgegenkommen, die über bestimmte Gebiete eingehende Einführung suchen, ohne deshalb gleich genötigt zu sein, ganze Sammelwerke anzuschaffen.

Demnächst erscheint:

Über künstliche Ernährung und Vitamine

von Prof. Dr. F. Röhm ann in Breslau.

Die Biochemie in Einzeldarstellungen

herausgegeben von Aristides Kanitz

In Vorbereitung befinden sich:

Die Einwirkung der Mikroorganismen
auf die Eiweißsubstanzen (Bildung von Aporrhegen) von Prof. Dr.
D. Ackermann in Würzburg.

Die Nukleinsäuren und ihre Verbindungen von Prof. Dr. Ivar Bang in Lund.

Über Enzyymbildung in lebenden Zellen von Prof. Dr. Hans von Euler in Stockholm.

Das Narkoseproblem von Geheimrat Prof. Dr.
Hans H. Meyer in Wien.

Über partielle Eiweißhydrolyse von Prof.
Dr. M. Siegfried in Leipzig.