

VERSUCH EINER BIOPHYSIKALISCHEN DEUTUNG DES PFLANZENWACHSTUMS

von

K. KAINDL

*Biologisches Laboratorium der Österreichische Stickstoffwerke
Aktiengesellschaft, Linz/Donau (Österreich)*

EINLEITUNG

Es existiert eine Fülle von Arbeiten, die sich mit der experimentellen Erfassung des zeitlichen Wachstums der in verschiedenen definierten Nährmedien aufwachsenden vielzelligen Organismen befasst¹, wobei das Hauptgewicht meist bei den Untersuchungen der Gewichtskurven von Tieren liegt². Mit dem zeitlichen Pflanzenwachstum beschäftigte sich u.a. insbesondere WAGNER³, auf dessen experimentelle Resultate sich unsere theoretischen Überlegungen stützen werden.

Es liegt auf der Hand, dass die typische S-förmige Gewichts-Zeitkurve Veranlassung gab, sich nach einer kausalen Erklärung für ihr Zustandekommen umzusehen. Verschiedene sehr erfolgreiche Ansätze, die von den verschiedenartigsten Modellvorstellungen ausgehen, wurden in dieser Richtung unternommen. Stets war ein Hauptpunkt der Überlegungen die Frage, wieso nach anfänglich exponentiell ansteigendem Wachstumsverlauf die aufbauenden Abläufe immer schwächer werden, bis schliesslich jeder eine Gewichtsvermehrung veranlassende Aufbau erlischt.

BERTALANFFY² geht aus von der Vorstellung der Etablierung eines Fließgleichgewichtes in einem bestimmten Gewichtspunkt, der typisch für den betrachteten Organismus ist. Hat der betreffende Organismus sein, für bestimmte Verhältnisse spezifisches Endgewicht erreicht, so halten sich aufbauende und abbauende Momente die Waage, der Vielzeller befindet sich im Gleichgewichtszustand. Unter der Annahme, dass die Abbauvorgänge proportional der jeweiligen Körpermasse und die Aufbauvorgänge proportional der entsprechenden Körperoberfläche sind, konnte BERTALANFFY in eindrucksvoller Weise zeigen, dass die daraus ableitbare Funktion insbesondere das tierische Wachstum zutreffend beschreibt. Abgesehen davon, dass im pflanzlichen Organismus die von ihm gemachten Annahmen wohl nicht als Modell gebraucht werden können, so ist es vor allem der Umstand, dass eine derart abgeleitete Formel keinen Aufschluss über die molekularen oder grossmolekularen Vorgänge im Innern des Organismus gibt, der einem den Gedanken aufzwingt, den für alle Lebewesen charakteristischen S-förmigen Wachstumsverlauf aus biophysikalischen Modellbildern abzuleiten. Gelingt es aus speziellen, der lebenden Substanz eigentümlichen materiellen Vorgängen die Wachstumskurve aufzustellen, so ist nicht nur damit rückwirkend dem Vorstellungsbild der Vermehrung von lebender Substanz eine gute Stütze gegeben, sondern es wird auch damit wahrscheinlich gemacht, dass die Verhaltensweise der lebenden Substanz ohne die

Einführung aussernaturwissenschaftlicher Begriffe, wie etwa einer Zielursächlichkeit⁸⁸ streng kausal erfasst werden kann.

Im biophysikalischen Sinne unternimmt z. B. RASHEVSKY den Versuch, das Wachstum des embryonalen bzw. Krebsgewebes unter der Annahme von hemmenden und fördernden Komponenten zu erfassen³⁴. Als autokatalytischen Vorgang interpretiert ROBERTSON das Wachstum, ohne dass dieses Modellbild aber einen Aufschluss über die molekularen Vorgänge gestatten würde³⁶.

Es würde zu weit führen, alle jene Versuche hier aufzuzählen, die zu einer mehr oder weniger guten Approximation mit den experimentellen Daten führten, da sie heute schon vielfach als überholt angesehen werden müssen, im Hinblick auf neuere Erkenntnisse die im Folgenden dargelegt werden sollen*.

In den letzten Jahren wurde einerseits in einer Reihe von Arbeiten^{5-8, 11, 27-29, 37} das Modellbild der Selbstreproduktion der lebenden Substanz aus einzelnen zur Verfügung gestellten Bausteinen entwickelt, andererseits wurden durch die Strahlungsbiologie die statistischen Gesetze einer diskontinuierlichen Einwirkung auf die lebende Zelle insbesondere für einfachere Trefferereignisse weitgehend geklärt^{16, 33, 42}. Die Zusammenführung der Vorstellungsbilder dieser beiden Forschungsgebiete zur Lösung pflanzenbiologischer Probleme konnte ihre Brauchbarkeit in einigen Arbeiten zeigen^{13-15, 19-21}, sodass auch der Versuch gerechtfertigt erscheint, auf dieser Basis das Problem des Pflanzenwachstums in Abhängigkeit von der Zeit zu diskutieren.

DAS MODELLBILD DER SELBSTREPRODUKTION

Die Vorstellungen die man heute von der Vermehrung der lebenden Substanz entwickelt hat, lassen sich kurz folgendermassen skizzieren¹⁹:

Die lebentragenden Strukturen dienen als "Modelle" für die Neubildung identischer Strukturen, indem die einzelnen Teilstücke der Strukturen auf Grund von zwischenmolekularen Kräften, seien diese elektrostatische, Austausch-, Resonanzkräfte oder irgendwelche andere "long range forces"^{8, 30}, aus der Umgebung unter Benutzung einer Matritze oder ohne eine solche an den Modellverband identisch angelagert werden und so eine zweite lebende Struktur aufbauen. Dieses Duplikat ist erst dann lebensfähig, wenn es vollständig vorliegt, d.h. es ist erst dann in die Lage versetzt, nicht nur an der Dynamik der lebenden Substanz^{17, 22} teilzuhaben, sondern auch nun wieder seinerseits ein Duplikat aufzubauen. Durch die einem Organismus zugeführten Nährstoffe werden die zur Reproduktion notwendigen Teilstücke nach entsprechender Umformung im chemischen Reaktionssystem des Organismus zur Verfügung gestellt und das Wachstum der lebenden Substanz wird sich so lange vollziehen, so lange durch die zugeführten Stoffe alle notwendigen Teilstücke hinreichend produziert werden. Fehlt irgendeine Nährstoffkomponente, so tritt in dem Duplikat eine Lücke auf und das sich in Reproduktion befindliche System bleibt funktionslos. Führt man nunmehr im Gedankenexperiment die fehlende Nährstoffkomponente zu, so wird sie nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit die Lücken ausfüllen (Trefferereignis) und das Wachstum der lebenden Substanz setzt ein. Auf Grund dieser Vorstellung liess sich in einfacher Weise das MITSCHERLICH'sche Ertragsgesetz²³⁻²⁵ darstellen^{19, 20}.

Eine Zelle besteht aus zahlreichen Teilbereichen, die sich durch den eben geschilderten Vorgang der Selbstreproduktion verdoppeln und damit die Zellteilung veran-

* Eine reichhaltige Literatur liegt vor in: GASTON BACKMANN, *Erg. d. Physiologie*, 33 (1931) 56.

lassen. Es treten auf diese Weise immer wieder gleichartige Zellen auf. Es ist nun eine bekannte Tatsache, dass mit fortschreitendem Wachstum immer mehr Zellen ausdifferenzieren, d.h. sie übernehmen eine spezielle Funktion und teilen sich nicht mehr. Wie LINSER¹⁸ zeigen konnte, lässt sich diese Erscheinung dadurch interpretieren, dass aus bestimmten Gründen gewisse Teilbereiche bevorzugt redupliziert werden und die Funktion dieser Teilbereiche der Zelle ihre Verhaltensweise aufprägen. Die Gründe für die unregelmässige Selbstvermehrung sieht Linser in der Frequenz der sich in den Zellen abspielenden Kreisvorgänge: "Je häufiger ein funktioneller Teilbereich seine Funktion versieht, desto stärker wird er bei der identischen Selbstreproduktion bevorzugt". Die Umstände, die gewisse Teilbereiche funktionell hervorheben, sind nach dieser Hypothese durch den Platz gegeben, den die Zelle im Gesamtfeld des Organismus einnimmt. Einerseits wird also die Funktionsweise der anderen Teilbereiche und damit ihre Fähigkeit zu reproduzieren zurückgedrängt, andererseits kann sich auch das bevorzugte Teilbereich nur so lange reduplizieren, als die "Feldfunktion" der Zelle es zulässt. Eine umgeformte Nährstoffkomponente wird daher mit fortschreitendem Wachstum immer weniger die Möglichkeit finden, sich anzulagern d.h. die Wahrscheinlichkeit einer Anlagerung sinkt mit zunehmendem Wachstum des Organismus ab.

Wir wollen nunmehr das hier entwickelte Vorstellungsbild auf das Pflanzenwachstum übertragen.

DAS PFLANZENWACHSTUM IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ZEIT

Um den zeitlichen Verlauf des Pflanzenwachstums zu erfassen, legen wir als Grundexperiment fest, dass ein Samen in den in einem Mitscherlichgefäss befindlichen Boden eingesetzt wird. Am Beginn der Entwicklung ernährt sich der Samen aus seinen Reservestoffen, ohne die durch Aufnahme aus dem Aussenmedium eingedrungenen Nährstoffe zu benötigen. Versuche an Hafersamen die in Nährlösung und destilliertem Wasser aufgezogen wurden, zeigten, dass die Pflänzchen infolge Veratmung der Reservestoffe zunächst eine Gewichtsabnahme und erst langsam durch Aufnahme der eigenen Assimilationstätigkeit wieder ihr Ausgangsgewicht erreichten. Nach 14 Tagen betrug der Trockengewichtsunterschied zwischen den beiden, verschieden aufgezogenen Haferpflanzen weniger als 20%. In einem Boden wird die Aussenzufuhr noch langsamer einsetzen, sodass man mit einer beträchtlichen Anzahl von Tagen rechnen muss, während derer der Samen überwiegend von seinen Depotstoffen lebt. In diesem Stadium erfolgt im wesentlichen nur eine Umlagerung von Depotstoffen in lebende Substanz. Modellmässig gesprochen, beginnt der Samen erst zum Zeitpunkt t mit dem Einbau der von aussen aufgenommenen Nährstoffe (N, P, K usw. ausgenommen C, O, H) in das lebende System und wir wollen diesen Zeitpunkt als den Nullpunkt des zeitlichen Wachstums festsetzen.

In diesem Zeitpunkt haben sich die Depotsubstanzen des Samens weitgehend umgelagert und wir vereinfachen dahingehend, dass nur mehr reduplikationsfähige Moleküle (lebende Moleküle) in diesem Stadium vorliegen, deren Anzahl wir mit n_0 bezeichnen wollen. Wir setzen weiterhin fest, dass sich in unserem Mitscherlichgefäss alle Nährstoffkomponenten bis auf eine in hinreichendem Masse (etwa 3 Nährstoffeinheiten, welche einen Ertrag von 87.5% des Höchstertrages ermöglichen) befinden und lenken nun unser Augenmerk auf diese eine Komponente, die z.B. der Stickstoff sein möge und im Bereich von beispielsweise 0-3 Nährstoffeinheiten verändert wird. Durch die Auf-

nahme der Nährstoffe werden die lebenden Strukturen redupliziert und nur an der Stelle, an die ein Stickstoffderivat etabliert gehört, entsteht eine "Lücke", deren Ausfüllung erst das neue System funktionsfähig machen würde, d.h. es in die Lage versetzt, an dem Zellstoffwechsel, diesen verstärkend, teilzunehmen und weiter zu reduplizieren. Modellmässig können wir uns den Aufbau der lebenden Substanz im Bezug auf eine Nährstoffkomponente daher so vorstellen, dass die Schliessung einer Lücke durch die betrachtete Komponente (Trefferereignis) ein nach Wahrscheinlichkeitsgesetzen ablaufender Vorgang ist. Natürlich gilt für jede beliebige Nährstoffkomponente die gleiche Überlegung.

Wir nehmen nun an, dass zum Zeitpunkt $t = 0$ im Boden jene betrachtete Stickstoffkomponente in einer Konzentration von M Nährstoffatomen (bzw. - Molekülen) pro Gramm Erde vorliegt. Die unter Feldbedingungen zu berücksichtigende Auswaschung kann im Gefässversuch vernachlässigt werden. Ebenso wollen wir die Verminderung der Konzentration durch die Pflanzenaufnahme unberücksichtigt lassen (konstant fliessende Nährstoffquelle), d.h. wir wollen M als von der Zeit unabhängig betrachten.

Die Nährstoffkonzentration m im Inneren (Anzahl der eingetretenen Nährstoffmoleküle pro Gramm lebender Substanz) hängt natürlich in erster Linie von der Aussenkonzentration M ab, doch wird nur ein maximaler Wert m_0 zulässig sein. Dies bedeutet, dass die Anzahl der eintretenden Nährstoffmoleküle proportional $m_0 - m$ ist. Ist bei Verabreichung der Dosis M die noch offene Samenkonzentration $(m_0 - m)$, so verändert sich letztere um $-d(m_0 - m)$, wenn M auf $M + dM$ ansteigt. Ist τ die Eintrittswahrscheinlichkeit für 1 Nährstoffmolekül/g Erde in 1 g der Trockensubstanz, so muss gelten

$$-\frac{d(m_0 - m)}{m_0 - m} = \tau \cdot dM$$

Daraus folgt

$$m = m_0 (1 - e^{-\tau M}) \quad (1)$$

Diese Gleichung beschreibt somit die Beziehung zwischen Nährstoffangebot und Nährstoffaufnahme und τM ist die Aufnahmewahrscheinlichkeit eines Nährstoffmoleküles pro Gramm Trockensubstanz bei der Aussenkonzentration M .

Ein eingedrungenes Nährstoffmolekül sieht sich nun einem chemischen Reaktionsschema gegenüber, das zu verschiedenen Umformungen führt. Nehmen wir an, dass in einem Gramm der lebenden Substanz A_0 Reaktionsbahnen existieren. Liegt im Inneren die Dosis m vor, so werden von den A_0 -Reaktionsbahnen \bar{A} in der Zeiteinheit besetzt. Bei der Dosis $m + dm$ werden $\bar{A} + d\bar{A}$ besetzt. Sei nun ferner r die Wahrscheinlichkeit pro Zeiteinheit, dass bei $m = 1$ eine in einem Gramm lebende Substanz enthaltene Reaktionsbahn getroffen wird, so gilt für die Abnahme der unbesetzten Bahnen $A = A_0 - \bar{A}$ die Beziehung

$$-dA = rA dm$$

und daraus folgt

$$\bar{A} = A_0 (1 - e^{-rm}) \quad (2)$$

\bar{A}/A_0 ist die Wahrscheinlichkeit pro Zeiteinheit, dass bei der Dosis m eine Reaktionsbahn besetzt wird, also ein Nährstoffmolekül der entsprechenden Umformung unterworfen wird. Die Wahrscheinlichkeit pro Zeiteinheit, mit der also eine Lücke bei der Dosis m ausgefüllt wird, ist gegeben durch

$$\lambda_m = 1 - e^{-rm} \quad (3)$$

Diese Einfangwahrscheinlichkeit ist aber auch noch abhängig von der Grösse des Pflanzensystems. Wie bereits erwähnt (siehe S. 243), werden mit wachsendem Gesamtsystem immer mehr Zellen ausdifferenzieren, d.h. die Wahrscheinlichkeit, dass eine Lücke ein Stickstoffderivat einfängt, nimmt immer mehr ab. Sinkt pro zugewachsenem lebenden System die Wahrscheinlichkeit im Durchschnitt mit a ab, so gilt für die Wahrscheinlichkeit bei der Dosis m und dem Gesamtsystem n (= Anzahl der lebenden Einzelsysteme) für die Einfangung durch eine Lücke

$$\lambda_m^n = \lambda_{m_0}^{n_0} - a(n - n_0)$$

Liegen n reduplizierbare Systeme vor, so gilt demnach für die Zeit dt

$$dn = \lambda_m^n n dt$$

oder

$$\frac{dn}{[\lambda_{m_0}^{n_0} - a(n - n_0)]} = dt$$

Die Lösung dieser Differentialgleichung ergibt für die Anzahl der lebenden Systeme zur Zeit t unter der Berücksichtigung von (1) und (3)

$$n = n_0 \frac{1 - e^{-rm_0}(1 - e^{-\tau M}) + an_0}{[1 - e^{-rm_0}(1 - e^{-\tau M})] e^{-[1 - e^{-rm_0}(1 - e^{-\tau M}) + an_0]t} + an_0} \quad (4)$$

Näherungsweise ist das Trockengewicht proportional dem Gewicht der lebenden Systeme, so dass wir für n_0 das Anfangsgewicht G_0 und G_M^t für das Pflanzengewicht zur Zeit t bei der Düngungskonzentration M setzen können. Es gilt somit

$$G_M^t = G_0 \frac{\frac{1}{an_0} [1 - e^{-rm_0}(1 - e^{-\tau M})] + 1}{\frac{1}{an_0} [1 - e^{-rm_0}(1 - e^{-\tau M})] e^{-[1 - e^{-rm_0}(1 - e^{-\tau M}) + an_0]t} + 1} \quad (5)$$

Lassen wir t gegen ∞ gehen, so gilt die Beziehung

$$G_M^{t=\infty} = G_0 \frac{1}{an_0} [1 - e^{-rm_0}(1 - e^{-\tau M})] + G_0 \quad (6)$$

und daraus folgt

$$G_M^t = \frac{G_M^{t=\infty}}{\frac{G_M^{t=\infty} - G_0}{G_0} e^{-[1 - e^{-rm_0}(1 - e^{-\tau M}) + an_0]t} + 1} \quad (7)$$

wegen

$$\frac{G_M^{t=\infty} - G_0}{G_0} = \frac{1}{an_0} [1 - e^{-rm_0}(1 - e^{-\tau M})] \quad (8)$$

Diese Funktion muss den Verlauf des Zuwachses der Trockensubstanz in Abhängigkeit von der Zeit wiedergeben.

Literatur S. 254/255.

DISKUSSION AN EINEM VERSUCH VON WAGNER

In einem Mitscherlichgefäß wurden von WAGNER⁴³ 30 Haferpflanzen aufgezogen, wobei als Stickstoffdüngergabe verabreicht wurde:

3.034 g NaNO₃, 2.358 g (NH₄)₂SO₄ und 1.072 g CO(NH₄)₂.

Dies entspricht einem Rein-Stickstoffgehalt von 1.63 g N.

Als Boden wurde verwendet: 5400 g Quarzsand und 240 g Kieselgel, d.h. der Gehalt an verfügbarem Bodenstickstoff war 0. 1.63 g N entsprechen rund $7 \cdot 10^{22}$ N-Atome und die Aussenkonzentration M beträgt somit $1.24 \cdot 10^{19}$ Atome.

Da die Gefäße bei voller Wasserkapazität gehalten wurden und der Boden sehr weitporig war, so ist der Schädigungsfaktor sicherlich so klein, dass bei den weiteren Überlegungen die Schädigung durch die verabreichte Dosis vernachlässigt werden kann.

Bis zum Zeitpunkt $t = 0$ hat sich das Pflanzentrockengewicht noch nicht wesentlich vom Korngewicht entfernt, wie wir es früher (S. 243) angenommen haben. 30 Haferkörner wiegen rund 0.8 g (= G_0). In der Tabelle I gibt die Spalte 1 die Erntezeiten an, gerechnet vom Zeitpunkt der Samensetzungs, Spalte 2 gibt die entsprechenden Pflanzen-Trockengewichte pro Gefäß wieder. Wir können daraus ersehen, dass $G_M^t \rightarrow \infty$ ungefähr den Wert 80 besitzt. Setzen wir nun in der Formel (7) den Ausdruck

$$\left[1 - e^{-rm_0} (1 - e^{-\tau M}) + \alpha n_0 \right] = x \quad (9)$$

so können wir schreiben

$$G_M^t = \frac{80}{99 e^{-\alpha t} + 1} \quad (10)$$

Berücksichtigen wir ferner, dass etwa erst nach 14 Tagen eine wirksame Nährstoff-einbauung aus dem Aussenmedium erfolgt, so gibt Spalte 4 die für die Auswertung der Formel (10) gültigen Zeiten an. Kalkuliert man unter diesen Bedingungen mit Hilfe der experimentellen Trockengewichte den Faktor α , so erhält man den Wert $\alpha = 0.105$. Die mit diesem Wert rückgerechneten theoretischen Trockengewichte sind in Spalte 5 eingetragen.

TABELLE I

Ernteseiten	Exper. Trockengewichte	Wachstumsbeginn bei $t = 14$	Theor. Trockengewichte
16. Tag	1.13 ± 0.02	2	0.99
23. Tag	2.20 ± 0.07	9	2.03
30. Tag	4.32 ± 0.20	16	4.11
37. Tag	7.06 ± 0.28	23	8.13
44. Tag	14.01 ± 0.70	30	15.27
51. Tag	24.49 ± 1.87	37	26.40
58. Tag	42.93 ± 0.61	44	40.51
65. Tag	60.18 ± 1.81	51	54.53
72. Tag	74.80 ± 1.16	58	65.36
79. Tag	69.54 ± 1.62	65	72.27
86. Tag	75.92 ± 1.87	72	76.12
93. Tag	79.72 ± 2.61	79	78.05

Vergleich der experimentellen Trockengewichte (Spalte 2) vom Hafer im MITSCHERLICH'schen Gefäßversuch zu verschiedenen Zeiten (Spalte 1) mit den nach Formel (10) errechneten theoretischen Trockengewichten (Spalte 4). Der Wachstumsbeginn durch Aussenversorgung ist mit $t = 14$ (Spalte 3) festgesetzt.

Wir können daraus ersehen, dass im allgemeinen die theoretischen Werte innerhalb der dreifachen experimentellen Fehlergrenzen liegen. Nur dort, wo auch die experimentellen Werte offensichtlich starke Abweichungen haben, bilden die theoretischen Werte eine mittlere Kurve, wie Fig. 1 veranschaulicht. Gemessen an den theoretischen Vereinfachungen kann die Übereinstimmung als befriedigend bezeichnet werden.

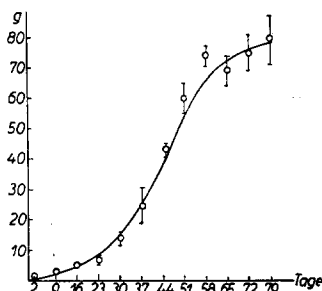


Fig. 1. Die Abhängigkeit des Haferwachstums gemessen im Trockengewicht (Ordinate) von der Zeit (Abszisse) nach Formel (10). Die experimentellen Werte⁴⁸ sind mit ihren Fehlergrenzen eingetragen (o).

An dieser Stelle möge kurz bemerkt werden, dass die Differentiation dieser Kurve die Vitalitätskurve des Pflanzenwachstums ergibt, doch soll dieser Sachverhalt erst in einer späteren Arbeit diskutiert werden.

Auf Grund der Tatsache, dass die angegebene Funktion die experimentelle Zeitabhängigkeit brauchbar abbildet — ähnliche Funktionen wurden von ROBERTSON UND RASHEVSKY^{34, 36} an Hand anderer Modellvorstellungen abgeleitet — lassen sich nun Aussagen über die Grössen der verschiedenen Konstanten machen.

Wegen (8), (9) und (10) gilt

$$an_0 = 1.05 \cdot 10^{-3}$$

n_0 ist die Anzahl der in einem Samen enthaltenen reduplizierbaren Systeme, als die wir die Proteinkörper auffassen wollen. Ein Haferkorn besitzt ein durchschnittliches Gewicht von $2.7 \cdot 10^{-3}$ g. Zum Zeitpunkt $t = 0$ sind annähernd alle Depotstoffe in lebende Substanz umgewandelt. Hat das Gewicht von einem Proteinmolekül etwa die Grösse von $2 \cdot 10^{-18}$, so ist der Wert von n_0 gegeben durch rund $1.3 \cdot 10^{16}$. Daraus folgt für a der Wert $\sim 8 \cdot 10^{-20}$. Wegen (8) gilt nun weiter

$$1 - e^{-rm_0} (1 - e^{-\tau M}) = 1.04 \cdot 10^{-1}$$

oder

$$rm_0 (1 - e^{-\tau M}) = 0.11 \quad (11)$$

Um zu einer Abschätzung von rm_0 zu gelangen, verwenden wir die Tatsache, dass in den Proteinkörpern rund 16% N enthalten ist. 1 g lebender Substanz besitzt demnach $6.9 \cdot 10^{21}$ Stellen, an die N-Atome etabliert gehören*. Stellt man also 1 g lebender Substanz die Nährstoffmenge $m' = 6.9 \cdot 10^{21}$ zur Verfügung, so muss jede Lücke im Durchschnitt aufgefüllt werden, d.h. die Trefferwahrscheinlichkeit $rm' = 1$. Daraus folgt $r = 0.145 \cdot 10^{-21}$.

Wir sind bei der Aufstellung der Formel (7) von der Voraussetzung ausgegangen, dass die Trockensubstanz proportional dem Eiweissgehalt ist. Dies würde bedeuten, dass der prozentuelle Gehalt an Eiweiss bezogen auf Trockensubstanz konstant ist. Dies ist aber nur sehr angenähert der Fall. Beispielsweise haben ältere Untersuchungen gezeigt³⁹, dass der Proteingehalt von Reigras im Laufe der Entwicklung von ca. 28% auf ca. 8% absinkt. Dieser Sachverhalt spiegelt sich auch in dem variablen N-Gehalt wieder, der in den oberirdischen Teilen des Hafers von ca. 6% auf ca. 2% bezogen auf

* Mit Hilfe dieses Wertes lässt sich der Zusammenhang mit den empirischen Umrechnungsfaktor 6.25 von N auf Eiweiss in g bezogen auf Trockensubstanz leicht herstellen. 1 g N sind rund $4.3 \cdot 10^{22}$ Atome und dies entspricht $4.3 \cdot 10^{22} / 6.9 \cdot 10^{21} = 6.25$ g Eiweiss.

Trockensubstanz im Laufe der Entwicklung absinkt⁴³. Dieser N-Gehalt setzt sich ja zusammen aus dem im Eiweiss gebundenen N und dem noch zum Einbau zur Verfügung stehenden "freien" Stickstoff m . Nach unseren Voraussetzungen ist m (als Durchschnittsgrösse bezogen auf die gesamte Pflanze) bei fester Düngung ($M = \text{Const.}$) ebenfalls konstant, sodass also der durch Analyse festgestellte N-Gehalt proportional dem Eiweissgehalt ist. Da gerade über direkte Eiweissbestimmungen während des Wachstums nur sehr wenig Material vorliegt, lässt sich nicht eindeutig aussagen, ob dieser Schluss gerechtfertigt ist. Die oben angeführten Versuche an Reigras scheinen dies zu bestätigen, ebenso die Analyse bei Weizen, wo der Eiweissgehalt des Keimes und der reifen Pflanze ebenfalls eine ungefähre Relation von 3:1 aufweisen¹². Eine direkte Bestätigung durch Haferanalysen fehlt bisher noch.

Wenn wir daher unsere aus rechnerischen Gründen eingeführte Simplifikation berücksichtigen, müssen wir einen Mittelwert sowohl für den analytischen Stickstoffgehalt, wie auch für den Eiweissgehalt für die weitere Auswertung zur Anwendung bringen. Es ist am naheliegendsten, jenen N-Wert zu nehmen, der dem Wendepunkt der Funktion (7) entspricht (Maximum der Wachstumsgeschwindigkeit) und der in der Mitte der Entwicklungszeit bei ca. 2.5% bezogen auf Trockensubstanz liegt⁴³. Die Abschätzung des Eiweissgehaltes ist wesentlich schwieriger. Der Proteingehalt des Weizenkornes liegt ungefähr bei 15%¹². Beim Reigras liegt er zum mittleren Entwicklungszeitpunkt bei ca. 14%³⁹. Analysen bei Wiesendüngungsversuchen mit hohen Stickstoffgaben zeigten einen Gehalt von ca. 14% Rein-Eiweiss⁴⁰, wenn man den Gehalt von Rein-Eiweiss im Roh-Eiweiss mit ca. 65% ansetzt³². Wir wollen daher für die Haferpflanze als Mittel 14% Proteingehalt annehmen.

2.5% N entspricht ca. $1.08 \cdot 10^{21}$ N-Atome. Diese stehen 14/100 g Eiweiss zur Reduplikation zur Verfügung. Daraus folgt, dass die 1 g Eiweiss zugeordnete Zahl von freien N-Atomen (m) den Wert

$$m = 1.08 \cdot 10^{21} \frac{100}{14} - 6.9 \cdot 10^{21} = 0.8 \cdot 10^{21} \quad (12)$$

besitzt. Wenn auch m einer sehr hohen Stickstoffgabe zugeordnet ist, so wird der m_0 -Wert noch etwas darüber liegen, etwa bei $1 \cdot 10^{21}$. Dann gilt wegen $rm_0 = 0.145$ auf Grund von (11) $\tau M = 1.43$ und wegen $M = 1.24 \cdot 10^{19}$ ergibt sich $\tau = 1.16 \cdot 10^{-19}$.

Analog zu Stickstoff muss sich auch durch unsere Formel eine Abschätzung der Konstanten für die Phosphordüngung angeben lassen, doch stösst dies auf wesentliche Schwierigkeiten, da über den Nucleinsäuregehalt von pflanzlichem Eiweiss nur sehr spärliche Angaben vorliegen (vgl. etwa^{42, 35}). Ausserdem ist die für die Abschätzung massgebende Formel (11) sehr empfindlich für geringste Schwankungen von rm_0 , wenn sich der Wert nahe bei 0.11 bewegt.

Nach einer älteren Arbeit von SCHWARZ³⁹ schwankt der P_2O_5 -Gehalt von Protein im Reigras zwischen 4.5% und 12.4%. Dies entspricht einem Phosphorgehalt zwischen 2% und 5.5%. Sonnenblumenwurzeln²⁶ haben etwa einen Phosphorgehalt von 1.7%/₀₀ und einen N-Gehalt von 3.4%/₀₀. Nimmt man an, dass es sich beim letzteren Wert überwiegend um ein im Eiweiss gebundenes N handelt, so sind in der Wurzel rund 2.1% Eiweiss vorhanden und der Phosphorgehalt von 1 g Eiweiss hat somit die Grösse von ca. 5.5%. Ebenso zeigen zellähnliche Gebilde wie etwa Coli-Phagen einen Nucleinsäuregehalt von rund 40%¹⁰, was etwa einem Phosphorgehalt von 4–6% entspricht. Bei Sperma-Analysen liegt der Phosphorgehalt zwischen 3.46–6.22%⁴¹, bei den Kernen

des Hühnerblutes bei 3.93%⁴¹. Aus allen diesen Angaben können wir nur schliessen, dass der Phosphorgehalt von Protein in der Grössenordnung von Prozenten liegt (etwa zwischen 2–6%). Wir werden später durch die Anwendung experimenteller Daten zeigen, dass tatsächlich unsere Formel (11) zu brauchbaren Phosphorwerten führt.

DAS MITSCHERLICH'SCHE ERTRAGSGESETZ

Betrachten wir die Zuwachswerte $G_M^t - G_0 = \bar{G}_M^t$, so kann man die Gleichung (5) umschreiben in

$$\bar{G}_M^t = G_0 \frac{1}{a n_0} \left[1 - e^{-r m_0 (1 - e^{-\tau M})} \right] \frac{1 - e^{-[1 - e^{-r m_0 (1 - e^{-\tau M})} + a n_0]t}}{\frac{1}{a n_0} \left[1 - e^{-r m_0 (1 - e^{-\tau M})} \right] e^{-[1 - e^{-r m_0 (1 - e^{-\tau M})} + a n_0]t} + 1} \quad (13)$$

Steigert man M gegen ∞ , so erhält man

$$\bar{G}_{M=\infty}^t = G_0 \frac{1}{a n_0} \left[1 - e^{-r m_0} \right] \frac{1 - e^{-[1 - e^{-r m_0} + a n_0]t}}{\frac{1}{a n_0} (1 - e^{-r m_0}) e^{-[1 - e^{-r m_0} + a n_0]t} + 1} \quad (14)$$

und daher aus (13) und (14)

$$\bar{G}_M^t = \bar{G}_{M=\infty}^t = \frac{1 - e^{-r m_0 (1 - e^{-\tau M})}}{1 - e^{-r m_0}} \cdot \frac{1 - e^{-[1 - e^{-r m_0 (1 - e^{-\tau M})} + a n_0]t}}{1 - e^{-[1 - e^{-r m_0} + a n_0]t}} \cdot \frac{\frac{1}{a n_0} (1 - e^{-r m_0}) e^{-[1 - e^{-r m_0} + a n_0]t}}{\frac{1}{a n_0} \left[1 - e^{-r m_0 (1 - e^{-\tau M})} \right] e^{-[1 - e^{-r m_0 (1 - e^{-\tau M})} + a n_0]t} + 1} \quad (15)$$

Bei hinreichend grossen t - oder M -Werten lässt sich (15) in erster Näherung schreiben

$$\bar{G}_M^t = \bar{G}_{M=\infty}^t (1 - e^{-\tau M}) \quad (16)$$

Diese Näherungsgleichung stellt das MITSCHERLICH'sche Ertragsgesetz dar²⁴, welches lautet

$$\bar{G}_M^t = \bar{G}_{M=\infty}^t (1 - 10^{-cx}) \quad (17)$$

wo c die Wirkungskonstante und x die Düngung in g pro Gefäss darstellen. Es muss somit gelten, wegen $e^{2,3} = 10$, die Beziehung

$$2,3 \cdot cx = \tau M$$

und daraus folgt

$$c = \frac{\tau M}{2,3 x} \quad (18)$$

Setzen wir in diesen Ausdruck den früher abgeschätzten τM -Wert ein, so erhalten wir für die Wirkungskonstante des Stickstoffs c_N den Wert

$$c_N = 0,381$$

in guter Übereinstimmung mit dem experimentellen Wert von 0.4.

Literatur S. 254/255.

Um die Phosphor-Abschätzung vornehmen zu können, schlagen wir den umgekehrten Weg ein. Bezogen auf P_2O_5 besitzt die Mitscherlichkonstante c für Gefässversuche einen Wert von rund 2.0. Auf Rein-P umgerechnet ergibt sich $c_P = 4.6$. Die Phosphordüngung der Mitscherlichgefässe im WAGNER'schen Versuch⁴⁸ betrug 2.87 g $CaHPO_4$, was einem P-Gehalt von 0.65 g pro Gefäss entspricht. Dann gilt wegen (18) $\tau M = 6.9$ und wegen $M = 2.25 \cdot 10^{18}$ ergibt sich $\tau = 3.06 \cdot 10^{-18}$, d.h. die Eintrittswahrscheinlichkeit für P ist rund 30-mal grösser als für N. Aus (11) ergibt sich für rm_0 der Wert von ca. 0.11.

Der zeitlich mittlere Analysenwert von Hafer liegt nach WAGNER⁴⁸ bei 1.16% P_2O_5 der Trockensubstanz. Dies entspricht 0.51% P $\sim 1 \cdot 10^{20}$ P-Atome. Rechnet man auf Protein um (ca. 14% d. Trockensubstanz), so stehen 1 g Eiweiss rund $7 \cdot 10^{20}$ P-Atome gegenüber. Ist nun wieder m' der Gehalt an gebundenem Phosphor pro g Eiweiss und daher $1/m' = r$, so muss auf Grund unserer früherer Überlegungen gelten

$$1/m' (7 \cdot 10^{20} - m') = 0.11$$

wenn wir wegen der hohen P-Gabe die Innenkonzentration m gleich m_0 setzen. Daraus ergibt sich

$$m' = 6.3 \cdot 10^{20}$$

oder in g ausgedrückt, $m' = 0.033$ g. Der Phosphorgehalt pro g Protein ist somit 3.3%, was mit den experimentell festgestellten Daten gut übereinstimmt.

Inwieweit das als Näherungsformel (17) entwickelte Mitscherlich'sche Ertragsgesetz die nach (16) gegebene Wachstumsabhängigkeit von der verabreichten Düngungsmittel-Dosis wiedergibt, zeigt Tabelle II, die für die Werte $G_0 = 0.8$, $\alpha n_0 = 1.05 \cdot 10^{-3}$, $rm_0 = 0.15$, $\tau = 1.18 \cdot 10^{-19}$ nach den Formeln (16) und (17) berechnet ist. In Fig. 2 sind die entsprechenden Kurven eingetragen. Wir können daraus erkennen, dass für hohe t -Werte (Reifestadium und knapp davor) die Formel (17) eine brauchbare Näherung darstellt, insbesondere wenn man bedenkt, dass bei durchschnittlichen Böden der Bodenstickstoff etwa 0.5 g pro Gefäss beträgt, was in unserem Fall einer Konzentration von etwa $\sim 4 \cdot 10^{18}$ N-Atome entspricht. Mit sinkender Zeit wachsen die Abweichungen vom Mitscherlich'schen Gesetz immer mehr an und müssen etwa bei $t = 40$ für niedrigere Stickstoffgaben experimentell fassbar sein. Dass sich bei sehr kleinen t -Werten die Approximation verbessert, ist trivial, da ja für $t = 0$ beide Funktionen (16, 17) den konstanten Wert 0 haben müssen. Die Wagner'schen Düngewerte sind in der Fig. 2 durch eine strichlierte Linie eingetragen. Fig. 3 gibt den Zusammenhang zwischen

TABELLE II

M	t = ∞		t = 100		t = 80		t = 60		t = 40		t = 20	
	(16)	(17)	(16)	(17)	(16)	(17)	(16)	(17)	(16)	(17)	(16)	(17)
10^{18}	12	12	3	12	2	12	1	12	1	8	0	1
$3 \cdot 10^{18}$	32	32	22	32	15	32	8	31	3	21	1	3
10^{19}	73	73	73	73	71	73	58	71	25	49	4	8
$3 \cdot 10^{19}$	103	103	103	103	103	103	99	100	66	69	10	11
∞	106	106	106	106	106	106	103	103	71	71	11	11

Vergleich der nach der exakten Formel (16) und der Näherungsformel (17) berechneten Trockengewichte von Haferpflanzen im MITSCHERLICH'schen Gefässversuch.

Literatur S. 254/255.

Wachstum und Zeit wieder und zeigt ebenfalls, dass bei hohen Düngegaben das Mitscherlich'sche Ertragsgesetz für jeden beliebigen Zeitpunkt seine Gültigkeit hat, während bei sinkender Düngegabe die Abweichungen bei niedrigen t -Werten immer grösser werden. Aus unseren Überlegungen geht somit hervor, dass das Mitscherlich'sche Ertragsgesetz als Näherungsgesetz für die Pflanzen im Reifestadium seine Gültigkeit unbedingt besitzt.

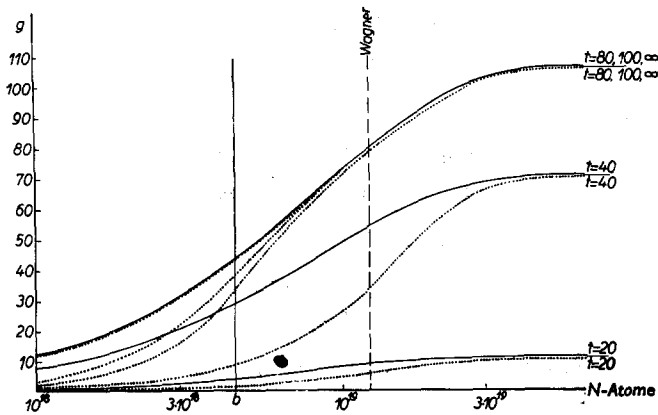


Fig. 2. Abhängigkeit der Trockengewichte von HAFFER/MITSCHERLICH-Gefäss (Ordinate) von der Düngungsdosis (Abszisse) bei verschiedenen Zeiten t .
Kurven nach (16) —, Kurven nach (17) ····

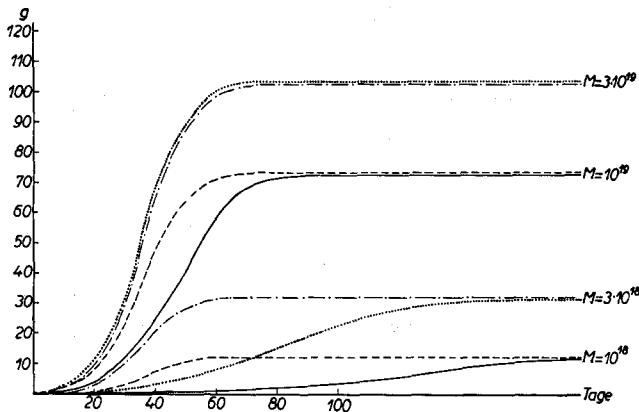


Fig. 3. Abhängigkeit der Trockengewichte von HAFFER/MITSCHERLICH-Gefäss (Ordinate) von der Wachstumszeit (Abszisse) bei verschiedenen Düngungsdosen M .
Kurven nach (16) — und ····, Kurven nach (17) ——— und ·····

Eine weitere Stütze unserer Überlegungen bildet die Tatsache, dass die hier berechneten Anzahlen von notwendigen Ergänzungsmolekülen m' gut mit den an anderer Stelle^{19, 20} kalkulierten übereinstimmen. Im Falle von Stickstoff beträgt $m' = 6.9 \cdot 10^{21}$. Umgerechnet auf 1 g Trockensubstanz ergibt sich daraus der Wert $2.1 \cdot 10^{21}$. Nun entspricht 1 g Frischsubstanz rund einem $1/17$ g Trockensubstanz und der entsprechende Wert für die Frischsubstanz ist daher $1.12 \cdot 10^{20}$, was dem an anderer Stelle berechneten Wert von $1.08 \cdot 10^{20}$ befriedigend gegenüber steht. Im Falle von Phosphor beträgt

$m' = 6.3 \cdot 10^{20}$. Umgerechnet auf Frischsubstanz und P_2O_5 ergibt sich der Wert $0.05 \cdot 10^{20}$ in genauer Übereinstimmung mit dem früher kalkulierten Wert.

Eine weitere Überprüfung der hier vorgelegten Theorie stellt die Abschätzung eines idealen Nährstoffverhältnisses zwischen Stickstoff und Phosphor dar. Gehen wir von der Voraussetzung aus, dass ein ideales Nährstoffverhältnis dann gegeben ist, wenn die Innenkonzentrationen m sich so verhalten, wie die in der lebenden Substanz vorliegenden Anlagerungsstellen von N und P so muss gelten,

$$m_N : m_P = m'_N : m'_P$$

Wegen (1) gilt nun weiter

$$\frac{m_{oN} (1 - e^{-\tau_N M_N})}{m_{oP} (1 - e^{-\tau_P M_P})} = \frac{m'_N}{m'_P}$$

In erster Näherung ergibt sich daraus

$$\frac{M_N}{M_P} = \frac{m'_N m_{oP} \tau_P}{m'_P m_{oN} \tau_N}$$

Setzen wir in diesen Ausdruck die entsprechenden Zahlenwerte ein, so ergibt sich

$$\frac{M_N}{M_P} = \frac{1}{0.05}$$

Umgerechnet auf Gewicht gilt dann die Relation

$$\frac{G_N}{G_P} = \frac{1}{0.11}$$

und schliesslich erhalten wir für P_2O_5 berechnet das Nährstoffverhältnis

$$\frac{G_N}{G_{P_2O_5}} = \frac{1}{0.25}$$

Wenn wir nun weiterhin berücksichtigen, dass im Boden etwa eine 50%ige Phosphorfestlegung erfolgt⁹, so müsste man auf Grund unserer Voraussetzungen das Verhältnis $N:P_2O_5 = 1:0.5$ als ideales mittleres Nährstoffverhältnis zur Erzielung eines Höchst-ertrages an oberirdischen Teilen erwarten. Tatsächlich zeigen nun die Untersuchungen von RACKMANN³¹, dass bei diesem Verhältnis die höchsten Stroherträge erhalten werden.

DIE THEORETISCHE BERECHNUNG DES SCHÄDIGUNGSFAKTORS

Die von dem Reaktionsmechanismus (s.S. 244) nicht erfassten Nährstoffmoleküle müssen in Depotstoffe übergeführt werden, wenn man von einer eventuellen Ausscheidung durch die Pflanze absieht. Wir hatten festgesetzt, dass von den eingedrungenen m -Molekülen \bar{A} zur Lückenfüllung dienen, sodass noch ein unverbraucher Rest von

$$m - \bar{A} = m - A_o (1 - e^{-rm})$$

für die Depotbildung vorliegt. In dem chemischen Umformungsprozess, der zur Depotbildung führt gelangen demnach in erster Näherung

$$\bar{m} = m (1 - rA_o)$$

Moleküle. Je grösser \bar{m} wird — das Optimum liegt bei $\bar{m}_o = m_o (1-rA_o)$ — desto stärker wird der Depotmechanismus überlastet, d.h. die chemischen Umformungen werden nur an einem Teil der überschüssigen \bar{m} -Moleküle vollständig ablaufen können, während ein Bruchteil nur eine unvollständige Transformation zeigt. Die Wahrscheinlichkeit, dass ein m -Molekül sich nicht mehr in einen Depotstoff umformen kann, sondern eine Struktur erhält, die es befähigt, sich fehlerhaft an das lebende System anzuschliessen ist dann gegeben durch $f \cdot \bar{m}$. Bei \bar{m} -Molekülen werden somit

$$\mu = f \cdot \bar{m}^2 \quad (19)$$

fehlerhafte Moleküle entstehen.

Ist bei \bar{m} die Anzahl der nichtfehlerhaft besetzten lebenden Systeme n' , so gilt, wenn ϱ die Anlagerungswahrscheinlichkeit ist, die Gleichung

$$-dn' = \varrho d\mu \cdot n'$$

Die Lösung der Differentialgleichung ergibt

$$n' = n \cdot e^{-\varrho\mu} \quad (20)$$

Für eine bestimmte Düngungs-dosis M gilt für den Zeitpunkt t die näherungsweise Beziehung (vgl. 17)

$$n - n_o = (n_{\max} - n_o) (1 - e^{-\tau M})$$

oder wegen (19) und (20)

$$n' - n_o = \bar{n}' = \bar{n}_{\max} (1 - e^{-\tau M}) e^{-\varrho \bar{m}^2} \quad (21)$$

Nun gilt weiter wegen (1)

$$\bar{m} = m_o (1 - e^{-\tau M}) \cdot c$$

wobei

$$c = 1 - rA_o$$

In erster Näherung gilt dann

$$\bar{m} = m_o \cdot c \cdot \tau \cdot M$$

Dies in Beziehung (21) eingesetzt ergibt

$$\bar{n}' = \bar{n}_{\max} \cdot (1 - e^{-\tau M}) \cdot e^{-k M^2}$$

wobei

$$k = \varrho \cdot f \cdot m_o^2 \cdot c^2 \cdot \tau^2$$

Im Trockengewicht ausgedrückt bedeutet dies die Formulierung des allgemeinen Mitscherlich'schen Ertragsgesetzes

$$\bar{G}_M^t = \bar{G}_M^t = \infty (1 - e^{-\tau M}) \cdot e^{-k \cdot M^2}$$

das sich wiederum als eine Näherungsgleichung darstellt.

Es liegt auf der Hand, dass diese Ableitung mehr eine heuristische Vorstellung beinhaltet als eine Deutung der tatsächlichen Verhältnisse, da dabei z.B. auf die Tatsache der Plasmolyse der Wurzelzellen* durch zu hohe Salzkonzentrationen keine Rücksicht genommen wird. Wie weit sowohl der hier theoretisch angenommene Effekt der Depotfehleitung und jener der Plasmolyse für die Schädigung verantwortlich sind werden erst eingehende Untersuchungen des plasmolytischen Effektes klarstellen.

* Untersuchungen über die plasmolytischen Schädigungen von Wurzelzellen durch hohe Salzkonzentrationen sind in Durchführung begriffen.

Aus der hier gegebenen Vorstellung lässt sich ersehen, dass der Schädigungsfaktor k eine sehr komplexe Grösse ist und daher nicht in dem Sinn konstant zu werten ist, wie etwa τ die "molekulare" Mitscherlichkonstante. Vor allem ist die Vorstellung der Depotüberlastung sicherlich nicht so scharf fixiert, wie es hier aus Gründen der Simplifikation geschehen ist und sicherlich kann f nicht als streng konstant angesehen werden. Die Funktionsweise der Depotumformungen kann z.B. auch abhängig sein von eben jenen schon erwähnten plasmolytischen Schädigungen und damit von der Wasserversorgung des Bodens, doch wäre es hier noch verfrüht irgendwelche Abschätzungen vorzunehmen.

ZUSAMMENFASSUNG

Es wird der Versuch unternommen, das Pflanzenwachstum in Abhängigkeit von der Zeit aus dem Modellbild der Selbstreduplikation der lebenden Substanz und der statistischen Einwirkung der Nährstoffe auf die lebenden Systeme mathematisch zu formulieren, wobei das MITSCHERLICH'sche Ertragsgesetz als Näherungsgesetz in Erscheinung tritt. Die Brauchbarkeit der Formulierung wird in einigen Beispielen diskutiert und die MITSCHERLICH-Konstante für Stickstoff hergeleitet. Die Ableitung des Schädigungsfaktors wird anhand eines heuristischen Modellbildes vorgenommen.

SUMMARY

The author has attempted to formulate mathematically the dependence of plant growth on time, basing it on the autoduplication model of living matter and the statistical action of nutritive substances on the living systems, MITSCHERLICH's law of output approaching the law of approximation. The usefulness of this manner of formulation is discussed with some examples and the MITSCHERLICH constant for nitrogen is deduced. Making use of a heuristic model, the author deduces the damage factor.

RÉSUMÉ

L'auteur a tenté de formuler mathématiquement la croissance végétale en dépendance du temps en se basant sur le modèle de l'autoduplication de la matière vivante et de l'action statistique des matières nutritives sur les systèmes vivants, la loi de rendement de MITSCHERLICH apparaissant comme loi d'approximation. Il discute sur quelques exemples l'utilité de cette manière de formuler les choses et déduit la constante de MITSCHERLICH pour l'azote. En se basant sur un modèle heuristique, l'auteur déduit le facteur de nuisibilité.

LITERATUR

- ¹ L. VON BERTALANFFY, *Theoretische Biologie*, Bd. II, S. 353, Berlin, 1942.
- ² L. VON BERTALANFFY, *Theoretische Biologie*, Bd. II, S. 239, Berlin, 1942.
- ³ S. BRODY, *Bioenergetics and growth*, New York, 1945.
- ⁴ K. FELIX, *Chemie der Eiweisskörper, Handwörterbuch der Naturw.* 2. Aufl., Bd. II, S. 135, Jena, 1933.
- ⁵ H. FRIEDRICH-FREKSA, *Angew. Chem.*, 60 (1948) 23.
- ⁶ H. FRIEDRICH-FREKSA, *Naturwissenschaften*, 28 (1940) 376.
- ⁷ H. FRIEDRICH-FREKSA, *Kräfte beim Aufbau biologischer Struktureinheiten, FIAT-Ber. (Naturf. u. Med. i. Deutschland 1939-1946)*, 21 (1948) 44.
- ⁸ H. FRIEDRICH-FREKSA, B. RAJEWSKY UND M. SCHÖN, *Zwischenmolekulare Kräfte*, Karlsruhe, 1949.
- ⁹ S. GERICKE, *Düngemittel und Düngung*, Berlin, 1948.
- ¹⁰ F. HAUROWITZ, *Fortschr. Biochemie*, 1938-1947, S. 339.
- ¹¹ P. JORDAN, *Naturwissenschaften*, 32 (1944) 20.
- ¹² W. JUNK, C. OPPENHEIMER UND W. WEISBACH, *Tabulae Biologicae*, Vol. XVIII, Pars 1, Den Haag 1939.
- ¹³ K. KAINDL, *Biochim. Biophys. Acta*, 6 (1951) 395.
- ¹⁴ K. KAINDL, *Quantenbiologie (Sammlung "Biologie")*, Wien, 1951.
- ¹⁵ K. KAINDL, *Die Bodenkultur*, 5 (1951) 425.
- ¹⁶ D. E. LEA, *Actions of Radiations on Living Cells*, Cambridge, 1947.

- ¹⁷ H. LINSER, *Chemismus des Lebens*, Wien, 1948.
- ¹⁸ H. LINSER, *Eine Modellvorstellung über den Vorgang der Zelldifferenzierung*, noch nicht veröffentlicht.
- ¹⁹ H. LINSER UND K. KAINDL, *Biol. Generalis* XIX/5, (1951) 349.
- ²⁰ H. LINSER UND K. KAINDL, *Z. Pflanzenern. Düng. Bodenkd.*, 53 (1951) 1, 47.
- ²¹ H. LINSER UND K. KAINDL, *Science*, 114 (1951) 69.
- ²² H. LINSER UND MITARBEITER, *Grundlagen der allgemeinen Vitalchemie* (in Vorbereitung) Wien, 1952.
- ²³ E. A. MITSCHERLICH, *Landw. Jahrb.*, 38 (1909) 537.
- ²⁴ E. A. MITSCHERLICH, *Vortr. u. Schr. d. dtsh. Akad. Wissensch.*, Berlin, 31 (1948) 32.
- ²⁵ E. A. MITSCHERLICH, *Z. Pflanzenern. Düng. Bodenkd.*, A, 12 (1928) 273.
- ²⁶ N. MOTHES, *Handw. d. Naturw.*, Jena, 2 (1934) 723.
- ²⁷ TH. NEUGEBAUER, *Z. Physik*, 40 (1939) 406.
- ²⁸ TH. NEUGEBAUER, *Z. Physik*, 114 (1939) 667.
- ²⁹ F. PATAT, *Wien. Chem.-Ztg.*, 48 (1947) 213.
- ³⁰ L. PAULING UND M. DELBRÜCK, *Science*, 92 (1940) 77.
- ³¹ K. RACKMANN, *Z. Pflanzenern. Düng. Bodenkd.*, 40 (1935) 148.
- ³² K. RACKMANN, *Z. Bodenkd. u. Pflanzenern.*, 9/10 (1938) 457.
- ³³ B. RAJEWSKY UND MITARBEITER, *Biophysik I (FIAT-Bericht Bd. 21)*, Wiesbaden, 1948.
- ³⁴ N. RASHEVSKY, *Mathematical Biophysics*, Chicago, 1948.
- ³⁵ N. REINKE, *Grundlagen einer Biodynamik*, Berlin, 1922.
- ³⁶ T. B. ROBERTSON, *J. Gen. Physiol.*, 8 (1926) 463.
- ³⁷ K. SOMMERMEYER UND U. DEHLINGER, *Z. Physik*, 40 (1939) 67.
- ³⁸ R. SCHUBERT-SOLDAN, *Philosophie des Lebendigen*, Wien, 1951.
- ³⁹ F. SCHWARZ, *Beitr. Biol. Pflanz.*, 5 (1887) 1, 29.
- ⁴⁰ K. SPERBER, *Z. Bodenkd. Pflanzenern.*, 7 (1938) 1.
- ⁴¹ H. STEUDEL UND E. PEISER, *Handbuch d. Pflanzenanalyse*, 4 (1933) 411.
- ⁴² N. W. TIMOFEEFF-RESSOVSKY UND K. G. ZIMMER, *Das Trefferprinzip in der Biologie*, Leipzig, 1947.
- ⁴³ H. WAGNER, *Z. Pflanzenern. Düng. Bodenkd.*, A, 25 (1938) 48; 129; 26 (1932) 8; 30 (1933) 208, 232.