

DIE WISSENSCHAFT

EINZELDARSTELLUNGEN AUS DER NATUR-
WISSENSCHAFT UND DER TECHNIK · BD.89

KAROLA OTTE

DIE WUCHSSTOFFE IM LEBEN DER HÖHEREN PFLANZE



SPRINGER FACHMEDIEN WIESBADEN GMBH

DIE WISSENSCHAFT

Herausgeber PROF. DR. WILHELM WESTPHAL

BAND 89

Karola Otte

Die Wuchsstoffe im Leben der höheren Pflanze



Springer Fachmedien Wiesbaden GmbH
1937

ISBN 978-3-663-03017-1 ISBN 978-3-663-04205-1 (eBook)
DOI 10.1007/978-3-663-04205-1

Alle Rechte vorbehalten

Softcover reprint of the hardcover 1st edition 1937

Vorwort

Zunächst muß ich alle auf dem Gebiet der pflanzlichen Wuchsstoffe experimentell tätigen Forscher um Nachsicht bitten, daß ich ohne eigene praktische Erfahrung diesen Versuch einer zusammenfassenden Darstellung gewagt habe! Vielleicht ermöglicht aber gerade das Fehlen jeglicher „Belastung“ durch eigene Versuchsergebnisse eine um so größere „Unbefangenheit“ den andern gegenüber.

So hoffe ich denn, daß dieses Buch bei aller gebotenen Bescheidenheit in der Kritik doch das Wesentliche klar heraushebt und einen gründlichen Einblick in die Wuchsstoffforschung gibt, und daß es vor allem denen, die sich neu in das Gebiet einarbeiten, als zuverlässiger Wegweiser eine brauchbare erste Orientierung bietet.

Kenner der Wuchsstoffliteratur mögen vielleicht auf den ersten Blick eine neue zusammenfassende Darstellung für überflüssig halten, da eine solche von berufener Seite ja schon vorliegt (Boysen-Jensen, Die Wuchsstofftheorie, Jena 1935). Aber — ganz abgesehen davon, daß in den letzten zwei Jahren sehr wichtige neue Erkenntnisse gewonnen wurden — eine neue Darstellung wird natürlich auch einen anderen Schwerpunkt haben: Hier steht die Analyse der Wuchsstoffwirkung beim normalen Streckungswachstum im Vordergrund; ferner werden die bei Boysen-Jensen nur kurz erwähnten sonstigen Wirkungen der Wuchsstoffe (Zellteilung, Entwicklungshemmung, Wurzelbildung) eingehend erörtert, und es wird der Versuch gemacht, all diese verschiedenen Wirkungen einheitlich zu verstehen. Bezüglich der Bedeutung der Wuchsstoffe für die Theorie der Tropismen dagegen wird man hier nur die wichtigsten grundlegenden Tatsachen finden; für ein tieferes Eindringen sei außer auf die Spezialliteratur verwiesen auf Boysen-Jensen (1935) und be-

züglich des Geotropismus auf die umfangreiche Monographie von Rawitscher (1932). —

Mein Dank gilt auch an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Bavink in Bielefeld, der die Veröffentlichung dieser aus einer Staatsexamensaufgabe hervorgegangenen Arbeit angeregt hat; ferner danke ich Herrn Univ.-Prof. Hannig, Münster, für sein stets wohlwollendes und förderndes Interesse, sowie dem Direktor des botanischen Instituts der Universität Münster, Herrn Prof. Mevius, der mir die Benutzung der Institutsbibliothek gestattete.

Münster u. Brackwede (Westf.), im September 1937.

Karola Otte.

Inhaltsverzeichnis

	Seite
<i>Einleitung</i>	1
I. Teil: <i>Zur Kenntnis der Wuchsstoffe selbst</i>	5
1. Kapitel: Die Entdeckung der Wuchsstoffe	5
2. Kapitel: Über das Vorkommen von Wuchsstoffen	8
1. Nachweismethoden	8
2. Die Verbreitung der Wuchsstoffe.	13
1. in höheren Pflanzen	13
2. in niederen Pflanzen	15
3. in tierischen Geweben	16
3. Kapitel: Die chemische Natur der Wuchsstoffe	17
II. Teil: <i>Die Bedeutung der Wuchsstoffe für das Streckungswachstum</i> .	23
Methoden der Wachstumsmessung	23
4. Kapitel: Die tatsächliche Abhängigkeit des Wachstums von der Wuchsstoffzufuhr	25
1. Wuchsstoff und Wachstum bei Koleoptilen und Stengel- organen	25
a) Die Haferkoleoptile	25
1. Bau der Koleoptile	25
2. Wachstum der Koleoptile	26
3. Wuchsstoffverteilung	27
4. Wuchsstoffbildungsort	29
5. Dekapitationsversuche.	31
6. Quantitative Beziehungen	35
7. Erklärung der Wachstumsverteilung	37
b) Stengel	40
1. Keimstengel	40
2. Wachsende Sproßteile älterer Pflanzen	43
2. Wuchsstoff und Wachstum bei Wurzeln	47
1. Wachstumsverteilung	47
2. Wuchsstoffverteilung	47

	Seite
3. Wuchsstoffbildungsort	49
4. Bedeutung des Wuchsstoffs für das Wachstum der Wurzel	52
5. Kapitel: Der „Mechanismus“ der Wuchsstoffwirkung	59
1. Die denkbaren Möglichkeiten des Zellstreckungsmechanismus	60
2. Experimentelle Untersuchungen	62
a) Die Änderung der Eigenschaften des Zellinhaltes	62
b) Die Änderung der Membraneigenschaften	66
1. Dehnbarkeitsänderungen.	66
2. Plastische oder elastische Dehnung?	69
3. Die Rolle der Intussuszeption	70
3. Abschließende Betrachtungen	74
Zusammenfassung der Ergebnisse des II. Teils	81
 III. Teil: <i>Die Bedeutung der Wuchsstoffe für tropistische Krümmungen</i>	 83
6. Kapitel: Der positive Phototropismus	83
7. Kapitel: Der negative Geotropismus	89
8. Kapitel: Der positive Wurzelgeotropismus	93
Rückblick	96
 IV. Teil: <i>Die Bedeutung der Wuchsstoffe für weitere Vorgänge im Ent-</i> <i>wicklungsgeschehen der Pflanze</i>	 97
9. Kapitel: Wuchsstoff und Zellteilung	97
1. Embryonales Wachstum	97
2. Wuchsstoff und Kambiumtätigkeit	98
3. Wuchsstoff und Kallusbildung	101
10. Kapitel: Wuchsstoff und Polarität	104
11. Kapitel: Wuchsstoff und korrelative Wachstumshemmungen	113
1. Wuchsstoff als Hemmungsfaktor	114
2. Der „Mechanismus“ der Hemmung	116
12. Kapitel: Wuchsstoff und Wurzelbildung	119
Zusammenfassung der Ergebnisse des IV. Teils	124
<i>Schlußbetrachtungen</i>	126
<i>Literaturverzeichnis</i>	129

Einleitung

„Selbst in den Fällen, wo das Wachstum anscheinend rein mechanisch begreiflich erscheint, kommen wir ohne die komplizierte und im einzelnen nicht übersehbare Mitwirkung des Protoplasmas nicht aus“; von ihm muß „die Direktion zum Wachsen und Nichtwachsen ausgehen; die Wachstumsprozesse werden vom lebenden Organismus reguliert“. So schreibt Jost 1923¹⁾; inzwischen sind entscheidende neue Erkenntnisse, die schon damals vorbereitet waren, gesichert und vertieft worden. Zwar bestehen die angeführten Sätze Josts auch heute noch zu Recht, aber sie müssen ergänzt werden: Wir haben in den Wuchsstoffen ein wichtiges Mittel kennengelernt, dessen sich der Organismus bei der Regulation von Wachstums- und Entwicklungsvorgängen bedient. Diesen Satz wird die vorliegende Darstellung der wesentlichen Ergebnisse der Wuchsstoffforschung zu erläutern und zu begründen haben.

Zu Beginn mögen einige Definitionen stehen: Unter „Wachstum“ verstehen wir zunächst „jede irreversible Volumenvergrößerung“ einer Pflanze bzw. eines Organs oder einer Zelle; es ist aber zu beachten, „daß es sich dabei um einen vitalen Prozeß handelt, daß nicht einfache Volumenvermehrung stattfindet, sondern daß damit Differenzierung in ganz bestimmte Bahnen verbunden ist“, „und zwar spezifisch für jede Pflanzenart“²⁾. Entsprechend bezeichnet auch schon Pfeffer als Wachstum „diejenige Wachstumsbewegung, durch deren regulatorische Leitung und Verwendung der spezifische Entwicklungsgang der Pflanze erzielt wird“³⁾. Wachstum und Entwicklung sind also durchaus als Einheit zu sehen, wie es dem tatsächlichen Geschehen im Organismus entspricht. Trotzdem wird man an diesem einheitlichen Vorgang die mehr quantitativen Ver-

¹⁾ Benecke-Jost II, S. 13.

²⁾ F. A. F. C. Went in Kostytschew-Went II, S. 254 u. 256.

³⁾ W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, S. 1, 1904.

änderungen von den mehr qualitativen getrennt betrachten und erstere vorwiegend als „Wachstum“, letztere als „Entwicklung“ bezeichnen dürfen, wie es auch in der pflanzenphysiologischen Literatur mehr oder weniger ausdrücklich geschieht. Beim Wachstum eines vielzelligen Organs haben wir dann noch *Zellteilung* und *Zellstreckung* zu unterscheiden (vgl. unten S. 23 und S. 60).

Was sind nun „*Wuchsstoffe*“? Zunächst einmal sind sie streng zu unterscheiden von jeglicher Art von Nährstoffen; aber auch dann ist „Wuchsstoff“ im weitesten Sinne noch ein Kollektivbegriff (Kögl, 1935a), der sämtliche Stoffe umfaßt, die, ohne Nährstoffe zu sein, meist in äußerst geringen Mengen schon das Wachstum beeinflussen. Derartige Stoffe gibt es viele, sowohl anorganische als auch organische. Fitting (1936) nennt „Bor, Zink, Mangan, Kupfer und noch andere Elemente“, die bis zu 10^{-9} -facher Verdünnung entwicklungsstimulierend wirken. Amerikanische Forscher haben bei Kohlenoxyd, Äthylen und zahlreichen organischen Säuren (Substitutionsprodukten kondensierter Ringsysteme) Wuchsstoffwirkungen auf die verschiedensten Pflanzen festgestellt¹⁾. Schließlich kann es aber für die Physiologie, der es auf die Erfassung normaler Lebenszusammenhänge ankommt, nur von nebensächlichem Interesse sein, welche Wirkungen auf das Wachstum sich unter unnatürlichen Bedingungen mit irgendwelchen Stoffen erzielen lassen. Wir werden daher unter Wuchsstoffen nur solche Stoffe verstehen, die in den Pflanzen natürlicherweise vorkommen²⁾. Zur näheren Charakterisierung der fraglichen Stoffe bietet sich der Begriff der „Phytohormone“³⁾, der weitgehend dem

¹⁾ Zimmermann u. Wilcoxon 1935 und weitere Arbeiten des Boyce-Thompson-Instituts.

²⁾ Damit befinden wir uns in Übereinstimmung mit Kögl. Jost meint (1937, S. 112), die Grenze sei da „nicht so leicht zu ziehen“ und eine „Scheidung der körperfremden und der körpereigenen Stoffe“ sei schon deshalb nicht zu empfehlen, „weil ja jeder Tag eine Versetzung eines Stoffes aus einer in die andere Klasse bringen kann“. Äthylen z. B. könne (nach Denny) in vielen Pflanzen auftreten und wäre somit ein Hormon!

³⁾ F. A. F. C. Went 1933, S. 7. Von „Hormonen“ ist aber schon früher in der Pflanzenphysiologie die Rede, z. B. Fittings Pollenhormon (1909, 1910) und Haberlandts Zellteilungshormone (1923).

der „Zoo hormone“ entspricht. In beiden Fällen handelt es sich um spezifische Stoffe, die vom Organismus selbst an gewissen Stellen produziert, von dort aus weitergeleitet werden und in minimalen Mengen das physiologische Geschehen entscheidend beeinflussen, ja oft sogar als notwendige Bedingungen auftreten. Kögl definiert die Phytohormone als „oligodynamische Stoffe organischer Natur, deren sich der pflanzliche Organismus für den betreffenden physiologischen Effekt selbst bedient“ (1935a, S. 839). Als „Wuchsstoff“ müßten wir demnach jedes Phytohormon bezeichnen, das von Einfluß auf Wachstum und Entwicklung ist. Aber auch so kommen wir noch nicht zu einer einheitlichen Stoffgruppe. Vielmehr müssen wir, soweit heute ersichtlich, streng unterscheiden:

1. die sogenannten „*Biosstoffe*“, die von einzelligen Organismen, z. B. einigen niederen Pilzen, produziert werden und für deren Wachstum (bzw. Vermehrung) sich als notwendig erwiesen haben. Kögl (1935b, S. 16) und Went haben sie als „Phytohormone der Zellteilung“ gekennzeichnet. Unter den Biosstoffen scheint das von Kögl (s. 1935b) in kristalliner Form isolierte „Biotin“ das eigentlich entscheidende Hormon zu sein.

2. die sogenannten „*Auxine*“, gewisse chemisch wohldefinierte Substanzen, die zunächst als spezifische *Streckungswuchsstoffe* höherer Pflanzen erkannt wurden.

Ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal für die beiden Wuchsstoffgruppen besteht darin, daß in Äther die Biosstoffe praktisch unlöslich, die Auxine dagegen sehr gut löslich sind. Die ursprüngliche strenge physiologische Unterscheidung in Teilungs- und Streckungswuchsstoffe wird, wie wir unten sehen werden, durch das Verhalten der Auxine in Frage gestellt. Es gibt aber Forscher, die noch mit Nachdruck für sie eintreten (z. B. Rippel 1936). Auch eine eindeutige Zuordnung der beiden Wuchsstoffgruppen zu den höheren Pflanzen einerseits (Auxine) und zu den niederen Pflanzen, besonders den Pilzen, andererseits (Bios) scheint heute nicht mehr möglich. Nach den Untersuchungen von Dagens (1936) kommen in Knospen und Blättern und im Kambium verschiedener Bäume reichlich Stoffe

mit Bioswirkung vor, und Kögl (Mitt. 18, zit. nach Jost 1937, S. 111) fand, daß bei Erbsenkeimlingen, denen die Kotyledonen entfernt wurden, mit Biotin und Zucker Trockengewichtszunahme und Stengelverlängerung eintritt. —

Wir beschränken uns in diesem Buche auf die Darstellung von Wuchsstoffwirkungen in der *höheren* Pflanze. Da hier außer den eben erwähnten Ansätzen keine Untersuchungen über eine mögliche Bedeutung von Stoffen der Biosgruppe vorliegen (vgl. unten S. 98), werden wir uns fast ausschließlich mit den Auxinen zu beschäftigen haben und infolgedessen auch das Wort „*Wuchsstoff*“ in seinem engsten Sinne als *gleichbedeutend mit „Auxin“* verwenden¹⁾.

¹⁾ Diese Gleichsetzung geschieht häufig stillschweigend und selbstverständlich. Vgl. z. B. Kögl 1935a, S. 839: „Wenn in der botanischen Literatur von ‚dem Wuchsstoff‘ die Rede ist, so bezieht sich das auf ein Prinzip, das in erster Linie bei der Zellstreckung wirksam ist.“

Erster Teil

Zur Kenntnis der Wuchsstoffe selbst

Wir haben die Wuchsstoffe als Phytohormone gekennzeichnet. Noch ehe der Hormonbegriff in der Tierphysiologie aufgestellt wurde (Starling 1905), hat J. Sachs in seiner „Theorie der organbildenden Substanzen“ (1882) vermutet, daß in der Pflanze mit den überall gleichartigen Stoffmassen „sehr kleine Quantitäten gewisser Stoffe“ gemischt seien, „die in den Blättern erzeugt, in die Vegetationspunkte einwandern und dort, wie Fermente wirkend, die Umbildung des embryonalen Gewebes . . . bewirken“ (Sachs 1887, S. 522). In dieser Theorie, für deren Sicherstellung Sachs selbst natürlich noch „weitläufige Untersuchungen“ für nötig hielt, können wir gewissermaßen einen Vorläufer der späteren Erkenntnisse über die Wuchsstoffe sehen, wenn auch bei diesen die quantitative Beeinflussung der Entwicklungsvorgänge mehr als die qualitative im Vordergrund steht (s. oben S. 1). Der tatsächliche Weg der Forschung nahm einen ganz anderen Verlauf; man suchte nicht nach den Wuchsstoffen auf Grund der Sachsschen Vorstellungen, sondern man fand sie gleichsam „nebenbei“ in der Reizphysiologie.

Erstes Kapitel

Die Entdeckung der Wuchsstoffe

Ch. Darwin stellte bei seinen Versuchen über die phototropische Empfindlichkeit von Gräserkoleoptilen, dicotylen Keimpflanzen und Keimwurzeln fest, daß bei einseitiger Belichtung eines Keimlings nur die äußerste 1,5 bis 2 mm lange Spitze den Reiz percipiert und dann „ein *gewisser Einfluß* vom oberen Teil nach dem unteren hingeleitet wird, welcher die Ursache ist, daß sich der letztere biegt“ (1881, S. 405). Rothert (1894) konnte dies im großen und ganzen bestätigen. Es folgten Untersuchungen über die Natur der Reiz-

leitung von Fitting (1907), Boysen-Jensen (1910—1913) und Paál (1914 und 1918), hauptsächlich an Avenakoleoptilen. Da man schon wußte, daß der Erfolg der Reizleitung, nämlich die Krümmung, stets nur in der Wachstumszone eintritt und in einem Wachstumsunterschied zwischen Vorder- und Hinterseite besteht, mußte der von Darwin nicht näher bestimmte „gewisse Einfluß“ entweder eine Wachstumshemmung auf der Vorderseite oder eine Wachstumsbeschleunigung auf der Hinterseite der Koleoptile oder eventuell beides zugleich bewirken. Das mußte sich verhältnismäßig leicht entscheiden lassen, indem man auf der Vorder- bzw. Hinterseite durch Einschieben eines Glimmerblättchens jeglichen Zusammenhang von Spitze und wachsender Zone aufhob. Boysen-Jensen faßt das Gesamtergebnis seiner damaligen Untersuchungen in folgende „einzig mögliche Schlußfolgerung“ zusammen: „Unter der Einwirkung des einseitigen Lichtes entsteht in der Koleoptilspitze eine Polarität, die mit einer *ungleichen Verteilung eines Stoffes* auf der Vorder- und Hinterseite verknüpft ist. Der betreffende Stoff wandert an der Hinterseite herab und ruft im Basalteil auf der Hinterseite eine *Wachstumsbeschleunigung* hervor, wodurch die phototropische Krümmung entsteht“ (1935, S. 12). Sehr deutlich sprechen auch die Versuche Paáls (1918) für die stoffliche Natur der Reizleitung. Sie zeigen, daß für die Leitung „eine intakte Verbindung von Zellen und von Plasma nicht nötig ist“, daß der Reiz „auch durch einen leblosen, fremden Körper“, nämlich einen mit 10%iger Gelatine-lösung getränkten Calamusstengelquerschnitt geleitet wird, nicht aber durch ein Glimmerblättchen; ferner, daß elektrische Ströme nicht entscheidend sind, denn die Reizleitung wird auch durch eine Platinzwischenlage verhindert. Paál folgert daraus, „daß die phototropische Reizleitung ... durch gelöste diffundierende *Stoffe* vermittelt wird“ (1918, S. 431).

Derselbe Forscher macht dann schon den entscheidenden Versuch, einen *Zusammenhang dieser Erscheinungen mit der normalen Wachstumsregulation* in der ungeretzten Pflanze aufzufinden (1918, S. 439ff.): Er erhielt auch an unbelichteten Keimpflanzen Krümmungen, wenn er die abgetrennte Spitze dem Koleoptilstumpf einseitig wieder aufsetzte (Versuche an Coix; 1924 von Niels Nielsen an Avena bestätigt) oder die Schnittfläche zur Hälfte mit Stanniol bedeckte und erst dann die Spitze wieder in die ursprüngliche Lage

brachte. Daraus war zu schließen, „daß es eine korrelative Verknüpfung zwischen Spitze und unteren Zonen geben muß . . ., deren Ausschaltung eine Wachstumsverminderung zur Folge hat“. Auf Grund seiner gesamten Beobachtungen entwickelt Paál schließlich folgende Vorstellung: „*In der Spitze hat ein Regulationszentrum für das Wachstum seinen Sitz*. Es wird dort ein *Stoff* (oder Stoffgemisch) gebildet und innerlich ausgeschieden, der nach allen Seiten gleichmäßig verteilt im lebenden Gewebe basalwärts wandert. Kommt er in die Wachstumszone, so erregt er dort das Wachstum, und zwar in ringsumher gleichem Maße“ (1918, S. 443). Der Phototropismus besteht „in einer entsprechenden Beeinflussung der Wachstumskorrelation, wie es schon von Boysen-Jensen (s. oben S. 6) ausgesprochen wurde.

Der erste, der dann die von Paál angenommene, für das Wachstum bedeutsame korrelative Verknüpfung von Spitze und Basis der Haferkoleoptile unabhängig von Phototropismus und Reizleitung untersucht, ist Söding. Dieser stellt 1923 fest, daß der durchschnittliche Zuwachs dekapitierter Koleoptilen, die z. T. mit Wachs- oder Kartoffelscheibchen bedeckt sind, nach 5 Std. nur etwa halb so groß ist wie bei solchen, denen die Spitze künstlich wieder aufgesetzt wird. Entsprechende Resultate erhielt Cholodny (1924) bei Zea-Mais-Koleoptilen. Auf die weiteren Untersuchungen Södings und anderer Forscher, die nun, wenn wir dem Verlaufe der Forschung folgen würden, hier anzuführen wären, wird weiter unten im speziellen Teil näher einzugehen sein. Hier bleiben nur noch die Versuche Wents (1928) zu nennen, die den allerletzten Zweifel an der wirklichen Existenz von Wuchsstoff in der Spitze jeder unbelichteten Koleoptile besiegen mußten: Went konnte mit Agarwürfelchen, auf denen eine Zeitlang Koleoptilspitzen gestanden hatten, dieselben wachstumsbeschleunigenden Wirkungen an dekapitierten Avenakoleoptilen erzielen, wie mit den Koleoptilspitzen selbst, während die unbehandelten Agarwürfelchen vollkommen wirkungslos blieben.

Damit war es das erstmal gelungen, Wuchsstoff aus lebenden Pflanzenteilen zu extrahieren, nachdem verschiedene Versuche, ihn aus Preßsäften der Spitzen zu gewinnen, fehlgeschlagen waren¹⁾.

¹⁾ Nielsen 1924; Seubert 1925.

In derselben Arbeit führt Went endgültig den Namen „Wuchsstoff“ ein. Die Södingsche Bezeichnung „Wuchshormon“¹⁾ lehnt er damals ab, weil er fürchtet, daß damit „auch Nebenbegriffe und weitere Einzelheiten“ aus der Tierphysiologie zum Nachteil der Pflanzenphysiologie übernommen werden könnten. Diese Bedenken haben sich aber doch nicht durchsetzen können, wie die spätere Einreihung der Wuchsstoffe unter die Phytohormone durch Went und Kögl zeigt (s. oben S. 2). Außerdem wird aus Überlegungen, wie sie Fitting (1936) anstellt, klar, daß, entgegen Wents Meinung, eine Betrachtung von Phyto- und Zoohormonen unter einheitlichen Gesichtspunkten sehr wohl zu fruchtbaren Fragestellungen führen kann. —

Zweites Kapitel

Über das Vorkommen von Wuchsstoffen

Damit später unnütze Wiederholungen vermieden werden, will ich zuerst die gebräuchlichen Nachweismethoden kurz im Zusammenhang beschreiben.

1. Nachweismethoden

Die Wuchsstoffe sind entdeckt worden als Stoffe, die das Streckungswachstum der Koleoptile von *Avena* und einigen anderen Gramineen fördern. Dementsprechend dient auch heute noch in erster Linie die Wirkung auf die dekapitierte *Avenakoleoptile* als Beweis für das Vorhandensein von Wuchsstoff; und zwar hat es sich als vorteilhafter herausgestellt, nicht die Wachstumsbeschleunigung der ganzen Koleoptile zu messen, sondern die durch einseitiges Aufsetzen erreichte einseitige Wachstumsbeschleunigung, d. h. Krümmung.

Die Aufzucht der Testobjekte und die Ausführung der Bestimmungen erfordert sorgfältige Einhaltung konstanter Außenbedingungen. In den einzelnen Laboratorien haben sich natürlich verschiedene Abweichungen in der Methode herausgebildet. Die Went-

¹⁾ Söding 1923 und 1925. Vgl. auch die Arbeiten von Cholodny.

sche Methode (1928, S. 10 bis 27), die später durch van d. Weij (1931), Dolk (1930), Kögl und Hagen-Smit (1931) noch einige Verbesserungen betreffs Genauigkeit und bequemerer Anwendung erfuhr¹⁾, hat sich in quantitativer Hinsicht besonders bewährt und wurde auch bei der Konstitutionsaufklärung der Auxine benutzt. Die bei konstanter Temperatur (bis auf 0,1°!) und Luftfeuchtigkeit (bis auf 1%!) in der Dunkelkammer unter genau vergleichbaren Keimungsbedingungen herangezogenen Pflanzen werden, nachdem sie 40 bis 60 mm lang geworden sind, in folgender Weise dekapitiert (vgl. Abb. 1):

Die Koleoptilen „werden 5 bis 8 mm von der Spitze mit einem scharfen Messer einseitig eingeschnitten. Die Spitze wird dann etwas umgebogen und mit einem Ruck abgezogen“ (Went 1928); nachdem dann noch das hervorragende Primärblatt etwa 5 mm

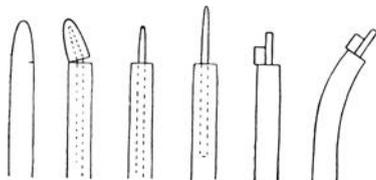


Abb. 1 (Went 1928, S. 23). 1. Einseitiger Einschnitt in die Koleoptile. 2. und 3. Entfernung der Spitze. 4. Herausziehen des primären Blattes. 5. Einseitiges Aufsetzen eines Agarwürfels

weit herausgezogen worden ist²⁾, bleiben die Pflanzen 40 bis 50 Min. lang ruhig stehen, damit solche, die sich etwa infolge der Dekapitation krümmen, entdeckt und ausgeschieden werden können. Gebraucht werden nur solche, die in ihrem oberen Teil (25 mm) vollkommen gerade sind. Nun werden die auf Wuchsstoffgehalt zu untersuchenden Agarstückchen oder Organteile den Koleoptilstümpfen einseitig mit 15%iger Gelatine aufgeklebt. Die Luftfeuchtigkeit muß so reguliert sein, daß die Pflanzen weder guttieren noch austrocknen. Nach 110 bis 120 Min. werden die Pflanzen photographiert, „indem mittels einer Bogenlampe ein Schattenbild der Pflanze in natürlicher Größe auf Bromsilberpapier geworfen wird“ (Went 1928). Der Krümmungswinkel (Durchschnittswert aus mindestens 12 Pflanzen) dient nun als direktes Maß für die Wachstumsunterschiede der opponierten Seiten.

¹⁾ Die neueste Umbildung der Went'schen „Standardmethode“ erfolgte durch Skoog (1937). Er arbeitet mit Koleoptilen, die vom Samen gelöst sind und kann bei seinen Versuchsbedingungen zehnmal so kleine Wuchsstoffkonzentrationen nachweisen als es mit Went's Methode möglich ist.

²⁾ v. d. Weij (1931) dekapitiert vorher noch ein zweites Mal.

Wie aus den Untersuchungen von Went (1928), Nielsen (1930) und Dolk und Thimann (1932) hervorgeht, herrscht innerhalb gewisser Grenzen direkte Proportionalität zwischen Wuchsstoffgehalt und Krümmungsmaß. Darauf wird unten (S. 36) näher eingegangen werden müssen; hier sei nur die Tatsache kurz erwähnt, da sie die Grundlage für alle quantitativen Wuchsstoffbestimmungen ist. Dabei ist es natürlich nötig, stets bis auf solche Wuchsstoffkonzentrationen zu verdünnen, die innerhalb der Grenzen der Proportionalität liegen.

Es sind verschiedene *Einheiten* für die Wuchsstoffmenge im Gebrauch:

1. Die *Avena-Einheit*, AE, des Utrechter Laboratoriums; man versteht darunter „die Menge wirksamen Stoffes, die ein Agarwürfelchen enthält (Größe $2 \times 2 \times 0,5$ mm), wenn dieses, einseitig auf eine dekapitierte Koleoptile gesetzt, eine Krümmung von 10^0 in 2 Std. bei 22 bis 23^0 C und 92 % Feuchtigkeit hervorrufen kann“ (Boysen-Jensen 1935, S. 24). Eine Avena-Einheit ist ungefähr die Menge, die eine Haferkoleoptilspitze im Laufe einer Stunde an Agar abgibt. Eine Maisspitze gibt etwa 1,3 AE pro Stunde ab (Kögl und Mitarbeiter 1933a).

2. Die *Wuchsstoff-A-Einheit*, WAE, der dänischen Forscher; darin wird nicht der Krümmungswinkel gemessen, sondern der „*d*-Wert“, d. i. die Längendifferenz zwischen der konvexen und konkaven Flanke. Eine WAE ist „die Menge, die in 50 ccm Wasser + 50 ccm 3 %igem Agar gelöst . . . einen *d*-Wert von 1 mm hervorbringen kann, wenn die Krümmung der Avenakoleoptile bei 21 bis 22^0 stattfindet und die Größe der Krümmung nach 3 Std. gemessen wird“ (Boysen-Jensen 1935, S. 23).

3. Ein „*unit*“ ist diejenige Menge wirksamen Stoffes, „die in 1 ccm Lösung gelöst, nach Vermischung mit 1 ccm Agar eine Ablenkung von 1^0 hervorruft“ (Dolk und Thimann 1932, S. 33).

4. Ein „*plant unit*“ = $\frac{1}{200}$ unit.

Ein wirklich einwandfreier quantitativer Vergleich dieser Einheiten ist wegen der Verschiedenheit der zugrundeliegenden äußeren Bedingungen nicht möglich.

Die genauen quantitativen Bestimmungen sind nötig für die Reindarstellung von Wuchsstoff, für die Kenntnis der abgestuften Verteilung des Wuchsstoffs in der Pflanze und für genauere Untersuchungen des Mechanismus der Wuchsstoffwirkung. Für die bloße Feststellung des Vorkommens von Wuchsstoff genügt natürlich ein qualitativer Nachweis; auch wird man nicht in allen Fällen die äußeren Bedingungen so sorgfältig, wie oben geschildert, einzuhalten brauchen.

So führt z. B. Söding (1935a) den Went'schen Test in bestimmter Weise bei Tageslicht aus; nur sind die Pflanzen während der eigentlichen Reaktionszeit mit Dunkelstürzen bedeckt. Söding meint, daß diese Methodik „in den meisten Fällen voll- auf genügt“, außer „bei besonders subtilen Versuchen mit wenig Material“.

Für den Nachweis von Wuchsstoff in Lösungen haben Went und Thimann (1934) die sehr einfache, ebenfalls nicht an die Dunkelkammer gebundene „halbquantitative“ Pisummethode ausgearbeitet; sie ist ganz zufällig auf empirischem Wege gefunden worden. Man verfährt bei dieser Methode so: 5 bis 20 cm lange etiolierte Erbsenepikotyle werden etwa 5 mm hinter der Spitze dekapitiert und dann durch einen medianen Längsschnitt 1 bis 3 cm weit gespalten. Wegen der aufgehobenen Gewebespannung krümmen sich in Wasser die Hälften auseinander. Falls in der Lösung aber Auxin zugegen ist, beginnt in der Hauptstreckungszone die Krümmung nach 1 Std. zurückzugehen und nach 6 Std. ist eine durch Plasmolyse nicht aufhebbare maximale Einwärtskrümmung erreicht. Went vermutete ohne nähere experimentelle Begründung, daß diese Reaktion auf einer aktiven Verkürzung der an der Wundseite gelegenen Zellen beruhe. Nun fanden aber neuerdings Jost und Reiss (1936) durch Messungen an *Taraxacum*stengeln, die genau wie *Pisum* die „Went-Reaktion“ zeigen, daß auch die Markzellen in der Wuchsstofflösung einen geringen Zuwachs erfahren. Die Rindenzellen dagegen wachsen besonders stark, wodurch dann die Einwärtskrümmung der Stengelhälften zustandekommt. Weshalb in der Wuchsstofflösung gerade die Rinde das Mark im Wachstum übertrifft, darüber lassen sich nur Vermutungen anstellen. In vergleichenden Versuchen fand Went, daß die Minimalkonzentration des Wuchsstoffs, bei der die Pisumreaktion eintritt, etwa 480 AE pro ccm entspricht. Während Went

noch angibt, daß Avena- und Erbsentest ganz die gleiche, streng auf wenige Substanzen beschränkte Spezifität zeigen, sind nach Kögl (1935a, S. 842) beim Erbsentest „noch zahlreiche Stoffe aktiv, die nach dem alten Test als unwirksam befunden werden (Phenyl-essigsäure, Phenyl-Propionsäure, allo-Zimtsäure)“, und solche, die auf Avena nur schwach wirken, sollen mit dem Erbsentest viel deutlicher nachweisbar sein. Wie dies mit dem von Went angegebenen verhältnismäßig hohen Schwellenwert von 480 AE pro ccm zu vereinbaren ist, wird nicht geagt. Daß man durch Vergleich der Reaktionen des Erbsen- und Avenatestes „zu einer physiologischen

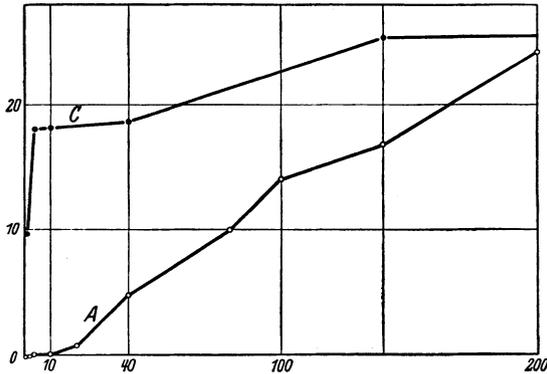


Abb. 2 (Söding 1935c, S. 541). Wuchsstoffwirkung im Avena- und Cephalariatest. Abszisse: Heteroauxinkonzentration. Ordinate: Durchschnittlicher Krümmungswinkel der Testpflanzen

Analyse der eigentlichen Auxinwirkung gelangen wird“, wie Kögl meint, ist bei der Undurchsichtigkeit der Pisumreaktion und bei den vorhandenen Unstimmigkeiten kaum anzunehmen.

Die von Kögl (1935a) für den Erbsentest behauptete größere Empfindlichkeit scheint tatsächlich vorzuliegen bei Södings Cephalariatest. Schon 1932 hatte Söding festgestellt, daß der Hafertest auf Stücke aus dem Blütenstiel der Dipsacee *Cephalaria tartarica*, im Gegensatz zu anderen Infloreszenzstielen, nicht anspricht; ebenso verhielten sich Präparate von *Symphoricarpus racemosus* und *Cyclamen persicum* (Blütenknospen)¹⁾. Da in entsprechenden Prä-

¹⁾ Söding 1935c, S. 537.

paraten von sehr vielen anderen Pflanzen Wuchsstoff mit dem Avenatest nachgewiesen ist (vgl. d. folg. Abschn. u. S. 44), mußte man hier eher an ein Versagen des Testes als an tatsächliches Fehlen des Wuchsstoffs denken. Söding wählte nun *Cephalaria*-Keimlinge als Testobjekt; sie reagierten in ganz entsprechender Weise wie Hafer auf Präparate der verschiedensten Pflanzen aus 14 Gattungen und sehr deutlich auch auf diejenigen, die bei *Avena* unwirksam waren. Nach vergleichenden Untersuchungen der Krümmungsgrößen von *Avena* und *Cephalaria* bei bestimmten Konzentrationen, dargestellt in „Wirkungskurven“, ist es sehr wahrscheinlich, daß die Unterschiede zwischen *Cephalaria* und *Avena* auf der größeren Empfindlichkeit von *Cephalaria* gegenüber geringeren Wuchsstoffkonzentrationen beruhen (vgl. Abb. 2).

2. Die Verbreitung der Wuchsstoffe

Daß eine Pflanze bzw. ein Organ Wuchsstoff enthält, gilt meistens dann als sicher erwiesen, wenn erstens die fraglichen Pflanzenteile bei mindestens einem der angeführten Testverfahren positive Resultate liefern und zweitens darüber hinaus sich womöglich diese Pflanzenteile in ihrer normalen Wirkungsweise durch Avenaspitzen oder wuchsstoffhaltigen Agar (bzw. Wuchsstoffpaste) ersetzen lassen. Bis jetzt wurden Wuchsstoffe nachgewiesen

1. in höheren Pflanzen: Vermutlich kommt Wuchsstoff in den Koleoptilen sämtlicher Gramineen vor; Paál (1918) arbeitete bereits außer mit *Avena* auch mit der *Mayadee Coix*. Cholodny (1924) wies wachstumsfördernde Stoffe in der Spitze der Maiskoleoptile nach. Stark und Drechsel (1922) kombinierten in mannigfacher Weise Spitzen und Stümpfe von 11 verschiedenen Getreidearten aus den Gattungen *Avena*, *Hordeum*, *Secale*, *Triticum*, und erhielten trotz einiger quantitativer Unterschiede bei einseitiger Belichtung qualitativ dieselben Krümmungen wie bei *Avena* allein, wenn nur der Stumpf mit irgendeiner Spitze versehen war. Den Verfassern war es bei diesen Versuchen um die Analyse der Reizleitung zu tun; aber wenn bei *Avena* Wuchsstoffe aus der Spitze an der Leitung des phototropischen Reizes maßgebend beteiligt sind, so lassen diese Versuche mit großer Sicherheit darauf schließen, daß auch die Wirkung der Spitzen der anderen 10 Arten ebenso auf

deren Wuchsstoffgehalt beruht. Zollikofer (1928) findet, daß bei den Paniceen *Panicum* und *Andropogon Sorghum* var. *vulgaris* der obere Teil des Keimlings, die Koleoptile, das Wachstum des unteren Teiles, des Mesokotyls, in derselben Weise beeinflußt wie die Koleoptilspitze von *Avena* das Wachstum der unteren Koleoptilzonen; sie schließt daraus auf das Vorhandensein von „Wachstumsregulatoren“.

Abgesehen von den Gramineenkoleoptilen ist bei den Monokotylen Wuchsstoff noch nachgewiesen worden in Wurzeln (Cholodny 1928, 1934; Boysen-Jensen 1933; Thimann 1934), in Infloreszenzschäften (Söding 1933) und in jungen Internodien und Knoten von Grashalmen (Schmitz 1933). Wahrscheinlich ist auch das von Fitting (1909 u. 1910) aufgefundene Pollenhormon der Orchideenblüte mit Wuchsstoff aus Avenaspitzen identisch (Laibach 1932; Laibach u. Maschmann 1933).

Auch in dikotylen Pflanzen sind Wuchsstoffe sehr verbreitet. Beyer (1925) und Fliry (1932) wiesen die wachstumsfördernde Wirkung der Plumula von *Helianthus*-Keimlingen nach; Fliry konnte daraus Wuchsstoff in Agar abfangen. *Raphanus*-Keimlinge bilden Wuchsstoff in den Kotyledonen und in der Plumula (van Overbeek 1933). *Lupinus*- (Dijkmann 1934, S. 415), *Vicia faba*- (van d. Laan 1934, S. 723) und *Phaseolus*-Keimlinge (Boysen-Jensen 1935, S. 37) enthalten Wuchsstoffe in allen wachsenden Teilen; ein Wuchsstoffproduktionszentrum konnte nicht nachgewiesen werden (vgl. unten S. 41). Nicht nur in Keimpflanzen, sondern auch in wachsenden Teilen älterer Pflanzen scheinen Wuchsstoffe eine Rolle zu spielen: nach Oosterhuis (1931) regulieren Achsel- und Endknospen das Stengelwachstum bei *Asparagus*; Czaja (1934) wies bei verschiedenen Holzpflanzen in den Sproßspitzen treibender Knospen Wuchsstoff nach, ebenso Söding (1935c) bei zahlreichen Objekten; auch junge Blütenknospen produzieren Wuchsstoff (Uyldert 1927; Söding 1932). Maschmann und Laibach (1933) fanden Wuchsstoff in Erbsen, Bohnen, Linsen, Tomaten, Apfelsinen und Zitronen, Hafer- und Roggenkörnern usw. In letzteren wird Wuchsstoff bei Gegenwart von Wasser besonders vom Endosperm abgegeben und soll eine Rolle bei der Keimung spielen (Cholodny 1935). Für Wurzeln gilt hier dasselbe wie schon bei den Monokotylen (s. auch unten S. 47f.).

Noch weitere Einzeluntersuchungen anzuführen, hätte wenig Sinn; sie alle lassen sich zusammenfassen mit den Worten Södings (1935 c, S. 553): „Wuchsstofflieferanten am Pflanzenkörper sind vor allem junge Blattriebe und Blütenknospen, mitunter auch unreife Früchte . . . Alte Blätter und offene Blüten geben nur sehr wenig Wuchsstoff ab. In den ausgewachsenen Stengeln kann der Wuchsstoff in reichlicher Menge vorhanden sein“. „All diese Ergebnisse . . . deuten darauf hin, daß wohl ziemlich allgemein das Sproßwachstum durch ein Wuchshormon geleitet wird“ (1933, S. 632). —

2. In niederen Pflanzen: Nielsen beschreibt (1928 und 1930) die Gewinnung eines Wuchsstoffes, der in jeder Hinsicht dem Avenawuchsstoff gleicht, aus der Kulturflüssigkeit zweier Pilze, der Mucoraceen *Rhizopus suinus* und *Absidia ramosa*; dasselbe fanden Boysen-Jensen (1931) bei 16 verschiedenen Bakterien und andere Forscher bei zahlreichen weiteren Pilzen¹⁾. Dieser Wuchsstoff der Pilze und Bakterien wirkt auf *Avena*, scheint aber für die Entwicklung der produzierenden Organismen keine Bedeutung zu haben. Boysen-Jensen (1932) bezeichnet ihn nach seinen Untersuchungen an *Aspergillus niger* als ein „zufälliges Stoffwechselprodukt“, das je nach den Kulturbedingungen in wechselnden Mengen entsteht. Auch Bonner (1932) findet, daß *Rhizopus suinus* noch Wuchsstoff anhäuft, nachdem sein aktives Wachstum längst aufgehört hat. Bünning (1934) sieht dagegen die Bedeutung des Pilzwuchsstoffes darin, daß er, z. B. bei *Aspergillus niger*, „die Konidienbildung fördert oder sogar erst ermöglicht“, in Übereinstimmung mit der Beobachtung von Thimann und Dolk, daß der Wuchsstoff parallel mit der Sporangienbildung entsteht. Der Wuchsstoff soll primär die Atmung fördern; die dabei gewonnene Energie benutzt Bonner zur Erklärung der Tatsache, daß der Pilz, der sonst zu den ausgesprochenen „Ammoniakpilzen“ zählt, in Gegenwart von Wuchsstoff in erheblichem Maße Nitrat zu assimilieren beginnt, auch bei gleichzeitiger Gegenwart von Ammoniakstickstoff. Dadurch wird die Lösung alkalischer, und eine Zunahme von p_H fördert, wie schon früher bekannt, die Konidienbildung bei *Aspergillus niger*.

¹⁾ Zusammenfassung bei Boysen-Jensen 1935, S. 38.

Nach der Reindarstellung und Konstitutionsaufklärung verschiedener Auxine haben sich die auf *Avena* wirkenden Wuchsstoffe der Pilze und Bakterien als *nicht identisch mit den Wuchsstoffen der höheren Pflanzen* herausgestellt (Näheres s. unten S. 20). Sie haben aber auch nichts zu tun mit dem Faktor Bios. Zwar gibt Nielsen (1930) an, daß Rhizopin auch das Wachstum der Hefe beschleunigt; aber später (1932) fanden Nielsen und Hartelius, daß in den benutzten Rhizopinpräparaten eine nicht in Äther lösliche, auf Hefe wirkende Komponente *B* von der ätherlöslichen, auf *Avena* wirkenden Komponente *A* zu unterscheiden ist. Außer bei Pilzen und Bakterien ist Wuchsstoff in niederen Pflanzen nur noch bei der Alge *Valonia* aufgefunden worden (v. d. Weij 1933). Bei Moosen hat man bis jetzt vergeblich nach Wuchsstoff gesucht¹⁾.

3. In tierischen Geweben: Außerhalb von Pflanzen wurde Wuchsstoff zum ersten Male von Seubert (1925) im menschlichen Speichel nachgewiesen. Kögl und Hagen-Smit (1931) zeigten dann, daß menschlicher und tierischer Harn relativ viel Wuchsstoff enthalten; sie führten das schon damals z. T. auf die Tätigkeit von Darmbakterien zurück. Aber auch im Blut und Organen wie Lunge, Schilddrüse, Muskeln, Thymus, Hoden, Ovarien, Pankreas, Niere und in Krebsgeschwülsten ist Wuchsstoff nachweisbar²⁾. Nach den Untersuchungen der Utrechter Forscher über die quantitativen Zusammenhänge zwischen Auxingehalt des Harns und bestimmten Diäten in der Nahrung der Versuchspersonen stammt der Wuchsstoff außer von den Mikroorganismen des Darmtrakts wohl nur aus der Nahrung. „Dem tierischen Organismus scheint also die Synthese von Auxin nicht geläufig zu sein“ (Erxleben 1935). Auch ist es nach Erxleben keineswegs „berechtigt, auf Grund der bisherigen Befunde den pflanzlichen Wuchsstoff für die Bildung der Krebszellen verantwortlich machen zu wollen“, wie es Maschmann (1932) versucht hat. Selbst wenn, wie dieser feststellte, „böartige Geschwülste“ mehr Wuchsstoff enthalten als die umgebenden Gewebe, so darf man daraus noch keine weiteren Schlüsse ziehen; denn sie enthalten auch mehr Follikelhormon und mehr Bios (Kögl 1933).

¹⁾ Goedecke 1935 u. Overbeck 1934, S. 163ff.

²⁾ Maschmann 1932; Maschmann u. Laibach 1932, 1933; Kögl u. Mitarbeiter 1933.

Drittes Kapitel

Die chemische Natur der Wuchsstoffe

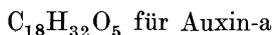
Die allerersten Angaben über physikalische Eigenschaften des Avenawuchsstoffs finden sich in der Arbeit von Went (1928). Dieser stellte fest, daß der in Agarwürfeln enthaltene Wuchsstoff weder durch starke Beleuchtung noch durch Erwärmen auf 90° C seine Wirksamkeit verliert. Damit war erwiesen, daß er nicht zu den Enzymen zu rechnen ist, denn diese sind sämtlich nicht thermostabil. In der Annahme, daß es sich in der Avenakoleoptile um *einen* Wuchsstoff, nicht um ein Stoffgemisch, handelt, versuchte Went (1928) mit Hilfe des Diffusionskoeffizienten das Molekulargewicht zu bestimmen; er fand, daß dieses zwischen 350 und 400 liegen müsse.

Die Reindarstellung und Konstitutionsaufklärung einiger Wuchsstoffe ist das Werk der Utrechter Forscher Kögl, Hagen-Smit und Erxleben, die 1931 mit der Bearbeitung des Problems begannen. Sie fußten zunächst auf den Untersuchungen Nielsens (1931) über das Rhizopin; darin war festgestellt worden, daß der Wuchsstoff thermostabil, oxydationsempfindlich und in Wasser, Alkohol, Aceton, am besten aber in Äther löslich ist. Nielsen hat bereits auf Grund dieser Eigenschaften eine 7000fache Anreicherung des wirksamen Prinzips erzielt und glaubte auch, daß auf diesem Wege schließlich ein kristallisiertes Produkt zu erhalten sei. Auch Dolk und Thimann (1932) versuchten die Reindarstellung aus Rhizopuskulturen. Die holländischen Forscher fanden dann aber im menschlichen Harn eine ergiebigere Wuchsstoffquelle. Die Verarbeitung von Koleoptilspitzen hatte sich als gänzlich aussichtslos herausgestellt, nachdem aus etwa 100 000 Maisspitzen, an deren Herrichtung 8 Arbeitskräfte 10 Tage arbeiten mußten, nur soviel Wuchsstoff mit Äther extrahiert werden konnte, daß sich gerade wenigstens seine Säurenatur feststellen ließ (Kögl 1933). Die Einzelheiten der Reindarstellung aus dem Harn wie auch der Konstitutionsaufklärung und teilweisen Synthese können hier nicht behandelt werden. Sie sind zusammenfassend dargestellt worden von Kögl (1933, 1935 a und b) und Erxleben (1935); die Originaluntersuchungen sind niedergelegt in

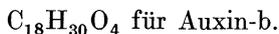
Hoppe-Seylers Zeitschrift für physiologische Chemie (Bde. 214 bis heute). Hier sollen nur die für die biologischen Fragen wichtigen Ergebnisse erwähnt werden:

Nach etwa 21 000facher Anreicherung, unter ständiger Kontrolle des Präparates mit dem quantitativen Avenatest, erhielten Kögl und Mitarbeiter zunächst zwei wirksame Kristallisate vom Smp. 196⁰ und 173⁰; das erste, eine Säure, erhielt den Namen *Auxin-a*; das zweite erwies sich als dessen δ -Lacton. Die beiden Stoffe haben eine durchschnittliche Wirksamkeit¹⁾ von 50 Milliarden AE pro g, d. h. also, daß ein fünfzigmillionstel mg, d. h. etwa 36 Milliarden Moleküle im Agarblöckchen eine Krümmung der Koleoptile um 10⁰ hervorrufen, wobei natürlich nur ein Bruchteil dieser Menge wirklich in die Zellen hineingelangt (Kögl und Mitarbeiter 1933 a, S. 259). Zur Verdünnung des reinen Auxins wird nicht H₂O benutzt, sondern eine Lösung von 160 mg KCl und 0,2 ccm Eisessig pro Liter Wasser; erst dann erreicht man die maximale Wirksamkeit im Avenatest. Kögl und Mitarbeiter vermuten, daß derartige Lösungsgenossen für den Übertritt des Auxins vom Agar zur Pflanze nötig sind (1933 a). Ein drittes Kristallisat von gleicher Aktivität, *Auxin-b*, erhielt Erxleben neben Auxin-a bei der Aufarbeitung von Malz- und Maiskeimöl.

Molekulargewichtsbestimmung (338 für Auxin-a) und Elementaranalyse führten zu den Molekularformeln



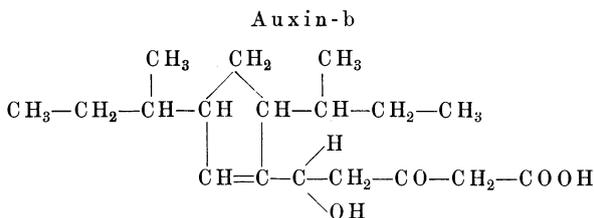
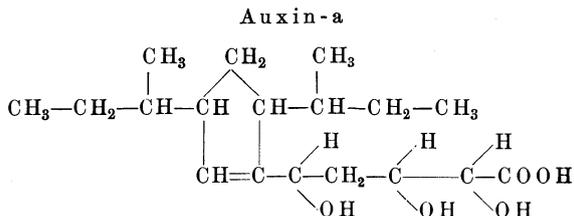
und



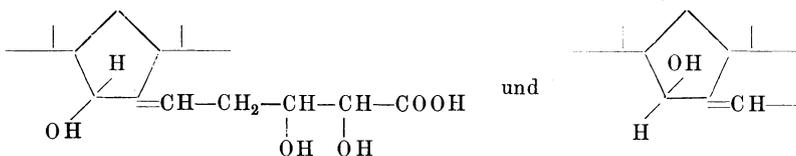
Das Ergebnis der Konstitutionsforschungen zeigen die beiden Konstitutionsformeln (Kögl und Erxleben 1934, S. 61), die durch Synthese eines wichtigen Abbauproduktes, der Auxinglutar-säure, so gut wie möglich gesichert sind, so daß Kögl (1935 a)

¹⁾ Im Utrechter Laboratorium zeigten sich überraschende „Standard-schwankungen“ (mehrere 100 %!) in der Aktivität gleicher Mengen kristallisierten Auxins. Die Ursachen dafür sind noch gänzlich unübersehbar. Nachdem verschiedene Vermutungen bezüglich atmosphärischer Einflüsse sich nicht bestätigten, ist das Problem „wieder dunkler denn je“ (Kögl 1935 b, S. 23). Vgl. aber Anm. 1, S. 20!

höchstens noch mit der Möglichkeit unwesentlicher Änderungen rechnet.

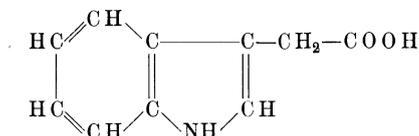


Die kristallisierten Auxine verlieren durch Hydrierung der Doppelbindung und durch Veresterung ihre Wirksamkeit; nach längerem Aufbewahren tritt „Selbstinaktivierung“ ein, die auf sterischen Umlagerungen, Wanderung der Doppelbindung usw. beruht. Wie neuere Untersuchungen zeigten (Kögl, Koningsberger und Erxleben 1936), wandert die Doppelbindung nicht, wie man zunächst annehmen möchte, innerhalb des Fünferinges, sondern es handelt sich höchstwahrscheinlich um eine Verlagerung der OH-Gruppe aus der δ -Stellung in den Ring hinein. Dabei ergäben sich folgende Konstitutionsbilder für die „Pseudoauxine-a“:



Während die Inaktivierung von Auxin-a und b nicht von außen her zu beeinflussen ist, wird das Lacton des Auxins-a durch Bestrahlung inaktiv.

Bei dieser anscheinend so strengen Konstitutionsspezifität der Auxinwirkung war es, wie Kögl (1935a, S. 841) selbst sagt, „das Überraschendste bei den Arbeiten über die Auxine“, daß ein viertes, aus Harn erhaltenes Kristallinat mit einer durchschnittlichen Aktivität von 25×10^9 AE (also halb so groß wie beim Auxin-a) als β -Indolylessigsäure identifiziert wurde!¹⁾



Wie die Formel zeigt, besteht nicht die geringste Konstitutionsverwandschaft zwischen diesem „Heteroauxin“ und den Auxinen a und b. Bei der Analyse der Wuchsstoffwirkung werden wir Erklärungsversuche für diese merkwürdige physiologische Gleichwertigkeit so verschiedener Stoffe kennenlernen²⁾. —

Zunächst taucht jetzt die Frage auf: Wieviele natürliche Wuchsstoffe gibt es? Mit welchem der isolierten Stoffe haben wir es in höheren Pflanzen und Pilzen zu tun, oder sind da etwa abermals ganz abweichend konstituierte Verbindungen anzunehmen? Aus Hefe konnten Kögl und Kostermans (1934) Heteroauxin nach 10^6 -facher Anreicherung isolieren. Darüber hinaus ist einwandfrei festzustellen, daß aller auf *Avena* wirkende Wuchsstoff, der von Pilzen und Bakterien produziert wird, also auch das

¹⁾ Kögl, Hagen-Smit u. Erxleben 1934. Die oben (S. 18, Anm. 1) erwähnten „Standardschwankungen“ wurden kürzlich von I. Juel (1936) im Kopenhagener Institut für β -Indolylessigsäure systematisch untersucht. Es ergaben sich dabei Höchstschwankungen von nur etwa 35%! Juel schließt daraus, daß die Schwankungen nicht, wie man in Utrecht meint, durch Änderungen eines unbekanntem äußeren Faktors bedingt sind, sondern nur durch unvermeidliche Versuchsfehler. Zur Erklärung der großen Differenzen in den Ergebnissen von Utrecht und Kopenhagen wird auf die Unterschiede in der Methodik hingewiesen. Ob diese aber dazu ausreichen, scheint doch fraglich!

²⁾ Die bislang meist stillschweigend angenommene physiologische Gleichwertigkeit von Auxin bzw. natürlichem, nicht extrahiertem Wuchsstoff und Heteroauxin wird neuerdings von manchen Forschern ausdrücklich angezweifelt. Vgl. Friedrich 1936, Pohl 1936, Leonian u. Lilly 1937; ferner: unten S. 30 f.

Nielsensche Rhizopin (Thimann 1935) Heteroauxin ist! Man erkennt das:

erstens an der Molekulargewichtsbestimmung mit Hilfe des Diffusionskoeffizienten (s. oben S. 17), die bei sämtlichen derartigen Präparaten Werte ergibt, die in der Nähe des für β -Indolylessigsäure zutreffenden Wertes 175 liegen;

zweitens an charakteristischen Farbreaktionen der β -Indolylessigsäure in etwas konzentrierteren Lösungen;

drittens an dem Verhalten gegen Säuren und Alkalien (Erxleben 1935).

Auf dieselbe Weise läßt sich zeigen, daß der Gräserwuchsstoff und wahrscheinlich aller Wuchsstoff höherer Pflanzen sicher nicht Heteroauxin ist. Die Molekulargewichtsbestimmung, wie sie schon Went (1928) ausführte, liefert Werte, die ganz in der Nähe des für Auxin-a gefundenen liegen. Tabelle 1 gibt einen Überblick über die Säure-Alkali-Empfindlichkeit der drei Auxine.

Tabelle 1 (nach Erxleben 1935)

	Säure	Lauge
Auxin-a	stabil	empfindlich
Auxin-b	empfindlich	„
Heteroauxin	„	stabil

Auch da verhält sich Spitzenextrakt ganz eindeutig, wie wenn er Auxin-a enthielte. So kann Kögl (1935a) feststellen: „Alles in allem ist also kein Argument bekannt, das gegen die Identität des Gräserwuchsstoffs mit Auxin-a spricht!“ Ein direkter Beweis durch Isolierung des Wuchsstoffs aus Koleoptilspitzen scheitert an den minimalen Mengen, „da der von 10 Arbeitskräften pro Tag zu gewinnende Rohextrakt aus Gräserspitzen nur $1/1000$ mg Auxin enthält!“ (Kögl 1935a).

Kögl bezeichnet es als besonders glücklichen Zufall, daß aus Harn, der ja Auxin-a und Heteroauxin enthält, zuerst das „echte“ Auxin isoliert wurde, weil man sich im anderen Falle wahrscheinlich nicht die Mühe gemacht hätte, „auch noch den in den Restsirupen vorkommenden aktiven Stoff rein darzustellen“. Dieser Verlauf der Entdeckung ist auch noch deshalb besonders merkwürdig, weil

die ersten Reinigungsversuche der holländischen Forscher gerade auf den von Nielsen an Rhizopin, also Heteroauxin, gefundenen Eigenschaften beruhten!

Die von den Botanikern mehrfach aufgeworfene Frage nach der Artspezifität der Wuchsstoffe¹⁾ ist durch die chemischen Untersuchungen wenigstens soweit geklärt, daß wir den Unterschied des Wuchsstoffs höherer Pflanzen von dem der Pilze und Bakterien kennen. Bei höheren Pflanzen haben sich bis jetzt qualitative Unterschiede auch von Familie zu Familie nicht feststellen lassen. Alle vermeintlichen Verschiedenheiten in der Wirkung lassen sich nach Södings vergleichenden Untersuchungen mit dem Cephalaria-test²⁾ wahrscheinlich als Konzentrationsverschiedenheiten deuten. Immerhin berechtigen uns aber vorläufig immer noch nur indirekte Gründe, von *dem* Wuchsstoff der höheren Pflanzen zu sprechen.

Nachdem wir die Konstitution einiger Wuchsstoffe kennen, liegt die Frage nach der Art ihrer *Bildung in der Pflanze* nahe. Das Heteroauxin der niederen Organismen dürfte wohl aus dem Tryptophan (= β -Indolylalanin) beim Eiweißabbau entstehen. „Über die Bildungsbedingungen des Wuchsstoffs in höheren Pflanzen ist ziemlich wenig bekannt“ (Boysen-Jensen 1935). Die Ergebnisse von v. Overbeek (1933) und v. d. Laan (1934) deuten darauf hin, daß es sich um einen enzymatischen, mit der Photosynthese verbundenen Prozeß handelt (vgl. unten S. 30).

¹⁾ Stark u. Drechsel 1922; Söding 1935c.

²⁾ Vgl. S. 12.

Zweiter Teil

Die Bedeutung der Wuchsstoffe für das Streckungswachstum

„Ohne Wuchsstoff kein Wachstum“¹⁾!

Die bleibende Verlängerung höherer Pflanzen und ihrer Organe, das, was gemeinhin als ihr Wachsen bezeichnet wird, beruht im Gegensatz zum Tier zum weitaus größten Teil auf der *Streckung* von Zellen, die aus den Zellteilungen in der meist sehr kleinen meristematischen Zone hervorgegangen sind. Dabei wird das Protoplasma nicht merklich vermehrt; nur die Zellwand muß sich der durch Wasseraufnahme eintretenden Volumenvergrößerung der Zelle mit einer irreversiblen Flächenvergrößerung anschließen.

Um die Bedeutung der Wuchsstoffe für diesen Vorgang zu erkennen, werden wir zunächst feststellen müssen, *daß* Wuchsstoffe entscheidend dabei beteiligt sind; dann wird versucht werden müssen, soweit es auf Grund der bisherigen Forschung möglich ist, eine Vorstellung von dem *Wie* dieser Wirkung zu gewinnen. —

Methoden der Wachstumsmessung

Für den Nachweis von Wuchsstoff werden ja, wie oben (S. 8ff.) angegeben, Krümmungsmessungen bevorzugt. Aber für die Bearbeitung der in diesem Abschnitt zu behandelnden Probleme sind Messungen des Gesamt- und zonalen Wachstums in Abhängigkeit von organeigenem oder fremdem Wuchsstoffeinfluß nicht zu umgehen. Deshalb sei eine kurze Beschreibung der hier in Frage kommenden Methoden der Wachstumsmessung vorausgeschickt.

¹⁾ Went 1928, S. 65 und 106.

Obwohl bei der Messung des totalen Längenwachstums auch die embryonale Zone mitgemessen wird, erhält man praktisch doch die Größe des Streckungswachstums, da die Längenänderung der embryonalen Teile annähernd gleich Null ist (Söding 1935d). Um die Verteilung des Streckungswachstums auf einzelne Zonen der Pflanze bzw. des Organs zu messen, müssen entweder am Pflanzkörper vorhandene (Blätter, Haare usw.) oder künstlich angebrachte Marken ins Auge gefaßt werden; als solche dienen feine Striche mit Tusche oder Druckerschwärze, aufgeklebte Stanniol-, Papier- oder Haarstücke. In dem Auseinanderrücken der Marken hat man ein Maß für das Wachstum der einzelnen Zonen. Zur Feststellung der Längenänderungen genügt häufig das Anhalten eines Millimetermaßstabes (z. B. Söding 1923). Für feinere Messungen in kurzen Zeitabständen wird ein Horizontalmikroskop mit Mikrometerokular benutzt (z. B. Fliry 1932). Der Nachteil dieser verfeinerten Methode besteht darin, daß man immer nur ein oder zwei Pflanzen gleichzeitig beobachten kann, individuelle Schwankungen also eventuell sehr störend werden können. Deshalb benutzten z. B. Dolk (1930), v. Overbeek (1933) und Dijkman (1934) das Kathetometer; dieses besteht aus einem gewöhnlichen, aber in der horizontalen Ebene auf einem Schlitten verschiebbaren Horizontalmikroskop und einer außerhalb des Instruments neben den zu beobachtenden Pflanzen angebrachten Skala. Die Messung geschieht dadurch, daß der Nullpunkt der Okularmikrometerskala auf eine bestimmte Stelle des Objekts eingestellt wird, worauf dann das Mikroskop horizontal verschoben und die Stelle der Außenskala abgelesen wird, auf die der Nullpunkt dann zu liegen kommt. Auf diese Weise beobachtet v. Overbeek eine ganze Serie von 12 nebeneinanderstehenden Raphanus-Keimlingen (1933, S. 554ff.). Sehr genau ist auch die von Went (1928), Dolk (1930) und Nuernbergk und Du Buy (1930 und 1932) benutzte kinematographische Registrierung; die mit einer Zoneneinteilung versehenen Pflanzen werden in bestimmten Zeitabständen unter Benutzung von monochromatischem rotem Licht fotografiert, und die vergrößerten Abbildungen werden ausgemessen. Diese Methode liefert besonders gute Resultate bei der Messung des Zonalwachstums. Auch werden eventuell eintretende Krümmungen mitregistriert. —

Viertes Kapitel

**Die tatsächliche Abhängigkeit des Wachstums
von der Wuchsstoffzufuhr**

Schon die Tatsache, daß in so vielen wachsenden Organen Wuchsstoffe nachgewiesen wurden (vgl. oben S. 13 ff.); läßt vermuten, daß sie im normalen Verlauf des Streckungswachstums eine Rolle spielen. Von vornherein ist aber zu betonen, daß auch noch eine Reihe anderer äußerer und innerer Faktoren den Wachstumsprozeß, wie das bei jedem Lebensgeschehen der Fall ist, beeinflussen. Die Bedeutung des Wuchsstoffs in diesem Ganzen wird vor allem daran zu erkennen sein, in welchem Maße er, bei sonst ausreichenden Bedingungen, als begrenzender Faktor auftritt und wieweit Auxingehalt und Wachstum in der Pflanze parallel verlaufen.

Wegen des **zunächst** ganz abweichenden Verhaltens sind Koleoptilen und Stengelorgane einerseits und Wurzeln andererseits gesondert zu behandeln. —

1. Wuchsstoff und Wachstum bei Koleoptilen und Stengelorganen

Es liegen Untersuchungen vor über Gräserkoleoptilen, Hypo- und Epikotyle von dikotylen Pflanzen und über verschiedene wachsende Sproßteile älterer Pflanzen. Von all diesen Objekten ist

a) die Haferkoleoptile

wohl am gründlichsten untersucht worden, was außer auf historischen und mehr äußeren Gründen auch noch darauf beruhen mag, daß hier, wie unten gezeigt wird, ein Objekt vorliegt, bei dem Wuchsstoffproduktions- bzw. Aktivationszentrum und Wachstumszone räumlich scharf getrennt sind, so daß die Möglichkeit einer Veränderung der Wuchsstoffzufuhr und gleichzeitiger Beobachtung der Wachstumsänderung um so leichter gegeben ist. Wir betrachten zunächst kurz den

1. Bau der Koleoptile. Bei der Keimung des Haferkorns tritt sie kurz nach Erscheinen der Wurzel auf als orthotropes,

scheidenförmiges, auch bei Lichtzufuhr farbloses Organ, das das primäre Blatt und die Plumula umhüllt; ihr Durchmesser ist etwa 1,5 mm, die Länge normalerweise 10 bis 20 mm, bei den meist benutzten etiolierten Pflanzen aber bis zu 60 mm. Außer den Parenchymzellen enthält die Koleoptile zwei einander gegenüberliegende Leitstränge. Nach Tetley und Priestley (1927, S. 172) besteht das Wachstum der Koleoptile, sobald der Embryo bei der Keimung Wasser aufgenommen hat, ausschließlich in Zellstreckung, abgesehen von den noch in der Differenzierung begriffenen Leitbündeln¹⁾. Sie besitzt auch an der Spitze kein Urmeristem, sondern kleine plasmareiche isodiametrische Zellen, wie sie sonst in Stengeln unterhalb des Urmeristems zu finden sind.

2. Das Wachstum der Koleoptile durchläuft die sogenannte „große Periode“; es ist beendet, kurz nachdem das Primärblatt

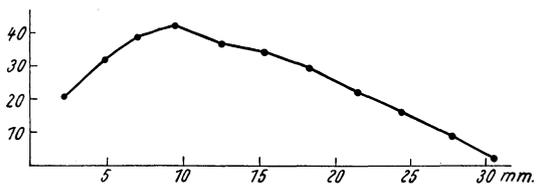


Abb. 3. Wachstumsverteilung in der Haferkoleoptile (Went 1928, S. 73)

durch einen Spalt in der Spitze hervorgebrochen ist. Die Verteilung der Wachstumsintensität auf die einzelnen Zonen ist nicht bis zum Schluß dieselbe. Rothert (1894, S. 28f.) bestimmte die Verlängerung von 3 mm langen Zonen etiolierter Koleoptilen nach 24 Std. und fand folgendes: Bei 12 bis 15 mm langen Keimlingen ist die Wachstumsintensität um so größer, je mehr basalwärts die gemessene Zone liegt; bei längeren, 18 bis 24 mm langen Pflanzen nimmt die Wachstumsintensität von der Spitze bis zum Maximum (etwa 6 bis 10 mm von der Spitze) sehr schnell zu und fällt dann nach der Basis zu ganz allmählich. Wohl alle zu Wuchsstoffver-

¹⁾ Nach Avery u. Burkholder (1936, zitiert nach Jost 1937, S. 96) verläuft der Streckungsprozeß nur in der Epidermis der Außenseite ganz ohne Teilung. In den anderen Schichten findet sich gleichzeitig höchstens dreifache Zellvermehrung.

suchen benutzten Pflanzen sind so alt, daß der zweite Fall der Wachstumsverteilung mit einem Intensitätsmaximum vorliegt. So wird die in Abb. 3 wiedergegebene Kurve von Went (1928, S. 73) als „Prototyp der Wachstumsverteilung“ in der Koleoptile bezeichnet.

3. Die Wuchsstoffverteilung auf die einzelnen Koleoptilzonen verläuft nun aber durchaus nicht der Wachstumsverteilung parallel. Went (1928) fand mit seiner Agarmethode Wuchsstoff nur in den äußersten 0,7 mm der Spitze. Söding (1925, 1929) setzte die Koleoptilstückchen der einzelnen Zonen den Testpflanzen direkt auf; er zieht aus der Größe der erhaltenen Krümmungen folgenden Schluß über die Verteilung der Wuchsstoffe: „Im obersten Millimeter sind sie in reichlicher Menge, etwas tiefer noch in ziemlicher Menge vorhanden; 2,5 bis 5 mm unterhalb der Spitze befindet sich noch eine geringe Menge von ihnen, und in der Basis der Koleoptile, etwas über dem Boden, waren sie nicht mehr nachzuweisen“ (1929, S. 192). Entsprechende Resultate erhielt Moissejew (1928) an etiolierten Maiskoleoptilen.

Etwas anders wurde das Bild, als Thimann (1934) zeigte, daß man beim Zerreiben pflanzlicher Gewebe mit angesäuerter Chloroformlösung Wuchsstoff auch dort noch nachweisen kann, wo man ihn mit Hilfe der Diffusion in Agar oder der Extraktion mit Wasser¹⁾ nicht auffindet. Das Mißlingen der Extraktion mit Wasser führt Thimann auf die Wirkung oxydierender Fermente zurück. Die Diffusion von aktivem Wuchsstoff aus basalen Koleoptilteilen in Agar oder direkt in die Testpflanze sollte deshalb nicht erfolgen, weil nach Bonner (1934, S. 406 ff.) Wuchsstoff in der Pflanze anscheinend auch in einer inaktiven Form vorhanden sein kann, aus der die aktive erst durch Säurezusatz frei wird. Diese Erklärung mit Hilfe der Bonnerschen Vorstellungen wird durch neuere Feststellungen Södings (1935b) wankend. Dieser setzte 6 mm lange Zylinder aus der Koleoptilbasis 1 Std. lang auf Agar und prüfte dann mit dem Cephalariatest (s. oben S. 12) auf Wuchsstoffe. Dabei erhielt er stets deutliche Reaktionen; geringe Krümmungen von

¹⁾ Vgl. z. B. die Versuche von Seubert 1925, S. 52 ff. Das Chloroformextraktionsverfahren wurde noch verfeinert durch Boysen-Jensen (1936 und 1937).

0,4 bis 3,1⁰ waren sogar beim Hafertest zu erreichen. Söding vermutet, daß das negative Ergebnis der früheren Diffusionsversuche darauf beruht, daß die benutzten Koleoptilzylinder zu kurz waren, so daß die Wirkung ihres geringen Wuchsstoffgehaltes durch die entgegengesetzte von Wundstoffen ganz verdeckt wurde. Aus seinen neuen Versuchen errechnet Söding, daß in der Basis von jungen 15 bis 26 mm langen Koleoptilen etwa 30 bis 50 % der Spitzenmenge an Wuchsstoff vorhanden ist, bei älteren Pflanzen (35 bis 50 mm) nur 10 bis 15 % (1935 b, S. 845). Dieser Unterschied entspricht dem oben (S. 26) festgestellten Unterschied in der Wachstumsverteilung älterer und junger Koleoptilen. Wuchsstoff scheint also in der Basis nicht — wie Bonner und Thimann meinen — in einer anderen Form vorzuliegen als in der Spitze, denn er ist ja aus der Basis

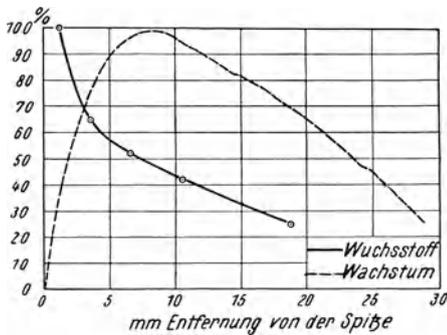


Abb. 4. Wuchsstoff- und Wachstumsverteilung in der Avenakoleoptile (Thimann 1934)

prinzipiell genau so durch Diffusion zu extrahieren wie aus der Spitze.

Trotz der verschiedenen Vorstellungen und Methoden stimmen aber doch die von Thimann und Söding erhaltenen Werte für die Wuchsstoffverteilung zahlenmäßig gut überein. Die Thimannschen Werte sind in Abb. 4 zugleich mit einer Wachstumskurve dargestellt.

Der Vergleich beider Kurven zeigt deutlich das Ergebnis unserer bisherigen Betrachtung: Es besteht in der wachsenden Koleoptile keine Parallelität zwischen Wuchsstoffgehalt und Wachstumsintensität. Außerdem konnte Du Buy aus den Spitzen etiolierter Koleoptilen noch Wuchsstoff auffangen „bis etwa 12 Std. nach Beendigung allen Wachstums, nachdem das primäre Blatt schon vor 24 Std. durchgebrochen war“ (Du Buy-Nuernbergk I, S. 492). Aus alledem ist zu erkennen: die Anwesenheit von *Wuchsstoff* ist keine hinreichende Bedingung dafür, daß Wachstum stattfindet. Bevor wir betrachten, ob denn Wuchsstoff eine notwendige Bedingung dafür ist, wollen wir etwas über den

4. Wuchsstoff-Bildungsort erfahren. Schon die früheren, vom Reizleitungsproblem ausgehenden Autoren (Paál, Boysen-Jensen u. a.) vermuteten, daß Wuchsstoff in der selbst kaum wachsenden Koleoptilspitze gebildet wird und von dort nach unten zur wachsenden Zone wandert. Außer aus den Ergebnissen der Dekapitationsversuche, auf die wir erst weiter unten zu sprechen kommen, scheint die Richtigkeit dieser Annahme hervorzugehen aus den bereits besprochenen Versuchen zur Bestimmung der Wuchsstoffverteilung, die stets ein stark ausgeprägtes Wuchsstoffmaximum in der äußersten Spitze zeigen; ferner aus der Tatsache, daß isolierte Koleoptilspitzen etwa 8 Std. lang mit nahezu unveränderter Intensität Wuchsstoff abgeben können, wenn man nur die aufnehmenden Agarblöckchen alle 2 Std. erneuert. Läßt man die Spitzen länger als 2 Std. auf demselben Agarblock, so nimmt die Wuchsstoffkonzentration im Agar nach 2 Std. nicht mehr zu; es ist anzunehmen, daß die Spitze aufhört, Wuchsstoff zu produzieren, wenn dieser nicht mehr abgeführt wird¹⁾. Weiterhin konnte Du Buy zeigen, daß bei Entfernung von 200 bis 250 μ langen Spitzenstücken die darunterliegenden Stücke der Koleoptile zeitweilig²⁾ keinen Wuchsstoff an Agar abgeben können³⁾. Er nimmt deshalb an, daß die wie Sekretzellen anmutenden plasmareichen epidermalen Spitzenzellen das Wuchsstoffbildungszentrum sind. Endlich stellte Thimann (1934) fest, daß die Wuchsstoffmenge, die sich mit seiner sehr ergiebigen Extraktionsmethode (s. oben S. 27) aus Avenaspitzen gewinnen läßt, ungefähr dem entspricht, was in einer Stunde daraus in Agar abzufangen ist; daß lebende Spitzen dieselbe Menge viele Stunden hindurch erneut abgeben können, wurde schon gesagt.

Nach alledem scheint kein Zweifel an der Wuchsstoffproduktion in der Spitze der Haferkoleoptile mehr möglich. Nun hat aber Pohl (1935 und 1936) neuerdings einige Tatsachen herausgestellt, wodurch die Verhältnisse wieder bedeutend unübersichtlicher werden. Nach Pohl soll es sich in Wahrheit nicht um eine Wuchsstoffproduktion in der Koleoptilspitze handeln, sondern höchstens um eine „Aktivierung“ des vom Samen in inaktiver Form zugeleiteten Wuchsstoffs! Daß Samen verschiedener Pflanzen reichlich Wuchsstoff

1) Du Buy u. Nuernbergk I, S. 490.

2) Vgl. unten S. 33 über Spitzenregeneration.

3) Du Buy u. Nuernbergk I, S. 493.

enthalten, wurde bereits erwähnt (S. 14). Bei Gramineen ist er im Endosperm lokalisiert (Cholodny 1935). Pohls entscheidende Versuche bestanden nun darin, zu zeigen, daß das Wachstum der Koleoptile von *diesem* Wuchsstoff abhängt:

Wurde dem Samen auf verschiedene Weise der Wuchsstoff entzogen (Diffusion in Wasser nach Verletzung der Schale, elektrolytische Extraktion), so zeigten die daraus erwachsenen Koleoptilen starke Wachstumshemmung. Diese konnte fast ganz verhindert werden durch „Fütterung“ der extrahierten Körner mit Wuchsstoff (Methode: Die angeschnittenen Körner blieben eine Zeitlang in Wuchsstofflösung liegen und wurden dann mit Wuchsstoffpaste abgedichtet).

Nimmt man zu diesen Ergebnissen all die Tatsachen hinzu, die die Spitze als Wuchsstoffzentrum erscheinen lassen, so liegt es nahe, mit Pohl zu schließen: Die eigentliche Wuchsstoffquelle für die Koleoptile ist das Endosperm des Samens. Von dort wird der Wuchsstoff „zunächst in inaktiver Form zur Spitze transportiert, von wo er alsdann in wirksamer Form abgegeben wird“ (1936, S. 726). Eine weitere wichtige Stütze für seine Vermutung sieht Pohl wohl mit Recht in dem, was wir über den Einfluß des Lichtes auf die Wuchsstoffabgabe von grünen Pflanzenteilen (hauptsächlich Kotyledonen) einerseits und von Koleoptilspitzen andererseits wissen. Während bei ersteren Belichtung die Wuchsstoffbildung fördert (v. Overbeek 1933, Navez 1933, Thimann und Skoog 1934, Avery 1935), ja wohl erst ermöglicht, zeigt sich bei Koleoptilspitzen kein Einfluß auf die Wuchsstoffabgabe oder vielleicht sogar eine geringe Verminderung (Went 1928, Du Buy 1933, v. Dillewijn 1927). Es kann sich also bei der „Wuchsstoffproduktion“ grüner Pflanzen und Koleoptilen nicht um die gleiche Erscheinung handeln. Die eigentliche Wuchsstoffbildung scheint direkt oder indirekt mit der Photosynthese zusammenzuhängen (— auch der Reservewuchsstoff im Samen stammt ja aus solchen Prozessen! —), während für die bloße „Aktivierung“ des Wuchsstoffs kein Licht notwendig ist. Was nun im einzelnen zwischen Samen und Koleoptilspitze mit dem Wuchsstoff vor sich geht, läßt sich natürlich nicht sagen¹⁾. Die

¹⁾ Interessant ist die Feststellung Pohls, daß mit β -Indolylessigsäure „gefütterte“ extrahierte Körner im Gegensatz zu den mit Auxin-a versehenen *keine* Förderung des Koleoptilwachstums zeigen. Aus diesem völligen Ver-

größte Schwierigkeit für die sonst so plausible Annahme Pohls scheint darin zu liegen, daß *isolierte* Koleoptilspitzen unter bestimmten Bedingungen so sehr lange Wuchsstoff abgeben können (vgl. oben S. 29). Ist es möglich, daß solch außerordentliche Mengen der inaktiven Form in der Spitze angehäuft sind? —

Durch

5. Dekapitationsversuche muß sich nun zeigen lassen, ob außer der Spitze noch andere Koleoptilzonen Wuchsstoff produzieren bzw. „aktivieren“ und ob die Zufuhr des Spitzenwuchsstoffs eine notwendige Wachstumsbedingung ist.

Die Folgen der Dekapitation wurden schon von älteren Forschern beobachtet:

Sachs (1873) sagt, daß Dekapitation bei vielen Stengeln die Wachstumsintensität bedeutend vermindere. Wiesner (1881) beobachtet Verminderung bzw. Aufhören des Wachstums je nach Länge der abgeschnittenen Spitze.

Rothert (1894) teilt als Ergebnis von 5 Versuchen mit: Die Verminderung der Wachstumsintensität „ist am bedeutendsten in den ersten (5) Stunden und fällt um so geringer aus, je später nach der Dekapitation die Messung vollzogen wird (17 Std.); aber auch in der ersten Zeit nach der Dekapitation ist das Wachstum des Keimlings nie ganz sistiert“ (1894, S. 194). Diese Worte geben schon genau die Resultate wieder, die 30 Jahre später Söding erhielt; der Unterschied liegt nur in der Fragestellung: Rothert erstrebte eine Erklärung der phototropischen Wachstumsbewegung und wertete seine Versuche nur in dieser Richtung aus; Söding aber ging es um die „Kenntnis der Wuchshormone in der Haferkoleoptile“ (1925). Er setzte, anknüpfend an Paál (vgl. oben S. 6ff.) den Koleoptilen

sagen des sonst stets als „physiologisch gleichwertig“ (siehe oben S. 20, Anm. 2) betrachteten Heteroauxins scheint hervorzugehen, daß die β -Indolyl-essigsäure den natürlichen Wuchsstoff nur direkt bei der Wirkung auf die Zellstreckung (u. einige andere Vorgänge, vgl. u. Teil IV!) vertreten kann, daß sie aber nicht paßt in den Kettenablauf der Entwicklung, wie er von der Keimung des Kornes bis zur Aktivierung des Wuchsstoffs in der Spitze verläuft. Dagegen ist die stark positive Wirkung des Auxin-a ein weiterer Hinweis auf seine Identität mit dem Haferwuchsstoff (vgl. oben S. 21). Daß zwei so verschiedene Stoffe wie β -Indolyl-essigsäure und Auxin-a nicht durch die gleichen stofflichen Umsetzungen inaktiviert und wieder aktiviert werden können, ist ja klar!

die abgeschnittenen Spitzen wieder auf und fand (1923), daß der Koleoptilstumpf dann in den ersten 5 Std. um 49 % schneller wächst, wobei aber das Wachstum normaler unverletzter Koleoptilen nicht wieder erreicht wird; nach weiteren 13 Std. ist das Wachstum derer, denen die Spitze wieder aufgesetzt wurde, bedeutend hinter dem der bloß dekapitierten zurückgeblieben (1925, S. 591).

Die Wachstumsbeschleunigung in den ersten 5 Std. nach Dekapitation läßt sich auch mit wuchsstoffhaltigem Agar erreichen (vgl. Abb. 5). Je nach der Wuchsstoffkonzentration übertrifft das

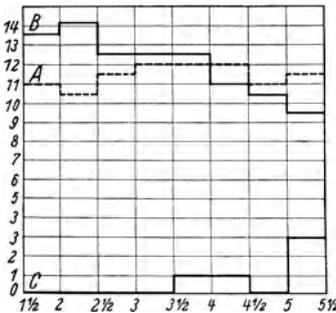


Abb. 5. Wachstum dekapitierter Koleoptilen mit und ohne Wuchsstoffzufuhr (nach Heyn 1931, S. 143). Abszisse: Zeit nach Dekapitation in Stunden. Ordinate: Wachstum pro $1/2$ Std. in Einheiten von 40μ . A. Normale Koleoptile. B. Dekapitierte Koleoptile mit Wuchsstoff. C. Dekapitierte Koleoptile mit reinem Agar

Wachstum so behandelter Stümpfe sogar das Wachstum normaler Koleoptilen. Die Untersuchung der durch Entfernen des Wuchsstoffagars ausgelösten Reaktion ergibt, „daß nach Dekapitation das Wachstum sich in gleicher Weise ändert wie nach Entfernung des Agarwürfels mit Wuchsstoff“ (Heyn 1931, S. 146).

Bei Betrachtung der Dekapitationsfolgen ist also zweierlei auseinanderzuhalten:

Erstens: Die etwa 5 Std. anhaltende Wachstums*hemmung*, die durch Aufsetzen einer Koleoptilspitze in gewissem Maße und durch Aufsetzen wuchsstoffhaltigen Agars vollständig zu beheben ist.

Zweitens: Ein *Wiederansteigen* des Wachstums einige Stunden nach Dekapitation; hierauf wirkt das sofortige Wiederaufsetzen der Spitze ungünstig.

Die erste Dekapitationsfolge ist seit Söding (1923) stets durch das Ausbleiben des von der Spitze gelieferten Wuchsstoffs erklärt worden und wird sich nach allem, was wir schon vorausgeschickt haben, auch kaum anders erklären lassen. Einzig Tetley und Priestley (1927 und sonst) haben geglaubt, daß bei Dekapitation und nachträglichem Wiederaufsetzen der Spitze Wasserverlust und Wundverschluß das Entscheidende seien. Es ist heute nicht mehr nötig, näher auf diese Erklärung einzugehen, da sie, wie Boysen-

Jensen (1935, S. 52) mit Recht sagt, „durch die spätere Entwicklung der Wuchsstofftheorie widerlegt ist“.

Die zweite Dekapitationsfolge, den Wiederanstieg des Wachstums, haben Söding (1925, 1929), Zollikofer (1928), Dolk (1926 und 1930) und Du Buy (1933) genauer untersucht. Von all den interessanten Einzelergebnissen über Abhängigkeit der Wachstumsregeneration von der Länge der abgeschnittenen Spitze und vom Alter der Pflanze usw. kann hier abgesehen werden. Abb. 6 zeigt, daß „geköpft“e Koleoptilen nach 10 bis 14 Std. wieder das volle Wachstum gleichaltriger normaler Keimlinge erreichen, oder es sogar übertreffen“ (Söding 1929, S. 202).

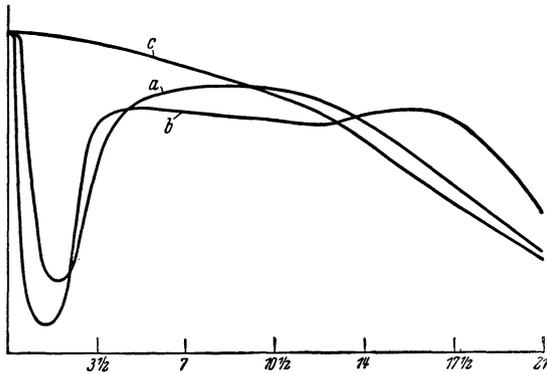


Abb. 6 (Söding 1929). Wachstum a) der 1 mm weit, b) der 3 mm weit geköpften, c) der intakten Koleoptilen

Die schon von Rothert (1894) für diese von ihm gelegentlich beobachteten Tatsachen gegebene Erklärung ist so treffend, daß sie wörtlich in der 30 Jahre später erschienenen Arbeit Södings, der doch bereits über zahlreiche neu gewonnene Erkenntnisse verfügte, stehen könnte:

„Es erfolgt sozusagen eine *Regeneration der physiologischen Spitze*: Das obere Ende des Stumpfes eines geköpften Keimlings nimmt die physiologischen Eigenschaften der normalen Spitze an“ (1894, S. 201). D. h. — so ist nach Söding (1925, S. 600) hinzuzufügen — es bildet „nun seinerseits Wuchshormone, welche das Wachstum wieder auf den normalen Wert ansteigen lassen“. Went konnte dann später (1928) den Wuchsstoff aus den regenerierten Spitzen in Agar auffangen.

Künstliches Wiederaufsetzen der Spitze hat ein auf die Dauer geringeres Wachstum zur Folge, d. h. die Regeneration des Wuchsstoffbildungszentrums wird unterdrückt (Söding 1925, S. 602). Das ist sehr gut verständlich, denn nach Wiederaufsetzen der Spitze herrschen in den obersten Zellen des Stumpfes annähernd die gleichen Wuchsstoffverhältnisse wie in einer normalen Koleoptile, und es besteht für die fraglichen Zellen keinerlei Veranlassung, die Spitzenfunktion ihrerseits auszuüben. —

Erst auf Grund dieser Erkenntnisse über die „physiologische Spitzenregeneration“ ist es möglich geworden, die zu Beginn dieses Abschnittes (S. 31) aufgeworfenen Fragen nach der ausschließlichen Wuchsstoff-„Produktion“ in der Spitze und nach der Notwendigkeit des Wuchsstoffs für das Wachstum zu entscheiden.

Aus den bis jetzt mitgeteilten Dekapitationsversuchen, wie auch aus den dem Avenatest zugrundeliegenden Krümmungsversuchen

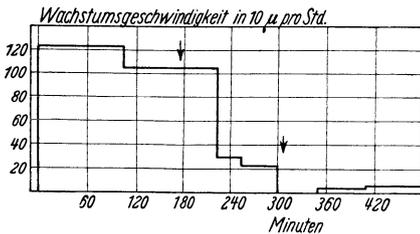


Abb. 7. Wachstumsverlauf bei zweimaliger Dekapitation (nach Dolk 1930, S. 10). Die Pfeile geben den Zeitpunkt der Dekapitation an

Wents geht nämlich, wie Dolk (1930) mit Recht betont, nur hervor, daß Wuchsstoffzufuhr das Wachstum *beschleunigt* und daß Wuchsstoffentzug eine freilich starke *Wachstumsverminderung* zur Folge hat. Dolk (1930, S. 11) macht nun folgende Überlegung: Angenommen, Wuchsstoff sei notwendig für das Wachstum; dann ist das nach Dekapi-

tation zwar verminderte, aber immerhin noch beträchtliche Wachstum des Stumpfes durch den in der Koleoptile noch vorhandenen Wuchsstoff zu erklären; ehe dieser ganz aufgebraucht ist, beginnt bereits die Neubildung in der regenerierten Spitze, so daß das Wachstum wieder ansteigt. „Verhindert man nun die Neubildung von Wuchsstoff dadurch, daß man nach 150 Min. zum zweiten Male dekapiert, dann wird der noch in der Koleoptile anwesende Wuchsstoff nahezu ganz verbraucht sein. Wenn nun wirklich das Wachstum abhängig ist von der Wuchsstoffmenge, dann wird also auch das Wachstum nahezu auf Null sinken müssen, während stets ein gewisses „Rest“-Wachstum übrigbleiben muß, wenn der Wuchsstoff nur beschleunigend

wirkt“ oder — so wird man hinzufügen müssen — wenn auch in den basalen Teilen aktiver Wuchsstoff gebildet wird. Abb. 7 stellt ein Ergebnis der Dolkschen Versuche dar; im ganzen zeigte sich in 5 von 8 Fällen ein vollkommener Wachstumsstillstand nach der zweiten Dekapitation. Daß für diesen Stillstand nicht der sicherlich auch zu beachtende Wundreiz das Entscheidende ist, geht aus folgendem Versuch Dolks hervor: Wird gleich nach der zweiten Dekapitation Wuchsstoffagar auf den Stumpf gesetzt, so nimmt das Wachstum sofort wieder zu, obwohl der Wundreiz hier genau so gegeben ist wie im ersten Fall.

Diese Versuche Dolks sind nur zu erklären durch die am Anfang seiner Überlegungen stehende Annahme, daß *aller Wuchsstoff der Koleoptile aus der Spitze stammt und für das Wachstum der Koleoptile notwendig ist.*

Beyer (1928, S. 412f.) dagegen kommt nach ähnlichen Versuchen zu dem Ergebnis, daß Wuchsstoff nur eine Steigerung des auch sonst möglichen Wachstums hervorruft. Dolk wendet gegen diese Versuche ein (1930, S. 12), daß dabei vermutlich noch Wuchsstoff in den Koleoptilstümpfen anwesend war; denn erstens hat Beyer mit jüngeren Koleoptilen gearbeitet, die in der Basis mehr Wuchsstoff enthalten (s. oben S. 28), und zweitens dekapitiert Beyer nicht wie Dolk nach $2\frac{1}{2}$ Std., sondern schon nach 1 Std. zum zweiten Male.

Man wird zu derartigen Versuchen sagen müssen, daß niemals im einzelnen Falle vollkommene Sicherheit darüber herrschen kann, ob noch Wuchsstoff in den Stümpfen anwesend ist oder nicht. Jedenfalls ist die Anwesenheit bei Dolk eher ausgeschlossen als bei Beyer. Wenn also Dolk schließt, „daß das Wachstum direkt abhängig ist von der Menge des anwesenden Wuchsstoffs und daß *ohne Wuchsstoff also auch kein Wachstum möglich ist*“ (1930, S. 13; übersetzt), so ist das doch die vorläufig am besten gestützte Meinung. —

6. Weitere Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Wuchsstoff und Wachstum bei der Avenakoleoptile finden sich schon bei Went (1928). Dieser mißt nicht das allseitige Wachstum, sondern die bei einseitiger Wuchsstoffzufuhr auftretenden Krümmungen. Indem er die aus einer bestimmten Anzahl Spitzen in einen Agarwürfel übergegangene Wuchsstoff-

menge durch weitere Diffusion auf zwei oder mehr Würfel verteilt, erhält er bestimmte Verdünnungen einer Ausgangskonzentration, und indem er diese Würfel einseitig Koleoptilstümpfen aufsetzt, findet er, daß bis zu einer bestimmten Grenze „der *Krümmungswinkel der Konzentration des Wuchsstoffs proportional* ist“ (1928, S. 34).

Thimann und Bonner (1933) finden entsprechend, daß bei allseitiger Wuchsstoffzufuhr bis zu einer Grenzkonzentration *direkte Proportionalität zwischen der Menge des dargebotenen Wuchsstoffs und dem Wachstum* besteht (s. Abb. 8).

Bonner und Thimann (1935) bestimmen mit der Chloroform-Extraktionsmethode (s. oben S. 27) den Wuchsstoffverbrauch während des Wachstums, d. h. die Differenz zwischen dem Wuchs-

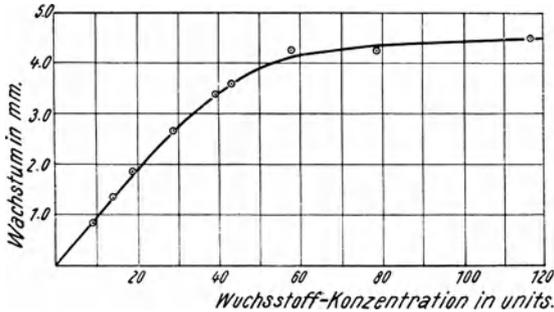


Abb. 8. Abhängigkeit des Wachstums der dekapitierten Avenakoleoptile von der Wuchsstoffkonzentration (nach Thimann und Bonner 1933, S. 141)

stoffgehalt von Koleoptilen sofort nach Dekapitation und dem Wuchsstoffgehalt vergleichbarer Koleoptilen, die aber nach der Dekapitation noch 2 Std. weiter gewachsen sind. Sie finden einen Unterschied von 2,7 units (s. oben S. 10) pro Pflanze. Dieselben Forscher fanden 1933, daß bei ihren Versuchsbedingungen etwa 34% des in Agar dargebotenen Wuchsstoffs in die Pflanze eintritt. Bietet man nun dekapitierten Koleoptilen in Agar eine so große Wuchsstoffmenge dar, daß der von der Pflanze aufgenommene Prozentsatz gerade etwa 2,7 units ausmacht, so erhält man eine Wachstumsbeschleunigung, die sehr gut übereinstimmt mit dem 1935 von Bonner und Thimann beobachteten Zuwachs der dekapitierten Koleoptilen in 2 Std. Daraus ist zu schließen, daß aller in die Pflanze eintretende Wuchsstoff beim Wachstum verbraucht

wird (natürlich immer nur innerhalb gewisser, durch das lebende System bestimmter Grenzen). Da nun das Wachstum der dargebotenen Wuchsstoffmenge, diese wiederum der in die Pflanze eintretenden Wuchsstoffmenge proportional ist, folgt nun, daß auch *Wuchsstoffverbrauch und Wachstum parallel gehen* (Bonner und Thimann 1935). Demnach gibt Abb. 8 indirekt auch ein Bild des Zusammenhanges zwischen Wuchsstoffverbrauch und Wachstum.

Daß bei Zufuhr extrem hoher Wuchsstoffkonzentrationen die Pflanze diese nicht mehr entsprechend ausnutzen kann, die Kurve also horizontal wird, ist nicht weiter verwunderlich, da das Wachstum ja noch von einer Reihe von anderen Faktoren abhängt (z. B. Zustand der Zellen, Wasser- und Nährstoffversorgung), die nun beschränkend wirken.

Wie steht es nun aber mit der Erklärung der

7. Wachstumsverteilung in der Koleoptile auf Grund des bisher Gesagten? Erinnern wir uns an Abb. 3 (S. 26), an den „Prototyp der Wachstumsverteilung“! Went gibt (1928, S. 64 ff.) die erste Erklärung auf Grund der Wuchsstoffwirkung folgendermaßen: Das Maximum in der Kurve beruht darauf, daß in der betreffenden Koleoptilzone optimale Mengen sowohl von Wuchsstoff als auch von „Zellstreckungsmaterial“ („Faktor ZSM“) zur Verfügung stehen, während in der Spitze wohl reichlich Wuchsstoff, aber zu wenig ZSM, und in der Basis wohl reichlich ZSM, aber zu wenig Wuchsstoff vorhanden ist. Diese ursprüngliche Wentsche Vorstellung hat sich aber doch bald als zu einfach und mechanisch herausgestellt. Zunächst einmal wissen wir jetzt, daß auch in der Koleoptilbasis noch aktiver Wuchsstoff vorhanden ist (s. oben S. 28). Zu der Annahme eines Mangels an ZSM in der Spitze meint Boysen-Jensen (1935, S. 53), daß bisher unter sonst normalen Bedingungen ein Einfluß von Nahrungsmangel auf das Streckungswachstum gar nicht bewiesen sei. In etwa ließe sich dagegen und für Went anführen, daß Du Buy eine Wachstumsverzögerung nach Entfernung des Kornes (d. h. Ausschaltung des Nährstoffstromes) beobachtete¹⁾; ferner daß bei Went die Kultur-

¹⁾ Du Buy-Nuernbergk I, S. 516; oder sollte diese Wachstumsverminderung auf das Ausbleiben des nötigen Nachschubs von Endospermwuchsstoff zurückzuführen sein?; vgl. oben S. 30!

bedingungen einen deutlichen Einfluß auf Wuchsstoffreaktion und Wachstum haben (Unterschied zwischen „Erd“- und „Wasserpflanzen“, 1928, S. 74 und 77).

Zum Schluß seiner Überlegungen, bei dem Versuch auch die große Periode des Wachstums zu erklären, kommt Went dem wahren Sachverhalt wohl näher, indem er für möglich hält, daß, nachdem die Koleoptilen etwa 40 bis 50 mm lang geworden sind, „entweder die Bildung des Wuchsstoffs herabgesetzt wird oder letzterer das Wachstum nicht mehr gleich stark beeinflußt“¹⁾.

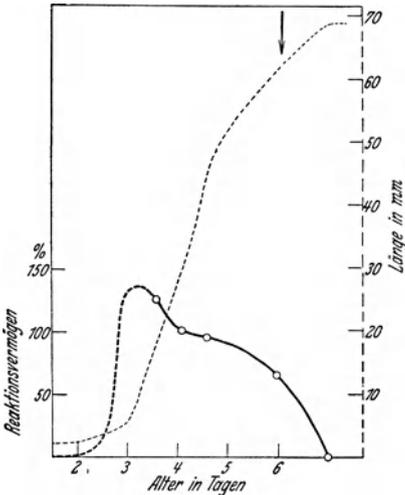


Abb. 9 (Du Buy-Nuernbergk I, S. 519). Reaktionsvermögen verschieden alter Avenakoleoptilen auf gleiche Wuchsstoffmengen, bezogen auf 4 Tage alte Pflanzen als Einheit (= 100%). Der Pfeil bezeichnet den Durchbruch des Primärblattes

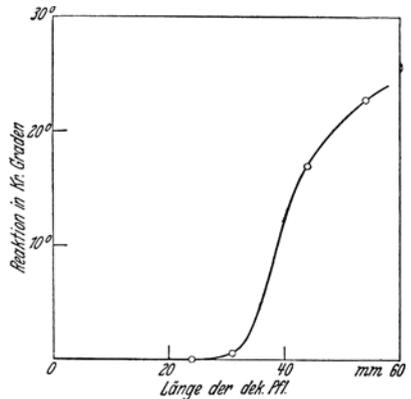


Abb. 10. Das zonale Reaktionsvermögen von gleich alten, verschieden weit dekapitierten Avenakoleoptilen auf gleiche Wuchsstoffmengen (Du Buy-Nuernbergk I, S. 519)

Die letzte Annahme scheint nach den Untersuchungen Du Buys über das „Alterwerden“ der Zellen die richtigste zu sein (Du Buy und Nuernbergk I, S. 518ff.).

¹⁾ Went 1928, S. 82. — Wenn Du Buy und Nuernbergk (1932, S. 516) sagen, Went verstehe unter ZSM nicht das „Baumaterial“, sondern die Gesamtheit aller Faktoren, die außer Wuchsstoff das Wachstum bestimmen, so dürfte das eine reichlich willkürliche Interpretation sein. Went spricht ganz eindeutig von einem Transport des ZSM von Samen und Wurzeln zur wachsenden Zone (1928, S. 78) und 1935 bezeichnet er ihn einfach als „food factor“.

Abb. 9 zeigt, wie das Reaktionsvermögen der Koleoptile auf gleiche Wuchsstoffmengen mit zunehmendem Alter abnimmt. Bei älteren, etwa 60 mm langen Koleoptilen zeigen auch die einzelnen Zonen (wie aus Abb. 10 hervorgeht) in basaler Richtung eine Abnahme der Fähigkeit auf Wuchsstoff zu reagieren. Sobald mehr als etwa 30 mm von der Spitze abgenommen sind, reagieren die Stümpfe nicht mehr, obwohl Auxin aus den aufgelegten Agarblöcken verschwunden ist.

Bonner (1933) stellte mit einer anderen Methode dasselbe fest: Aus dem oberen Teil der Koleoptile herausgeschnittene Stücke wachsen in einer Wuchsstofflösung bestimmter Konzentration beträchtlich mehr als solche aus der Basis.

Es ist also nicht so, wie Went (1928, S. 70) meinte, daß erwachsene Zellen keine absolute Endlänge haben und „nur durch eine gewisse Konjunktur nicht auswachsen“! Vielmehr muß man annehmen, daß in der inneren Struktur der Zelle bzw. Zellwand eine Änderung eingetreten ist, so daß durch noch so viel Wuchsstoff und ZSM keine Zellstreckung mehr bewirkt werden kann¹⁾. Wenn Du Buy und Nuernbergk (1932, S. 518) meinen, „daß prinzipiell das Älterwerden von Zellen auf der Anhäufung von nach und nach toxisch wirkenden Stoffwechselprodukten beruht“, so erscheint diese Bestimmung im Hinblick auf die hier betrachteten Vorgänge doch allzu negativ. Abgesehen davon, daß in den älteren Zellen die Streckung erschwert ist durch die fortschreitende Verdickung der Membranen²⁾, sind Geschwindigkeit und Dauer des Wachstums Artcharakteristika und hängen als solche letzten Endes von der Erbmasse der Pflanze ab. Daß dabei noch etwas mehr als „toxisch wirkende Stoffwechselprodukte“ mitspielt, dürfte klar sein, und es ist wohl besser, mit Söding zu sagen, daß die „Endgröße“ der Zellen „durch innere, uns unbekanntere Faktoren festgelegt“ wird (1935d, S. 351). Ähnliche Gründe werden dafür bestehen, daß auch die Gipfelzone der Koleoptile nicht wächst; Boysen-Jensen spricht, nachdem er die Wentsche Vorstellung abgelehnt hat,

¹⁾ In einer neueren Veröffentlichung (1935b), die mir erst nach Abschluß dieser Arbeit zugänglich wurde, baut Went selbst die Erfahrungen über das „Altern“ der Zellen mit ein. Wesentliche Abweichungen von der hier gegebenen Darstellung finden sich dabei nicht.

²⁾ F. W. Went 1935b, S. 754f.

ganz allgemein von „Regulierungsvorgängen anderer Art“ (1935, S. 53).

Zusammenfassend können wir am Schluß unserer Betrachtungen über die Untersuchungen an der Haferkoleoptile sagen, daß der in der Spitze gebildete oder vielleicht nur „aktivierte“ Wuchsstoff eine der für das Wachstum der Koleoptile notwendigen Bedingungen ist, daß aber das Zustandekommen der normalen Wachstumsverteilung zu einem bestimmten Zeitpunkt und erst recht „der großen Periode des Wachstums“ wesentlich von uns noch unbekanntem inneren Bedingungen abhängt. —

Über die Verhältnisse bei den Koleoptilen anderer Gramineen liegen systematische Untersuchungen nicht vor; aus Einzelbeobachtungen¹⁾ und Analogiegründen darf man aber wohl auf Übereinstimmung mit der Haferkoleoptile schließen. —

Wir betrachten nun die Untersuchungen über

b) Stengel

Sie sind längst nicht so umfangreich wie die über die Haferkoleoptile; die meisten befassen sich mit

1. Keimstengeln (Hypo- und Epikotylen) von Dikotylen. Die Wachstumsverteilung dieser Objekte wurde von Rotherth (1894) beschrieben: Abgesehen von einigen Vicien herrscht rein apikales Wachstum; die übrigen, noch in der Knospe eingeschlossenen Internodien entwickeln sich erst, nachdem das erste Internodium (= hypokotyler bzw. epikotyler Stengel) sein Wachstum abgeschlossen hat. Junge, nicht über 2 cm lange Pflanzen wachsen in ganzer Ausdehnung; bei den älteren liegt das Maximum der Wachstumsintensität nahe der Spitze; in basaler Richtung ist eine mehr oder weniger schnelle Abnahme festzustellen. Das Raphanus-Hypokotyl und das Vicia-Epikotyl stellen zwei extreme Typen der Wachstumsverteilung dar, zwischen welche die anderen als Übergänge einzuordnen sind: Beim Raphanus-Hypokotyl liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei Avena; das Wachstum ist über das ganze Hypokotyl verteilt; der obere Teil wächst relativ am stärksten. Beim Vicia-Epikotyl dagegen wächst sehr bald „überhaupt nur

¹⁾ Rotherth 1894; Cholodny; Zollikofer 1928; van Overbeek 1935.

noch die Spitzenregion direkt unterhalb der Plumula“ (Du Buy und Nuernbergk I, S. 383).

Bezüglich der *Wachsstoffverteilung* haben wir schon oben (S. 14) zwei Typen unterscheiden müssen, je nachdem ob ein apikales Wachsstoffzentrum vorhanden ist oder nicht. Die Frage, ob Wachsstoff für das Wachstum notwendig ist, wird bei letzterem schwer zu entscheiden sein, da zunächst anscheinend keine Möglichkeit besteht, die Wachsstoffwirkung in einem Versuche vollkommen auszuschalten.

Cholodny (1926) versuchte es folgendermaßen: er entfernte mit einem passenden Bohrer aus 3 cm langen Stengelstücken von *Lupinus* den Zentralzylinder, so daß nur die Rinde übrigblieb; daß der daraufhin zu beobachtende starke Abfall der Wachstumsgeschwindigkeit nicht nur auf dem sicher nicht unerheblichen Wundreiz beruhte, sondern vielmehr auf Wachsstoffmangel, wurde dadurch als wahrscheinlich erwiesen, daß nach Einführung von Zeaspitzen in den inneren Hohlraum das Wachstum fast wieder die normale Intensität erreichte. Cholodny zog aus seinen Befunden den Schluß, daß bei *Lupinus* plasmareiche Phloemzellen ein Wuchshormon ausscheiden, das Wachstum und geotropische Reaktion reguliert. In Übereinstimmung damit stellte später Dijkmann (1934, S. 446) fest: „Wachsstoff ist in allen wachsenden Teilen vorhanden, es ist sehr wahrscheinlich, daß die Zellen selber imstande sind, ihn zu bilden.“ Wie für diesen Fall zu erwarten, hat Dekapitation keinen Einfluß auf das Wachstum. Beim *Vicia*-Epikotyl dagegen, das (nach v. d. Laan 1934, S. 724) in seinen Wachsstoffverhältnissen vollkommen mit dem *Lupinus*-Hypokotyl übereinstimmt, hört merkwürdigerweise das Wachstum nach der Dekapitation ganz auf. Das ist in diesem Falle aber nicht auf den Ausfall des Wachsstoffs zurückzuführen, sondern darauf, daß beim Dekapitieren die streckungsfähige Zone ganz oder größtenteils mit entfernt wird¹⁾.

Einigen Aufschluß über die Bedeutung des Wachsstoffs können uns Dekapitationsversuche nur in dem ersten Falle eines apikalen Wachsstoffzentrums geben. Zwei hierin gehörige Objekte sind genauer untersucht worden: *Raphanus sativus* (v. Overbeek 1933) und *Helianthus annuus* (Beyer 1925 und Fliry 1932). Dabei hat

¹⁾ Du Buy-Nuernbergk I, S. 384. Vgl. das oben (S. 40) über die Wachstumsverteilung von *Vicia* Gesagte.

sich im Gegensatz zur Avenakoleoptile herausgestellt, daß erstens bei Entfernung der Wachsstoffzentren das Wachstum wohl stark absinkt, aber nicht ganz aufhört; zweitens, daß eine physiologische Regeneration des Wachsstoffzentrums (vgl. oben S. 33) nicht stattfindet¹⁾. Die beigefügte Abb. 11 veranschaulicht die Verhältnisse beim Raphanus-Hypokotyl.

Werden nur die Kotyledonen entfernt, so zeigt sich dort insofern ein Anklang an Avena, als dann die normalerweise unbedeutende Wachsstoffproduktion in der Plumula entsprechend ansteigt; sie beträgt 15 bis 19 Std. nach Abschneiden der Kotyledonen etwa viermal soviel wie 3 bis 7 Std. nach dem Abschneiden²⁾.

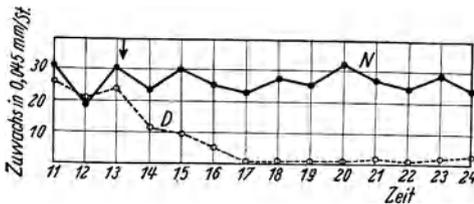


Abb. 11. Wachstum normaler und dekapitierter Raphanus-Hypokotyle (nach v. Overbeek 1934, S. 558). N: normale Hypokotyle, D: dekapitierte Hypokotyle

Es sind zwei Deutungen dafür möglich, daß das Wachstum der Keimpflanzen bei Entfernung der Wachsstoffzentren nicht aufhört: Entweder ist Wachsstoff

hier keine notwendige Wachstumsbedingung oder die Wachsstoffbildung ist auch bei diesen Keimlingen nicht so streng lokalisiert, wie es zunächst den Anschein hat. Für die letzte Vorstellung sprechen folgende Gründe:

Erstens: Es liegt nahe anzunehmen, daß innerhalb der Gruppe der dikotylen Keimlinge, in der bezüglich der Wachstumsverteilung ganz fließende Übergänge anzutreffen sind, ähnliche Übergänge auch in den Wachsstoffverhältnissen bestehen und nicht die Extreme unvermittelt nebeneinander stehen.

Zweitens: Das Verhalten sämtlicher untersuchten dikotylen Keimlinge gegen künstliche Wachsstoffzufuhr zeigt vollkommene

¹⁾ Fliry 1932, S. 181; Strugger 1932.

²⁾ v. Overbeek 1933, S. 560. Die bei der Avenakoleoptile eingehend diskutierte Frage, ob Wachsstoffproduktion oder -aktivierung, scheint für dikotyle Keimlinge in dem Sinne beantwortet werden zu müssen, daß sehr junge Pflanzen noch von einem Reservewachsstoff der Kotyledonen zehren, ältere hingegen in den grünen Teilen selbst Wachsstoff bilden. Vgl. v. Overbeek 1933, Pohl 1935 und 1936.

Übereinstimmung mit dem oben ausführlich besprochenen Verhalten der Avenakoleoptile: Nach Dekapitation läßt sich die ursprüngliche Wachstumsintensität durch Wiederaufkleben des Wuchsstoffproduktionszentrums oder durch sonstige Wuchsstoffzufuhr mehr oder weniger vollständig wiederherstellen (Fliry 1932); einseitiges Aufsetzen von Wuchsstoffagar auf dekapitierte Raphanus-Keimlinge ruft negative Krümmungen hervor, deren Größe bis zu einer Grenze der Wuchsstoffkonzentration proportional ist (v. Overbeek 1933); es bestehen dieselben Zusammenhänge zwischen Wuchsstoff und geotropischer bzw. phototropischer Reaktion wie bei den Gramineen-

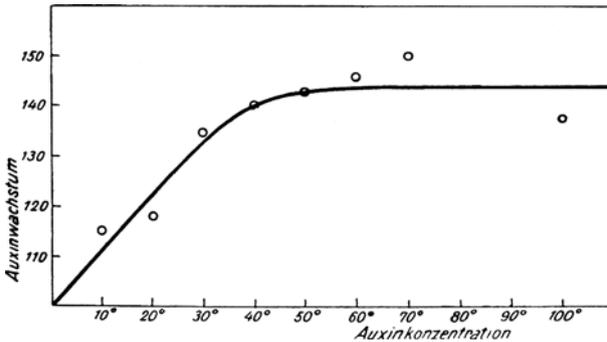


Abb. 12. Wachstumsvermehrung eines Lupinus-Hypokotyls unter dem Einfluß von Wuchsstoff. Eigenwachstum = 100 (Dijkmann 1934, S. 425)

koleoptilen¹⁾ und schließlich: Abb. 12 zeigt, daß auch das Gesamtwachstum wie bei Avena (vgl. Abb. 8, S. 36) der Konzentration des zugefügten Wuchsstoffs proportional ist.

Nach alledem werden wir also sagen dürfen, daß kein Argument dagegen spricht, daß *auch bei den Keimstengeln dikotyler Pflanzen Wuchsstoffe maßgebend am Zustandekommen des normalen Streckungswachstums beteiligt sind.* —

Wir gehen über zur Betrachtung der Wuchsstoffverhältnisse bei

2. wachsenden Sproßteilen älterer Pflanzen, über die nur spärliche Untersuchungen vorliegen. Meist haben wir es hier nicht wie in den bis jetzt behandelten Fällen mit apikalem, sondern mit interkalarem Wachstum zu tun. Da alle Untersuchungen rein

¹⁾ Dijkmann; v. Overbeek 1933; vgl. u. S. 83 ff.

qualitativer Art sind und lediglich das Totalwachstum betrachtet wird, erübrigt sich eine genauere Beschreibung der komplizierten Wachstumsverteilung.

Schmitz konnte zeigen, „daß bei *Grashalmen* überall da, wo Wachstum stattfindet, und nur da, Wuchsstoff nachweisbar ist“ (1933, S. 631). Wuchsstoff aus Koleoptilspitzen beschleunigt das Wachstum junger Internodien. Noch mehr spricht für einen engen ursächlichen Zusammenhang zwischen Wuchsstoff und Wachstum die Feststellung, daß unter gewissen Umständen (nach allseitiger Schwerkraftreizung am Klinostaten) Wuchsstoff in ausgewachsenen Knoten wieder in größeren Mengen auftritt und diese auch wieder zu wachsen beginnen. Bei ausgewachsenen Internodien dagegen läßt sich nie das Wachstum durch Wuchsstoff wieder in Gang setzen¹⁾. —

Oosterhuis (1931) untersuchte das *Stengelwachstum von zwei Asparagusarten*. Er kommt zu dem Resultat, daß dieses „unter dem Einfluß der Endknospen und der Achselknospen stattfindet“. Entfernt man diese, so sinkt das Wachstum fast bis auf Null und die geotropische Reizbarkeit geht verloren; diese wird wiederhergestellt, wenn man die Stengelspitze (bzw. Gelatine, in der eine oder mehrere Spitzen gesteckt haben) wieder aufsetzt. —

Söding (1932 und 1935b) hat mit Hilfe des Avena- und Cephalariatestes an verschiedenen Objekten gezeigt, daß die *junge Infloreszenz* Wuchshormone bildet. Dekapitation ruft starke Wachstumsverminderung hervor, die durch Zufuhr von Avenawuchsstoff teilweise wieder aufgehoben wird (Uyldert 1927). Denselben Erfolg erzielte Nielsen (1930) mit Rhizopin (d. h. Heteroauxin, s. oben S. 21). Wie zu erwarten, führt einseitiges Aufsetzen von Haferkoleoptilspitzen zu negativen Krümmungen des Schaftes.

Über die Wirkung des Wuchsstoffs auf das Wachstum der *Blattstiele* machte G. Mai (1934) einige Beobachtungen gelegentlich seiner Untersuchungen über die Korrelationen zwischen Blattspreite und Stiel. Entspreitete Stiele von Phaseolus-Primärblättern (bzw. Coleusblättern), denen lebende Orchideenpollinien als Wuchsstoffquelle (s. oben S. 14) aufgesetzt worden waren, zeigten gegenüber

¹⁾ Schmitz 1933, S. 629. Es ist nicht ausgeschlossen, daß mit der Chloroform-Extraktionsmethode Thimanns (s. oben S. 27), die Schmitz noch nicht kannte, doch auch Wuchsstoff in den nicht wachsenden Teilen zu finden wäre.

nur entspreiteten Stielen ein bis auf das Doppelte verstärktes Längen- und Dickenwachstum. Abb. 13 stellt den Unterschied im Längenwachstum eines behandelten und nichtbehandelten Stieles dar. Erst vom dritten Tage an tritt er recht deutlich hervor; der Gesamtzuwachs in 8 Tagen beträgt beim Versuchsstiel 33 mm, beim Kontrollstiel nur 17,5 mm.

Obwohl es sich hier [wie auch in den Untersuchungen der Blattbewegungen bei Wuchsstoffzufuhr von Fischnich (1935)] nur um den Einfluß künstlich zugeführten Wuchsstoffs handelt, sind wir doch wohl berechtigt, dies wenigstens als Hinweis zu betrachten auf die Bedeutung, die Wuchsstoff auch normalerweise für das Wachstum des Blattstieles hat, zumal ja in Knospen und jungen Blättern¹⁾ Wuchsstoff nachgewiesen worden ist. —

Über die Beziehungen zwischen Wuchsstoff und Streckungswachstum von *Blattspreiten* und *Blütenteilen* ist nur wenig bekannt. Aus den Mitteilungen Averys (1935) geht hervor, daß im Tabakblatt die Wachstumsverteilung dem Wuchsstoffgehalt proportional verläuft. Dollfuss (1936) fand, daß im Blatt von *Podophyllum peltatum* die „Kuppe“ das Produktions- bzw. Aktivationszentrum für Wuchsstoff darstellt und dieser in den Blattnerven basipetal geleitet wird. Von den Schwellungserscheinungen am Gynostemium der Orchideenblüte wissen wir, daß sie hormonal induziert werden (Fitting 1909 und 1910); sie beruhen auf Zellstreckung, und da das fragliche Pollenhormon an Koleoptilen und anderen Objekten dieselben Erscheinungen hervorruft wie die sonst gebräuchlichen Wuchsstoffpräparate, darf man vermuten, daß man es auch hier mit Wuchsstoffwirkungen zu tun hat²⁾. Ebenfalls auf Zellstreckung

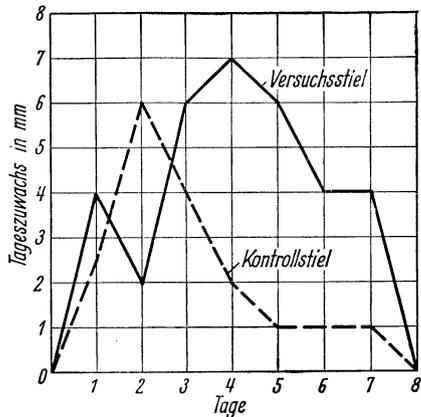


Abb. 13 (G. Mai 1934). Erklärung im Text

¹⁾ V. d. Weij 1933; Thimann u. Skoog 1933, S. 715.

²⁾ Laibach 1932; Laibach u. Maschmann 1933.

beruht das Heranwachsen des Fruchtknotens zur Frucht nach der Befruchtung. Die naheliegende Annahme einer Wachsstoffwirkung von den befruchteten Samenanlagen aus scheint sich in den Untersuchungen von Dollfuss (1936) zu bestätigen: Agar, auf dem eine Zeitlang Stücke aus der Fruchtknotenwand standen, gibt beim Hafer-test keine oder sehr geringe Krümmungen, „Samenknospengar“ dagegen sehr starke. Fruchtknoten, die an Stelle der Samenanlagen mit Heteroauxinpaste versehen waren, „hielten zwar im Wachstum nicht Schritt mit unbehandelten, stellten es aber niemals völlig ein, schrumpften nicht und behielten ihre frischen Farben bei“. Die Versuche erstreckten sich über 6 verschiedene Pflanzenarten.

Zum Abschluß der Betrachtungen über Wachsstoff und Wachstum bei Koleoptilen und Stengelorganen sei noch ein von v. Overbeek (1935) untersuchter Fall erwähnt, in dem gewissermaßen die Natur selbst uns in einem Experiment die Abhängigkeit des Längenwachstums vom Wachsstoff demonstriert: Zwei sehr nahe verwandte Maisrassen unterscheiden sich dadurch voneinander, daß die eine im Gegensatz zur anderen Zwergwuchs (in diesem Falle gehemmt Mesokotylwachstum) zeigt. Auf Grund exakter Versuche ergab sich, daß bei der Zwergform die Ursache für die geringere Längsstreckung vermutlich in einer größeren Inaktivierung des Wachsstoffs in den Koleoptilzellen zu suchen ist. Dies wiederum scheint auf erhöhter Aktivität oxydierender Fermente zu beruhen. Denn erstens stimmt das Verhältnis der Fermentaktivitäten beider Rassen zahlenmäßig sehr gut überein mit dem der Auxinzerstörung in den Geweben beider Formen, und zweitens gelang es v. Overbeek durch Wärmebehandlung, d. h. durch Steigerung der Katalasewirksamkeit, normale Formen künstlich zu Zwergen zu machen, die genau das gleiche physiologische Verhalten zeigten wie die natürliche Zwerg-rasse. —

Eine *vorläufige Zusammenfassung* alles dessen, was wir in diesem Abschnitt über „Wachsstoff und Wachstum bei Koleoptilen und Stengelorganen“ erfahren haben, läßt sich geben mit den Worten F. W. Went's: „Bei der Verlängerung stengelähnlicher Organe höherer Pflanzen ist *Auxin immer am Wachstumsprozeß beteiligt*. D. h. nicht, daß alle Wachstumsphänomene Auxinphänomene sind, sondern nur, daß ein bestimmter Teil eines jeden Wachstumsprozesses durch Auxin reguliert wird“ (1935a, S. 176, übersetzt).

2. Wuchsstoff und Wachstum bei Wurzeln

Die Veranlassung, bei Wurzeln nach Wuchsstoff zu suchen, ergab sich aus dem Wunsch, eine einheitliche Erklärung für die pflanzlichen Tropismen zu finden. So ist es vor allem Cholodny, der 1924 beginnt, im Anschluß an die seit Boysen-Jensen und Paál geläufigen Anschauungen über die Natur der phototropischen Krümmung (s. oben S. 6f. und unten S. 83) eine „hormonale Theorie“ des Wurzelgeotropismus aufzustellen. Wir folgen hier nicht dem historischen Verlauf der Forschung, sondern bemühen uns (wie im vorhergehenden) um eine systematische Darstellung des bis jetzt Bekannten. —

1. Die Wachstumsverteilung bei verschiedenen Wurzeln sehen wir in Abb. 14; sie stimmt prinzipiell für alle überein.

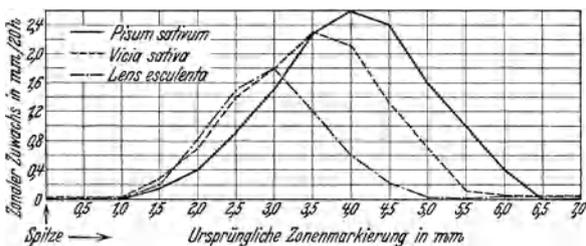


Abb. 14. Wachstumsverteilung bei 10 bis 12 mm langen Keimwurzeln (Du Buy-Nuernbergk III, S. 342)

Die ziemlich kurze Streckungszone liegt dicht hinter der Spitze, wie zum ersten Male von Du Hamel (1758) festgestellt wurde¹⁾. Dort durchlaufen die aus den Teilungen im Spitzenmeristem hervorgegangenen Zellen ihre „große Periode des Wachstums“; das Wachstum der Wurzel als Ganzes ist nicht im eigentlichen Sinne begrenzt.

2. Die Wuchsstoffverteilung in der Wurzel stimmt im großen und ganzen mit der in der Gramineenkoleoptile überein. Abb. 15 zeigt die von Thimann (1934) mit der Chloroformmethode

¹⁾ Du Buy-Nuernbergk III, S. 341.

erhaltenen absoluten Werte für eine Avenawurzel¹). Die vor Thimann von anderen Forschern, teilweise auch mit anderen Objekten erhaltenen Daten fügen sich gut in dieses Ergebnis ein; nur waren die zur Verfügung stehenden Methoden nicht ausreichend, um ein klares Bild zu gewinnen.

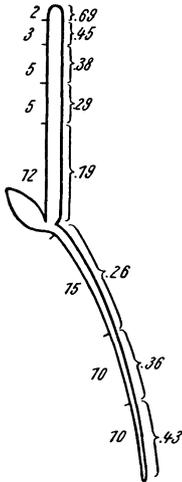


Abb. 15 (Thimann 1934, S. 32). Wuchsstoffverteilung in der Avenakoleoptile und Wurzel. Links: mm; rechts: plant units

So erhielt Cholodny (1928 und 1934) stets nur mit Wurzelspitzen (*Zea Mays*, *Cucurbita pepo*, *Helianthus annuus*) positive Resultate; dicht hinter der Spitze gelegene Teile von Maiswurzeln riefen keine Krümmungen der Avenakoleoptile hervor. Für den Test wurden immer die Pflanzenteile selbst benutzt, da die Agarmethode nie zu Erfolg führte; nur Boysen-Jensen konnte einmal mit Agar, auf dem *Vicia faba*-Wurzelspitzen gestanden hatten, deutliche, wenn auch schwache Krümmungen der Testpflanzen erhalten (1933b, S. 350). Dabei fand er dann, daß Wuchsstoff aus Wurzeln sehr viel besser in Agar übergeht, wenn diesem eine 10%ige Dextroselösung beigemischt ist. Die Dextrose ist durch Mannit ersetzbar; Salzzusatz in bestimmten Mengen wirkt günstig. Auf diese Weise stellte Boysen-Jensen fest, daß

der Wuchsstoffgehalt von der Spitze aus abnimmt und in mehr als 6 mm Entfernung nicht mehr nachzuweisen ist (1933b, S. 349). Wir sehen also eine fortschreitende Annäherung an die zuletzt von Thimann erhaltenen Resultate²).

¹) Neuerdings fand Fiedler (1936) mit der gleichen Methode das Wuchsstoffmaximum im zweiten Zentimeter. Beide Autoren haben aber nur die relativ großen 1-cm-Stücke verglichen. Bezüglich der eigentlichen Spitze fand Gorter (1936) mit der Diffusionsmethode ein deutliches Maximum.

²) Nur Gorter (1932) konnte in Wurzelspitzen von *Zea Mays* und *Pisum* Wuchsstoff weder durch direktes Aufsetzen der Spitzen auf Avenakoleoptilen noch mit Hilfe der Diffusion in Agar oder nassen Sand nachweisen. Cholodny (1933) hat die Gorterschen Versuche einer ausführlichen Kritik unterzogen und auf verschiedene methodische Fehler hingewiesen. Ein näheres Eingehen auf die Gorterschen Versuche erübrigt sich, da zahlreiche spätere Untersuchungen das Vorhandensein — wenn auch nicht die Bildung! — von Wuchsstoff in der Wurzelspitze der verschiedensten Pflanzen einwandfrei erwiesen haben (Cholodny, Boysen-Jensen, Thimann, Fiedler).

Da man Wuchsstoff anfangs nur in der Wurzelspitze nachweisen konnte und dort auch später stets die größten Mengen fand, lag es nahe, auch hier die Spitze als

3. Wuchsstoffbildungsort anzunehmen. Diese Meinung hat vor allem Cholodny seit 1924 im Zusammenhang mit seiner unten zu besprechenden Theorie des Wurzelgeotropismus vertreten. Den eindeutigen Nachweis einer wirklichen Wuchsstoffbildung in der Spitze hat er aber, wie Fiedler (1936) mit Recht betont, nicht gebracht. So haben denn auch verschiedene Forscher die Annahme einer Wuchsstoffversorgung der Wurzel vom Samen aus zu stützen versucht. Da ist zunächst Gorter (1932) zu nennen (s. Anm. 2, S. 48!), ferner F. W. Went (1932). Dieser findet, daß ein basipetaler Wuchsstofftransport in der Wurzel nicht mit seinen Polaritätsbetrachtungen in Einklang zu bringen sei. Wir werden noch sehen, daß die Went'sche Auffassung der pflanzlichen Polarität durchaus nicht so gut begründet ist, daß man solch weittragende Konsequenzen daraus ziehen dürfte. Auch gelingt es Went nicht, die von Cholodny beobachtete (unten näher zu erörternde) Wirkung der Dekapitation und künstlichen Wuchsstoffzufuhr auf das Wurzelwachstum durch „Wegdiffundieren“ des Wuchsstoffs und „Blockierung der Wundfläche“ (1932, S. 546) zu erklären¹). Thimann (1934) bezweifelt die Wuchsstoffbildung in der Wurzelspitze auf Grund folgender Überlegung und Tatsachen: Wenn die Wurzelspitze fortwährend Wuchsstoff produziert, so muß sich bei länger dauernder Diffusion in Dextroseagar mehr Wuchsstoff aus einer bestimmten Spitzenanzahl gewinnen lassen als bei Extraktion dieser Spitzen mit Chloroform, wobei ja nur die augenblicklich vorhandene Menge erfaßt wird²). Tatsächlich fand Thimann nun aber bei Extraktion seiner Avenawurzeln mit Chloroform stets größere Wuchsstoffmengen als bei Diffusion in Dextroseagar. Er schloß daraus, daß entweder gar keine Wuchsstoffproduktion in der Wurzelspitze stattfindet oder doch unter ganz anderen Bedingungen als in der Koleoptilspitze (1934, S. 34).

Die Versuche wurden von Boysen-Jensen (1936) wiederholt, wobei sich merkwürdigerweise genau das Gegenteil herausstellte:

¹) Vgl. hierzu noch Cholodny 1934, S. 526.

²) Vgl. das auf S. 29 über die Koleoptilspitze Gesagte.

Die Wuchsstoffmenge, die in 20 Std. aus den äußersten 4 mm einer Vicia-Wurzelspitze in Dextroseagar übergang, war etwa 21 mal so groß wie die mit Chloroform daraus extrahierbare¹⁾. Boysen-Jensen gibt keine Erklärung für die Verschiedenheit in den nach der gleichen Methode gewonnenen Resultaten. Vielleicht ist sie, abgesehen von der Verschiedenheit der benutzten Pflanzenart, in folgendem zu suchen:

Boysen-Jensen teilte die 4 mm langen Spitzen in zwei Hälften; der Transportweg bis zum Agar war also höchstens 2 mm lang. Thimann dagegen benutzte 10 mm lange Spitzen; abgesehen davon, daß der Transportweg so bedeutend verlängert wurde, ist zu beachten, daß isolierte Wurzelspitzen unter geeigneten Bedingungen noch beträchtlich wachsen können²⁾, wobei ein Wuchsstoffverbrauch stattfinden würde. Leider gibt Thimann nur an, daß seine in der feuchten dunklen Kammer bei 25° gehaltenen Spitzen auch nach 72 Std. noch nicht ausgetrocknet waren und in „good condition“ waren (1934, S. 32); eventuelle Zuwachse mögen ihm entgangen sein. Hier wäre eine nochmalige Nachprüfung nötig.

Jedenfalls sprechen die letzten Ergebnisse Boysen-Jensens sehr für eine Wuchsstoffbildung in der Wurzelspitze, und alles ähnelt durchaus dem Befund an der Haferkoleoptile. Nur scheint der absolute Betrag an Wuchsstoff in der Wurzel durchweg geringer zu sein³⁾.

Wie nun aber die scheinbare Wuchsstoffproduktion in der Koleoptilspitze nach Pohl von der Zufuhr einer inaktiven Wuchsstoffform aus dem Samen abhängt, so scheint nach einer neueren Arbeit von Fiedler (1936) auch die Wurzelspitze durchaus nicht unabhängig vom Samen bzw. den oberirdischen Teilen der Pflanze Wuchsstoff produzieren zu können! Fiedler arbeitete mit isolierten Wurzeln in keimfreier Nährlösung. 2 mm lange Maiswurzelspitzen wurden teils mit der Dextroseagarmethode (Boysen-Jensen 1933, s. oben S. 48) auf ihren Wuchsstoffgehalt geprüft, teils wurden sie in der Nährlösung weitergezüchtet. Der Wuchsstoff einer Ausgangsspitze rief im Avenatest Krümmungen von durchschnittlich 25° hervor.

1) Boysen-Jensen 1936, S. 20; bestätigt durch Nagao (1936).

2) Czaja 1935b, S. 222.

3) Dies wird ein Hauptgrund für den negativen Ausfall der Versuche Gorters gewesen sein (s. oben S. 48, Anm. 2).

Aus den weitergezüchteten Spitzen waren nach 6 Tagen 35 mm lange Wurzeln geworden, deren Wachstum, falls sie in der Lösung belassen wurden, noch länger fort dauerte. Wurden nun von den 35 mm langen Wurzeln 2 mm lange Spitzen mit derselben Methode wie die Ausgangsspitzen auf Wuchsstoff geprüft, so zeigte sich, daß *sämtliche Agarwürfel wuchsstofffrei* blieben, obwohl bis zu 8 Spitzen auf je einem Würfel gestanden hatten! Der in den Ausgangsspitzen vorhandene Wuchsstoff war also — soweit nachweisbar¹⁾ — verschwunden, ohne daß neuer gebildet worden wäre. Tabelle 2 (nach Fiedler 1936, S. 421, Tabelle 10) zeigt den Zeitpunkt des Verschwindens des Wuchsstoffs an. Die Krümmungsgrade sind Durchschnittswerte aus je 25 Testkoleoptilen.

Tabelle 2

Zeit nach Beginn der Kultur	Länge der Wurzeln	Wuchsstoffgehalt von 2 Maiswurzelspitzen im Avenatest
Std.	mm	Grad
0	2	23,4
24	7	3,2
48	10	0,0
72	15	0,0

Parallelversuche an isolierten Pisum- und Vicia Faba-Wurzeln zeigten, daß auch bei diesen sowohl der Spitzenwuchsstoff als auch der Gesamtwuchsstoff²⁾ nach der Isolierung dauernd abnehmen (bei Vicia in 9 Std. von 41° auf 4°). Fiedler zieht aus seinen Versuchen den Schluß: „Die Wurzelspitze produziert keinen Wuchsstoff“ (S. 421)³⁾; dieser muß vielmehr aus dem Samen in die Wurzel gelangt sein.

¹⁾ Vgl. unten S. 58.

²⁾ Letzteres ist wichtig, denn das Verschwinden des Wuchsstoffs aus der Spitze könnte ja eventuell darauf beruhen, daß er sich während des Wachstums auf das ganze Wurzelstück verteilt.

³⁾ Gegen die Beweisführung von Boysen-Jensen (1936) und Nagao (1936) führt Fiedler — vielleicht mit Recht — an: Der „rein mengenmäßige Unterschied, wie er sich durch die verschiedenen Methoden der Extraktion des Wuchsstoffs ergeben kann, kann nicht als Beweis für die Wuchsstoffproduktion der Spitze herangezogen werden“ (S. 427), denn es ist weder er-

Bestünde nun nicht aber doch noch die Möglichkeit, daß die Wurzelspitze, ähnlich wie oben für die Koleoptilspitze angenommen wurde, wenigstens die Rolle eines Wuchsstoff-„Aktivators“ oder dergleichen spielt? Anderenfalls wäre der in Abb. 15 (S. 48) dargestellte Wuchsstoffreichtum der Spitze nur durch eine Stauung des Wuchsstoffs dort zu erklären. Dieselbe Wuchsstoffanhäufung müßte dann aber, wie Boysen-Jensen (1936) mit Recht bemerkt, auch nach Dekapitation oberhalb der Wunde eintreten. In Wirklichkeit nimmt aber der Wuchsstoffgehalt der auf die 2 mm weit entfernte Spitze folgenden 4 mm im Laufe der Zeit fortschreitend ab (1936, S. 21). Aus alledem — in Verbindung mit der weiter unten zu betrachtenden Bedeutung der Wurzelspitze beim Geotropismus — scheint hervorzugehen, daß die Wurzelspitze, wenn sie auch nicht in der Lage ist, selbständig Wuchsstoff zu produzieren, doch eine ausgezeichnete Rolle bei der Versorgung der Wurzel mit aktivem Wuchsstoff spielt. Dem würde die Feststellung Nagaos (1936) einer vorzugsweise basipetalen Leitung von aktivem Wuchsstoff in Wurzelzylindern von *Vicia Faba* sich gut einfügen. — Wie steht es nun mit der

4. Bedeutung des Wuchsstoffs für das Wachstum der Wurzel? In Anbetracht der besonderen Bedeutung der Spitze für die Wuchsstoffversorgung der Wurzel, darf man, ähnlich wie bei der Koleoptile, vermuten, daß bereits Dekapitationsversuche darüber einigen Aufschluß geben.

Die älteren Beobachtungen über den Einfluß der Dekapitation auf das Wurzelwachstum¹⁾ sind nicht eindeutig. Einige Forscher fanden keinen Unterschied im Wachstum normaler und dekapiertier Wurzel [z. B. Prantl (1874)]; andere stellten Wachstumsverringernach Entfernung der Spitze fest (Molisch 1883; Simon 1904 und Nemeč 1905, sobald mehr als 0,75 mm der Spitze entfernt war);

wiesen, daß das Salzsäure-Chloroform-Gemisch den Wuchsstoff restlos auszieht, noch daß die Weiterverarbeitung quantitativ ist! Zu beachten bleibt allerdings, daß die Chloroformmethode sich allgemein als besonders ergiebig erwiesen hat. Fiedlers Feststellung, daß diese bei Maiswurzeln ganz versage, konnte kürzlich von Boysen-Jensen (1937) als falsch erwiesen werden. Dieser fand einen Wuchsstoffgehalt von 0,4 bis 0,6 WAE (s. oben S. 10) pro 100 g Trockensubstanz.

¹⁾ Zusammenstellung bei Du Buy-Nuernbergk III, S. 343f.

Wiesner (1884) fand, daß dekapitierte Wurzeln in Luft langsamer, in Wasser aber schneller wachsen als normale, hierbei ist zu beachten, daß die Wachstumsvermehrung einfach auf der erleichterten Wasseraufnahme beruhen kann, so daß über den Spitzeneinfluß hieraus nichts zu entnehmen ist. Cholodny (1926) ließ dann die Wurzeln in wasserdampfgesättigter Luft wachsen und fand, daß 1 bis 1,5 mm weit dekapitierte Wurzeln von *Lupinus* in 4 bis 5 Std. einen 12% größeren Zuwachs haben als unverletzte Kontrollen. Bünning (1928), Nielsen (1930) und Amlong (1933, S. 235) konnten dies bestätigen¹⁾. Wie ist das zu erklären?

Bereits 1924 hatte Cholodny den Einfluß von Koleoptilwuchsstoff auf 1 bis 1,5 mm weit dekapitierte 3 bis 6 cm lange Maiswurzeln untersucht und gefunden, daß dieser

erstens die durch Dekapitation verlorengegangene positive geotropische Krümmungsfähigkeit wiederherstellt und

zweitens das Wachstum des Wurzelstumpfes bedeutend verringert (in 3 bis 4 Std. um 36% gegenüber den Kontrollen).

Daraus zog Cholodny den Schluß, daß die Wachstumsbeschleunigung nach Dekapitation auf dem Fortfall des von der Spitze ausgehenden, *das Wurzelwachstum hemmenden Wuchsstoffeinflusses* beruhe! Da die schon erwähnten weiteren Arbeiten Cholodnys (1928 und 1934), Boysen-Jensens (1933) usw. eindeutig das Vorkommen von Wuchsstoff in der Wurzelspitze nachgewiesen haben, erhielt dieser anfangs rein hypothetische Schluß immer größere Berechtigung, zumal dann Cholodny (1929) an dekapitierten Wurzeln von *Lupinus angustifolius* auch mit *Wurzelspitzen* Wachstumshemmung erzielte. Spätere Beobachtungen zeigten stets

¹⁾ Gorter (1932) fand bei *Pisum*- und Maiswurzeln keinen Einfluß der Dekapitation (1 mm) auf das Wachstum. Man vergleiche die Kritik dieser Versuche durch Cholodny (1933). Zur Erklärung der abweichenden älteren Befunde darf man vielleicht anführen,

1. daß die Wachstumsänderung immerhin ziemlich gering ist,
2. daß die dekapitierte Wurzel ein äußerst empfindliches und „launenhaftes“ Objekt ist (Cholodny 1929, S. 470) und z. B. auf die Verwendung eines weniger scharfen Messers mit ganz bedeutender Wachstumshemmung reagiert (Nielsen 1930, S. 176),
3. vgl. S. 59.

die gleiche Wirkung künstlicher Wuchsstoffzufuhr: Nielsen (1930) studierte den Einfluß seiner Rhizopinlösung (s. oben S. 15) auf das Wachstum dekapitierter und intakter Wurzeln. Bei beiden hörte das Wachstum in der Lösung nach 20 bis 30 Min. fast ganz auf; bei schwächeren Konzentrationen war die Hemmung geringer, aber ein Wirkungsumschlag zu schließlicher Wachstumsförderung trat nicht ein. Boysen-Jensen (1933) fand, daß die Wachstumsgeschwindigkeit intakter 3 bis 4 cm langer *Vicia faba*-Wurzeln in der von ihm angewandten Lösung (Wuchsstoff aus *Aspergillus niger*-Kulturen, Konzentration 2 WAE pro 100 ccm) auf die Hälfte herabgedrückt wird. Um dieselbe Wirkung an dekapitierten Wurzeln mit Wuchsstoffagar zu erzielen, ist eine etwa 25mal so große Konzentration nötig. Boysen-Jensen vermutet, daß durch die Verwundung das Eindringen des Wuchsstoffs erschwert ist. Nachdem dann Kögl und Mitarbeiter (1934, 12. Mitt.) auch noch den hemmenden Einfluß von reinem Auxin-a und Heteroauxin auf Avenawurzeln gezeigt hatten, fand man sich ziemlich allgemein mit der merkwürdigen Tatsache ab, daß Wuchsstoff eben auf Wurzeln in genau entgegengesetztem Sinne einwirke als auf Stengelorgane. Der Wuchsstoff schien für die Wurzel ein „Hemmstoff“ zu sein! —

Den ausführlichsten und gewagtesten theoretischen Versuch, die Wuchsstoffwirkung auf Sproß- und Wurzelwachstum trotzdem noch nach einheitlichen Gesichtspunkten zu erklären, bringen die Arbeiten Czajas aus dem Jahre 1935. Da die sich streckenden Wurzelzellen nicht grundsätzlich anders strukturiert sind als die betreffenden Stengelzellen, müssen wir, so sagt Czaja, auf jeden Fall zunächst die Annahme einer an und für sich wachstumsfördernden Wirkung des Wuchsstoffs auch auf das Wurzelwachstum übertragen. Der weitere Gedankengang ist kurz folgender:

Erstens: Es besteht kein Grund gegen die Annahme, daß auch das erhebliche Wachstum dekapitierter Wurzeln auf der Wirkung von Wuchsstoff beruht; dieser kann nur aus den oberirdischen Teilen der Pflanze stammen.

Zweitens: Auch die isolierte Wurzelspitze kann bei geeigneter Ernährung, vermutlich unter dem Einfluß des sicher erwiesenen basipetalen Wuchsstoffstromes, zu ganz erstaunlicher Länge heranwachsen; die normale ganze Wurzel führt also gewissermaßen ein

„Kompromißdasein mit (im Vergleich zu den isolierten Teilen) gehemmter Wachstumsgeschwindigkeit“.

Drittens: Das gesamte Verhalten der Wurzel beruht möglicherweise auf dem Vorhandensein zweier entgegengesetzt gerichteter Wuchsstoffströme, welche an und für sich beide das Wachstum fördern, sich aber „gegenseitig in bestimmtem Grade in ihrer Wirkung hemmen!“ Der positive Geotropismus (vgl. unten, S. 93) käme dann dadurch zustande, daß infolge der Wuchsstoffablenkung zur Unterseite der horizontal gelegten Wurzel die gegenseitige Hemmung der beiden Wuchsstoffströme sich dort verstärkte, was ein verringertes Wachstum der Unterseite, d. h. Abwärtskrümmung zur Folge hat.

Da die Vorstellungen Czajas durch verschiedene sogleich zu besprechende Arbeiten des folgenden Jahres (1936) überholt sind, erübrigt sich hier ein weiteres Eingehen auf die Schwierigkeiten der Theorie sowie auf die Tatsachen, die Czaja zu ihrer Stütze anführt. Zum Teil werden wir darauf noch in anderem Zusammenhang zurückkommen (vgl. Kap. 10). —

Die in den Arbeiten von Fiedler, Amlong und Geiger-Huber und Burlet (sämtlich 1936) unabhängig voneinander gelungene vorläufige experimentelle Klärung des Zustandekommens der doppel-sinnigen Wuchsstoffwirkung in Sproß und Wurzel ist so wenig überraschend, daß man sich wundern muß, wie solch komplizierte Theorien wie die von Czaja überhaupt aufgestellt werden konnten, ehe nicht der von den genannten Forschern eingeschlagene Weg erprobt war. Das ganze Problem ist, wie sich gezeigt hat, „eine Frage der Quantität“ (Geiger-Huber und Burlet, S. 244)!

Bereits Nielsen (1930) fand, wie auf S. 54 erwähnt, daß die Hemmung des Wurzelwachstums bei niedrigeren Konzentrationen künstlich zugeführten Wuchsstoffs geringer wird (vgl. auch Faber 1936). Später sind dann verschiedentlich Schwellenwerte (meist für Heteroauxin) bestimmt worden, bis zu denen herab noch eine Wachstumshemmung zu beobachten war: Bei Avena 1 : 100 Millionen durch Kögl und Mitarbeiter (1934c, Korrektur der ursprünglichen Angabe auf S. 121) und 3 : 100 Millionen durch Lane (1936); für Githago fand Meesters (1936) eine Hemmung noch bei einer Verdünnung von 1 : 2 Milliarden (zit. nach Jost 1937, S. 98). Diese Abnahme in der Intensität der Wirkung mit der Konzentration ist

etwas Selbstverständliches und bei Wurzeln und Stengelorganen gleichermaßen, wenn auch natürlich in entgegengesetztem Sinne, zu beobachten. Boysen-Jensen (1936) warf nun die Frage auf, ob nicht vielleicht die Wurzel eine so starke Empfindlichkeit für Wuchsstoff besitze, daß bei ihr eine Wachstumsförderung erst

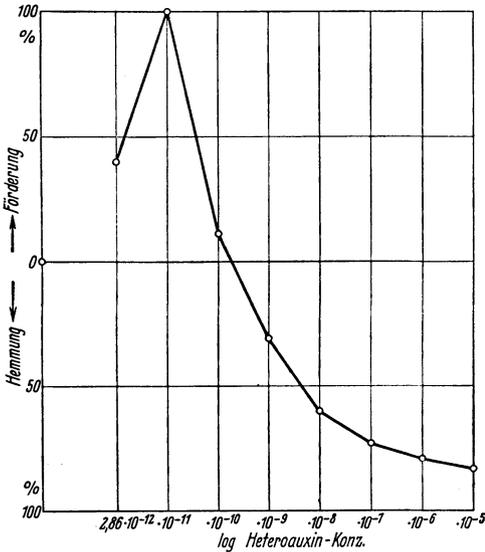


Abb. 16. Abhängigkeit der Wuchsstoffwirkung auf isolierte Maiswurzeln von der Wuchsstoffkonzentration

eintrete bei Konzentrationen, die noch unterhalb der für die Hemmungswirkung gefundenen Schwellenwerte liegen!

Die Antwort auf diese Frage gibt Abb. 16 (aus Geiger-Huber und Burlet 1936, Abb. 3):

Die Kurve zeigt, daß tatsächlich „zwischen den Heteroauxinkonzentrationen $2,86 \times 10^{-5}$ molar und $2,86 \times 10^{-10}$ molar die ‚hemmende‘ Wirkung nachläßt und abgelöst wird durch eine ‚fördernde‘, die ihr Maximum, 100% Förderung, erreicht bei $2,86 \times 10^{-11}$

molar (= 0,005 γ pro Liter)“. Bei noch geringeren Konzentrationen läßt die Wachstumsförderung wieder nach und ist schließlich bei einer $2,86 \times 10^{-14}$ molaren Lösung nicht mehr nachweisbar (Geiger-Huber und Burlet 1936, S. 241ff.). Diese Resultate wurden gewonnen an isolierten, in steriler Nährlösung gezogenen Zea Mais-Wurzeln. Der Wuchsstoff wurde in der Nährlösung geboten.

Ungefähr gleichzeitig erhielt Fiedler (1936) an demselben Objekt Förderung des Wurzelwachstums durch 0,1 γ Heteroauxin pro Liter sowie durch sehr schwach konzentrierte Extrakte aus wuchsstoffhaltigen Pflanzenteilen bzw. Mikroorganismen. Die Konzentration von 0,1 γ pro Liter entspricht in der Größenordnung sehr gut den von Geiger-Huber und Burlet angegebenen Werten. „Zwischen

$2,86 \times 10^{-5}$ molar und $2,86 \times 10^{-10}$ molar“ ist, wie sich leicht nachrechnen läßt (Molekulargewicht des Heteroauxins = 175), gleichbedeutend mit: zwischen 5000 γ und 0,05 γ pro Liter!

Auch die mit ganz anderer Methodik von Amlong (1936) an dekapitierten *Vicia faba*-Wurzeln durchgeführte Untersuchung ergab eine Wachstumsförderung bei Anwendung von 10^{-9} normaler β -Indolylessigsäurelösung (= 175×10^{-9} g pro Liter = 0,175 γ pro Liter!).

Es darf also wohl als sicher¹⁾ gelten, daß künstliche Zufuhr von Wuchsstoff in Konzentrationen, die in der Nähe von 0,1 γ Heteroauxin pro Liter liegen, das Wurzelwachstum in gleicher Weise fördernd beeinflußt, wie es bereits für Koleoptilen und Stengelorgane bei Anwendung höherer Konzentrationen seit langem bekannt ist²⁾.

Was folgt nun daraus für die Bedeutung des organeigenen Wuchsstoffs für das Wachstum der Wurzel? Für die ältere Theorie (Chododny usw.) war das Vorhandensein des wachstumshemmenden „Wuchsstoffs“ in der trotzdem kräftig wachsenden Wurzel ein im Grunde unlösbares Paradoxon. Jetzt aber darf man annehmen, daß „die Wurzeln wachsen, weil sie den Wuchsstoff in einer wachstumsfördernden Menge enthalten“ (Geiger-Huber und Burlet 1936)! Aus den oben (S. 47f., vgl. Abb. 15) erwähnten Bestimmungen Thimanns (1934) haben Geiger-Huber und Burlet berechnet,

¹⁾ Im Gegensatz zu den drei oben erwähnten quantitativ aufs beste übereinstimmenden Ergebnissen fanden Jost und Reiss (1937) bei Lupinen- und Maiswurzeln mit 10^{-10} bzw. 10^{-11} g (d. i. 0,0001 bzw. 0,00001 γ) pro Liter noch Wachstumshemmung! Sie beobachteten aber das Wachstum *sofort* nach der Wuchsstoffgabe mit dem Horizontalmikroskop, während Fiedler und Geiger-Huber und Burlet den Gesamtzuwachs nach mehreren Tagen verglichen und Amlong die nach dreistündiger einseitiger Wuchsstoffzufuhr auftretenden Krümmungen maß. Da Jost und Reiss von „Andeutungen späterer Förderung“ (1937, S. 86) und großer Streuung der erhaltenen Werte (1936, S. 357 bis 361) sprechen, scheint ein direkter Widerspruch zu den übrigen Autoren nicht zu bestehen.

²⁾ Geiger-Huber und Burlet machen darauf aufmerksam, daß vielleicht auch bei der Wuchsstoffwirkung auf die Koleoptile ein ähnlicher Umschlag wie bei der Wurzel eintreten würde, wenn man einen entsprechend weiten Konzentrationsbereich verfolgte. Went (1928) variierte nur um das 10fache, Nielsen (1930) um das 500fache, Geiger-Huber und Burlet dagegen um das 500000000fache!

daß in der Avenawurzelspitze auf 10 mm etwa $4,3 \times 10^{-10}$ g Wuchsstoff (als Heteroauxin berechnet) kommen. Das stimmt in der Größenordnung auffallend überein mit den fördernden Konzentrationen in Abb. 16¹⁾! Dies, wie auch das Auftreten des ausgeprägten Optimums in der Wirkungskurve bei geringsten Wuchsstoffkonzentrationen, führt Geiger-Huber und Burlet zu dem Schluß, daß der *Wuchsstoff für das Wachstum der Wurzel* genau so *notwendig* sei wie für das Koleoptilwachstum (1936, S. 245).

Demgegenüber steht die bereits mitgeteilte Feststellung Fiedlers (1936, s. oben S. 51), daß isolierte Maiswurzeln *ohne* jeden nachweisbaren Wuchsstoffgehalt wachsen! Bezüglich der Bedeutung des tatsächlich in der Wurzel vorhandenen Wuchsstoffs kann Fiedler nur sagen, daß sie „zunächst ungeklärt“ sei (1936, S. 430). Wenn man nun aber bedenkt, welch geringe Wuchsstoffmengen zur Förderung des Wurzelwachstums ausreichen²⁾, wird man gut daran tun, in Fiedlers Feststellung den Ton auf das Wort „nachweisbar“ zu legen! Es ist durchaus möglich, ja sogar wahrscheinlich, daß Fiedlers Wurzeln eben doch noch genügend Wuchsstoff enthielten. Die Wentsche Testmethode erlaubt nur den Nachweis von 4×10^{-12} g Heteroauxin (falls überhaupt eine Krümmung von 1^0 noch festgestellt werden kann!), und die Wurzel reagiert nach Geiger-Huber und Burlet noch auf 1×10^{-12} g mit Wachstumsförderung! Selbst wenn der in der Wurzel enthaltene Wuchsstoff quantitativ extrahiert worden wäre und restlos im Test zur Wirkung käme, wäre also die Nachweisbarkeit der noch wachstumsfördernden Menge unsicher³⁾!

1) Daß es sich das eine Mal um absolute Mengen, das andere Mal um Konzentrationen handelt, wird von Geiger-Huber und Burlet nicht weiter beachtet.

2) Geiger-Huber und Burlet versuchen die ungeheuer große Empfindlichkeit der Wurzel für Wuchsstoff ein wenig anschaulich zu machen, indem sie fragen, „wie groß die Wassermenge sein müßte, um ein Gramm Heteroauxin bis zur Unwirksamkeit zu verdünnen. Diese Wassermenge beträgt 200 Milliarden Liter und benötigte zur Herbeischaffung 400 000 Eisenbahnzüge zu je 50 Wagen, deren jeder mit 10 Tonnen Wasser beladen ist“ (1936, S. 247)!

3) Selbst die neueste Verfeinerung der Methode durch Skoog (1937) würde hier wohl noch keine wesentliche Hilfe bringen! Vgl. oben S. 9, Anm. 1.

Zum Schluß unserer Betrachtungen über Wuchsstoff und Wurzelwachstum sei noch eine Bemerkung von Geiger-Huber und Burlet (1936, S. 247) erwähnt: Die Kurve in Abb. 16 zeigt, daß kleine Änderungen in der Wuchsstoffmenge große Wachstumsänderungen zur Folge haben. Das könnte vielleicht mit ein Grund sein für die vielfachen Widersprüche, die sich bei der Untersuchung der Beziehung zwischen Wuchsstoff und Wurzelwachstum speziell bei Dekapitationsversuchen ergeben haben.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Obwohl auch heute noch manche Schwierigkeiten in der Deutung einzelner Tatsachen bestehen, ist doch das über 10 Jahre dauernde Problem einer grundsätzlich verschiedenen Wirkung des Wuchsstoffs in Sproß und Wurzel beseitigt. Es gibt auch für die Wurzel einen großen Konzentrationsbereich, innerhalb dessen der Wuchsstoff das Wachstum fördert. Es scheint, daß die in der Wurzel tatsächlich vorhandene, vermutlich von der Spitze in aktiver Form bereitgestellte Wuchsstoffmenge innerhalb dieses Bereiches liegt, allerdings — wie auch die geringe Wachstumsförderung nach Dekapitation vermuten läßt — wohl ein wenig *über* dem Optimum. Es besteht kein Grund gegen die Annahme, daß Wuchsstoff am Wurzelwachstum genau so entscheidend beteiligt ist wie am Wachstum der Sproßorgane.

Fünftes Kapitel

Der „Mechanismus“ der Wuchsstoffwirkung

Die rechte Vorstellung vom eigentlichen Wesen der Wuchsstoffwirkung ist eng verknüpft mit einer entsprechenden Kenntnis der Ordnung der Teilvorgänge beim Streckungswachstum der Zelle. Wenn wir wüßten, welcher Teilvorgang der primäre ist und die anderen nach sich zieht, so wüßten wir damit, wo die Wuchsstoffwirkung einsetzt, denn das Streckungswachstum wird ja vom Wuchsstoff induziert. Aus demselben Grunde kann aber andererseits auch eine direkte Untersuchung der primär in der Zelle durch Wuchsstoffzufuhr hervorgerufenen Veränderung uns zur Erkenntnis des primären Teilvorgangs beim Wachstum führen. Beide Wege sind in der Forschung beschritten worden; wir werden sie in ihren wichtigsten Schritten verfolgen müssen, selbstverständlich nicht im

Sinne einer auch nur einigermaßen vollständigen geschichtlichen Übersicht über die seit Sachs¹⁾ vertretenen Theorien über die „Mechanik des Wachsens“, sondern in systematischer Darstellung der sachlich wichtigsten Zusammenhänge.

Wir wollen uns deshalb zunächst auf Grund der oben (S. 23) gegebenen kurzen Charakteristik des Streckungswachstums die denkbaren Möglichkeiten seines Zustandekommens vergegenwärtigen; alle diese sind irgendwie zu Theorien ausgebaut worden. Weiterhin werden wir aus der großen Zahl experimenteller Untersuchungen einige betrachten, die für eine Entscheidung zwischen den verschiedenen Möglichkeiten am wichtigsten sind. Ein ganz klares Endergebnis sehen wir zwar heute noch nicht, aber einen etwas tieferen Einblick als zur Zeit der ersten Wachstumstheorien haben wir doch gewonnen.

In diesem Kapitel werden nicht — wie im vorigen — Stengelorgane einerseits und Wurzeln andererseits gesondert behandelt. Es werden lediglich zum Schluß einige besondere Bemerkungen über die Wurzeln nötig sein. Die Untersuchungen über den Mechanismus des Wachstums im allgemeinen wie der Wuchsstoffwirkung im besonderen sind entweder angestellt worden unter der naheliegenden Voraussetzung, daß bei Stengelorganen und Wurzeln keine prinzipiellen Unterschiede bestehen — alle älteren Untersuchungen —, oder aber man sah von den Wurzeln ausdrücklich ab und beschränkte sich auf Stengelorgane.

1. Die denkbaren Möglichkeiten des Zellstreckungsmechanismus

Die entscheidenden Veränderungen einer Zelle beim Streckungswachstum bestehen — abgesehen von den experimentell kaum faßbaren des lebenden Protoplasmas, unter dessen Leitung ja das ganze Wachstum vor sich geht — in Oberflächenvergrößerung und Substanzvermehrung²⁾ der Membran einerseits und Wasseraufnahme des

1) 3. und 4. Aufl. d. Lehrb. f. Botanik 1872 und 1874.

2) Auf die Frage, ob die Substanzvermehrung durch *Intussuszeption* oder *Apposition* stattfindet, kann hier nicht weiter eingegangen werden. Während die Apposition mehr der Verdickung der Membranen dient, scheint bei der Streckung jugendlicher Zellhäute die *Intussuszeption* die Hauptrolle zu spielen, so daß in der Wuchsstoffliteratur nur von ihr die Rede ist.

Zellinhalts andererseits. Jeder dieser Teilvorgänge könnte der primäre¹⁾ sein, so daß sich folgende Möglichkeiten ergeben:

Erstens: Angenommen, die für das Wachstum nötige Wasseraufnahme der Zelle werde ermöglicht durch eine Änderung der Eigenschaften des Zellinhaltes. Hier kann entweder

a) das Plasma [Änderung der kolloidalen Eigenschaften im Sinne zunehmender Hydratation²⁾],

b) der Zellsaft [Erhöhung des osmotischen Wertes und damit der Saugkraft der Zelle³⁾]

der Hauptträger der ersten Veränderung sein; diese hätte in jedem Falle Wasseraufnahme und damit Erhöhung des Binnendruckes zur Folge. Dadurch würde die Membran entweder reversibel (elastisch) oder irreversibel (plastisch) gedehnt. Intussuszeption würde im ersteren Falle die Dehnung fixieren und im letzteren Falle die überdehnte Wand entspannen und weitere Dehnung ermöglichen müssen⁴⁾.

Zweitens: Es wäre aber auch möglich, daß sich primär der Zustand der *Membran* ändert. Dabei könnte

a) Intussuszeption,

b) Erhöhung der plastischen Dehnbarkeit,

c) Erhöhung der elastischen Dehnbarkeit

das Entscheidende sein. In jedem Falle würde bei unverändertem Zellinhalt [nach der Gleichung: Saugkraft der Zelle = Saugung des Zellinhaltes — Wanddruck⁵⁾] die Saugkraft der Zelle steigen, so daß Wasseraufnahme erfolgen müßte.

¹⁾ Von „primärem Teilvorgang“ ist hier stets in demselben Sinne die Rede wie überall in der diesbezüglichen Literatur. Streng genommen wäre der Ausdruck nicht zulässig, da die fraglichen Einzelvorgänge beim Wachsen als *Lebensvorgänge* irgendwie vom lebenden Plasma induziert und daher stets sekundär sind. Es handelt sich also hier und im folgenden gewissermaßen um den „primären“ unter den zahlreichen sekundären Vorgängen.

²⁾ Borowikow 1913 und 1914; Strugger 1932, 1933, 1934.

³⁾ De Vries 1879—1888, Op. coll. I, S. 510.

⁴⁾ Sachs 1874, S. 762.

⁵⁾ Ursprung und Blum 1920.

Drittens: Schließlich könnten auch die unter erstens und zweitens getrennt angeführten Vorgänge, z. B. Binnendrucksteigerung und Dehnbarkeitserhöhung, gleichzeitig zusammenwirken.

2. Experimentelle Untersuchungen

Zur Prüfung der soeben angeführten Möglichkeiten sind seit De Vries¹⁾ zwei Wege eingeschlagen worden: Einmal die „Vergleichung der Wachstumsgröße der aufeinanderfolgenden Zonen des wachsenden Teiles mit den anderen Eigenschaften derselben Zonen“ (Heyn 1931) und zweitens Beobachtung der bei künstlich erzeugten Wachstumsunterschieden (Wuchsstoffzufuhr, Beeinflussung durch Temperaturänderung usw. oder auch tropistische Reizung) auftretenden sonstigen Unterschiede (in Dehnung, Turgor, Plasmaviskosität usw.). „Der wichtigste, freilich auch am schwierigsten zu fassende Punkt“ (Overbeck 1926) bei derartigen Untersuchungen ist die Feststellung, welche von den beim Wachstum stets gleichzeitig und nebeneinander auftretenden Veränderungen des Zellinhaltes und der Membran als *Ursache* und welche als *Folge* des sichtbaren Wachstums aufzufassen sind.

a) Die Änderung der Eigenschaften des Zellinhaltes

Der Grundgedanke der Sachsschen Theorie, daß die Größe der Dehnung der Zellmembran primär das Wachstum bestimme, wird von De Vries dahin erweitert und näher bestimmt, daß diese Dehnung zustande komme durch eine „stetige Produktion osmotisch wirksamer Stoffe im Saft der Zellen“ (Op. coll. I, S. 510) und daß wachstumsbeschleunigende äußere und innere Ursachen diese Produktion osmotisch wirksamer Stoffe beschleunigen.

Diese Vorstellung ist u. a. von Pfeffer (1893) und Borowikow (1913/14) kritisiert und zuletzt von Ursprung und Blum (1924) endgültig als unrichtig erwiesen worden. Nach den Untersuchungen dieser Forscher an geraden und geotropisch sich krümmenden *Vicia faba*-Wurzeln und anderen Objekten zeigt der *osmotische Wert* „keine Beziehung zur Streckungszone . . .“, während Saugkraft und

¹⁾ De Vries, Op. coll. I u. II, 1874—1888.

Turgordruck¹⁾ eine ganz andere Verteilung aufweisen. Die höchsten Saugkräfte zeigen jene Zellen, die im stärksten Längenwachstum sich befinden . . . Im Gegensatz zur Saugkraft weist der *Turgordruck im Streckungsmaximum seine kleinsten Werte* — meist unter 3 atm. — auf, während er an schwach wachsenden Stellen bis gegen 10 atm. ansteigen kann²⁾! Richtig bleibt, wie schon Sachs und De Vries³⁾ wußten, daß das Maximum der tatsächlichen Gedehntheit der Zellen mit dem Maximum der Wachstumsintensität zusammenfällt. Da nun aber diese größere Dehnung nach den eindeutigen Ergebnissen von Ursprung und Blum nicht durch eine Vergrößerung der dehnenden Turgorkraft zustande kommt, muß eine Änderung in der Dehnbarkeit der Wände eingetreten sein, wie sie auch schon von De Vries ins Auge gefaßt wurde trotz seiner starken Betonung der Rolle des dehnenden Turgordruckes⁴⁾. Auf die Dehnbarkeit werden wir unten näher einzugehen haben.

Hier sollen zunächst noch einige Untersuchungen über die Änderung von Protoplasmaeigenschaften im Zusammenhang mit dem Wachstumsvorgang betrachtet werden:

Ausgehend von gewissen Unzulänglichkeiten der osmotischen Wachstumstheorie erinnert Borowikow (1913/14) daran, daß die für das Streckungswachstum notwendige Wasseraufnahme der Zellen statt durch osmotische Zustandsänderungen auch durch stärkere Kolloidquellung erreicht werden kann. Er läßt *Helianthus*-Keimlinge in verschiedenen Säurelösungen (0,001 normal) wachsen und stellt dabei in den ersten 3 Std. — später treten schädliche Sekundärwirkungen auf — deutliche Wachstumsbeschleunigung fest; diese geht völlig parallel der *in vitro* zu beobachtenden günstigen Wirkung der betreffenden Ionen auf den Hydratationsprozeß bei Eiweiß und anderen Kolloiden. Wenn man die Keimlinge unter solche Bedingungen bringt, daß gleichzeitig Turgor und Kolloidquellung sich

1) Zur Bedeutung der Ausdrücke „osmotischer Wert“, „Turgordruck“, „Saugkraft“ vgl. Ursprung und Blum 1920, S. 202f. Im gleichen Sinne sind die Begriffe auch in den modernen Lehrbüchern (Straßburger, Kostytschew, Went) gebraucht.

2) Ursprung und Blum 1924, S. 107; bestätigt durch Overbeck 1926, S. 449.

3) De Vries, Op. coll. I, S. 287 und 471.

4) De Vries, Op. coll. I, S. 271ff. und 475ff., vgl. auch Du Buy-Nuernbergk I, S. 524f.

in verschiedener Weise ändern, so entspricht die Wachstumsänderung nicht der Turgoränderung, sondern der Quellungsänderung!

In dieselbe Richtung weisen neuere Untersuchungen Struggers (1932 bis 1934) an *Helianthus*-Keimlingen und Blättern und Wurzeln anderer Pflanzen. Strugger sucht direkt den Unterschied zwischen dem plasmatischen Zustand wachsender und ausgewachsener Zellen zu beobachten. Als Indikator benutzt er die mit der Weberschen „Plasmolysezeitmethode“ festzustellende Plasmaviskosität, da diese in eindeutigen Zusammenhang mit Quellung und Ionisation der Biokolloide steht. Dabei stellte sich bis jetzt folgendes heraus:

Erstens: In normal in die Länge wachsenden Organen besteht ein deutlicher „protoplasmatischer Longitudinalgradient“ in dem Sinne, daß *die am stärksten wachsenden Zellen die größte Plasmaviskosität* aufweisen; wenige Stunden nach Dekapitation verschwindet mit dem Wachstum auch das plasmatische Gefälle. Nach geotropischer Reizung treten „plasmatische Radialgradienten gleicher Natur auf, die . . . sicher ursächlich mit dem verschiedenen Wachstum der beiden Seiten verknüpft sind“ (1934, S. 426).

Zweitens: Da die bestehenden Unterschiede im viskosen Verhalten des Cytoplasmas nach den Erfahrungen der Kolloidchemie als Gefälle der elektrischen Aufladungen der Plasmakolloide aufgefaßt werden müssen¹⁾, muß es möglich sein, durch Behandlung mit Elektrolyten das viskose Verhalten des Cytoplasmas willkürlich zu verändern, d. h. (entsprechend den obigen Feststellungen) *nicht wachsenden Zellen den Kolloidzustand wachsender Zellen aufzuzwingen*. Dies gelang Strugger in zahlreichen Versuchen an ausgewachsenen Zellen älterer *Helianthus*-Hypokotyle (1934, S. 434).

Drittens: Dieselben Elektrolytlösungen, die in nicht wachsenden Zellen den Kolloidzustand wachsender Zellen hervorrufen, haben auch deutlich *fördernden Einfluß auf das Wachstum*²⁾.

Auf Grund dieser hier nur in aller Kürze angedeuteten Tatsachen kommt Strugger zu der Auffassung, „daß als primäre Wachstums-

¹⁾ Die Viskosität besitzt ihr Minimum im isoelektrischen Punkt des betreffenden Kolloids und hängt infolgedessen in Form einer zweigipfeligen Kurve von dem p_H des Mediums ab (elektroviskoser Effekt). Strugger 1934, S. 428.

²⁾ Versuche an Wurzeln 1932; „Säurekrümmungen“ 1932 und 1934.

ursache jeder Faktor in Frage kommt, der imstande ist, den Ionisationsgrad der Plasmakolloide zu ändern“, wodurch dann der Quellsdruck steigt und „in den Zellen eine anosmotisch bedingte Turgorsteigerung entsteht“ (1934, S. 455). Die Möglichkeit einer Änderung der Membraneigenschaften durch das in seinem Kolloidzustand beeinflusste Plasma zieht Strugger auch in Erwägung, hält sie aber für weniger gut experimentell fundiert.

Dazu ist folgendes zu sagen:

Zwar ist eine anosmotische Binnendrucksteigerung durch H-Ionen schon längst experimentell bekannt im Phänomen der „Säure-Plasmoptyse“¹⁾. Aber aus der Tatsache, daß eine solche Erscheinung sich künstlich erzeugen läßt, folgt noch nicht, daß sie auch am Wachstumsprozeß beteiligt ist. Merkwürdigerweise beachtet Strugger gar nicht, daß nach den von Overbeck (1926) bestätigten Feststellungen von Ursprung und Blum (1924) die wachsenden Zellen gerade einen besonders geringen Turgor aufweisen, wobei unter Turgor der gesamte Innendruck (nicht bloß der osmotisch bedingte!) verstanden ist. Für eine Theorie des Wachstums bzw. der Wuchsstoffwirkung werden also nur die experimentellen Befunde Struggers, nicht aber seine Ausdeutungen zu gebrauchen sein.

Fassen wir noch einmal zusammen, was aus den unter a) betrachteten Untersuchungen für das Gesamtbild des Wachstumsmechanismus wichtig ist:

1. Änderungen des osmotischen Wertes wie überhaupt des Innendruckes der Zellen sind nicht maßgebend für das Wachstum.

2. Eine Änderung des Plasmazustandes, die sich in erhöhter Viskosität äußert, steht mit dem Wachstum irgendwie in ursächlichem Zusammenhang.

Nach diesen Ergebnissen ist weitere Aufklärung über den unmittelbar die Zellvergrößerung bedingenden Teilvorgang zu erwarten von einem Vergleich der Membraneigenschaften wachsender und nichtwachsender Zellen, und zwar kommt es da vor allem an auf die Dehnbarkeit.

¹⁾ Einzelheiten und Literatur bei Strugger 1934, S. 460.

b) Die Änderung der Membraneigenschaften beim Streckungswachstum

Derartige Untersuchungen wurden zum ersten Male von Sachs (1874, S. 753 ff.) und De Vries (Op. coll. I, S. 271; 1874) angestellt. Seitdem werden dabei stets prinzipiell die gleichen *Methoden* angewandt:

Entweder man verändert den *Innendruck* der Zellen in kontrollierbarer Weise (Plasmolyse, Wassersättigung) und bestimmt die dabei eintretenden Veränderungen der Zellgröße; oder aber man benutzt *äußere Zugkräfte*; zu diesem Zwecke wird ein senkrecht aufgehängtes Koleoptil- oder Stengelstück unten mit einem Gewicht (2 bis 10 g bei Heyn 1931) belastet und die Verlängerung festgestellt (Dehnungsversuch), oder man bringt das zu untersuchende, an einer Seite fixierte Organ in horizontale Lage, setzt auf dem freien Ende ein Reiterchen (z. B. 250 mg, Heyn 1931) auf und bestimmt mit dem Horizontalmikroskop die Durchbeugung (Biegungsversuch). Sowohl beim Dehnungs- wie auch beim Biegungsversuch sind nach Entfernung des belastenden Gewichtes ein rückgängiger und ein bleibender Teil der Veränderung zu unterscheiden¹⁾; die rückgängige Dehnung beruht auf der *Elastizität* und die bleibende auf der *Plastizität* der Membranen. —

1. Dehnbarkeitsänderungen als Folge von Wuchsstoffzufuhr. Die Sachssche Theorie setzt voraus, daß in wachsenden Zellen der Turgor die Zellwände bis an die Elastizitätsgrenze oder sogar darüber hinaus zu dehnen vermag. Pfeffer dagegen glaubte erwiesen zu haben, daß (abgesehen von einigen Sonderfällen, z. B. Oedogonium) „die Zellwand durch die Turgorenergie nicht bis zur Elastizitätsgrenze in Anspruch genommen ist“ (Pflanzenphysiologie II, S. 31). Dies schien sich auch noch in den Untersuchungen von Ursprung und Blum (1924) zu bestätigen. Durch die Arbeiten Ziegenspecks (1920 u. a.) war inzwischen aber schon der endgültige Sieg der gegenteiligen Auffassung vorbereitet worden: Dieser Forscher hatte gefunden, daß

1. jugendliche Membranen einen von ihm als „Amyloid“ bezeichneten Stoff (eine Art Hydrozellulose) in größeren Mengen enthalten und daß

¹⁾ Vgl. schon Sachs 1874, S. 752 ff. und De Vries 1874, Op. coll. I, S. 288.

2. dieses „Amyloid“ eine im Vergleich zu Zellulose besonders große Plastizität besitzt. Daraus schloß er, daß das Wachstum vermutlich auf plastischer Dehnung der Membran durch den Innendruck beruhe.

Daraufhin stellte Overbeck direkte Plastizitätsuntersuchungen an wachsenden Zellen an (1926, S. 433 ff.). Er zeigte an Schnitten aus der Wachstumszone einer *Vicia faba*-Wurzel bzw. an ganzen Wurzelspitzen (10 mm), daß die Zellen bei Plasmolyse nach vorausgegangener vollständiger Wassersättigung sich nicht so weit zusammenziehen, als wenn man sie direkt aus dem normalen in den plasmolysierten Zustand bringt; d. h. der erhöhte Innendruck hat eine irreversible, plastische Dehnung hervorgerufen. Wie es kommt, daß „diese plastischen Eigenschaften der Zellhäute bisher übersehen werden konnten“, vermag auch Overbeck nicht zu erklären; jedenfalls wurden seine Befunde später noch in verschiedenen Untersuchungen bestätigt¹⁾.

Aus der Tatsache, daß die Zellwand durch den Turgor plastisch gedehnt werden *kann*, folgt nun noch nicht, daß beim normalen Wachstum diese Eigenschaft auch wirklich ausgenutzt wird, zumal auch ausgewachsene Zellwände sich als plastisch dehnbar erwiesen haben (Pringsheim 1931, S. 752 ff.) und die dehnende Kraft nach den Untersuchungen von Ursprung und Blum (vgl. oben S. 63) gerade in der Wachstumszone ein Minimum aufweist. Wenn wirklich die Plastizität der Wand von Bedeutung für das Streckungswachstum sein soll, dann muß sie bei wachsenden Zellen sehr viel größer sein als bei nichtwachsenden, so daß sogar ein erniedrigter Turgor für die Dehnung ausreicht.

An dieser Stelle setzt der erste Versuch ein, den Wuchsstoff in die Theorie einzubauen: Unter Berufung auf die Feststellung Ursprungs und Blums, daß in der Umgebung des Streckungsmaximums der elastische Widerstand der Wände ein Minimum, die Plastizität also ein Maximum aufweist, kommt Went (1928, S. 38) dazu, den *Wuchsstoff als Ursache einer Plastizitätserhöhung der Membran* anzunehmen. Einen ähnlichen Gedanken haben lange vor Entdeckung der Wuchsstoffe Schwendener und Krabbe (1893) geäußert: Sie meinten, daß noch vor Beginn des Wachstums

¹⁾ Pringsheim 1931; Heyn 1931.

eine „Strukturveränderung“ der Zellwände durch Fermente, die das Plasma ausscheidet, hervorgerufen werden könnte¹). Auch Pfeffer spricht von „vitalen Operationen . . ., durch die entweder Intussuszeption bewirkt oder die Kohäsion der Zellwand soweit herabgesetzt wird, daß durch die herrschende Turgorspannung plastische Dehnung ermöglicht ist; denn eine solche ist zumeist ohne einen erweichenden Einfluß unmöglich“ (1904, S. 31).

Es galt nun, die Annahme Wents zu beweisen; zu dem Zwecke verglich Horreus de Haas (1929) die Dehnung normaler und geköpfter Haferkoleoptilen, die durch ein Gewicht von 15 g erzielt wurde. Die geköpften zeigten 76% der normalen Dehnung. Weil in solchen Versuchen aber nicht nur die Membran, sondern auch der Zellturgor der Längsdehnung widersteht und eindeutige Schlüsse sich deshalb nicht ziehen lassen, arbeiten Söding (1931 und später) und Heyn (1931 und später), dem Beispiele von De Vries folgend, mit plasmolysierten Organen. Beide stellten eindeutig eine *Zunahme der Dehnbarkeit bei natürlicher oder künstlicher Wuchsstoffzufuhr* fest²).

Damit war das Problem aber keineswegs geklärt, sondern es mußte

1. zwischen dem Anteil der plastischen und der elastischen Dehnung unterschieden werden, und

2. bestand die Möglichkeit, daß die in Abhängigkeit vom Wuchsstoff beobachteten Dehnbarkeitsänderungen nicht eine Vorstufe, sondern erst eine Folge des bereits eingetretenen Wachstums waren. Ferner mußte

3. der Zusammenhang der Substanzvermehrung der Membran mit den Dehnbarkeitsänderungen geklärt werden.

In diesen Punkten bestehen zwischen den Auffassungen von Söding und Heyn wesentliche Unterschiede, die wir kurz betrachten müssen. Am Schluß werden wir sehen, wie in den neuesten Untersuchungen von Bonner (1935) dem Streit in etwa ein Ende gemacht wird. Allerdings stellt Boysen-Jensen in seiner zusammen-

¹) Zitiert bei Du Buy-Nuernbergk I, S. 525.

²) Söding 1931, S. 136 und Heyn 1931, S. 160, 164, 167 für Avena; Söding 1933, S. 632ff. und Heyn 1934, S. 778ff. für Infloreszenzschäfte und andere Objekte.

fassenden Darstellung (1935, S. 63 ff.) die verschiedenen Auffassungen noch getrennt und ohne Versuch einer Entscheidung dar, und Söding meint (1935d), es könnte in verschiedenen Gruppen des Pflanzenreiches je eine verschiedene Art der Wachstumsmechanik verwirklicht sein. —

2. Plastische oder elastische Dehnung? Söding legt — entsprechend seiner unten zu besprechenden Auffassung von der Rolle der Intussusception — auf die Unterscheidung zwischen plastischer und elastischer Dehnbarkeit keinen allzu großen Wert. 1931 (S. 149) sagt er: „Meine Versuche beweisen mit Sicherheit weder eine Überschreitung noch eine Unterschreitung der Elastizitätsgrenze“, und später ist er der Ansicht, „daß es bei der Haferkoleoptile eine Elastizitätsgrenze im strengen Sinne der Elastizitätslehre gar nicht gibt“ (1932, S. 121). Heyn dagegen findet sehr deutliche Unterschiede zwischen rückgängigem und bleibendem Teil der Dehnung (1931, S. 161); dies mag z. T. daran liegen, daß er größere Gewichte als Söding benutzt und so die Unterschiede besser hervortreten. Bezüglich der Abhängigkeit von der Wachsstoffzufuhr ergibt sich zunächst für beide Arten der Dehnbarkeit dasselbe: Eine durch Dekapitation hervorgerufene erhebliche Verringerung wird durch künstliche Wachsstoffzufuhr wieder aufgehoben, aber nur dann — und das ist die entscheidende Erkenntnis Heyns —, wenn unter dem Einfluß des Wachsstoffs auch wirklich ein Wachstum stattgefunden hat. Wenn Heyn das Wachstum verhinderte, indem er die Koleoptilen abschnitt und eine Zeitlang in den Löchern eines Paraffinblockes stehen ließ, wodurch die für die Streckung notwendige Wasseraufnahme unmöglich gemacht war, so wurde durch Dekapitation oder künstliche Wachsstoffzufuhr wohl die Plastizität aber nicht die Elastizität beeinflußt (1931, S. 169ff). Demnach kann eine *Elastizitätsänderung der Membran nicht die für das Wachstum maßgebende Folge der Wachsstoffwirkung* sein. Heyn schließt, daß sie eine Folge des bereits vollendeten Wachstums ist; denn nichtwachsende Koleoptilen — einerlei, ob mit oder ohne Wachsstoff — zeigen stets eine geringere Elastizität als wachsende.

Wie es dagegen auch bei verhindertem Wachstum mit dem Einfluß des Wachsstoffs auf die *Plastizität* steht, zeigen die in Tabelle 3 dargestellten Ergebnisse eines Biegungsversuches:

Tabelle 3 (nach Heyn 1931, Tabelle 42).

Anzahl der Pflanzen	Zeit zwischen Dekapitation und Abschneiden Std.	Dauer der Wuchsstoffzufuhr Std.	Dauer der Beugung Std.	Plastizität	
				mit Wuchsstoff	ohne Wuchsstoff
7 — 7	2	2	4	$38^{\circ} \pm 6,9$	$5,5^{\circ} \pm 1,8$
7 — 7	$\frac{1}{2}$	2	2	$19^{\circ} \pm 5,1$	$7,0^{\circ} \pm 3,1$

Wuchsstoff erhöht also die Plastizität der Membran, auch bei am Wachstum gehinderten Zellen. Diese „Erweichung“ der Membran kann gewissermaßen noch nachträglich ausgenutzt werden, sobald wieder Wasser für die Streckung zur Verfügung steht; denn — so konnte Heyn (1931, S. 154) zeigen — legt man abgeschnittene dekapitierte Koleoptilen, nachdem ein Teil 2 Std. mit Wuchsstoffagar versehen war, in Wasser, so ist die nachträglich in weiteren 2 Std. erreichte Verlängerung bei den Wuchsstoffpflanzen sehr viel größer als bei den wuchsstofffreien Pflanzen (Verhältnis 34 : 13,4). —

3. Die Rolle der Intussuszeption. Wenn nun auch — wie aus dem Vorigen hervorgeht — die vom Wuchsstoff abhängige Plastizitätserhöhung der sichtbaren Verlängerung vorausgeht, so könnte sie doch ihrerseits die Folge von noch früheren, vom Wuchsstoff (auf dem Wege über das Plasma) induzierten Veränderungen der Membran sein. Damit stoßen wir auf die Ansicht Södings, daß zunächst der Intussuszeptionsvorgang gefördert werde und dies erst die erhöhte Plastizität der Membran bedinge. Die Gründe, die Söding dafür anführt, sind mehr indirekt:

Die bei Infloreszenzschäften beobachtete Plastizitätsabnahme nach dem Köpfen sei zu gering im Vergleich mit der sehr bedeutenden Wachstumsverringering; außerdem seien die Plastizitätsänderungen zu „launisch“ und individuell schwankend. Ferner verweist Söding auf einige Angaben in der älteren Literatur, z. B. Pfeffers Versuch mit eingegipsten Wurzeln, bei denen der Turgordruck vollkommen kompensiert ist und trotzdem — vermutlich auf Grund der bei der Intussuszeption wirksamen Molekularkräfte — Wachstum stattfindet. Als besonders schlagendes Beispiel werden die geotropischen Krümmungen schräg stehender Baumstämme angeführt, „zu deren Aufrechterhaltung bedeutend größere Drucke nötig sind, als der

Turgor mit seinen wenigen Atmosphären“. Und schließlich sind — nach Söding — auch sämtliche Versuche Heyns zu erklären mit der Annahme, daß der Wuchsstoff die Intermicellarsubstanz der Membran zur Bildung neuer Micelle anregt, d. h. sie in den „Wachstumszustand“ bringt, der sich physikalisch in erhöhter Plastizität äußert (Söding 1933, S. 651 ff.).

Daß jedenfalls Substanzeinlagerung und Plastizitätserhöhung eng miteinander verbunden sind, geht deutlich hervor aus einer neueren Arbeit von Bonner (1935). Dieser untersucht die Zellwand mit optischen Hilfsmitteln. In jungen Zellwänden sind nach Thimann

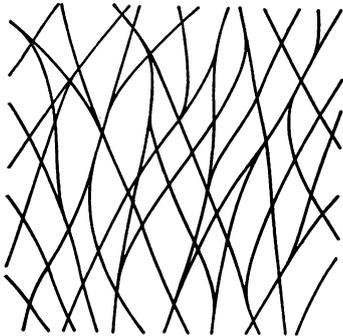


Abb. 17.
Zellulosegerüst der jungen Zellwand
(Bonner 1935, S. 380)

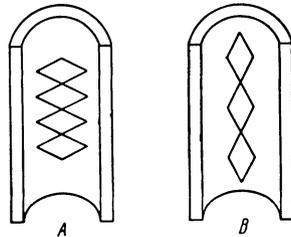


Abb. 18. Schematische Darstellung der Maschen eines lockeren Micellargefüges bei Dehnung. *A* = ungedehnt (Röhrenstruktur); *B* = gedehnt (faserähnliche Struktur) (Bonner 1935, S. 406)

und Bonner (1933) nur etwa 42% Zellulose enthalten; Abb. 17 zeigt, wie Bonner sie sich auf Grund der bisherigen Erkenntnisse angeordnet denkt.

Da die Zellulosemicellen optisch anisotrop sind, kann man ihre Orientierung in der Membran mit dem Polarisationsmikroskop ermitteln. Es zeigt sich, daß sie alle parallel zur Wandoberfläche, im übrigen aber mehr oder weniger parallel oder quer zur Längsachse liegen; dabei besitzen Zellen mit starker Längsstreckung vorwiegend „Röhrenstruktur“, d. h. die Micelle sind quer gerichtet. Diese Struktur ist — entgegen der früheren Ansicht Södings (1933, S. 650) — für eine Turgordehnung in der Längsrichtung besonders „vorteilhaft“, denn durch vergleichende Untersuchungen an Cellophanstreifen konnte Bonner zeigen, daß bei Querrichtung der

Micelle bei weitem die stärkere Streckung möglich ist. Wie aus Abb. 18 ersichtlich, ist bei Längsdehnung eine Umorientierung der Micelle zu erwarten.

Diesen „Richtungseffekt“, der sich optisch in einer Änderung der Doppelbrechung deutlich zu erkennen gibt, hat Bonner bei *künstlicher* Dehnung von Zellwänden stets beobachtet, niemals aber — und das ist das Entscheidende — bei *natürlicher* Dehnung durch *Wachstum*, obwohl diese weit stärker war¹⁾ und z. T. bei 20° stattgefunden hatte (1935, S. 394f.). In früheren Wuchsstoffversuchen hatte Bonner (1934) gefunden, daß bei tiefer Temperatur trotz beträchtlicher Zellstreckung die Wand-

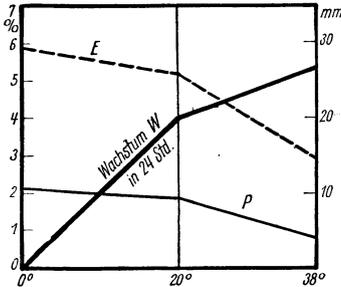


Abb. 19. Wanddehnbarkeit und Wachstum des *Helianthus*-Hypokotyls bei verschiedenen Temperaturen. *E* = Elastizität, *P* = Plastizität (Gessner 1934, S. 147)

bildung fast ganz unterdrückt wird; daraus hatte er auf rein plastisches Wachstum geschlossen und die Intus-suszeption für einen sekundären Vorgang gehalten. Nun ist aber erwiesen, daß auch bei tiefer Temperatur „die *Wachstumsstreckung keineswegs als einfache plastische Dehnung der Zellmembran zu deuten ist*“! Zu demselben Ergebnis kommt Gessner (1934) auf anderem Wege: Abb. 19 zeigt, daß bei steigender Temperatur Wachstum und Wand-

dehnbarkeit durchaus nicht parallel gehen; Gessner nimmt an, daß mit der Hemmung der Dehnbarkeit Förderung eines anderen Faktors verbunden sei, so daß es zunächst nicht zu einer Wachstumshemmung komme; diese trete erst dann hervor, wenn die Verhältnisse auch für den anderen Faktor nicht mehr günstig seien; so z. B. zeigen Pflanzen, die 17 bzw. 40 Std. lang einer Temperatur von 38° ausgesetzt und so im Wachstum gefördert waren, bei 16° eine verminderte Wachstumsintensität gegenüber unvorbehandelten Kontrollen.

¹⁾ Die Verlängerung der Zellwände der Seta des Mooses *Pellia epiphylla* beträgt (nach F. Overbeck 1934) im Laufe der dreitägigen Streckungsperiode 2000 bis 9000%! Auch in diesem Objekt bleibt die Röhrenstruktur der Parenchymzellwände während der Streckung erhalten! (Van Iterson 1935, zitiert nach Frey-Wyssling 1936, S. 447.)

Wenn die Gessnersche Erklärung dieser Versuche richtig wäre, was wir hier nicht entscheiden wollen¹⁾, so könnte man etwa unter dem „anderen Faktor“ die Intussuszeption verstehen.

So sieht denn auch Bonner als einzige Möglichkeit zur Erklärung seiner Ergebnisse die *Einlagerung neuer, quer gerichteter Micelle*, die den Richtungseffekt kompensieren (1935, S. 406).

Danach ist also die *Intussuszeption unlösbar mit der Plastizitätserhöhung verbunden*²⁾, und wir haben in beiden die für das Zustandekommen der Zellstreckung wichtigsten, durch Wuchsstoffzufuhr hervorgerufenen Veränderungen vor uns. Allerdings scheint eine erhebliche Substanzvermehrung bei tieferen Temperaturen nicht stattzufinden³⁾. Der Fehler der älteren Arbeiten liegt darin, daß sie daraus sofort schlossen, die Intussuszeption sei ganz sekundär und unabhängig von der Wuchsstoffwirkung [so z. B. Heyn 1931, S. 193⁴⁾].

¹⁾ Es müßte sich dann auch bei längerem Aufenthalt in höherer Temperatur eine Wachstumsverminderung geltend machen; ferner könnte das verminderte Wachstum darauf beruhen, daß in der Vorbehandlungszeit (mit verstärktem Wachstum!) bereits ein erheblicher Teil der im ganzen überhaupt „vorgesehenen“ Streckung „vorweggenommen“ ist und die Zellen schon das Ende ihrer „großen Periode“ erreicht haben.

²⁾ Es ist nicht recht verständlich, wie Söding (1935d, S. 344) sagen kann: „Das ist im wesentlichen eine Bestätigung der alten Ansicht von Sachs“! Denn wenn auch nach unserer heutigen Ansicht „das Wachstum eine durch Einlagerung neuer Substanz unterstützte beständige plastische Dehnung . . . genannt werden darf“ (fast wörtlich nach Sachs), so unterscheidet sich doch die heutige Auffassung von der Sachsschen wesentlich dadurch, daß wir wissen, daß die Dehnung nicht durch eine Turgorerhöhung, sondern durch Plastizitätserhöhung der Membran unter dem Einfluß des Wuchsstoffs zustande kommt. Ferner ist es nicht in erster Linie die Intussuszeption — wie Sachs meinte —, die die gedehnte Wand entspannt und so weitere Dehnung ermöglicht, sondern die Plastizitätserhöhung durch den Wuchsstoff (Heyn 1931, S. 196).

³⁾ Vgl. dazu Bonner 1934 und Heyn 1931, S. 185ff.

⁴⁾ Kürzlich hat Frey-Wyssling in den Gramineenfilamenten ein Objekt gefunden, in dem — im Gegensatz zu den Ergebnissen Bonners und v. Itersons (s. Anm. 1, S. 72) — tatsächlich eine „Umorientierung des Micellarsystems durch natürliche Wuchskräfte“ stattfindet. Dies ist aber ein Sonderfall und hat vermutlich seinen Grund in der ganz außergewöhnlich raschen Streckung der Filamentzellen (in 2 Std. 500 bis 800 %!). Es ist anzunehmen, daß die Intussuszeption mit diesem Tempo nicht Schritt halten kann und deshalb zunächst nur passive Dehnung der Membran eintritt.

Die Standpunkte Södings und Heyns sind also heute weitgehend veröhnt; schon 1934 waren sie sich bedeutend näher gekommen, indem Heyn zuletzt die Frage der Verknüpfung von Plastizitätserhöhung und Intussuszeption ausdrücklich offen läßt und Söding Plastizitätserhöhung *und* Intussuszeption aus einem gemeinsamen, vom Wuchsstoff induzierten Vorbereitungsstadium hervorgehen läßt. Wenn trotz allem Heyn mehr die „*passive* plastische Dehnung unter dem Einfluß des Turgors“ betont (1934, S. 755) und Söding mehr die „verwickelte *Lebenserscheinung*“ mit ihren „harmonisch aufeinander abgestimmten Einzelvorgängen“ (1934, S. 253), so liegt das wohl letzten Endes an einem tieferen Unterschied in der Gesamtauffassung der Lebensvorgänge überhaupt, wie er z. B. auch in der verschiedenen Stellungnahme Södings und der Utrechter Schule zum „Reizbegriff“ zum Ausdruck kommt. Auf der einen Seite haben wir das Bestreben nach möglichst restloser Zurückführung der Lebensprozesse auf Chemie und Physik, auf der anderen Seite mehr die Betonung jenes „nun einmal gegebenen Unbekannten, durch welches die physiologischen Effekte so ganz anders ausfallen als die rein physikalischen“ (Sachs 1874, S. 745).

3. Abschließende Betrachtungen über den Mechanismus der Wuchsstoffwirkung beim Streckungswachstum

Die für das Zustandekommen der Zellstreckung entscheidende Wirkung des Wuchsstoffs besteht — nach den Ergebnissen des vorigen Abschnitts — in einer Beeinflussung der Membran, so daß deren Plastizität erhöht und die Bildung neuer Micelle angeregt wird.

1. Auf welche Weise kommt diese Membranbeeinflussung zustande? Wir haben schon Versuchsergebnisse erwähnt (s. oben S. 64f), nach denen die Zellstreckung ursächlich mit Änderungen des Plasmazustandes verknüpft zu sein scheint. In Anbetracht der äußerst geringen Mengen, in denen die Wuchsstoffe wirksam sind (vgl. oben S. 18), ist eine entscheidende Mittlerrolle des Plasmas von vornherein wahrscheinlich. So konnten denn auch Bonner und Thimann (1933, S. 145ff.) zeigen, daß irgendeine stöchiometrische Beteiligung des Wuchsstoffs an den Vorgängen in der Zellmembran nicht in Frage kommt. Nach ihren Berechnungen hat die Einwirkung

von einem Wuchsstoffmolekül den Aufbau von $3 \cdot 10^5$ Glucoseresten (die ja die Grundkörper der Zellulose sind) und von etwa 140 Micellen zur Folge¹⁾. Die für eine Wachstumsbeschleunigung nötige Anzahl Wuchsstoffmoleküle reicht auch bei weitem nicht aus, um die Oberfläche der Wände zu überdecken. Das haben kürzlich wieder Geiger-Huber und Burlet speziell für die Wurzel berechnet (1936, S. 248) und daraus geschlossen, daß der Wuchsstoff offenbar nicht auf die „ganze Zelle“, sondern nur an „bestimmten Reaktionsorten“ einwirke.

Einen direkten Hinweis auf die Wuchsstoffwirkung im Plasma sieht Cholodny (1931, S. 148) in der Beobachtung, daß Mikrotom-schnitte von mit Wuchsstoff behandelten Pflanzen bei Färbung anomale Farbnuancen zeigen und überhaupt Farbstoffe nur schwierig aufnehmen.

So ist denn die übereinstimmende Meinung fast aller Forscher, daß die *primäre Wuchsstoffwirkung im Plasma* erfolge²⁾.

¹⁾ Solche Berechnungen wirken etwas phantastisch; aber jedenfalls haben Thimann und Bonner ihre Abschätzungen so eingerichtet, daß die erhaltenen Werte nicht zu groß wurden. Ein Fehler, der aber damals noch nicht zu vermeiden war, besteht darin, daß sie für das benutzte Rhizopin das von Kögl für Auxin bestimmte Molekulargewicht 341 zugrunde legten. Das Rhizopin enthält ja Heteroauxin mit dem Molekulargewicht 175. Deshalb sind die oben angegebenen Werte durch etwa 2 zu dividieren, was an der Größenordnung, auf die es hier zunächst einmal ankommt, nichts ändert.

²⁾ Vgl. z. B. Went 1933, S. 4; Söding 1933, S. (14); Gessner 1934, S. 156f. — Ganz neuerdings hat Ruge (1937) die Meinung vertreten, „daß der Wuchsstoff *ohne Mitwirkung des lebenden Protoplasten* die Dehnungseigenschaften der Membran zu steigern vermag“ (S. 41). Er fand nämlich Plastizitätserhöhung nach Heteroauxinzufuhr auch an plasmolysiertem, abgetötetem und narkotisiertem Material. Bestimmungen des p_H -Wertes der Membran (mit Bromkresolpurpur, Methylorange und Kongorot als Indikatoren) ergaben den Wert 3, während β -Indolylessigsäure in der angewandten wässrigen Lösung p_H 8,48 bedingt. Deshalb nimmt Ruge an, daß der Wuchsstoff in der Membran in höherer Konzentration angereichert wird und so direkt Ansäuerung und Quellung der Intermicellarsubstanz hervorruft. Als weitere Stütze für seine Auffassung führt Ruge an, daß bei Heteroauxinzufuhr erst nach 18 Std. meßbare Veränderungen im Plasma (Viskosität, Permeabilität usw.) festzustellen sind, „obwohl das Wachstum bereits in der ersten Stunde gefördert wird“. Gegen die Auffassung Ruges lassen sich erstens die oben erwähnten Berechnungen anführen, wonach eine *direkte* Ansäuerung auch bei „Anreicherung“ des Wuchsstoffs in der Membran wohl kaum in Frage kommt. Ferner ist, wie Ruge auf S. 16 selbst zugibt, „der

Wir müssen nun weiter fragen:

2. Worin besteht die Beeinflussung des Plasmas genauer? Zunächst einmal kann es sich nicht im strengen Sinne der Chemie um eine Katalysatorwirkung handeln, denn Wuchsstoff wird in der Pflanze *verbraucht* (Bonner und Thimann 1935), und unter gewissen Bedingungen sind Wuchsstoffverbrauch und Wachstum (vgl. S. 36) proportional¹).

Unter den weiteren Antworten auf unsere Frage sind zwei prinzipiell verschiedene Arten zu unterscheiden: Die einen sagen mit Bonner (1935, S. 377): „Die unmittelbare Einwirkung des Wuchsstoffs muß auf irgendeiner sehr allgemeinen Eigenschaft der Zelle beruhen“, und zwar handelt es sich um einen Reizvorgang (Söding 1933, S. 14). Dies wurde zuletzt besonders nachdrücklich von Fitting (1936) vertreten.

Andere Forscher aber bemühen sich, den Vorgang chemisch zu fassen. So soll nach Strugger (1933) Wuchsstoff die Azidität des

Zustand des Protoplasten sicher nicht durch Viskosität, Permeabilität . . . ausreichend bestimmt“, so daß eine indirekte Wuchsstoffwirkung auf die Membran auf dem Wege über das Plasma auch nach Ruges Ergebnissen möglich ist. Die Dehnbarkeitserhöhung bei plasmolysierten usw. Zellen darf wohl nicht ohne weiteres mit der Dehnbarkeitserhöhung *wachsender* Membranen verglichen werden, denn dabei sind, wie Bonner gezeigt hat, Lebensvorgänge wie die Intussuszeption mitbeteiligt. — Nach der gänzlich abweichenden Vorstellung von Czaja (1935 b, S. 236) würde der Wuchsstoff gar nicht zunächst *in* der Zelle wirken, sondern von außen mit Hilfe seiner leicht adsorbierbaren H-Ionen die Membran positiv aufladen; die dadurch negativ gewordenen Flüssigkeitsfäden in der Membran sollen dann durch die abstoßende Kraft der ebenfalls negativen Wuchsstoff-Anionen in die Zelle hineingepreßt werden („negative Osmose“), womit die zur Streckung erforderliche Wasseraufnahme gegeben wäre. Diese Vorstellung ist ganz aus elektrophysiologischen und polaritätstheoretischen Zusammenhängen heraus entwickelt worden (vgl. unten S. 108 ff.) und wird den Ergebnissen der übrigen Forscher in keiner Weise gerecht; vor allem ist die für das Streckungswachstum entscheidende Dehnbarkeitserhöhung durch Wuchsstoff auf die Czajasche Weise kaum zu erklären.

¹) Diese Tatsache könnte man gegen den Vorschlag von Mittasch (1935) anführen, der die pflanzlichen Wuchsstoffe unter die *Biokatalysatoren* einreicht. Mittasch legt in seinen Ausführungen besonderen Wert auf „das Mißverhältnis der geringen Stoffmengen zu der Größe der erreichten Wirkung“ (S. 32) und sieht *darin* „die wichtigste Andeutung für das Vorliegen katalytischer Wirkungen“ (S. 34).

Plasmas beeinflussen; außer auf seine schon behandelten Versuche (s. oben S. 64f.), in denen ein „Säurewachstum“ nachgewiesen wurde, stützt er sich dabei (1934, S. 456) auf Ergebnisse von Gustavson (1924), Pfeiffer (1926) und Gundel (1933), die für ein Zusammenfallen von Wachstums- und Säuregefälle in der Pflanze sprechen. Diese Parallelität konnte Bonner (1934) nicht bestätigen. Auch läßt sich aus der Tatsache, daß Säuren in ähnlicher Weise wachstumsfördernd wirken wie Wuchsstoff und das Plasma nach Säurebehandlung einen ähnlichen Kolloidzustand annimmt wie beim normalen Wachstum, nicht ohne weiteres schließen, daß eine Säurewirkung auch beim normalen Wachstum beteiligt ist. Brecht hält es neuerdings für richtiger, anzunehmen, „daß Wuchsstoff und Säure unter normalen Umständen getrennt und beziehungslos auf das Wachstum wirken“ (1936, S. 608).

An dieser Stelle ist auch die Frage wichtig, wie alle die anderen Chemikalien (vgl. Einleitung: Wuchsstoffe im weitesten Sinne!), von denen eine wachstumsbeschleunigende Wirkung nachgewiesen wurde, das Plasma beeinflussen. Es überrascht zunächst, daß fast alle diese Stoffe Säuren sind. Daß die Wuchsstoffwirkung aber keinesfalls an die Säurenatur gebunden ist, geht daraus hervor, daß auch CO , C_2H_2 , C_2H_4 und C_3H_6 in bestimmten Konzentrationen das Wachstum fördern¹⁾. Ferner ist zu beachten, daß nach Kögl die Selbstinaktivierung des Wuchsstoffs (s. oben S. 19) vermutlich auf einer Wanderung der Doppelbindung und sterischen Umlagerungen beruht und daß auch durch Hydrierung der Doppelbindung, wie schon erwähnt, die Wirkung verlorengeht. Wenn derartige Konstitutionsbesonderheiten so wichtig sind, dann muß doch wohl etwas anderes als die Säurewirkung entscheidend sein²⁾.

Schließlich ist noch die von Bonner (1933a und b) vertretene Meinung, Wuchsstoff beeinflusse zunächst die Atmung der Zelle, zu erwähnen. Zwar konnte Kögl (1935b) bei Wiederholung der Bonner-

1) Crocker und Mitarbeiter 1935; eine Zusammenstellung der bis jetzt bekannten „künstlichen Wuchsstoffe“ findet sich bei Jost 1937, S. 109f.

2) Fitting wirft die Frage auf, ob den gleichen Endreaktionen verschiedener Hormone „gleiche oder verschiedene Sensibilitäten im Plasma zugrunde liegen“ (1936, S. 82). Man könnte das durch Untersuchung der wechselseitigen „Abstumpfung“ verschiedener Reizstoffe feststellen. Kögl und Mitarbeiter ließen ein Gemisch von Heteroauxin und Auxin-a (bzw. -b) auf Avena wirken und fanden dabei keine Abweichungen von einer rein additiven Zusammensetzung.

schen Versuche mit reinem Auxin eine atmungssteigernde Wirkung des Wuchsstoffs nicht feststellen. Wenn sie aber bestünde, so wäre das doch nicht weiter verwunderlich, denn vor allem für die Substanzvermehrung der Membran beim Wachstum sind erhebliche Energien, Stoffumwandlungen usw. nötig¹⁾.

Wir müssen also wohl bis jetzt den Versuch, irgendwie Genaueres oder sogar Chemisches über die Art der Plasmabeeinflussung durch Wuchsstoffe zu erfahren, als nicht gelungen betrachten und — mindestens vorläufig — zu der Söding-Fittingschen Ansicht zurückkehren, wonach *die Wuchsstoffe Reizstoffe sind*, deren „Beziehungen zu den von ihnen veranlaßten Reaktionen gleich sind denen zwischen einem Reizanlaß und der zugehörigen Reizreaktion“ (Fitting 1936, S. 70), d. h. nach dem klassischen Reizbegriff von Pfeffer²⁾: Die Wuchsstoffwirkung trägt den Charakter der „Auslösung“; es besteht eine wesentliche Inkongruenz zwischen der von außen einwirkenden Energie, dem inneren Vorgang und dem Endeffekt; über den Reizerfolg entscheiden in erster Linie Bedingungen und Energien, die im lebenden System als solchem gegeben sind. Letzteres wird noch besonders deutlich werden, wenn wir im dritten Teil dieser Arbeit all die anderen Wirkungen kennenlernen, die nach Wuchsstoffzufuhr zu beobachten sind³⁾.

Die holländische Schule hat diese Anwendung des Reizbegriffes in der Wuchsstoffforschung und überhaupt in der Pflanzenphysiologie scharf abgelehnt (vgl. Du Buy und Nuernbergk 1932 und kürzlich Went 1936 als Antwort auf Fitting 1936), weil er für eine exakte Forschung überflüssig sei; nur zu leicht würde dieser Begriff benutzt, um Lücken auszufüllen in unserer tatsächlichen Kenntnis der Vorgänge, und er könne deshalb für den Fortgang der Forschung direkt hinderlich sein. Boysen-Jensen hat bereits vor zwei Jahren am Schluß seiner zusammenfassenden Darstellung gegen diese Auffassung

¹⁾ Neuerdings (1936) findet Bonner selbst, daß Wuchsstoff keinen Einfluß auf den Atmungsquotienten hat.

²⁾ Vgl. Pflanzenphysiologie I, 1904, S. 9ff.

³⁾ Letzten Endes laufen doch auch die Annahmen einer Azidifizierung usw. schließlich auf eine „Reizung“ des Plasmas hinaus! Denn die höchst minimalen Wuchsstoffmengen können selbst nicht das Plasma „ansäuern“, sondern höchstens durch eine Umschaltung des Stoffwechsels dies erreichen. Das ist wohl auch die Meinung von Strugger (1933, S. 208).

ausführlich Stellung genommen. Tatsächlich ist, wie wir gesehen haben, der Reizbegriff in der Pfefferschen Fassung ein Mittel, mit dessen Hilfe gerade das Charakteristische an der eigenartigen Wirkung minimaler Wuchsstoffmengen im Plasma durchaus zutreffend beschrieben werden kann. Selbstverständlich ist mit der Anwendung des Reizbegriffs nicht das Bestehen eindeutiger kausaler Zusammenhänge verneint! Nur tritt uns gerade dort, wo wir von einer „Reizwirkung“ zu sprechen gezwungen sind, die Eigenart des Lebendigen besonders eindringlich entgegen.

3. Die Vorgänge in der Membran. Ein Übergang der Plasma-reizung auf die Intermicellarsubstanz, die Söding (1934) als „Organ des Plasmas“ bezeichnet, ist nicht allzu schwer denkbar. Es ist aber wohl nicht so, wie Söding (1932 u. 1933) meinte, daß die Plastizität der Membran direkt von der Intermicellarsubstanz abhängt. Bonner (1935) konnte vielmehr zeigen, daß junge wachsende Parenchymwände ein festes, gleichmäßig zusammenhängendes Zelluloseskelett besitzen, und es deshalb nicht anders möglich ist, als „daß gerade die Zellulose die elastischen und plastischen Eigenschaften der jugendlichen Membran bedingt“ (S. 385). Bonner stellt die Hypothese auf, daß die Erhöhung der Dehnbarkeit in einer „Haftpunktlockerung“ bestehe, d. h. „Spaltung von Hauptvalenzketten, wo sie von einem Micell in ein anderes übergehen“ (S. 402). Solche Spaltungen sind unter dem Einfluß quellender Reagenzien von Staudinger und Schweizer (1930)¹⁾ bereits festgestellt worden. In welchem Zusammenhang eine eventuelle Quellung der Membran mit der Haftpunktlockerung steht, läßt Bonner offen. Er mißt ihr — wohl zu Unrecht — keine besondere Bedeutung bei, sondern betrachtet die Haftpunktlockerung durchaus als das Primäre. Wie Bonner (1935, S. 403) selbst zugibt, ist dann aber „nur teilweise zu begreifen, warum so oft Beziehungen zwischen ‚Hydrophilie‘ und Quellungs-fähigkeit einerseits und Wachstum andererseits gefunden oder vermutet worden sind“. Man wird vielmehr auf Grund der Ergebnisse Struggers (s. oben S. 64f.) annehmen dürfen, daß die Änderung des Kolloidzustandes vom Plasma auf die Membran übergreift und die gequollene Intermicellarsubstanz gewissermaßen die Micelle an den Haftpunkten auseinandertreibt. Dies alles ist aber, wie gesagt, bloße Hypothese! Wie dann die Intermicellarsubstanz

¹⁾ Zitiert nach Bonner 1935, S. 400.

dazu kommt, neue quergerichtete Micelle zu bilden, ist nach Bonner heute nicht zu erklären, sondern nur teleologisch zu verstehen (1935, S. 407).

Hier kommt uns die schon von Wiesner (1886) vertretene Auffassung entgegen, wonach „die Zellhaut . . . als ein *lebendiges* Glied der Zelle zu betrachten ist“¹⁾. Zwar ist Eiweiß bis heute nur in gelegentlichen Spuren in der Membran nachgewiesen, dafür aber kommen nach den Ergebnissen verschiedener Forscher Phosphatide, die nach Bonner (1935, S. 382) ebenso gut wie die Eiweiße als „Lebenssubstanz“ anzusprechen sind, in der Plasmagrenzschicht vor und breiten sich wahrscheinlich „als feine Phosphatidhütchen wenigstens über einen Teil der Micelle des Zellulosegerüsts aus“. Heute vertreten Söding und Bonner ganz entschieden den Standpunkt, daß wenigstens in jugendlichen Membranen die Intermicellarsubstanz lebendig ist; damit wäre dann der Vorgang der Substanzvermehrung der Membran zurückgeführt auf die Frage nach dem Wachstum des Plasmas, d. h. „auf eine Grundfrage alles Lebens überhaupt“ (Söding 1934, S. 254).

4. Die Wuchsstoffwirkung in der Wurzel. Es wirkt eigentümlich, wenn man bei Bonner (1935), nachdem die Plastizitätsänderung der Membran behandelt worden ist, plötzlich liest: „bei Wurzeln ist es aber umgekehrt“! Gewiß ist es — vor allem, wenn der Wuchsstoff wie ein „Reiz“ wirkt — „nicht unannehmbar, daß bei einem Organ Verfestigung, bei einem anderen Lockerung der Haftpunkte auf die Wuchsstoffeinwirkung folgt“ (S. 408); aber glücklicherweise sind wir heute, nachdem sich die seltsam gegensätzliche Wirkung des Wuchsstoffs auf Sproß und Wurzel als eine Frage der Quantität entpuppt hat, nicht mehr zu solch unbefriedigenden Annahmen gezwungen. Wir müssen vermuten, daß bei den für die Wurzel optimalen Konzentrationen der „Mechanismus der Wuchsstoffwirkung“ in der Wurzel der gleiche ist wie im Sproß. Worin im einzelnen die wuchstumshemmende Wirkung der höheren Konzentrationen besteht, ist noch nicht zu erkennen. Amlong (1936a) hat gefunden, daß *Vicia faba*-Wurzeln 2 Std. nach Dekapitation (1 mm), zu einem Zeitpunkt also, wo nach Bünning u. a. (vgl. oben S. 53) sicher Wachstumsbeschleunigung eingesetzt hat, eine deutlich *geringere* Dehnbarkeit aufweisen

¹⁾ Zitiert bei Went 1928, S. 215.

als intakte Wurzeln. Amlong führt dies auf den Fortfall des Spitzewuchsstoffs zurück und zieht den naheliegenden Schluß, daß Wuchsstoff in jedem Falle, auch wenn er das Wachstum hemmt, die Dehnbarkeit erhöht, daß also bei der Wachstumshemmung in der Wurzel etwas anderes als die Dehnbarkeitsbeeinflussung maßgebend sein müsse. Dies wäre ja durchaus denkbar, da das Wachstum eben doch noch sehr viel mehr ist als eine Dehnbarkeitszunahme.

Nun haben aber kürzlich die Amerikaner Robbins und Jackson (1937) Sproß- und Wurzelgewebe verschiedenster Art mit 0,2%iger β -Indolylessigsäure (in Lanolinpaste) behandelt und in darauffolgenden Dehnungs- oder Biegeversuchen festgestellt, daß im Vergleich zu den nur mit Lanolin bestrichenen Kontrollen die Sproßgewebe stets eine erhöhte und die Wurzelgewebe stets eine erniedrigte Dehnbarkeit besaßen! Hieraus müßte man also den Schluß ziehen, daß höhere Wuchsstoffkonzentrationen die Dehnbarkeit der Wurzelzellwände erniedrigen.

Weitere experimentelle Untersuchungen müssen zeigen, wie die Befunde von Amlong mit denen von Robbins und Jackson zu vereinbaren sind. Es bleibt zu beachten, daß derart hohe Wuchsstoffkonzentrationen, wie sie von den amerikanischen Forschern verwandt wurden, in der Wurzel nicht vorkommen. Andererseits aber ist es bei Amlong nicht ausgeschlossen, daß die Dehnbarkeitsabnahme eine vom Wuchsstoffgehalt der Spitze unabhängige Wundwirkung ist. Man müßte versuchen, ob durch Wiederaufsetzen der Spitze oder künstliche Wuchsstoffzufuhr (in entsprechenden Konzentrationen) die Dehnbarkeit wieder zunimmt. —

Zusammenfassung der Ergebnisse des II. Teiles

In der Avenakoleoptile und vermutlich in allen sich streckenden Organen höherer Pflanzen ist die Anwesenheit von Wuchsstoff eine notwendige Bedingung dafür, daß die wachstumsfähige Zelle auch tatsächlich wächst (S. 35, 43, 46, 59). Infolge der Reizwirkung des Wuchsstoffs ändert sich der Zustand des lebenden Plasmas (s. S. 74 ff.). Dies beeinflußt seinerseits in nicht näher bekannter Weise die Membran (S. 79), vermutlich zunächst die Intermicellarsubstanz, die als Organ des Protoplasten zu betrachten ist. Der so herbeigeführte „Wachstumszustand“ der Membran äußert sich in Erhöhung der plastischen Dehn-

barkeit und Einlagerung neuer Teilchen (S. 69ff.). Diese Verminderung des Wanddruckes hat eine Erhöhung der Saugkraft und somit Wasseraufnahme in die Zelle zur Folge; damit ist der Streckungsvorgang vollendet.

Die alte Streitfrage, ob die Streckung passiv durch Turgor-
dehnung oder aktiv durch Intussuszeption erfolge, ist dahin gelöst,
daß beide beteiligt sind (S. 73), daß aber die Reaktion wesentlich
„durch Spannkkräfte betrieben wird, die im lebenden System ge-
speichert waren“ (Fitting 1936, S. 73) und durch den Wuchsstoff
ausgelöst worden sind.

Ob es noch andere „Mechanismen“ der Zellstreckung gibt,
und vor allem ob Zellstreckung auch ohne Wuchsstoff in einzelnen
Pflanzengruppen stattfinden kann, bleibt offen. Overbeck (1934)
hat bei der Streckung des Sporogonstiels von *Pellia epiphylla* genau
das gleiche Zusammenwirken von plastischem und Intussuszeptions-
wachstum beobachtet, konnte aber die Anwesenheit von Wuchsstoff
nicht nachweisen. Er selbst hält es nicht für sicher, daß Wuchsstoff
dort wirklich vollkommen fehlt; man müßte seine Versuche mit den
inzwischen verbesserten Extraktionsmethoden (s. oben S. 27) wieder-
holen.

Dritter Teil

Die Bedeutung der Wuchsstoffe für tropistische Krümmungen

Die Wuchsstoffforschung ist hervorgegangen aus Untersuchungen über den positiven Phototropismus. Aber selbst wenn diese ursprüngliche Beziehung nicht bestände, hätte man das Verhalten der Wuchsstoffe beim Zustandekommen tropistischer Krümmungen studieren müssen. Denn die tropistischen Krümmungen sind einseitige *Wachstumsänderungen*, und solche werden — nach allem, was wir über die Beteiligung des Wuchsstoffs beim normalen Wachstum wissen — vermutlich zustandekommen durch qualitative oder quantitative Veränderungen des Wuchsstoffs selbst oder durch ein verändertes Verhalten der durch den Außenreiz verschieden betroffenen Pflanzenteile dem Wuchsstoff gegenüber. Sicherlich wird sich jede Theorie der pflanzlichen Tropismen irgendwie mit dem Wuchsstoffproblem auseinandersetzen müssen.

Sehen wir nun zu, welche Beziehungen zwischen Wuchsstoff und tropistischen Krümmungen die Forschung tatsächlich herausgestellt hat¹⁾.

Sechstes Kapitel

Der positive Phototropismus

Es ist hier nicht der Ort, genauer auf Verbreitung, Art und Verlauf phototropischer Reaktionen einzugehen. Wir betrachten nur kurz die im Rahmen der Wuchsstofftheorie wichtigsten Tatsachen.

Die ältesten hierhergehörigen Untersuchungen haben wir bereits im 1. Kapitel bei der Entdeckungsgeschichte der Wuchsstoffe erwähnt. Es handelt sich dort hauptsächlich um zwei Probleme: Die *Verteilung der Lichtempfindlichkeit* in der Gramineenkeoptile und anderen Keimpflanzen und die *Reizleitung*.

¹⁾ Vgl. das Vorwort!

Darwin (1881) schloß aus seinen Versuchen auf eine strenge Lokalisation der phototropischen Empfindlichkeit in der selbst nicht krümmungsfähigen Spitze von Gramineenkoleoptilen und einigen dicotylen Keimlingen. Spätere Untersuchungen (Rothert 1894, Sierp und Seybold 1926) zeigten aber, daß in vielen Fällen wohl ein ausgesprochenes Empfindlichkeitsmaximum besteht, im übrigen aber alle Übergänge bis zu mehr oder weniger gleichmäßiger Verteilung über den ganzen Keimstengel (z. B. bei *Tropaeolum* und *Solanum*) vorkommen. Sehr streng ist nach Rothert die Trennung von Perzeptions- und Reaktionszone bei einigen Paniceenkeimlingen: nur die Koleoptile ist lichtempfindlich, und nur das hypocotyle Glied krümmungsfähig. Derselbe Forscher fand bei *Avena* die stärkste Empfindlichkeit „in der äußersten Spitze von nicht mehr als 1 bis 1,5 mm Länge“. Sierp und Seybold (1926) stellten dann auch innerhalb dieser „äußersten Spitze“ noch bedeutende Unterschiede fest. Mit Hilfe verstellbarer Blenden variierten sie die Länge des verdunkelten Spitzenteils und beobachteten das Anwachsen der Präsentationszeit. Dabei ergab sich, daß im obersten „ $\frac{1}{4}$ mm die Lichtempfindlichkeit am größten ist. Von hier fällt sie rapid ab. Schon in der direkt unter dieser liegenden Zone, die von $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ mm reicht, ist sie nur der 40. Teil dieser. In 2 mm Entfernung von der Spitze ist sie auf einen Wert herabgesunken, der nach unseren Berechnungen nur den 36000. Teil der obersten Zone beträgt. Von hier bleibt die Empfindlichkeit weiter nach unten hin konstant“ (zit. nach Boysen-Jensen 1935, S. 74). Die letzte Verfeinerung der Ergebnisse brachte die Arbeit von Lange (1927), wonach das Empfindlichkeitsmaximum in den obersten 50μ der Spitze liegt. Das bedeutet etwa eine Zellenbreite! Wie zu erwarten ist und schon von Darwin gezeigt wurde, geht bei Entfernung der Spitze die phototropische Reaktionsfähigkeit fast ganz verloren, bis nach einiger Zeit die (von uns bei der Betrachtung des normalen Wachstums bereits behandelte) „physiologische Spitzenregeneration“ erfolgt ist. Dieser Regenerationsvorgang ist im Hinblick auf den Phototropismus von Dolk (1926) und Reiders (1934) untersucht worden.

In allen Fällen, wo die Lichtempfindlichkeit vollständig oder wenigstens vorwiegend auf selbst nicht wachstums- und krümmungsfähige Zonen beschränkt ist, muß notwendig eine *Leitung* des phototropischen Reizes bis zur Reaktionszone angenommen werden.

Bereits Rothert hat untersucht, ob etwa die beiden Leitbündel der Avenakoleoptile auch die Reizleitung besorgen. Da auch nach Durchschneiden der Leitbündel bei einseitiger Spitzenbeleuchtung eine Krümmung im verdunkelten Basalteil entstand, schloß Rothert, „daß der heliotropische Reiz sich im Parenchym des Grundgewebes fortpflanzt“. Die Versuche Boysen-Jensens und Paáls, in denen die *stoffliche Natur der Reizleitung* erwiesen wurde, haben wir bereits im 1. Kapitel besprochen. Boysen-Jensen fand gleichzeitig, daß die Reizleitung auf der unbelichteten Seite der Koleoptile stattfindet. Dieses Ergebnis wurde durch spätere Untersuchungen dahin korrigiert, daß auch die belichtete Seite, allerdings in geringerem Maße, an der Reizleitung beteiligt ist (Purdy 1921, Beyer 1928b, Reinhard und Bro 1933). In den Versuchen Purdys betrug der *d*-Wert (vgl. oben S. 10) der phototropischen Krümmung 0,61 mm, wenn der Leitungszusammenhang auf der belichteten Seite unterbrochen war, und nur 0,10 mm, wenn der Einschnitt auf der Dunkel-seite lag.

Die bis jetzt mitgeteilten Tatsachen fügen sich sämtlich sehr gut in die von Boysen-Jensen bereits 1911 ausgesprochene Theorie, daß der einseitige Lichteinfall in der Pflanze eine ungleiche Verteilung eines wachstumsbeschleunigenden Stoffes auf der Licht- und Dunkelflanke und somit das verschiedene Wachstum der beiden Seiten hervorruft. Paál zeigte dann, daß dieser wachstumsbeschleunigende Stoff auch in der ungereizten Koleoptile vorhanden ist. Auf Grund dessen konnte er als erster die auch heute noch in der „Wuchsstofftheorie der Tropismen“ enthaltene Grundannahme aussprechen, daß die phototropische Reaktion auf einer entsprechenden Beeinflussung der durch Wuchsstoffe vermittelten normalen Wachstumskorrelation beruhen müsse. Paál nahm an, daß der Wuchsstoff auf der Lichtseite zerstört oder in der Wanderung gehemmt werde. Das verträgt sich aber nicht mit der späteren Erkenntnis, daß die unbelichtete Koleoptilseite die Hauptrolle bei der Reizleitung spielt. Außerdem fand Went (1928), daß „Wuchsstoff Licht jeder Intensität und Zusammensetzung gegenüber vollkommen stabil ist“ (S. 63)¹⁾. Zur Erklärung der Tatsachen im Rahmen

¹⁾ Vgl. aber die auf S. 19 erwähnte Mitteilung Kögl's, wonach das *Lacton* des Auxins-a durch Bestrahlung physiologisch inaktiv wird.

der Paál'schen Grundannahme blieben demnach folgende Möglichkeiten:

1. Auf der Hinterseite wird *mehr* Wuchsstoff gebildet als in der ungereizten Pflanze.

2. Die Gesamtmenge des Wuchsstoffs ist in der einseitig belichteten Pflanze dieselbe wie in der ungereizten, aber es kommt irgendwie eine ungleiche Wuchsstoffverteilung zustande.

3. Es werden bei phototropischer Reizung außer den normalen Wuchsstoffen noch besondere (von Cholodny so genannte) „Tropohormone“ gebildet, die die Wuchsstoffwirkung auf der Lichtseite abschwächen oder auf der Dunkelseite verstärken. Diese Meinung haben Stark und Drechsel (1922) und Beyer (1928b) auf Grund ihrer Versuchsergebnisse vertreten.

Gegen die erste und dritte Annahme spricht zunächst die Tatsache, daß die Gesamtwachstumsgeschwindigkeit der Koleoptile während der phototropischen Krümmung unverändert ist (Cholodny 1927 und 1930, Wachstumsmessung mit dem Mikropotometer. Du Buy und Nuernbergk). Außerdem konnte Went (1928a) direkt feststellen, daß die Gesamtwuchsstoffmenge, die aus Koleoptilspitzen in Agar diffundiert, bei einseitiger und allseitiger Belichtung ungefähr die gleiche ist. Es bleibt also am wahrscheinlichsten die zweite Möglichkeit, und die einfachste Erklärung des Zustandekommens der ungleichen Wuchsstoffverteilung besteht in der Annahme, daß in der Koleoptile eine *transversale Wuchsstoffverschiebung* erfolgt. Dies ist zuerst von Cholodny (1927) unter Hinweis auf die Ergebnisse von Boysen-Jensen und Nielsen (1925) und Brauner (1922) ausgesprochen worden. Cholodny meint (1927, S. 610), „daß die Zellen . . . unter dem Einfluß der ungleichmäßigen Belichtung zunächst polarisiert werden, und daß dadurch die sich hier fortwährend bildenden Wuchshormone viel schneller von der Licht- nach der Schattenflanke als in irgendeiner anderen Richtung diffundieren können“. Verschiedene Forscher haben daraufhin versucht, die Wuchsstoffverschiebung durch getrenntes Abfangen des Wuchsstoffs aus den Spitzenhälften gereizter Koleoptilen direkt nachzuweisen, zuerst Went (1928a). Seine Resultate sind allerdings höchstens als Andeutung und nicht als ausreichender Beweis einer Wuchsstoffverschiebung zu bewerten.

Boysen-Jensen meint (1935, S. 96), daß ein solcher für die Spitze schon wegen der fortgesetzten Wuchsstoffproduktion nicht leicht zu erbringen sei. Etwas besser sind die Ergebnisse für dicotyle Keimpflanzen: v. Overbeek (1933) konnte bei allseitig natürlich oder künstlich mit Wuchsstoff versorgten Raphanushypocotylzylindern nach einseitiger Belichtung aus der Schattenseite 63% und aus der Lichtseite 37% Wuchsstoff in Agar abfangen. Ein ähnliches Resultat (62:38% bzw. 68:32%) erhielt Boysen-Jensen (1936) mit der Chloroformmethode aus den obersten 2 oder 4 cm einseitig belichteter Phaseolusepicotyle. Neuerdings hat Gessner (1936) noch für die Cholodny-Wentschen Annahmen angeführt, daß bei einseitiger Belichtung die Plastizität der Lichtseite abnimmt und die der Schattenseite zunimmt¹⁾.

Die nächste Frage wäre die, auf welche Weise das Licht die Wuchsstoffverschiebung zustande bringt. Aus Untersuchungen von Blaauw (1909) über die Gültigkeit des Reizmengengesetzes bei der phototropischen Reaktion geht hervor, daß bei genügender Lichtintensität bereits eine Beleuchtungsdauer von $\frac{1}{1000}$ Sek. eine Krümmung hervorruft. So schnell wird die Wuchsstoffverschiebung wohl kaum vor sich gehen können, und es ist anzunehmen, daß sie erst als Folge von primär durch das Licht in dem Organ hervorgerufenen Veränderungen eintritt. Bereits Cholodny (1927) weist in diesem Zusammenhang auf Ergebnisse von Waller (1903) und Bose (1907) hin, wonach bei einseitiger Belichtung eines Organs in diesem eine elektrische Polarisierung zu beobachten ist derart, daß die belichtete Flanke elektronegativ gegen die unbelichtete wird (bestätigt durch Brauner 1927). Dies muß, wie wir nach Erkenntnis der Säurenatur des Wuchsstoffs nun sagen können, eine Verschiebung des Wuchsstoffanions zur Schattenseite zur Folge haben! Wohl mit Recht warnt aber Boysen-Jensen (1935) vor dieser allzu einfachen Auffassung der Vorgänge. Denn erstens ist es nicht sicher, ob die beobachteten Potentialdifferenzen für die erforderliche Wuchsstoffverschiebung groß genug sind, und zweitens reagieren auch nicht alle wuchsstoffhaltigen Organe in gleicher Weise phototropisch. —

¹⁾ Vgl. das auf S. 70 über den Zusammenhang zwischen Wuchsstoff und Plastizität Gesagte!

Rückblickend wird man sagen dürfen, daß mit Hilfe der hier in aller Kürze skizzierten Wuchsstofftheorie der Phototropismus wenigstens im großen und ganzen begreiflich erscheint. Vor der ersten großen Theorie des Phototropismus, die von Blaauw seit 1914 im Anschluß an De Candolle (1832) ausgebaut worden ist, hat sie vor allem den Vorzug, daß sie die *Reizleitung* und das *einheitliche* Reagieren des Organs berücksichtigt. Die Blaauwsche Theorie versucht die phototropische Krümmung als zusammengesetzt aus den „Lichtwachstumsreaktionen“ der einzelnen Teile eines Organs darzustellen. „Jeder Pflanzenteil wächst separat gemäß der Lichtmenge, von der er getroffen wird“ (Boysen-Jensen 1935, S. 84). Tatsächlich haben manche Untersuchungen hinreichende Übereinstimmungen zwischen theoretischen Berechnungen und beobachteten Krümmungen ergeben (z. B. van Dillewijn 1927). Andere aber fanden die Unterschiede in der Lichtwachstumsreaktion bei verschieden starker Belichtung bedeutend geringer als die Wachstumsunterschiede zwischen Licht- und Dunkelflanke eines phototropisch gekrümmten Organs (vgl. bes. Pisek 1926, 1928a; das Hauptergebnis ist dargestellt bei Boysen-Jensen 1935 in Tabelle 9, S. 86). Jedenfalls ist anzunehmen, daß auch in der Blaauwschen Theorie *eine* Seite des Phototropismus erfaßt ist, denn es ist nicht einzusehen, wieso die bei allseitiger Belichtung eintretenden Lichtwachstumsreaktionen (Näheres darüber in den Lehrbüchern der Pflanzenphysiologie) bei einseitiger Belichtung ganz ausbleiben sollten. Für das Raphanushypocotyl konnte v. Overbeek (1933) denn auch direkt zeigen, daß nicht nur die als Folge der einseitigen Belichtung entstandene Wuchsstoffverschiebung, sondern auch die durch Belichtung überhaupt bedingte Erniedrigung des Reaktionsvermögens auf Wuchsstoff¹⁾ zusammen die phototropische Krümmung hervor-

1) Die Vermutung v. Overbeeks, daß es sich dabei um eine Verringerung der Zellwanddehnbarkeit durch das Licht handle, scheint sich in neueren Untersuchungen Gessners über „Phototropismus und Wanddehnbarkeit“ zu bestätigen. Man braucht jedoch daraus nicht auf eine direkte Beeinflussung der Wände durch das Licht zu schließen. Dieses könnte nach dem, was wir oben (S. 74 ff.) über den Mechanismus der Wuchsstoffwirkung gesagt haben, vielmehr schon im Plasma eine geringere Empfindlichkeit dem Wuchsstoff gegenüber bewirken. Das müßte dann auch eine geringere Membrandehnbarkeit zur Folge haben, als nach der ursprünglich zugeführten Wuchsstoffmenge zu erwarten wäre.

rufen. „Die Blaauwsche Theorie und die Theorie von Went sind also keine Antithesen, sondern die Grundgedanken beider Theorien ergänzen einander bei der Erklärung des Phototropismus der *Raphanushypocotyle*“ (1933, S. 617). Demnach wird man auch wohl nicht, wie Boysen-Jensen (1935, S. 88), von der *Avenakoleoptile* behaupten dürfen, daß Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus „zwei grundsätzlich verschiedene Vorgänge“ seien. — Ein weiterer Versuch, die Vorstellungen der Cholodny-Wentschen Theorie zu ergänzen, findet sich in zwei Arbeiten von Laibach und Cordes aus dem Jahre 1936. Dort wird auf Grund verschiedener Versuche vermutet, daß Belichtung die Entstehung eines vorzugsweise im Dunkeln gebildeten Stoffes verhindert, der das Reaktionsvermögen gegenüber dem Wuchsstoff erhöht. —

Trotz der Fortschritte, die die Kenntnis der Wuchsstoffe offensichtlich in der Erforschung des Phototropismus gebracht hat, sind wir von einer vollständigen Erklärung noch sehr weit entfernt. Bei größeren Lichtmengen wird die unter normalen Verhältnissen allein eintretende positive Krümmung durch eine negative abgelöst, worauf dann nochmals eine positive folgen kann. Du Buy und Nuernbergk unterscheiden sogar fünf verschiedene Krümmungstypen (vgl. hierzu Boysen-Jensen 1935, S. 79 ff.). Außerdem gibt es einen negativen Phototropismus, es gibt „Stimmungsänderungen“ usw. Für all dies sind die entwickelten Vorstellungen viel zu einfach, und es bleibt noch reichlich Arbeit für weitere Forschung. —

Siebentes Kapitel

Der negative Geotropismus

Bereits Rothert (1894) schloß aus dem analogen Verlauf der phototropischen und geotropischen Krümmung, daß auch für den Schwerereiz die Spitzenregion von Keimstengeln am meisten empfindlich ist. Allerdings hatte schon Darwin (1881) gefunden, daß dekapitierte Koleoptilen sich noch geotropisch krümmen können. Eine einwandfreie Feststellung der Perzeptionszone am intakten Organ ist bei Schwerereizung natürlich methodisch weit schwieriger als bei Lichtreizung. F. Darwin (1899) versuchte es mit horizontaler Fixierung der Koleoptilspitze in einer Glaskapillare. Dabei zeigte

sich, daß die Reizung der Spitze maßgebend ist für die Reaktion der Wachstumszone. Einen guten Fortschritt brachte dann die Piccardsche Zentrifugenmethode, bei der das zu untersuchende Organ schräg zur Rotationsachse angebracht wird, so daß Spitze und Basis in entgegengesetztem Sinne geotropisch gereizt werden. Mit Hilfe dieser von Piccard zunächst für Wurzeln angewandten Methode hat später v. Guttenberg (1911) Avena-, Hordeum- und Phalariskoleoptilen untersucht mit dem Ergebnis, daß eine kurze Spitzenzone von 3 mm bei Avena und von 4 bis 5 mm bei Phalaris und Hordeum bedeutend stärker empfindlich ist als die Basis, aber auch diese ist nicht ganz unempfindlich. Die Verhältnisse bei dicotylen Keimlingen hat Herzog (1925) studiert und bei den untersuchten Arten gleichmäßige Empfindlichkeit eines längeren Spitzenstückes festgestellt.

Im großen und ganzen ähnelt also die Lokalisation der geotropischen Empfindlichkeit der der phototropischen, nur ist die Geoperzeptionszone deutlich länger. Im allgemeinen wird man sich, wie Rawitscher (1932) sagt, „hüten müssen, irgendeinem Pflanzengewebe jegliche Rezeptionsfähigkeit für Schwerereizung abzusprechen“ (S. 306). Trotzdem ist aber auch für den Geotropismus das Vorhandensein von *Reizleitungsvorgängen* sicher erwiesen. Im Anschluß an die besprochenen Versuche über die Leitung des phototropischen Reizes, und mit gleicher Methodik hat Boysen-Jensen (1911) zuerst die *stoffliche* Natur der Reizübermittlung für die Avenakoleoptile erwiesen. Stark (1924) zeigte das gleiche für Hordeum. Genau wie beim Phototropismus tauchte auch hier die Frage auf, an welcher Seite des gereizten Organs die Stoffwanderung erfolgt. Boysen-Jensen und später Purdy (1921) fanden eine ausgesprochene Bevorzugung der Unterseite der horizontal gelegten Avenakoleoptile, aber auch auf der Oberseite findet „eine nicht unbedeutende Reizleitung“ statt (Boysen-Jensen).

Die Art und Weise der Reizleitung sowie die vollständige Analogie zum Phototropismus führten Cholodny und Went dazu, die Wuchsstofftheorie auch auf den Geotropismus anzuwenden. Danach ist die Krümmungsreaktion die Folge einer durch den Schwerereiz hervorgerufenen ungleichen Wuchsstoffverteilung.

Auch für den Geotropismus wurde das Auftreten besonderer „Trophohormone“ höchst unwahrscheinlich gemacht durch Cho-

Iodnys Wachstumsbestimmungen mit dem Mikropotometer (1929, 1930), wonach das Gesamtwachstum sich nach Schwerereizung nicht ändert. Ebenso wenig ändert sich nach Dolk (1930) die Gesamtwachsstoffabgabe. Bei getrenntem Abfangen des Wuchsstoffs aus der Ober- und Unterseite von Koleoptilen, die 30 Min. horizontal gelegt waren, ergab sich ein Wuchsstoffverhältnis von durchschnittlich 1 : 2 zugunsten der Unterseite. Daß diese Differenz auf einer Änderung im Transport (vermutlich Wuchsstoffverschiebung in transversaler Richtung) und nicht in der Bildung des Wuchsstoffs beruht, zeigte Dolk dadurch, daß er waagerechte Koleoptilen an einem Ende mit wuchsstoffhaltigem Agar versah und am anderen Ende den Wuchsstoff aus Ober- und Unterseite getrennt auffing. Auch hier erhielt er an der Unterseite mehr Wuchsstoff. Ähnliche Differenzen zwischen Ober- und Unterseite erhielten Dijkman (1934) bei *Lupinus hypocotylen* und v. d. Laan (1934) bei *Vicia-Epicotylen*.

Bezüglich des Zustandekommens der Wuchsstoffverschiebung wurde bereits beim Phototropismus auf gewisse infolge der Reizung auftretende elektrische Potentialdifferenzen hingewiesen. Ehe solche Differenzen in horizontalgelegten Organen überhaupt nachgewiesen waren, haben bereits Cholodny (1918, 1923) und Small (1920) Theorien einer elektrischen Georezeption entwickelt. Brauner (1926 usw.) und Amlong (1933) entdeckten dann das sogenannte „goelektrische Phänomen“, welches darin besteht, daß in horizontalgelegten Pflanzenorganen, auch wenn diese abgetötet sind, und auch bei Pergamentpapiermodellen die Unterseite im Verhältnis zur Oberseite positiv geladen wird. Dies würde theoretisch eine Wuchsstoffverschiebung zur Unterseite verständlich machen. Nach Besprechung verschiedener Arbeiten, in denen die geotropischen mit den stets schwächeren elektrotropischen Krümmungen verglichen werden, kommt Boysen-Jensen zu der Ansicht, „daß das goelektrische Phänomen vielleicht eine notwendige, aber keine ausreichende Bedingung der Wuchsstoffverschiebung ist“ (1935, S. 120). Rawitscher meint, daß vielleicht gerade bei der Ermöglichung der Wuchsstoffverschiebung doch auch jene besonderen „Reizstoffe“ eine Rolle spielen könnten, die für eine *direkte* Beeinflussung des unterschiedlichen Wachstums aus den oben angeführten Gründen nicht in Frage kommen; er schreibt darüber: „Mit der Annahme der Wuchsstoff-

hypothese wird die Existenz besonderer geotropischer Reizstoffe nicht ausgeschlossen, ja nicht einmal überflüssig gemacht. Denn die Änderung der Transportrichtung der Stoffe ist selber eine Reizreaktion, die nicht durch physikalische Faktoren, sondern durch die Lebenstätigkeit der Pflanze zustandekommt. Es ist eine kaum zu umgehende Ansicht, daß dieser Reaktion selbst Änderungen im Chemismus gereizter Zellen oder Organe vorhergehen, und es ist naheliegend, an irgendwelche Reizstoffe zu denken, welche ihrerseits die Änderung der Transportbahnen hervorrufen. So besteht kein notwendiger Gegensatz zwischen Wuchsstoff- und zwischen Reizstofftheorie“ (1932, S. 388).

Bei der völlig analogen Erklärung des Phototropismus und Geotropismus durch die Wuchsstofftheorie bedarf es noch einer besonderen Begründung für gewisse Unterschiede im Verlauf der geotropischen und phototropischen Krümmung (vgl. die Kurven bei Dolk 1930). Diese bestehen hauptsächlich darin, daß die geotropische Krümmung viel schneller einsetzt als die phototropische und im Gegensatz zu dieser in der obersten Zone sich sehr schnell wieder ausgleicht. Der erste Unterschied könnte vielleicht durch die verschiedene Länge der Perzeptionszone bedingt sein, während der zweite im Rahmen der Wuchsstofftheorie „vorläufig nicht zu erklären“ ist (Rawitscher, S. 375). Wohl mit Recht vermutet Rawitscher trotz aller Übereinstimmungen doch noch „tiefgreifende Unterschiede in der ganzen Reizkette bei beiden Tropismen“ (1932, S. 371).

Sehr rätselhaft ist — vor allem in Verbindung mit der Wuchsstofftheorie — immer noch die Rolle der Statolithenstärke als Vermittlerin der Erregung. Ob die von der Statolithentheorie vermuteten Zusammenhänge wirklich bestehen, ist, wie Rawitscher feststellt, „nicht nur nicht bewiesen, sondern wird nach den Untersuchungen v. Ubischs recht zweifelhaft, trotz aller Parallelismen zwischen Vorkommen von Statolithenstärke und Reaktionsfähigkeit, die gewiß bestehen, aber auch auf anderen Zusammenhängen beruhen können“ (1932, S. 328). Dollfuss (1936) findet bei *Podophyllum* und *Allium cepa* „eine gewisse Übereinstimmung zwischen Statolithenapparat und Wuchsstoffverteilung. Im ersten Falle sind Statolithen und Wuchsstoff auf kleinem Raum lokalisiert, im zweiten beide auf längere Strecke verteilt“ (S. 13).

Abschließend werden wir ähnlich wie beim Phototropismus sagen dürfen, daß die Wuchsstoffforschung unsere Einsicht in den Verlauf der negativ geotropischen Reaktion besonders von Keimpflanzen erheblich vertieft hat, daß es aber wohl falsch wäre, nun mit der Wuchsstofftheorie *alles* erklären zu wollen. Ganz kurz seien nur einige Tatsachen erwähnt, die sich in eine ausschließliche Wuchsstofftheorie des Geotropismus nicht einfügen: das von Schmitz (1933) untersuchte Verhalten wachsender, wuchsstoffhaltiger Gräserinternodien, die keine geotropische Aufkrümmung ausführen; ferner die von Rawitscher ausführlich behandelten Torsionsreaktionen, die Geomorphosen, Umstimmungen und schließlich auch der Plagiotropismus. Bezüglich des letzteren hat Czaja (1935b) in Zusammenhang mit seiner in Teil II (S. 54f) erörterten Hypothese eines Wuchsstoffantagonismus eine bei Annahme seiner Voraussetzungen ganz plausible Vorstellung entwickelt. Wir brauchen darauf nicht näher einzugehen, da die Grundlagen der Theorie Czajas zu unsicher sind (vgl. auch unten S. 109f).

Wir schließen dieses Kapitel mit der Feststellung Rawitschers, daß trotz unseres Erkenntnisfortschritts sicherlich doch noch „im Ablauf der geotropischen Reizkette mit mehr unbekanntem Faktoren zu rechnen ist, als wir uns gewöhnlich eingestehen“ (1932, S. 387f.). —

Achtes Kapitel

Der positive Wurzelgeotropismus

Bezüglich der Aufnahme des Schwerereizes in der Wurzel spricht bereits Darwin von einer „Gehirnfunktion“ der Wurzelspitze. Es hatte sich nämlich schon in Versuchen von Ciesielski gezeigt, daß dekapitierte Wurzeln nicht geotropisch reagieren, wenn sie nach der Dekapitation horizontal gelegt werden, wohl aber wenn die Dekapitation in der Zeit zwischen Reizung und Reaktion ausgeführt wird. Später ist dann mit Hilfe der Piccardschen Methode durch Haberlandt (1908) an Hauptwurzeln von *Vicia*, *Lupinus* und *Phaseolus* gezeigt worden, daß die ganze Wurzel einheitlich im Sinne der Reizung der Spitze reagiert, wenn diese 1,5 bis 2 mm über die Zentrifugenachse hinausragt. Bei nur 1 mm weit hervorragender Spitze war die Reizung des übrigen Teiles der Wurzel maßgebend.

Damit war eine *Reizleitung* in der Wurzel nachgewiesen. Die naheliegende Annahme, daß es sich auch hier um den Transport von *Stoffen* handle, wurde erst von Snow (1923, 1924) experimentell begründet. Dieser klebte mit Gelatine die abgeschnittene Spitze von *Vicia faba*-Wurzeln wieder auf und erhielt dann bei geotropischer Reizung in einer hinreichend großen Zahl von Fällen (45 von 76) positive Krümmungen von etwa 30° . Boysen-Jensen hat dies später wiederholt und bestätigt (1933c). Ebenfalls in Versuchen von Snow zeigte sich, daß, wie bei Koleoptilen, der Reiz auf der Unterseite bedeutend stärker geleitet wird als auf der Oberseite.

Die Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzel haben nach verschiedenen älteren Untersuchungen (vgl. Boysen-Jensen 1935, S. 134, und Rawitscher) Keeble, Nelson und Snow (1931a) und dann Cholodny (1932b) und Navez (1933a) studiert. Die beiden letztgenannten Forscher zeigten, daß vermutlich auch in der Wurzel die Gesamtwachstumsgeschwindigkeit während der Georeaktion nicht verändert wird gegenüber der normalen. Die entgegengesetzten Befunde von Keeble und Mitarbeiter konnten durch das Vorhandensein überschüssigen Wassers erklärt werden.

Seit 1924 hat Cholodny versucht, den Wurzelgeotropismus mit Hilfe der Wuchsstoffe zu erklären. Entscheidend dafür war die von Cholodny (1924) gefundene Tatsache, daß dekapitierte Wurzeln auch dann wieder normal geotropisch reagieren, wenn man ihnen statt der eigenen Spitzen Koleoptilspitzen aufsetzt! Da ebensolche Koleoptilspitzen das Wachstum normal orientierter Wurzeln in 3 bis 4 Std. um etwa 36 % hemmen (1924) und auch das Wiederaufsetzen der eigenen Spitzen eine, wenn auch geringe, Wachstumshemmung (5 %) zur Folge hat, konnte Cholodny (1927) die Hypothese aufstellen, daß genau wie Photo- und Geotropismus von Koleoptilen und Keimstengeln auch der Wurzelgeotropismus auf einer ungleichen Verteilung der von der Spitze produzierten Wuchsstoffe beruhe. Da diese das Wurzelwachstum hemmen, macht eine Wuchsstoffanhäufung an der Unterseite die Abwärtskrümmung ohne weiteres verständlich. Die Wuchsstoffanhäufung an der Unterseite konnte verschiedentlich nachgewiesen werden (Hawker 1932, Boysen-Jensen 1933c), zuletzt von Boysen-Jensen (1936) mit Hilfe der Chloroformextraktionsmethode. Es fand sich in den äußersten 4 mm von $2\frac{1}{2}$ bis 4 Std. lang horizontal gelegten *Vicia*-

Wurzeln ein Wuchsstoffverhältnis von 59 : 41 % zwischen Unter- und Oberseite. Ob die gefundenen Wuchsstoffunterschiede tatsächlich für die Wachstumsunterschiede zwischen Ober- und Unterseite ausreichen, ist, wie Boysen-Jensen schon 1935 bemerkt, „sehr schwierig zu sagen“.

Bezüglich des Zustandekommens der ungleichen Wuchsstoffverteilung in der Wurzelspitze lassen sich ähnliche Überlegungen und Tatsachen heranziehen wie bei Koleoptilen und Keimstengeln.

Die hier in aller Kürze skizzierten Vorstellungen über die entscheidende Beteiligung des normalen Wuchshormons am Wurzelgeotropismus sind entstanden, als man noch nicht wußte, daß die entgegengesetzte Wirkung des Wuchsstoffs auf Sproß und Wurzel ein Konzentrationseffekt ist (vgl. oben S. 55ff.). Diese neue Erkenntnis läßt sich aber in die Theorie ohne weiteres einbauen. Denn da die Wuchsstoffkonzentration in der Wurzel vermutlich sowieso schon ein wenig über dem Optimum liegt, wird die sicher erwiesene Wuchsstoffanhäufung an der Unterseite dort Wachstumsverminderung zur Folge haben. Interessant ist in diesem Zusammenhang eine Beobachtung von Amlong (1936), die auf Grund folgender Überlegung angestellt wurde: Nach der Dekapitation muß es einen Zeitpunkt geben, in dem gerade nur noch so wenig Wuchsstoff in der Wurzel vorhanden ist, daß dessen Anhäufung an der Unterseite noch eine Wachstumsförderung ergibt! Tatsächlich verhielten sich die *Vicia*-Wurzeln, wenn sie 3 Std. nach Dekapitation horizontal gelegt wurden, gemäß dieser Erwartung¹⁾.

Radikale Ablehnung hat die Wuchsstofftheorie des Wurzelgeotropismus wie überhaupt des Wurzelwachstums (vgl. oben S. 58) jüngst durch Fiedler (1936) erfahren. Dieser erklärt die geotropische Krümmung für „ganz unabhängig vom Wuchsstoff“ (S. 428), denn „die nachweisbar wuchsstofffrei wachsende isolierte Wurzel bleibt dauernd fähig, einen geotropischen Reiz positiv zu beantworten“

¹⁾ Es liegen ähnliche Versuche vor von Czaja (1935b) und Faber (1936). Bei Czaja krümmten sich höchstens 50 % der dekapitierten Wurzeln (*Pisum*, *Lupinus*) nach Horizontallegen schwach aufwärts, und *Vicia* Faba- und Maiswurzeln blieben überhaupt gerade. Noch ungünstiger ist das Ergebnis bei Faber: 58 % blieben gerade, 26 % krümmten sich abwärts und nur 16 % aufwärts. Amlong erklärt dies damit, daß die Wurzeln schon zu bald nach der Dekapitation horizontal gelegt wurden und deshalb der Wuchsstoffgehalt noch zu groß war.

(S. 422). Wir haben oben (S. 58) gesehen, daß es nicht ausgeschlossen ist, daß Fiedlers Wurzeln *doch* noch Wuchsstoff in wachstumsfördernden Mengen enthielten. Solange diese Möglichkeit besteht, wird man solch weittragende Schlüsse wie Fiedler nicht ziehen dürfen, zumal doch zahlreiche Tatsachen, wie wir sahen, *für* eine Beteiligung der Wuchsstoffe am Wurzelgeotropismus sprechen. —

Rückblick

Eine treffende Zusammenfassung der soeben im III. Teil betrachteten Zusammenhänge läßt sich geben mit den Worten Rawitschers: Nach der Cholodny-Wentschen Wuchsstoff- oder Korrelationshypothese der Tropismen „wird sowohl bei phototropischer als geotropischer Reizung die Phase der Rezeption damit abgeschlossen, daß die Wuchsstoffe eine ungleiche Transportrichtung annehmen. Die Phase der Reaktion wird dadurch eingeleitet, daß die Wuchsstoffe den Zellwänden auf den gegenüberliegenden Organseiten eine verschiedene Streckungsgeschwindigkeit erteilen, und die Reizausbreitung selbst wird identisch mit der Ausbreitung der Wuchsstoffe“ (1932, S. 370). Diese Vorstellung hat im Laufe der Zeit schon fast den hypothetischen Charakter verloren. Es darf nur nicht vergessen werden, daß mit der Erfassung der Rolle der Wuchsstoffe bei den Tropismen¹⁾ längst nicht *alles* erklärt ist! Mit Recht warnt Rawitscher gerade im Hinblick auf den Fortschritt, den die neuen Erkenntnisse gebracht haben, vor einer „Pseudoeinfachheit“ in der Auffassung der Lebensvorgänge. Auch heute, nachdem wir ein wichtiges Glied im Mechanismus der Abläufe erkannt haben, ist für die Tropismen sowohl wie für das normale Wachstum (vgl. oben S. 78) der alte Pfeffersche Reizbegriff noch nicht überflüssig geworden. Das ist nicht weiter verwunderlich, da er „ja eigentlich mit unserer Vorstellung über das Leben selbst identisch ist“! (Rawitscher 1932, S. 389). Immerhin, was auch die weitere Analyse der Vorgänge noch zutage bringen mag, die *Wuchsstoffe* haben eine wichtige Mittelfunktion nicht nur beim Wachstum an und für sich, sondern auch bei der rechten Orientierung der Pflanze in der Außenwelt gegenüber gerichteten Reizen verschiedenster Art. —

¹⁾ Verschiedenes deutet darauf hin, daß auch bei traumatotropischen und haptotropischen Krümmungen die Wuchsstoffe im Spiel sind. Vgl. hierzu Boysen-Jensen 1935, S. 142—146.

Vierter Teil

Die Bedeutung der Wuchsstoffe für weitere Vorgänge im Entwicklungsgeschehen der Pflanze

„Während es anfangs so schien, als ob die Wuchsstoffe ganz spezifisch nur auf Streckungswachstum hinwirkten . . . , hat sich bald gezeigt, daß sie auch ganz andere Funktionen übernehmen können“ (Jost 1935, S. 748).

Neuntes Kapitel

Wuchsstoff und Zellteilung

In der Avenakoleoptile, dem klassischen Objekt der Wuchsstoffforschung, ist eine teilungsfördernde Wirkung des Wuchsstoffs nicht festzustellen. Es liegt nahe, dies darauf zurückzuführen, daß eben Teilungen in der Koleoptile gar nicht „vorgesehen“ sind und nach Wuchsstoffzufuhr ebensowenig eintreten wie erneute Streckung in völlig ausgewachsenen Zellen (s. oben S. 38 ff.). Wenn wir wissen wollen, ob Wuchsstoff die Teilung fördert oder nicht, so müssen wir ihn auf Zellen einwirken lassen, deren innere Disposition eine Teilung zuläßt. Das ist der Fall

1. in den embryonalen Zellen des Vegetationspunktes,
2. in den embryonalen Zellen des Kambiums.

Ferner besteht die Möglichkeit, daß die auf einen Wundreiz hin erfolgenden Zellteilungen irgendwie mit einer Wuchsstoffwirkung zusammenhängen.

1. Wuchsstoff und embryonales Wachstum im Urmeristem

Über diese Frage gibt es, soweit ich sehe, kaum Untersuchungen. Es wird auch nicht leicht sein, hierfür eindeutige Versuchsanordnungen ausfindig zu machen.

Bei Oosterhuis (1931) findet sich die kurze Bemerkung, daß in der obersten 6 mm-Zone des Asparagusstengels, wo normalerweise noch Teilungen vorkommen, die Achselknospen diese ähnlich beeinflussen wie weiter unten die Streckung. Dies könnte natürlich auch auf einem vom Streckungswuchsstoff verschiedenen Stoff beruhen. So fand kürzlich Dagys (1935, 1936) in Samen, Knospen, jungen Blättern, tätigem Kambium und Blutungssaft Teilungsstoffe, die auf niedere Organismen wirkten und vermutlich dem „Bios“ (s. oben S. 3f.) verwandt sind. Hiermit ist nun aber wieder gar nicht gesagt, ob diese Teilungsstoffe auch in der höheren Pflanze selbst eine Rolle spielen; auf die niederen Organismen kann außer Bios noch alles mögliche wachstumsstimulierend wirken, z. B. Vitamine, die sicher auch in den fraglichen Extrakten vorhanden waren. Zu beachten ist allerdings die von Dagys (1936) festgestellte bedeutende Zunahme der Teilungsstoffe in treibenden Knospen gegenüber ruhenden. Daraus vor allem hat Rippel (1936) auf eine „generelle Bedeutung“ dieser Stoffe für Zellteilungsvorgänge im ganzen Pflanzenreich geschlossen, während Dagys selbst eine solche nicht für erwiesen hält und den fraglichen Wuchsstoff als ein „trophisches Hormon“, als einen „Regulator der Stoffproduktion“ auffaßt. Kürzlich hat Cholodny aus Gramineensamen ein von ihm „Blastanin“ genanntes Keimungshormon gewonnen, das vermutlich mit dem Koleoptilwuchsstoff identisch ist. Aus seinen Versuchen schließt er, daß das Blastanin „eine wichtige Rolle bei der Keimung spielt“ (1935, S. 310). Ob es die Zellteilung oder nur die Streckung der embryonalen Zellen fördert, ist nicht ersichtlich. —

2. Wuchsstoff und Kambiumtätigkeit

Jost (1893) fand bei Phaseolus-Keimlingen eine ganz eindeutige und bei Bäumen eine etwas weniger strenge Abhängigkeit des Dickenwachstums von der Blattbildung. Seine Versuche zeigten schon, daß es sich dabei nicht um Ernährungseinflüsse handeln kann, wie damals vor allem De Vries meinte, sondern daß eine von den Blättern ausgehende „abwärts schreitende Reizwirkung“ vorliege. Ob diese materieller oder dynamischer Natur ist, läßt Jost damals ausdrücklich offen.

Seine Erfahrungen wurden in der Folgezeit bestätigt und erweitert. Als dann bekannt wurde, daß junge Triebe und Blätter vorzüglich Wuchsstoffe produzieren, lag es sehr nahe, solche für die Korrelation zwischen Blattentwicklung und Gefäßbildung verantwortlich zu machen, — so nahe, daß Münch (1932, S. 409) einfach schreiben konnte: „Die Annahme von Wuchsstoffen für das Dickenwachstum ist nicht bewiesen, sie erscheint aber so wahrscheinlich, daß ich in den folgenden Ausführungen damit als Tatsache rechne!“ Selbstverständlich werden „die zum Dickenwachstum dienenden Wuchsstoffe“ nicht direkt mit den Auxinen identifiziert; sie könnten ja neben diesen in den jungen Trieben gebildet werden.

Den ersten wirklichen Beweis für die hormonale Natur des „kambialen Reizes“ bringt dann Snow (1933): Er zeigt, daß der Einfluß der Blätter sich auch über eine Stelle hinweg auswirkt, an der der organische Zusammenhang unterbrochen ist, so daß nur Diffusion von Stoffen möglich ist; dies wurde bei *Vicia faba* erreicht durch Zwischenschaltung von feuchtem Leinen oder Gelatine; in einer anderen Versuchsanordnung wurden Pflanzen weit entfernter Familien (Sonnenblume und Erbse) an einer Schnittfläche zusammengefügt¹⁾, und es stellte sich nach 22 bis 24 Tagen heraus, daß die beblätterte Erbsenpflanze über die von totem braunem Gewebe erfüllte Verbindungsstelle hinweg in dem vollkommen entblätterten und entknospten Sonnenblumenkeimling stets die Bildung von neuem Kambium in und zwischen den Bündeln und mitunter auch die Ausbildung sekundären Xylems angeregt hatte. Snow erwog daraufhin, ob nicht bei diesem Blatteinfluß Wuchsstoff das wirksame Prinzip sei; er glaubte aber dem Streckungswuchsstoff keine teilungfördernde Wirksamkeit zusprechen zu dürfen. Später fand dann aber Laibach (1933), daß Orchideenpollinien, die auf die apikale Schnittfläche von *Vicia-Epikotylen* gebracht werden, diese zu Dickenwachstum anregen. Snow beobachtete dasselbe, wenn er die obere Schnittfläche dekapitierter Sonnenblumenhypokotyle mit Harnextrakt, Auxin-a oder Heteroauxin (in Gelatinelösung) behandelte²⁾. Das Kambium bildete sich normal aus und erstreckte sich bis etwa 3 cm unterhalb der behandelten Stelle.

1) Dabei bilden sich zunächst keine Protoplasmabrücken.

2) Snow 1935 und Snow und Fanu 1935.

Hiermit ist zwar nicht sicher bewiesen, daß Wuchsstoff auch in der normalen Pflanze einen ausschlaggebenden Einfluß auf die Bildung und Tätigkeit des Kambiums ausübt; aber es liegt doch sehr nahe, die angeführten Tatsachen zu einem solchen Schluß zu kombinieren, zumal, wie besonders von Söding (1937) gezeigt wurde, das Kambium während seiner Tätigkeit bedeutende Wuchsstoffmengen enthält (vgl. auch Zimmermann 1936). Söding neigt zu der Annahme, daß der von oben (aus Knospen und Blättern) stammende Wuchsstoff gewissermaßen nur den Anstoß gibt zur Aktivierung des Kambiums und dieses dann den weiteren Wuchsstoff selbst liefert, oder wenigstens den in inaktiver Form zuströmenden Wuchsstoff fortschreitend aktiviert. Für die eigentliche Ausbildung von typischem Holz und typischer Rinde nimmt Söding noch besondere zu der Wuchsstoffwirkung hinzutretende Differenzierungsreize an (1936), vor allem, weil in seinen Versuchen mit künstlicher Wuchsstoffzufuhr der Grad der Ausdifferenzierung (speziell der Weite der Gefäße) mit größerer Entfernung von der Versuchsstelle zunahm. Nun hat aber Gouwentak (1936) mit geringeren Wuchsstoffkonzentrationen als Söding auch in unmittelbarer Nähe der Versuchsstelle ziemlich weitlumige normale Gefäße erhalten, und sie ist deshalb der Ansicht, daß „Teilung *und* auch Ausdifferenzierung der Kambiumzellen zu normalem Holz dem *einen* Hormon, dem Wuchsstoff zuzuschreiben sind“. Die Ergebnisse Södings scheinen wesentlich auf einer sehr starken Überdosierung zu beruhen, während Gouwentaks Konzentrationen ungefähr den normalen Verhältnissen in der Pflanze entsprechen. Vielleicht darf man in dieser Meinungsverschiedenheit Söding Recht geben, obwohl seine Versuche anders zu deuten sind. Sicherlich wird die erste Einwirkung des Wuchsstoffs in den Kambiumzellen eine ganze Reihe weiterer Prozesse nach sich ziehen, und es ist nicht ausgeschlossen, ja sogar wahrscheinlich, daß dabei neue stoffliche Differenzierungsreize eine Rolle spielen. —

Wie ist nun die teilungsfördernde Wirkung des Wuchsstoffs im Kambium zu verstehen? Söding weist darauf hin, daß „die Teilung einer Kambiumzelle nicht ohne weiteres mit der einer beliebigen Zelle gleichzusetzen ist. Es ist vielleicht nicht ausgeschlossen, daß beim Kambium die Zellteilung irgendwie mit der vorhergegangenen Streckung ziemlich eng verkoppelt ist“ (1936). Dies

würde besagen, daß die teilungfördernde Wirkung des Wuchsstoffs im Kambium ein sekundärer Effekt ist, der auf der besonderen Disposition der fraglichen Zellen beruht¹⁾.

3. Wuchsstoff und Kallusbildung

Unter Kallus versteht man²⁾ jedes an Wundflächen auftretende abnorme Gewebe; dies entsteht meist durch Zellvergrößerung *und* Zellteilung. Auf letztere kommt es hier hauptsächlich an. Zur Kallusbildung sind sämtliche Gewebe mehr oder weniger befähigt, bei Wurzeln und Stengeln von Gymnospermen und Dikotylen am besten das Kambium. Der Kallus bildet die Grundlage zur Regeneration neuer Gewebe und Organe.

Im Anschluß an frühere Experimente über Zellteilungen an isolierten Gewebestücken versuchte Haberlandt (1923) in neuen Untersuchungen Aufschluß zu erhalten über die Natur des Wundreizes, der zur Bildung der verschiedenen Wundgewebe führt. Er fand bei Blättern und Knollen (Kohlrabi, Kartoffeln), daß unter abgespülten Wundflächen Zellteilungen bedeutend spärlicher auftreten als sonst, daß aber durch Bestreichen der Wundflächen mit Gewebebrei, auch wenn dieser auf 100° erhitzt ist, die Zahl der Teilungen bedeutend erhöht wird. Daraus läßt sich mit Recht schließen, daß „*Zersetzungsprodukte der getöteten Zellen als Teilungshormone* wirken“. An Haaren, Spaltöffnungs- und Epidermiszellen löst schon lokale Verletzung, die nicht zum Absterben führt, typische Teilungen aus. In Analogie zu dem vorhergehenden Fall wird man mit Haberlandt annehmen dürfen, daß auch in bloß geschädigten Zellen teilungsauslösende Wundhormone entstehen.

Ein erster Weg zur Erkenntnis der Natur dieser Wundhormone besteht — so sollte man meinen — darin, daß man zusieht, welche bekannten Stoffe eine gleiche oder ähnliche Wirkung ausüben.

So fand Wehnelt (1927), daß an dem intakten Wassergewebe auf der Innenseite der Hülse von Phaseolus außer Bohnensaft auch

1) Vgl. Snow (1935, S. 357): „It may be supposed, that these hormones exert some primary effect, from which there may follow secondarily either cell extension or cell division or both, according to the nature and condition of the tissue on which they are acting.“

2) Vgl. z. B. Küster 1916, S. 56ff.

Pferdeserum, Hühnereiweiß, Hämoglobin, Insulinpräparate, ja sogar reiner Agar Zellteilungen hervorrufen können.

Nemec (1930) erhielt Kallusbildung bei Kohlrabiknollen und Wurzeln von *Cichorium intybus*, wenn er die Schnittflächen mit *Bacterium tumefaciens* infizierte; er führte dies auf „bakterielle Wuchsstoffe“ zurück. Nach dem Bekanntwerden der Streckungswuchsstoffe wurden natürlich auch diese auf ihre kallusbildende Wirkung geprüft. Zunächst arbeitete man mit unreinen Präparaten, so Mrkos (1933) mit Rhizopinagar. Aus seinen Versuchen lassen sich aber keine Schlüsse bzgl. der Wirkung des Rhizopins ziehen; denn ebensogut wie Rhizopinagar bewirkte auch bloßer „Nähragar“ Teilungen in tieferen Mesophyllschichten von Bryophyllumblättern, denen die Epidermis abgezogen worden war; ebenso wirkten Diastase, Koleoptilstücke von *Zea Mays* und Kompositenblütenstände, ja sogar „indifferente Beläge“ (z. B. Deckglassplitter) oder leichter Druck!

In den Versuchen von Laibach, Mai und Müller (1934) wurde dann die kallusbildende Wirkung von auxinhaltigen Präparaten (Orchideenpollinien bzw. deren Wasser- oder Ätherextrakte, Ätherextrakte von Menschenharn) an *Coleus*- und *Tradescantia*stengeln sichergestellt. Da aber Maiskörner- und Maisölpaste, die im Avenatest stark wirkte, also reichlich Auxin enthielt, an *Tradescantia*stengeln keine Zellteilungen auslöste, schlossen Laibach und Mitarbeiter, daß in den wirksamen Harn- und Pollinienpasten neben Auxinen noch „*Meristine*“ als besondere Teilungsstoffe vorhanden seien. Dies wurde wieder zweifelhaft, als Laibach (1935) den Nachweis erbrachte, daß *reines Heteroauxin Teilungen erregt*, wenn es in Pastenform auf die Schnittfläche dekapitierter *Vicia faba*-Epikotyle oder auf die intakte Epidermis von *Coleus*stengeln und *Vicia*-Wurzeln gebracht wird. Dies konnte Jost (1935) dann an dem alten Objekt von Wehnelt (1927), an Bohnenhülsen, bestätigen; ferner auch an den Parenchymzellen, die die Markhöhle von *Vicia faba* umgeben, sowie an Kotyledonen und Keimwurzeln von *Lupinus albus*¹⁾.

¹⁾ In einer neuen Arbeit will der russische Forscher Katunskij (1935) im Gegensatz zu allen bisherigen Ergebnissen einen *hemmenden* Einfluß von Wuchsstoff (aus aufgesetzten Koleoptil- und Wurzelspitzen) auf die Zellteilungen in Blattstücken von *Bryophyllum* festgestellt haben. Da die Arbeit nur im Referat zugänglich war, läßt sich nichts über die Ursache der merkwürdigen Befunde sagen.

Bei allen künstlichen Zellteilungserregungen infolge von Wuchsstoffzufuhr fällt auf, daß die wirksamen Konzentrationen weit höher sind als bei der Auslösung des Streckungswachstums. In Josts Versuchen liegen sie 4 bis 5 Zehnerpotenzen höher, und bei Laibach¹⁾ wirken die kalluserzeugenden Pasten sogar schädigend auf die direkt benachbarten Gewebe, so daß auch in den Versuchen an intakten Organen ein starker Wundreiz gesetzt wird.

Was folgt aus all diesen Versuchen über die Natur der Haberlandtschen Wundhormone? Gar nichts! Vor allem folgt nicht daraus, daß Auxine normalerweise als Wundhormone kallusbildend tätig sind! Dies ist eigentlich schon von vornherein klar, denn bei Verwundung entsteht Kallus auch an Organen, die sowieso Auxine enthalten; beim Wundreiz müßte also zum mindesten noch etwas Entscheidendes hinzukommen. Vorläufig wissen wir also nur, daß eine große Zahl von heterogenen Stoffen, unter anderem auch Auxine, an verwundeten oder intakten Geweben mit Zellteilungen verbundene Kallusbildungen hervorrufen können. —

Zusammenfassend läßt sich am Schluß dieses Kapitels über „Wuchsstoff und Zellteilung“²⁾ folgendes sagen: Auf Grund der besprochenen experimentellen Befunde ist es sehr unwahrscheinlich, daß die Auxine im normalen physiologischen Zusammenhang für die *Zellteilungen* eine ähnliche Bedeutung haben wie für die *Zellstreckung*. Bei den durch Wuchsstoffzufuhr hervorgerufenen Kallusbildungen scheint es sich um eine völlig unspezifische ganz grobe Reizung des Plasmas zu handeln, was vor allem aus der Notwendigkeit so hoher Konzentrationen und aus der gleichen Wirkung so völlig verschiedener Mittel hervorgeht. Czaja (1935) konnte in einer Reihe von Versuchen zeigen, daß Wuchsstoff in nicht zu starker Dosierung *primär stets Zellstreckung* in der Zufuhrrichtung hervorruft. Auch bei solchen Anschwellungen, wie sie Laibach erhalten hat, findet immer zuerst Streckung der Zellen in Querrichtung statt, worauf dann vom Kambium und Leptom aus Teilungen einsetzen, die schließlich zur Entwicklung von Tracheidenknäueln führen (1935c). Dies alles ist nach Czaja eine ganz sekundäre Wirkung des Wuchsstoffs und weiter nichts als ein „Ausdruck der völlig verwirrten Polaritäts-

1) Laibach und Fischnich 1935a, S. 471.

2) Wuchsstoff im engsten Sinne = Auxin! Siehe S. 4.

verhältnisse“ in dem unter anomaler Zufuhr hoher Wuchsstoffkonzentrationen stehenden Organ.

Bei der Aktivierung des Kambiums scheinen die Verhältnisse etwas anders zu liegen. Snow (1935) arbeitete mit Wuchsstoffkonzentrationen von 1 bis $2 : 10^6$. Zwar liegen diese immer noch etwa um 2 Zehnerpotenzen höher als die gewöhnlich beim Streckungswachstum angewandten, aber sie sind doch bedeutend niedriger als die sonst zur Erzeugung von Zellteilungen erforderlichen, und nach Snow (1935b) sind sie nur zwei- bis viermal so groß wie die von Thimann und Skoog (1934) berechnete Eigenproduktion in *Vicia faba*-Sprossen. Es scheint, daß tatsächlich Wuchsstoffe die Korrelation zwischen Blättern und Kambium aufrechterhalten. Ob man aber deswegen neben der primär streckungsfördernden noch eine speziell teilungsfördernde Wirkung der Auxine annehmen muß, ist fraglich, vor allem im Hinblick auf die in den nächsten Kapiteln zu besprechenden weiteren Wuchsstoffwirkungen. Dort und am Schlusse dieses Teiles wird klar werden, in welcher Weise alle diese Korrelationswirkungen der Wuchsstoffe zu verstehen sind.

Zehntes Kapitel

Wuchsstoff und Polarität des Pflanzenkörpers

Polare Differenzierungen finden wir schon bei einzelligen Organismen, z. B. den Flagellaten. Weiterhin treten sie uns entgegen bei der Sporenkeimung der Thallophyten; dort sind sie häufig noch ziemlich labil und durch äußere Einflüsse zu verändern. Bei den Samenpflanzen dagegen ist in der sich entwickelnden Eizelle bereits eine Polarität festgelegt, und es ist dann im allgemeinen nicht mehr möglich, Wurzelpol und Sproßpol zu vertauschen. Dies kommt sehr deutlich zum Ausdruck bei Restitutionen und Transplantationen, an denen vor allem Vöchting (seit 1878) auf Grund eingehender Untersuchungen seine Lehre von der Polarität des Pflanzenkörpers entwickelt hat. Er kommt zu der Überzeugung, daß „die Pflanze mit ihren sämtlichen durch Plasmaverbindungen eine große Einheit bildenden lebendigen Zellen aus gleichsinnig polarisierten Elementen aufgebaut“ sei und erblickt das „*Wesen*

der Polarität in der inneren Struktur des Protoplasmas“ (Vöchting 1918, S. 280). Diese Vorstellung ist Went anscheinend zu allgemein, denn er sagt 1931: „Worin die polare Organisation der Zelle gesucht werden muß, ist vollkommen unbekannt. Nicht die geringste Andeutung einer Erklärung läßt sich bis jetzt geben“ (Kostytschew-Went II, S. 313).

Daß neuerdings das allgemeine Polaritätsproblem von seiten der Wuchsstoffforschung erneut in Angriff genommen wurde, beruht wohl darauf, daß vor allem beim *Wuchsstofftransport* von Anfang an eine gewisse Polarität auffiel. So fand Went (1928) in invers gestellten Koleoptilzylindern keinen Wuchsstofftransport. Es folgten eingehendere Untersuchungen über den polaren Wuchsstofftransport in der Avenakoleoptile von v. d. Weij (1932 und 1934). Wir müssen kurz darauf eingehen, ehe wir die Theorien Wents und Czajas über den Zusammenhang der allgemeinen Polarität der Pflanze mit dem Wuchsstofftransport betrachten.

Die von v. d. Weij benutzte Methode ist kurz folgende: 1 bis 5 mm lange Koleoptilzylinder werden am oberen und unteren Ende mit einem Agarplättchen versehen; das obere besitzt eine bestimmte Ausgangskonzentration an Wuchsstoff; als Maß für den stattgefundenen Wuchsstofftransport dient die nach einer gewissen Zeit im unteren Agarplättchen vorhandene Wuchsstoffkonzentration in Prozent der Ausgangskonzentration. Dabei ist allerdings der nach Heyn (1934) und Thimann und Bonner (1935)¹⁾ erfolgende Wuchsstoffverbrauch in der Koleoptile nicht berücksichtigt.

Die Ergebnisse v. d. Weijs bezüglich eines Wuchsstofftransportes in invers gestellten Koleoptilzylindern sind nicht so eindeutig, wie es für einen sicheren Schluß zu wünschen wäre. In invers gestellten Koleoptilstücken ist der Wuchsstofftransport sowohl bei 23° als auch bei 45° und 0° deutlich geringer als in normalen und mitunter, abgesehen von den kürzesten 1 mm langen Zylindern, gleich 0. v. d. Weij erklärt den geringen Transport in inverser Richtung durch Diffusion in anhaftendem Wasser, die sich nie vollständig ausschließen läßt, und er glaubt aus der deutlichen Bevorzugung der basipetalen Transportrichtung „mit sehr großer Wahrrscheinlich-

1) Vgl. oben S. 76.

keit“ schließen zu dürfen, daß „in inverser Richtung kein Wuchsstofftransport *möglich*“ ist (1932, S. 450).

Dieser Schluß ist nach den späteren Ergebnissen verschiedener Forscher nicht aufrechtzuerhalten. Eine inverse (wenn auch schwächere) Leitung ist nachgewiesen durch Jost und Reiss (1936/37), Snow (1936) und Dostal (1936a). Ferner beobachtete Fischnich (1935) an Coleusstengeln eine Fernwirkung des Wuchsstoffs bezüglich der Wurzelbildung (vgl. unten Kap. 12) auch „aufwärts über zwei Internodien“, und eine Heteroauxinzufuhr an der basalen Schnittfläche wirkte deutlich auf die Blattbewegung oberhalb ein. Laibach und Fischnich zeigten (1936a und b), daß in Blättern von Coleus-rot und in Kotyledonen von Cucumis sativa Wuchsstoff (Indolylessigsäure wurde in Pastenform auf die intakte Epidermis gebracht) auch in seitlicher und akropetaler Richtung wandern kann, wenn der direkte Abfluß zur Mittelrippe in verschiedener Weise unterbunden ist.

Was bis jetzt eindeutig feststeht über die Polarität des Wuchsstofftransportes, ist lediglich eine deutliche *Bevorzugung der basipetalen Richtung* in der Avenakoleoptile (v. d. Weij), in Keimstengeln (v. Overbeek 1933; Thimann und Skoog 1934; Gouwentak und Hellinga 1935) und in Blättern (Laibach und Fischnich 1936; Avery 1935). Diese Polarität hängt, wie v. d. Weij zeigen konnte, nicht ab von einem Konzentrationsgefälle, denn Wuchsstoff wird in der bevorzugten Richtung auch „von einem Orte niederer zu dem einer viele Male höheren Wuchsstoffkonzentration unbeschränkt transportiert“ (1932, S. 454). Auch die Schwerkraft hat „höchstens nur einen geringen Einfluß auf den Wuchsstofftransport in basaler Richtung“. Dagegen ist nach späteren Untersuchungen v. d. Weij (1934) die „*Lebensaktivität*“ der Zellen von *größerer Wichtigkeit* für die fraglichen Vorgänge; denn oberhalb einer bestimmten Narkotikumkanzenkonzentration verschwindet die Transportpolarität mehr oder weniger plötzlich, und der normale und inverse Transport haben bei reversibler vollständiger Narkose (in 40%iger Ätheratmosphäre) den gleichen Wert.

Es liegt nahe, die hier besprochenen Polaritätserscheinungen mit der allgemeinen Polarität der Pflanze in Beziehung zu bringen¹⁾.

¹⁾ Vgl. van der Weij 1932, S. 454f.

Dies ist weiterhin auf zweierlei verschiedene Weise versucht worden: entweder man betrachtet die Polarität des Wuchsstofftransportes als *Folge* der allgemeinen Polarität, wobei man aber über das Wesen der letzteren von den Wuchsstoffeigenschaften her Aufschluß zu erhalten sucht; oder aber man sieht in den Wuchsstoffen die *Hauptursache* der allgemeinen Polarität.

Wir betrachten zuerst kurz die erste Auffassung, wie sie vor allem in Wents (1932) „botanischer Polaritätstheorie“ zum Ausdruck kam. Went geht aus von der Tatsache, daß die Streckungswuchsstoffe und die „wurzelbildenden Substanzen“ (s. unten S. 119ff.) in der Pflanze polar transportiert werden; diese Tatsachen erweitert er aber zu der sehr hypothetischen Vorstellung, daß sämtliche formativen Prozesse an der Pflanze, entsprechend der Sachsschen Theorie der „organbildenden Substanzen“ (s. oben S. 5), reguliert werden durch polar transportierte spezifische Stoffe. Demnach wäre das Problem der Polarität in Gestalt und Funktion des Pflanzenkörpers zurückgeführt auf die Frage: „Wie kommt ein polarer Stofftransport zustande“? (1932, S. 529). Dies ist nach Went, in Anlehnung an die Ergebnisse früherer Forscher, nur möglich durch Kataphorese unter dem Einfluß eines elektrischen Potentialgefälles. An Hand älterer Literaturangaben und eigener Versuche über die Wanderung saurer und basischer Farbstoffe glaubt Went erwiesen zu haben, daß tatsächlich ein einfaches zweipoliges Potentialgefälle in der Pflanze besteht, und zwar soll der Sproßpol negativ, der Wurzelpol positiv sein. Da der Wuchsstoff eine Säure ist, wäre die Wanderung des Anions von der Spitze zur Basis bis in die Wurzel hinein möglich, und da kataphoretische Wuchsstoffverschiebungen auch schon in der Theorie des Photo- und Geotropismus seit Entdeckung des geoelektrischen Phänomens von Brauner (1927/1928) eine Rolle spielen, lag es nahe, sie auch für den normalen Wuchsstofftransport als tatsächlich vorhanden anzunehmen.

Diese Wentsche Theorie ist, abgesehen von der Tatsache, daß Wuchsstoff in Wurzeln sicher auch in entgegengesetzter Richtung wandert, wohl restlos widerlegt durch die neuen Untersuchungen von Ramshorn (1934) über die tatsächliche Potentialverteilung in der höheren Pflanze. Im Gegensatz zu den sehr widersprechenden Ergebnissen früherer Forscher wies Ramshorn mit verbesserter Methodik eindeutig nach, daß wohl, wie Abb. 20 zeigt, der Wurzel-

pol dem Sproßpol gegenüber positiv ist, daß aber von beiden Polen aus ein Potentialabfall zur Basis hin besteht.

Im ganzen ergab sich eine überraschende Parallelität der Potentialverteilung mit der Wachstumsintensität: „Stets sind die Regionen der Pflanzenteile, in denen sich junges Gewebe befindet, elektropositiv gegen ältere, ausgewachsene Partien“ (Ramshorn 1934, S. 760).

Der morphologischen Bipolarität der Pflanze entspricht also keine elektrische Bipolarität, wie Went meinte, sondern „die

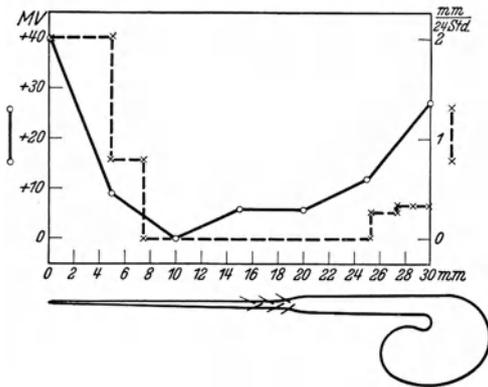


Abb. 20. Verteilung von Potential (—) und Zuwachsgeschwindigkeit (-----) an einer ganzen *Lupinus albus*-Pflanze (Ramshorn 1934, S. 748)

morphologischen Pole verhalten sich *gleich* in elektrischer Beziehung“ (l. c.).

Der erste Versuch, vom polaren Wuchsstofftransport aus zu einer Aufhellung des gesamten Polaritätsproblems zu kommen, ist also fehlgeschlagen. Wir kommen zum zweiten, in dem, wie schon erwähnt, der Wuchsstoff selbst als wesentlicher Polaritätsfaktor betrachtet wird: Czaja geht aus von der schon von Wiesner (1892) beobachteten Tatsache, daß „zweiseitig isolierte“ *Taraxacum*-wurzel-Stecklinge statt der Wurzeln am Wurzepol Blätter bilden. In weiteren Untersuchungen stellte er fest, daß diese Aufhebung der normalen Polarität nicht eintritt, wenn die Schnittfläche am Wurzepol unter dem Einfluß eines normalen oder regenerierten Sproßvegetationspunktes steht (1931, S. 68), oder wenn man statt dessen

die Sproßschnittfläche mit einer Wuchsstoffpaste bedeckt (1935a, S. 198). Abb. 21 bringt eine schematische Darstellung dieser Verhältnisse.

Hieraus schließt Czaja (1935a, S. 216), daß der richtende Einfluß des Sproßvegetationspunktes in dem von ihm ausgesandten *Wuchsstoffstrom* besteht, der die *Pflanze morphologisch zu polarisieren vermag*. Diese Organpolarisierung — so sagt Czaja weiter — beruht auf einer Polarisierung der Zelle; denn in Keimlingen von *Helianthus*, *Pisum*, *Lupinus* und in Wurzeln von *Zea Mays*¹⁾ und *Lupinus* strecken sich die Zellen stets in Richtung der Wuchsstoffzufuhr; die im normalen Organ längsgestreckten Zellen werden durch einen genügend starken quergerichteten Wuchsstoffstrom zu Querstreckung veranlaßt. Da nach den Ergebnissen Ramshorns (1934) wachsende Gewebe elektropositiv sind gegenüber nicht wachsenden (s. oben S. 108) und einseitige Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit durch Wuchsstoffzufuhr an der betreffenden Stelle eine Erhöhung des positiven Potentials zur Folge hat (Ramshorn 1934, S. 749f.), schließt Czaja weiter, daß die durch Wuchsstoff hervorgerufene *morphologische Polarisierung der Zelle erst die Folge einer elektrischen ist*²⁾: Die Zelle streckt sich infolge negativer Osmose (s. oben S. 76, Anm.) in Richtung des Potentialabfalls. Auf Grund dieser Vorstellungen läßt sich dann ohne weiteres ein einheitliches Bild von der Gesamtpolarität der Pflanze gewinnen: Maßgebend sind die Wuchsstoffproduktionszentren, bei der einachsigen Keimpflanze in Sproß- und Wurzelvegetationspunkt bzw. den Kotyledonen, bei der älteren, verzweigten Pflanze außerdem noch in den Blättern und den Vegetationspunkten der Seitensprosse. Der apikale Hauptvegetations-

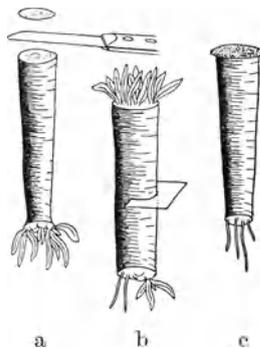


Abb. 21.

Wurzelstecklinge von *Taraxacum*, schematisch. a) „Zweiseitig isoliert“ (obere Schnittfläche täglich erneuert); am Wurzelpol Sproßvegetationspunkte aus höckerigem Kallus; b) „einseitig isoliert“, aber rechts Einfluß des apikalen Meristems abgeschirmt; c) „zweiseitig isoliert“, aber Wuchsstoff auf der Sproßschnittfläche (nach Czaja 1935a, S. 198)

¹⁾ Vgl. Cholodny 1931, S. 211ff.

²⁾ Czaja 1935a, S. 216 und 1935b, S. 235 und 240.

punkt ist das „Zentralorgan“. „Von hier aus wird in basaler Richtung ein dauernder Wuchsstoffstrom abwärtsgeschickt, an dem der Organismus seine Orientierung im Raum gewinnt (Licht, Schwerkraft), der andererseits jede Einzelzelle in sein Gefüge hineinzwingt und sie selbst richtet“ (1935b, S. 242). Die übrigen Vegetationspunkte geben Wuchsstoffströme geringerer Konzentration in Richtung ihrer Achse ab; diese Konzentrations- und Richtungsunterschiede bedingen plagiotropen Wuchs der Seitenorgane und korrelative Hemmungen in Wachstum und Entwicklung [vgl. Kap. 7 (Schluß) und Kap. 11].

Hier wird auch erst deutlich, wie Czaja sich den oben in Kap. 4 S. 55 erwähnten Mechanismus der gegenseitigen Hemmung zweier Wuchsstoffströme denkt: Zu jedem Wuchsstoffstrom gehört ein Potentialgefälle in der Transportrichtung; haben zwei Wuchsstoffströme verschiedene Richtung, so müssen sich die Potentialgefälle ganz oder teilweise aufheben, je nach der jeweiligen Wuchsstoffkonzentration. Mit der Aufhebung des Potentialgefälles verschwindet auch die Wuchsstoffwirkung auf die Zelle, da sie ja nach Czaja rein elektrischer Natur ist (vgl. 1935b, S. 232ff.).

Die Czajasche Theorie der Polarität auf Grund der Wuchsstoffwirkung ist bestechend wegen der Geschlossenheit, mit der sie zahlreiche Tatsachen aus Morphologie und Entwicklung des Pflanzenkörpers umfaßt. Es bestehen aber doch gewichtige Bedenken gegen sie:

Zunächst einmal ist der entscheidende Schluß, den Czaja aus den Daten Ramshorns zieht, nicht ohne weiteres berechtigt. Es handelt sich doch bei Ramshorn gar nicht um einen Potentialabfall in der Zelle, sondern um eine positive Aufladung der wachsenden Zone gegenüber der nicht wachsenden! Ferner ist es durchaus möglich, und auch Ramshorn scheint dieser Ansicht zuzuneigen, daß die nach Wuchsstoffzufuhr auftretenden Potentialänderungen gar nicht die direkte, primäre Wirkung des Wuchsstoffs darstellen, sondern erst die Folge sind von Lebensvorgängen derart, wie sie oben bei Betrachtung des Mechanismus der Wuchsstoffwirkung skizziert wurden (S. 74ff). Schließlich besteht m. E. auch ein Widerspruch darin, daß Wuchsstoff einerseits vermöge des von ihm erzeugten Potentialgefälles, andererseits durch negative Osmose die Zellstreckung bewirken soll. Bei der negativen Osmose (s. oben

S. 76, Anm.) kommt es doch lediglich auf die Wuchsstoffionen an; wenn also die Wirkung davon abhängt, können auch zwei entgegengesetzt gerichtete Wuchsstoffströme sich nur addieren und nicht hemmen! Es ist auch nicht gut denkbar, daß die nur von den Ionen abhängige negative Osmose und damit die Zellstreckung nur dann eintreten kann, wenn gleichzeitig noch ein bestimmt gerichteter Potentialabfall in der Zelle bzw. dem Organ besteht. Wie man die Sache auch drehen mag, die von Czaja entwickelten Vorstellungen über den Mechanismus der polarisierenden und zellstreckenden Wirkung des Wuchsstoffs sind noch sehr unausgeglichen und widerspruchsvoll. Es muß ein anderer Weg gesucht werden zur Erklärung der Tatsache, daß die Zelle sich stets in Richtung der Wuchsstoffzufuhr streckt. Ob man mit dieser Tatsache schon den Schlüssel in der Hand hat zum Verständnis der Gesamtpolarität des Pflanzenkörpers, scheint doch zweifelhaft.

Wenn man das gesamte polare Verhalten der Pflanze betrachtet, wie es in den Untersuchungen Vöchtings u. a. und auch in den Czajaschen Restitutionsversuchen (1931) zum Ausdruck kommt, so muß man mit Söding (1935e) sagen, „daß die Polarität doch mehr ist als dieser Wuchsstoffstrom“. Es ist hier wie immer, wenn man einen Weg gefunden zu haben glaubt zu einem relativ einfachen physikalisch-chemischen Verständnis entscheidender *Lebensvorgänge* und Gesetzmäßigkeiten: man hat bestenfalls *eine Seite* des fraglichen Vorganges erfaßt. Wenn man die in Abb. 21 (S. 109) dargestellten Versuche Czajas noch einmal ansieht in Verbindung mit den Ausführungen, die Goebel in seiner „experimentellen Morphologie“ über Regeneration und Polarität macht¹⁾, so wird man vielleicht folgendes sagen dürfen:

In einem „zweiseitig isolierten“ Wurzelsteckling, an dem noch dazu jegliche Regeneration an der basalen Schnittfläche durch Eingipsen oder fortwährendes Erneuern der Schnittfläche verhindert wird, ist das normale Lebensgefüge derart gestört, daß Neubildungen — falls überhaupt — nur möglich sind nach voraufgegangener völliger Umschmelzung und Meristematisierung des vorhandenen Materials. Darauf deutet in der Tat die von Czaja (1931, S. 68) als außerordentlich stark bezeichnete Kallusbildung an der fraglichen

1) Goebel 1908, IV. und V. Abschnitt, S. 136ff.

Schnittfläche. Was aus diesem Kallus entsteht, ist nicht so sehr eine *Organregeneration* an einer verletzten, aber doch noch als Individuum bestehenden Pflanze, sondern eine völlig neue Pflanze, der von dem Rest der alten nur ein paar mit den Anlagen der Art versehene Zellen als Ursprung dienen. So bilden denn auch solche aus dem Kallus der Schnittfläche am Wurzelpol entstandenen Sprosse sehr bald eigene Wurzeln aus, die Stecklingswurzel fault ab, und ein unabhängiger, normal polarer Organismus ist da (Goebel 1908, S. 249f.). Man kann also bei den betrachteten „zweiseitig isolierten“ Stecklingen nicht eigentlich von einer Polaritätsumkehr oder -aufhebung sprechen, da sie ja so weit geschädigt sind, daß sie nicht eigentlich mehr als polare Organismen fehlende *Teile* regenerieren, sondern gerade nur noch ein gänzlich indifferentes Ausgangsmaterial bereitstellen können für einen neuen Organismus, dessen Polarität deshalb in keiner Beziehung zu der des Stecklings zu stehen braucht. Wesentlich anders verhält sich nun, wie wir gesehen haben, ein Steckling, bei dem nur der Wurzelpol entfernt ist. Dieser ist ein voll lebensfähiger selbständiger Organismus, und entsprechend der ihm innewohnenden Polarität wird einfach das Fehlende regeneriert in Form von Adventivwurzeln, die meist direkt aus dem Kambium der Schnittfläche ohne Vermittlung eines Kallus hervortreten (vgl. Czaja 1931, S. 68). Wenn nun genau dasselbe eintritt bei einem „zweiseitig isolierten“ Steckling, dessen basale Schnittfläche mit Wuchsstoffpaste bedeckt ist, so ist das allerdings überraschend. Wie schwer hier aber eine richtige Deutung ist, sieht man daran, daß einerseits Czaja die Meinung vertritt, Wuchsstoff ersetze einfach die polaritätsbestimmende Tätigkeit des Sproßvegetationspunktes und andererseits Laibach und Mitarbeiter in allen derartigen Fällen von einer direkt wurzelbildenden Fähigkeit des Wuchsstoffs reden (vgl. Kap. 12)!

Könnte es nicht vielleicht so sein, daß Wuchsstoff weder die Polarität noch die Wurzelbildung direkt bedingt, die beide letztlich von der Lebenstätigkeit abhängen, sondern daß vielmehr durch Wuchsstoffzufuhr trotz zweiseitiger Isolierung des Organs die Zellen in jenem normalen, aktiv lebensfähigen Zustand erhalten werden, wie er bei nur einseitiger Isolierung vorliegt und zu polaritätsentsprechenden Restituten führt? Dann würde die Polarität nicht auf einer elektrischen Polarisierung durch Wuchsstoff be-

ruhen — die Beweisführung Czajas ist, wie wir oben (S. 110ff.) sahen, durchaus nicht einwandfrei —, sondern, wie Vöchting meinte (s. oben S. 104f.), in der inneren Struktur des lebenden Protoplasmas begründet sein. Der Wuchsstoff würde aber auch nach dieser Auffassung eine nicht geringe Rolle spielen als Korrelationsträger für die Aufrechterhaltung der normalen plasmatischen Zustände und physiologischen Zusammenhänge. —

Elftes Kapitel

Die Bedeutung des Wuchsstoffs für einige korrelative Wachstumshemmungen

Es ist eine aus der gärtnerischen Praxis allbekannte Tatsache, daß normalerweise ruhende Achselknospen durch Entfernen anderer, sich entwickelnder Knospen, vor allem des Haupttriebes, zum Austreiben veranlaßt werden. Häufig bringt sogar das Abschneiden des Tragblattes die zugehörige Knospe zur Entfaltung¹⁾. Neben diesem mehr physiologischen Eintreten eines Organs für ein anderes ist auch noch der morphologische Ersatz orthotroper radiärer Gipfelsprosse durch sich aufrichtende, sonst plagiotrope und dorsiventral gebaute Seitensprosse bekannt, z. B. bei der Fichte. Viele hierhergehörige Fälle sind ausführlich in der älteren Literatur besprochen, und es finden sich natürlich sehr bald auch Vermutungen über die Art der hier in der normalen Pflanze waltenden Korrelationsbeziehungen. Sachs betont, daß „gleichartige Organe als Mitbewerber um den gemeinschaftlichen Vorrat an gleichartigen organbildenden *Stoffen* betrachtet werden“ müssen und daß deshalb die Achselknospen ruhen, solange der Haupttrieb ihnen die nötigen Stoffe entzieht (1887, S. 514). Nach Pfeffer dagegen handelt es sich um „dirigierende, korrelative *Reizvorgänge*“ komplizierter Art (1904, S. 195ff.). Die Ansichten von Sachs und Pfeffer liegen wohl nicht allzu weit auseinander; denn Sachs denkt durchaus nicht an einfache Nährstoffe, wie vielfach spätere Forscher²⁾, sondern an spezifische organbildende Substanzen, die mit „Reiz-

¹⁾ Winkler 1906, S. 41; Dostál 1909, S. 547.

²⁾ Z. B. Loeb (nach Snow 1925, S. 843).

stoffen“ immerhin einige Ähnlichkeit haben (vgl. oben S. 5). Wir werden sehen, wie in den nun zu betrachtenden neu gewonnenen Erkenntnissen über die Bedeutung der Wuchsstoffe für die fraglichen Vorgänge sowohl Sachs wie Pfeffer zu ihrem Recht kommen.

1. Wuchsstoff als Hemmungsfaktor

Den Ausgangspunkt der neueren Untersuchungen bilden einige Arbeiten von Snow (1925 und 1929). Dieser zeigte zunächst an Phaseolus- und Vicia-Keimlingen die Unhaltbarkeit der Nährstoffhypothese: Selbst durch die völlige Unterbrechung von Phloem und Xylem wurde die Hemmung nicht aufgehoben. Weitere Versuche, in denen der organische Zusammenhang zwischen der wachsenden Spitze und den fraglichen Achselknospen gänzlich unterbrochen und nur eine Stoffleitung über die Wunde hinweg möglich war, fielen nicht ganz eindeutig aus. Immerhin aber konnte Snow aus allem schließen, daß die hemmende Wirkung vom Gipfel ausging und der Transport eines Hemmstoffes dabei vermutlich eine Rolle spielt (1925). Als völlig gesichert erschien dies durch folgenden Versuch: Ein ausgewachsener Kotyledonarachselsproß eines Vicia-Keimlings wird dekapitiert und an der Basis mit einem heißen Glasstab versengt, so daß nur eine tote Gefäßverbindung mit dem Hauptstengel da ist; obwohl nun der Achselsproß dekapitiert ist, entwickeln sich Seitenknospen an ihm doch nur, wenn auch der Hauptstengel dekapitiert wird; nach Snow (1929a) läßt sich dies nur erklären durch die Annahme, daß von der intakten Gipfelknospe des Hauptstengels aus ein Hemmstoff mit dem Transpirationsstrom durch die tote Gefäßverbindung hindurch in den Seitensproß gelangt. Zu demselben Schluß, daß der Hemmungseffekt auf einem Stoff beruht, war 1926 auch schon Dostál gekommen¹⁾. Die weitere Frage, ob der Vegetationspunkt oder die Blätter der Gipfelknospe den nun als sicher angenommenen Hemmstoff aussenden, konnte Snow (1929b) dahin beantworten, daß eine merkbare Wirkung nur von den Blättern ausgeht. Die jungen Blätter produzieren Streckungswuchsstoffe. Es bestand also die

¹⁾ In einer tschechisch geschriebenen und deshalb nur im Referat zugänglichen Arbeit.

Möglichkeit, daß diese in der Pflanze auch die Korrelation zwischen Gipfel- und Achselknospe vermitteln; tatsächlich gelang es auch in vollkommen eindeutiger Weise, die Wirkung der Gipfelknospe durch Wuchsstoff zu ersetzen¹⁾.

Bei den Untersuchungen Laibachs mit lebenden Orchideenpollinien und Thimanns und Skoogs mit Rhizopin als Wuchsstoffquelle bestand noch die Möglichkeit, daß außer Wuchsstoff ein spezifischer Hemmstoff in den Präparaten gewirkt hätte. Dies wurde aber ausgeschlossen, als Skoog und Thimann (1934) in vergleichenden quantitativen Untersuchungen zeigten, daß den gleichen Wuchsstoffkonzentrationen von Heteroauxin, Auxin-b und Rhizopuspräparaten auch gleiche hemmende Wirksamkeit auf die Knospen zukommt; das geprüfte Auxin-a hatte seine Wuchsstoffwirkung bereits verloren und rief dementsprechend auch keine Knospenhemmung hervor.

Tabelle 4

Schnittfläche behandelt mit	Knospenlänge in mm			Stengellänge in mm am 6. Tage
	sofort nach Dekapitation	4. Tag	6. Tag	
Wasser	1,5	5,2 ± 0,8	9,2 ± 2,0	11,2 ± 0,3
350 units Heteroauxin . . .	1,5	1,5	1,5	11,6 ± 0,3

Tabelle 4 (nach Skoog und Thimann 1934, Tabelle 1) gibt die Durchschnittslängen der Seitenknospen für 20 dekapitierte Pisumpflanzen, von denen ein Teil mit Heteroauxin versehen war.

Die einzige Unstimmigkeit zwischen der Knospenhemmung in der normalen Pflanze und der durch Wuchsstoff besteht nach Thimann und Skoog (1933 und 1934) darin, daß man, um den gleichen Effekt zu erhalten, in Agar bedeutend mehr Wuchsstoff zuführen muß, als normalerweise von der Endknospe in derselben Zeit ausgeht. Dies ist aber wohl verständlich, wenn man bedenkt, daß selbstverständlich im normalen Gewebeverband ein viel besserer Wuchsstoffübergang möglich ist als vom Agar aus und daß vielleicht auch Wundstoffe störend wirken.

¹⁾ Thimann und Skoog 1933 und 1934, Laibach 1933, Uhrová 1934, Müller 1934.

Die Hemmungswirkung einzelner Blätter auf ihre eigene Achselknospe ist in ähnlicher Weise untersucht worden. Sie breitet sich aus durch Agar und Gelatine hindurch und läßt sich ebenfalls durch Wuchsstoff ersetzen; der aus Bryophyllumblättern in Agar aufgefangene „Hemmstoff“ wirkt auf Avenakoleoptilen als Wuchsstoff (Uhrová 1934).

2. Der „Mechanismus“ der Hemmung

Es entsteht nun die *Frage, wie der streckungsfördernde Wuchsstoff hier plötzlich als „Hemmstoff“ auftreten kann.* Man wird in etwa an die Verhältnisse bei Wurzeln erinnert, doch im Gegensatz dazu ist hier niemals die Annahme einer *direkten* Wachstumshemmung ausgesprochen worden.

Nach der ersten Erklärung von Laibach (1933) handelt es sich um eine Begleiterscheinung der primär streckungsfördernden Wirkung des Wuchsstoffs. Tabelle 4 (S. 115) zeigt aber, daß dort im Laufe von 6 Tagen die Wuchsstoffpflanzen sich kaum stärker verlängert haben als die Kontrollen, und doch ist die Hemmung der Seitenknospen eingetreten! Skoog und Thimann (1934) meinen, daß ihre Keimpflanzen trotz Dekapitation noch so viel Wuchsstoff enthalten bzw. in den Blättern produzieren, daß durch weitere Wuchsstoffzufuhr an der apikalen Schnittfläche das Wachstum nicht noch mehr gefördert werden kann. Bei völlig entblättern Pflanzen fanden auch sie nach Wuchsstoffzufuhr bedeutend gesteigertes Stengelwachstum gleichzeitig mit der Knospenhemmung; dies entspricht der Versuchsanordnung Laibachs (1933), wo die Pflanzen so weit dekapitiert sind, daß gerade nur noch die Kotyledonarknospen übrigbleiben. Die Knospenhemmung durch Wuchsstoff setzt also nicht dessen streckungsfördernde Tätigkeit voraus.

Thimann und Skoog (1934) gründen ihren Erklärungsversuch auf die Tatsache, daß bei Gegenwart von Wuchsstoff an der apikalen Schnittfläche einer Avenakoleoptile die Regeneration der physiologischen Spitze unterbleibt (vgl. oben S. 33), d. h. die Gegenwart bestimmter Wuchsstoffbeträge an einer Stelle der Pflanze hindert die betreffenden Zellen daran, ihrerseits Wuchsstoff zu bilden. So soll auch der von der Endknospe zu den Seitenknospen gelangende Wuchsstoff die Wuchsstoffbildung dort unterdrücken und damit

die Streckung der Knospen unterbinden. Die Hemmung betrifft nämlich, wie Thimann und Skoog ausdrücklich betonen, nur die Entfaltung der Knospen und nicht ihre ersten Entwicklungsstadien. Bei dieser Ansicht bleibt aber — neben anderen Bedenken — die Frage offen, warum denn die ruhenden Knospen nicht schon gestreckt werden durch den Wuchsstoff, der sie daran hindert, selbst Wuchsstoff zu bilden!

Außerdem ist die korrelative Beeinflussung gar nicht so einseitig gerichtet, wie es nach Thimann und Skoog erscheint. So hat z. B. schon Winkler (1906) beobachtet, daß kleine Hochblätter der Blütenregion verlauben, wenn die achselständige Teilinfloreszenz verkümmert; ferner fand er bei *Eupatorium repandum* und einigen *Acanthaceen* eine zwar „nicht sehr erhebliche, aber doch sehr deutliche und durchaus konstante Vergrößerung der ihrer Achselprodukte beraubten Blätter“ (1906, S. 44). Daß bei den meisten krautigen Gewächsen nur die umgekehrte Beziehung hervortritt, liegt nach Winkler daran, daß das Blatt schon ausgewachsen ist, ehe die Knospe weit genug entwickelt ist.

Diese Tatsachen fügen sich in das relativ einfache Schema von Thimann und Skoog schlecht ein.

Es scheint hier vielmehr etwas vorzuliegen, was man mit Czaja einen „Antagonismus verschieden gerichteter Wuchsstoffströme“ nennen könnte! Besonders günstig für diese Vorstellung sind einige noch nicht erwähnte Ergebnisse Snows (1931): Da ist zunächst einmal der von dem englischen Forscher als sehr merkwürdig bezeichnete „effect of age and height“. Läßt man an einem dekapitierten Erbsenkeimling nur das oberste (z. B. fünfte) Blatt stehen, so hemmt dieses die Entwicklung der Achselknospe des 70 bis 100 mm entfernten ersten Blattes weit stärker als die Entwicklung der nur 5 bis 15 mm entfernten dritten Achselknospe (1931a, S. 210f.). Eine ähnliche „Zunahme der Hemmung mit der Entfernung“ war noch in verschiedenen anderen Versuchsanordnungen festzustellen. Nach Czajas Vorstellungen wäre dieser Effekt dadurch gegeben, daß die Achselknospen erst Wuchsstoff zu produzieren anfangen, nachdem sie eine gewisse Größe erreicht haben und inzwischen in eine bestimmte Entfernung von der Endknospe gerückt sind; erst dann käme der für die Entwicklungshemmung nötige Wuchsstoffantagonismus zustande. Aber auch noch eine andere Untersuchung Snows

(1931 b) ist hier wichtig: An frühzeitig dekapitierten Pisumepikotylen entwickeln sich beide Kotyledonarsprosse; ist nun der eine von diesen von Natur aus oder durch künstliche Eingriffe schwächer als der andere, so wird er von diesem im Laufe der Zeit immer mehr in der Entwicklung gehemmt und geht schließlich zugrunde. Wenn Snow annimmt, daß hier „zwei aus entgegengesetzten Richtungen kommende Einflüsse einander entgegenwirken“ (1931 b, S. 316) und sich bei gleich entwickelten Sprossen das Gleichgewicht halten, so liegt dies — abgesehen von verschiedenen Einzelheiten — in etwa im Bereich der später von Czaja entwickelten Vorstellungen.

Sehr bedenklich wäre es allerdings, wenn Thimann und Skoog recht hätten mit ihrer Feststellung (1933 und 1934), daß die unentfalteten Seitenknospen wenig oder gar keinen Wuchsstoff abgeben. Sie haben die Agarmethode benutzt, und es wäre zu wünschen, daß die Resultate einmal mit der ergiebigeren Thimannschen Chloroformmethode überprüft würden. Vielleicht würde sich das Bild dann in ähnlicher Weise verschieben, wie z. B. oben (S. 27) für die Avenakoleoptile geschildert wurde. Jedenfalls setzt die Czajasche Vorstellung eine merkliche Wuchsstoffproduktion der ruhenden Knospen voraus.

Wenn wir hier das Wort vom „Wuchsstoffantagonismus“ aufgegriffen haben, so geschah das lediglich im Sinne eines beschreibenden „Als-Ob“. Der von Czaja gemachte Versuch, diesen „Antagonismus“ genauer zu fassen, ist, wie wir oben S. 110f. sahen, unhaltbar. Daß bei den hier betrachteten Hemmungswirkungen der Wuchsstoffe jedenfalls irgendwie die *Zufuhr* eine Rolle spielt, hat kürzlich noch Le Fanu (1936) gezeigt. Sie fand, daß bei Keimpflanzen eine Hemmung des Internodienwachstums immer dann eintritt, wenn der Wuchsstoff (Heteroauxin) von *unten* her geboten wird. Eine gleiche Menge von oben fördert das Internodienwachstum. Diese Förderung erfolgt nach Snow (1936) auch immer, sobald die Internodien eine Länge von 8 mm erreicht haben.

Es scheint also, daß die hemmende Wirkung des Wuchsstoffs auf Knospen bzw. ganz junge Internodien nur unter *den* Bedingungen erfolgt, die tatsächlich in dem fraglichen Stadium der Pflanze gegeben sind: der Wuchsstoff tritt von der Basis aus in die noch sehr jungen Seitenorgane ein. Damit ist die Hauptsache an der zu erklärenden Erscheinung wieder in noch unbekannte Besonderheiten

des lebenden Systems selbst verlegt. Dementsprechend, wie auch im Hinblick auf die Gesamtheit der in den verschiedenen Kapiteln dieses Teiles behandelten Tatsachen, scheint es mir am besten, die Korrelationswirkung der Wachstoffs auf die Entwicklung von Seitenorganen — mindestens vorläufig — in dem am Schlusse dieses Teiles näher zu bestimmenden Sinne aufzufassen.

Zwölftes Kapitel

Die Bedeutung der Wachstoffs für die Adventivwurzelbildung

Nach der Theorie von Sachs (1882) liegt die Ursache der Wurzelbildung an Stecklingen in der Anhäufung spezifischer, von oben herabwandernder Substanzen an der Basis. Im Gegensatz dazu sah man in der Folgezeit meist die Nährstoffverhältnisse als entscheidend an, bis dann schließlich die holländische Schule eine *Hormontheorie der Wurzelbildung* auszubauen begann. Den Ausgangspunkt dafür bildeten die Untersuchungen von v. d. Lek (1925)¹⁾. Dieser stellte an Stecklingen von *Salix*, *Populus*, *Ribes* und *Vitis* fest, daß die Bewurzelung²⁾ weitgehend abhängig ist von der Anwesenheit sich entfaltender Sproßknospen. Seine Ergebnisse wurden von F. W. Went (1929) an der tropischen Euphorbiacee *Acalypha* bestätigt; Went sen. (1930) betont mehr den Einfluß auch der älteren Blätter. Daß die Wirkung der Blätter nicht auf dem von ihnen ausgehenden Nährstoffstrom beruht, geht aus folgendem hervor: Went (1929) ließ abgetrennte *Acalypha*blätter mit ihren Stielen in wenig Wasser stehen, vermischte dieses nach einiger Zeit mit Agar und brachte diesen auf die apikale Schnittfläche von entblätterten *Acalypha*-stecklingen. Die Wurzelbildung an der Basis wurde dadurch gegenüber den unbehandelten Kontrollen auf mehr als das Doppelte gesteigert. Etwas schwächer war die Wirkung künstlich aufgesetzter Knospen und etwas stärker die eines Präparates aus keimenden Gerstenkörnern.

¹⁾ Holländische Dissertation, zitiert bei F. W. Went 1929, S. 35.

²⁾ In allen hier zu besprechenden Fällen handelt es sich um wirkliche Adventivbildungen, nicht um die Entwicklung ruhender Anlagen.

Damit war die *Existenz spezifischer, Adventiwurzelbildung auslösender Stoffe in Blättern und Samen* gesichert. In der nahe-
liegenden Annahme, daß es sich um einen und denselben Stoff
handle, gaben Bouillenne und Went (1933) ihm den Namen
*Rhizokalin*¹⁾; ihre umfangreichen Untersuchungen brachten zahl-
reiche Einzelheiten, u. a. den Nachweis, daß Rhizokalin thermo-
stabil, wasserlöslich und eine Säure ist. Äther- und Alkohollöslich-
keit war damals nicht erkennbar (1933, S. 140), scheint sich aber
nachher doch herausgestellt zu haben, denn Thimann und Went
schreiben 1934, daß Rhizokalin dieselben Löslichkeiten habe wie
Rhizopin und Auxin-a.

Went (1934) bemühte sich dann, ähnlich wie bei den Auxinen,
quantitative Beziehungen aufzudecken. Während verschiedene
andere Pflanzen stark schwankten in ihrer Reaktion, fand er bei
Pisumepikotylstücken innerhalb gewisser Grenzen eine deutliche
Proportionalität zwischen der Konzentration der angewandten
Rhizokalinlösungen und der Anzahl der gebildeten Wurzeln. Dies
gab Veranlassung zum Ausbau einer Testmethode, in der ähnlich
wie bei den Streckungswuchsstoffen auch eine Einheit $RU = \text{Root}$
Unit oder Rhizokaline Unit festgesetzt wurde (Went 1934, S. 449).

Die Ähnlichkeit in den physikalischen Eigenschaften des in
den „wurzelsbildenden“ Lösungen wirksamen Prinzips und der
Streckungswuchsstoffe legte schon bald die Vermutung einer
Identität nahe. Überdies fand sich das Rhizokalin außer in Blättern
und Samen auch im Harn, ja sogar die bei den Köglischen
Darstellungsversuchen erhaltenen hochkonzentrierten „Rohauxin-
lösungen“ und schließlich auch die kristallisierten Auxine selbst
zeigten „wurzelsbildende Fähigkeiten“²⁾. Zwar fanden Thimann
und Went bei den reinen Auxinen und anderen geprüften Lösungen
kein konstantes Verhältnis von streckungsfördernder und „wurzels-
bildender“ Fähigkeit pro mg Substanz, aber es war doch immerhin
eine deutliche Parallelität festzustellen, auch in der Inaktivierung
der Lösungen durch H_2O_2 .

Da also Auxine dieselben Wirkungen haben wie Rhizokalin-
lösungen und in letzteren das wirksame Prinzip bis jetzt die gleichen

¹⁾ ῥίζα = Wurzel, καλέω = ich rufe, lasse kommen.

²⁾ Went 1934, Thimann und Went 1934, Thimann und Koepfeli
1935.

physikalischen und chemischen Eigenschaften zeigt wie die Auxine, besteht kaum noch ein Grund gegen die Annahme einer Identität der ursprünglich als Rhizokaline bezeichneten Stoffe mit den Auxinen. —

Während Went und Mitarbeiter zunächst „wurzelbildende Substanzen“ unabhängig von den Auxinen untersuchten und sie nachträglich identifizierten, begannen Laibach und Mitarbeiter etwa um dieselbe Zeit mit der direkten Prüfung wuchsstoffhaltiger Präparate auf Wurzelbildung hin. Sie stellten 2 bis 3 cm lange Internodienstücke mit der Basis in 1,5%ige Glucoselösung und versahen die apikale Schnittfläche entweder mit Harnpaste (Ätherauszug) oder Pollinienpaste (Wasserauszug) oder mit einer Kontrollpaste (Wollfett + $\frac{1}{1000}$ n Essigsäurelösung); die verschiedene Wirkung zeigte sich in der Anzahl der bewurzelten Internodien: bei den mit Harnpaste behandelten waren es reichlich viermal soviel als bei den Kontrollen, auch begann die Bewurzelung etwa zwei Tage früher. Ähnlich waren die Ergebnisse bei Hypokotylstücken von *Helianthus* und *Ligustrum*zweigstücken. Sehr konzentrierte Pasten ließen Wurzeln auch direkt unterhalb der apikalen Schnittfläche entstehen (Laibach, Müller und Schäfer 1934). Später arbeiteten Laibach (1935) und Fischnich (1935) mit reiner β -Indolylessigsäure. Zum Unterschied von den bisher genannten Stecklingsversuchen behandelten sie auch intakte *Coleus*pflanzen; das Heteroauxin wurde in Pastenform auf den Stengel oder die Blätter (Spreite oder Stiel) gebracht. Im ersten Falle bildeten sich Wurzeln „nur an den bestrichenen Stellen oder seitlich davon“, selten auch oberhalb der behandelten Stelle (Laibach 1935). Bei Blattbehandlung dagegen scheint der Wuchsstoff besser aufgenommen und transportiert zu werden, denn Wurzeln bilden sich darauf am Stengel genau entlang den aus dem behandelten Blatte kommenden Blattspurbündeln, zwei oder drei Internodien weit darunter, später auch am Blattstiel selbst (Fischnich 1935). —

Soweit die wichtigsten Tatsachen¹⁾ über Wurzelbildung als Folge von Auxinzufuhr. Wir stehen vor der Frage, wie sie zu deuten

¹⁾ Vgl. auch noch die vorläufige Mitteilung von Dorf Müller und Mevius (1937), wonach bei *Commelinaceen*stecklingen die Adventivwurzelbildung am Internodium mit und ohne Wuchsstoffzufuhr (in Lösung) deutlich in zwei vom Licht in verschiedener Weise beeinflusste Teilprozesse

sind. Dies ist auf zweierlei grundsätzlich verschiedene Weisen versucht worden: *Erstens*: Die Auxine sind in demselben Sinne „wurzelbildende“ Substanzen wie sie streckungsfördernde sind; es würde sich dann in beiden Fällen um eine primäre Auxinwirkung handeln, deren Äußerung allerdings von der jeweiligen „Verfassung“ der Zellen abhängt. Diese Auffassung tritt hervor in den Arbeiten von Laibach, Went, Thimann, Bonner (1935) usw. Oder *zweitens*: Auxin reguliert unter normalen Bedingungen in der Pflanze stets primär die Zellstreckung, und alle übrigen Wirkungen, also auch die Wurzelbildung, sind sekundärer Natur und stellen eventuell nur eine Reaktion der Pflanze auf gänzlich anormale Bedingungen dar. Diese Meinung vertritt Czaja (1935c, S. 490) und in etwa auch Kögl (1935b) und Fischnich (1935, S. 573).

Es ist nicht leicht, auf Grund der bisherigen Ergebnisse eine Entscheidung zwischen beiden Auffassungen zu treffen. Es gibt Für- und Gegengründe zu beiden. Gegen die erste und für die zweite Auffassung sprechen u. a. folgende, zur Ergänzung noch anzuführende Tatsachen: Wie besonders Fischnich (1935) betont, sind zur Auslösung der Wurzelbildung, ähnlich wie bei der Zellteilung, bedeutend höhere Wuchsstoffkonzentrationen erforderlich als zur Förderung des Streckungswachstums; in mehreren Fällen wurden die behandelten Stellen direkt geschädigt, um so besser war aber die Wurzelbildung in der Nähe (1935, S. 562, 568 und 573). Daraus erwächst für die erste Auffassung die Frage, ob denn nach Setzung einer basalen Schnittfläche dort in einer normalen beblätterten Pflanze eine derart starke Anhäufung von Wuchsstoffen erfolgt. Dies wäre durch Stauung an der Wunde immerhin möglich, müßte aber noch experimentell bewiesen werden.

Weiterhin ist zu beachten, daß die Wuchsstoffwirkung auf die Wurzelbildung durchaus nicht so regelmäßig ist wie beim Streckungs-

zerfällt. „Die Wirkung des Wuchsstoffs bei der Wurzelbildung scheint wesentlich darin zu bestehen, die Bildung der Anlagen zu fördern oder gar zu ermöglichen. Für die Weiterentwicklung der funktionsfähigen Wurzel scheint er nicht eine so entscheidende Rolle zu spielen“ (S. 140). Auch Jost (1937, S. 105) unterscheidet zwischen „Anlage der Seitenwurzel“ und „Weiterwachstum“ und meint, daß letzteres (als Streckungsprozeß) durch die hohen Wuchsstoffkonzentrationen, die gerade die Bildung der *Anlage* fördern, gehemmt wird.

wachstum. Laibach und Mitarbeiter schreiben (1934, S. 588): „Es gibt aber auch Pflanzen, bei denen die Bewurzelung von Stecklingen durch Harn- und Pollinienpaste keine Förderung zu erfahren scheint“; Fischnich (1935) fand verschiedenes Verhalten einzelner Coleusarten, und auch Went (1934) mußte, wie er sagt, lange suchen, ehe er in *Pisumepikotylen* ein Objekt fand, das eine für seinen Test brauchbare Proportionalität zwischen Rhizokalinzufuhr und Wurzelbildung zeigte.

Und schließlich sind auch die vor der Wurzelbildung infolge von Wuchsstoffzufuhr eintretenden anatomischen Veränderungen von Wichtigkeit. Nach Fischnich (1935) strecken sich erstens die parenchymatischen Zellen, darauf folgt im Zusammenhang mit erneuter Kambiumtätigkeit Zellvermehrung in der Nähe der Gefäßbündel und Neubildung von Gefäßbündeln zwischen den alten; als letztes treten dann endogenen Wurzelanlagen hauptsächlich im Anschluß an die primären Gefäßbündel auf. In den von Laibach und Fischnich (1935 b) beschriebenen Versuchen bildeten sich Wurzeln immer erst aus einem mehr oder weniger umfangreichen Kallus.

Wenn nun all dies mehr auf eine ganz indirekte Wuchsstoffwirkung schließen läßt und nicht auf eine so gesetzmäßige Verknüpfung wie beim Streckungswachstum, so darf man doch die zweite Auffassung nicht einseitig überspitzen und schließen, daß die normale Wuchsstoffzufuhr von den Blättern aus ganz ohne Bedeutung für die Bewurzelung von Stecklingen sei, wie dies anscheinend Czaja (1935c) meint, wenn er schreibt, all die fraglichen Neubildungen (Gefäße, Wurzeln) seien nur aufzufassen als „komplizierter Ausdruck der Polaritätsverhältnisse“ und der „Führungslosigkeit“ der unter anormal hoher Wuchsstoffzufuhr stehenden Organe. Für die Ergebnisse der Laibachschule mit extrem hohen Konzentrationen und intakten Pflanzen mag das zutreffen; aber es ist doch immerhin die Tatsache zu beachten, daß die Adventivwurzelbildung von der Anwesenheit der Blätter weitgehend abhängig ist und diese durch Wuchsstoffzufuhr ersetzt werden können.

Vielleicht tut man den Tatsachen am wenigsten Zwang an, wenn man, wie am Schluß der Erörterungen über Polarität bereits angedeutet, die *Auxine* (bzw. Rhizokaline) *nicht als* „wurzelbildende Substanzen“ *bezeichnet, sondern* sie, auch in ihrer Bedeutung für die Wurzelbildung, *als Korrelationsträger* in dem unten (S. 124 ff.) zu

kennzeichnenden Sinne auffaßt. Es gehört eben einfach zum normalen Zustand einer Stengelzelle, daß sie aus den Blättern dauernd Wuchsstoff erhält. Was diese Wuchsstoffzufuhr protoplasmaphysiologisch im einzelnen bedeutet, wissen wir nicht. Wir dürfen aber annehmen, daß ihr Ausbleiben den Gesamtzustand des Protoplasmas zu einem anormalen macht, und so ist es nicht weiter verwunderlich, wenn solche Zellen nur ganz spärliche Regenerationen fertigbringen. Dies ist wohl auch die Meinung Kögls, wenn er schreibt: Bei den entblättern Stecklingen haben wir einen Torso vor uns, „dem die normale Zufuhr von Phytohormonen aus anderen Pflanzenteilen fehlt. Wird dieser Ausfall behoben, so könnte der gestörte Ablauf der Lebensprozesse wieder in Gang kommen und damit auch die Neubildung von Organen erfolgen“ (1935 b, S. 16 ff.).—

Zusammenfassung der Ergebnisse des vierten Teiles

In allen vier Kapiteln dieses Teiles kamen wir zu dem Schluß, daß die Wirkung der Wuchsstoffe auf die fraglichen Entwicklungsvorgänge vermutlich nicht in direkte Parallele gestellt werden darf mit der Wuchsstoffwirkung beim Streckungswachstum, daß es sich vielmehr wahrscheinlich um indirekte Nebenfunktionen des primär auf die Zellstreckung hingeorordneten Stoffes handelt. In allen Fällen (Regulierung der Kambiumtätigkeit, Polarität, korrelative Wachstumshemmungen, Wurzelbildung) dient der *Wuchsstoff als „Korrelationsträger“*, und zwar scheint folgende Auffassung den tatsächlichen Verhältnissen am lebenden Organismus noch am ehesten zu entsprechen:

Streckungswuchsstoffe sind *eines* der Mittel, mit deren Hilfe auseinanderliegende Teile eines Organismus „Nachricht“ über ihren wechselseitigen Zustand erhalten, so daß ein ganzheitliches Reagieren gewährleistet ist. Dabei ist das Wort „Nachricht“ nicht anthropomorph psychologisierend aufzufassen! Man könnte hier Parallelen zum tierischen Nervensystem sehen; der Unterschied liegt darin, daß bei der Pflanze die Korrelationsübertragung nicht auf eine spezielle Weise festgelegt ist wie beim Tier¹⁾, sondern daß allerlei

¹⁾ Dort spielen ja übrigens auch Hormone neben dem Nervensystem eine Rolle, gerade bezüglich der dem Bereich des aktiven Handelns entzogenen physiologischen Vorgänge.

verschiedene Mittel angewandt werden. Als Beispiel für die Ersetzbarkeit der Korrelationsträger mag folgendes dienen: Entspreitete Blattstiele fallen normalerweise nach einiger Zeit ab. Dies kann (nach Winkler) verhindert werden, wenn nur der Transpirationsstrom im Stiel erhalten bleibt dadurch, daß man an Stelle der Spreite einen wassergetränkten Gipsblock setzt; bei *Coleus* genügt nach Küster die Gegenwart eines kleinen Stückchens der Spreite, das keine erhebliche Transpiration mehr entfalten kann (Benecke-Jost II, S. 109); und schließlich läßt sich dasselbe erreichen, wenn man den Stielen am distalen Ende Wuchsstoff zuführt (Mai 1934)! Beides, Wuchsstoff- und Wasserleitung, sind wichtige Vorgänge im normalen Leben des Blattstieles; dadurch, daß man einen dieser Vorgänge künstlich aufrechterhält, kann man dem Stiel gewissermaßen die Anwesenheit der Spreite „vortäuschen“¹⁾; die Nahrungszufuhr vom Blatt her scheint gar nicht so wichtig zu sein.

Ist nun der Transpirationsstrom oder der Wuchsstoff der Korrelationsträger? Beide, und vermutlich noch manches andere dazu. Über die relative Wichtigkeit eines bestimmten Faktors erhalten wir einigen Aufschluß, wenn wir die anderen experimentell ausschalten. Dabei hat sich gezeigt, wie wir in den einzelnen Kapiteln dieses Teiles sahen, daß der Wuchsstoff in vielen Fällen genügt, um die Korrelation aufrechtzuerhalten; daraus dürfen wir schließen, daß *Wuchsstoff auch im normalen Leben der Pflanze ein wichtiger Korrelationsträger* ist.

Vergleichen wir diese Erkenntnis mit der von Jost (1923) gemachten Feststellung: „Wir können zwar Korrelationen konstatieren, aber wir können sie bisher nicht weiter erklären; die Einflüsse der Teile aufeinander sind durchaus rätselhaft“²⁾; so dürfen wir sagen, daß uns auch hier die Wuchsstoffforschung einen kleinen Schritt weitergebracht hat. Wir wissen nun, daß stoffliche Reize bestimmter Art einen wichtigen Faktor bei der gegenseitigen Beeinflussung der Teile bilden, und zwar sind es nicht für jede Korrelationsart besondere Stoffe, sondern ein(e) Stoff(gruppe) mit ganz bestimmten primären Aufgaben (Regulierung der Zellstreckung)

1) Solche an sich für die Pflanze unzulässigen Ausdrücke sind, analog gebraucht, oft das einzige Mittel einer adäquaten Beschreibung.

2) Benecke-Jost II, S. 106.

leistet zugleich, sozusagen „nebenbei“, noch wichtige Dienste zur Aufrechterhaltung der funktionellen Einheit des Organismus.

Bloß über den Wirkungs-„Mechanismus“ dieser Korrelations-träger vermögen wir nichts auszusagen. Wenn schon die primäre Wuchsstoffwirkung bei dem relativ einfachen Vorgang der Zellstreckung auf eine „Reizung“ des Plasmas zurückgeführt werden mußte (s. oben S. 78), so werden wir erst recht bei den sehr komplizierten Korrelationen auch heute noch mit Pfeffer (1904, S. 86) sagen müssen: „Die tiefere Einsicht in die Kausalität dieser Vorgänge fällt mit der Erkenntnis des allgemeinen Wesens der Reizvorgänge zusammen“!

Schlußbetrachtungen

Das Ziel aller physiologischen Forschung ist die kausale Aufhellung der Lebensvorgänge. Das ist ein Satz, der in ähnlicher Formulierung wohl in allen Lehrbüchern der Physiologie wiederkehrt. Da ist es gewiß sinnvoll, am Schlusse dieser zusammenfassenden Darstellung kurz zu erwägen, inwiefern die Kenntnis der Wuchsstoffe uns diesem Ziele einer kausalen Aufhellung der Wachstums- und Entwicklungsvorgänge in der Pflanze näher gebracht hat.

Das Wort „kausal“ ist in diesem Zusammenhang verschieden verstanden worden, und zwar — so scheint es — hauptsächlich auf dreierlei Weise:

1. In der ursprünglichsten, weitesten und vollständigsten Bedeutung im umfassendsten Sinne des Wortes „Warum“! Man sucht den zureichenden Grund für das Lebensphänomen als Ganzes und für die einzelnen Lebensvorgänge im besonderen. So wurde physiologische Forschung getrieben etwa bis zum 18. Jahrhundert und darüber hinaus. Charakteristisch für diese ganze Epoche ist, daß man wohl, vor allem seit der Renaissance, immer deutlicher die Gesetze der anorganischen Natur im Organismus wiederfand, daß man aber andererseits doch auch sehr klar den Sondercharakter des Lebens erkannte; und gerade die Versuche zur Erklärung dieses Sondercharakters nehmen einen großen Raum in den Werken jener Biologen ein.

2. Als dann, vor allem im 19. Jahrhundert, mit der fortschreitenden Erkenntnis der anorganischen Natur diese zum Maß aller Dinge wurde, begann man unter kausaler Aufhellung der Lebensvorgänge das zu verstehen, was heute noch z. B. in folgenden Worten Kostytschews zum Ausdruck kommt: „Die Physiologie bestrebt sich, die Lebenserscheinungen auf die allgemeinen Gesetze der Chemie und Physik zurückzuführen, d. h. letzten Endes sämtliche chemischen Vorgänge im Organismus durch eindeutige chemische Gleichungen auszudrücken, die Energieumwandlungen aber und die ganze vitale Architektonik auf Grund der physikalischen Gesetze durchsichtig zu machen“ (1926, S. 2). Diese Auffassung ist abzulehnen, weil sie gewissermaßen das Resultat der Forschung schon in der Voraussetzung festlegt.

3. Eine dritte Auffassung ist ausgesprochen in den Worten Sierps: „Die analytische Forschungsmethode, deren sich die Physiologie bedient, ist bemüht zu ermitteln, wie weit die Gesetze der Physik und Chemie für die Lebensvorgänge der Organismen gültig sind. Sie ist aber nicht mit der Forderung verbunden, daß das Leben restlos physikalisch-chemisch zu erklären sei“¹⁾. Diese gewollte Beschränkung auf die „Außenseite“ der Lebensvorgänge und die Überweisung alles anderen an die Naturphilosophie ist verständlich in Anbetracht der Überfülle und der Kompliziertheit der zu bewältigenden Erscheinungen und der begrenzten Leistungsfähigkeit des einzelnen Forschers. Aber dann erfordert das eine enge Zusammenarbeit des aus praktischen Gründen Getrennten! Eigentlich ist es ja kaum denkbar, daß in einem Biologen (*Lebensforscher!*) bei seinen physiologischen Untersuchungen (im engeren Sinne) nicht stets die Frage brennt: „Wie hängt Leben und Maschine in den Organismen zusammen?“ (Driesch 1922)!

Wenn wir uns nach diesen Erörterungen der Auffassung Sierps vom Wesen der Physiologie — allerdings mit einigen Vorbehalten — anschließen, so dürfen wir wohl sagen, daß die Ergebnisse der Wuchsstoffforschung uns ein ganzes Stück in der Kenntnis der „Maschinen“-Seite des Organismus weitergebracht haben! Allerdings stießen wir schon sehr bald wieder auf Grenzen. Das wird zu einem großen Teil auf mangelnder Analyse beruhen, z. T. aber

1) Sierp in Strassburgers Lehrbuch 1936, S. 163.

haben wir vielleicht schon die Grenzen der Leistungsfähigkeit der analytischen Methode selbst erreicht.

Letztlich mündet alles in die Frage aus: Was ist „Leben“? So z. B., wenn am Schluß des zweiten Teiles (S. 80) die Frage nach dem Wachstum des Plasmas und am Schluß des vierten Teiles (S. 126) die Frage nach dem „allgemeinen Wesen der Reizvorgänge“ (vgl. auch S. 78ff.) steht! Ob nicht jene Frage, die noch von keinem Naturwissenschaftler oder Philosophen beantwortet werden konnte, doch den tiefer denkenden Biologen schließlich zum Philosophen macht?

Literaturverzeichnis

- 1934 Almoslechner, Die Hefe als Indikator für Wuchsstoffe. *Planta* **22**, 515.
- 1933 Amlong, H. A., Untersuchungen über die Beziehungen zwischen geoelektrischem Effekt und Geotropismus. *Planta* **21**, 211.
- 1936a — Der Einfluß des Wuchsstoffes auf die Wanddehnbarkeit der Vicia Faba-Wurzel. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **54**, 271.
- 1936b — Zur Frage der Wuchsstoffwirkung auf das Wurzelwachstum. *Jahrb. wiss. Bot.* **83**, 773.
- 1915 Arisz, W. H., Untersuchungen über den Phototropismus. *Rec. trav. bot. néerl.* **12**, 44.
- 1935 Avery, G. S., Differential distribution of a phytohormone in the developing leaf of *Nicotiana*, and its relation to polarized growth. *Bull. Torrey bot. Club* **62**, 313.
- 1925 Beyer, A., Untersuchungen über den Traumatotropismus der Pflanzen. *Biol. Ztrbl.* **45**, 683.
- 1927 — Experimentelle Studien zur Blaauwschen Theorie. I. *Planta* **4**, 411.
- 1928a — Experimentelle Studien zur Blaauwschen Theorie. II. *Planta* **5**, 478.
- 1928b — Beiträge zum Problem der Reizleitung. *Zeitschr. f. Bot.* **20**, 321.
- 1932 — Die Beziehungen zwischen geotropischer Krümmung und Wachstum bei Dikotylen. *Planta* **18**, 509.
- 1909 Blaauw, A. H., Die Perzeption des Lichtes. *Rec. trav. bot. néerl.* **5**, 209.
- 1914 — Licht und Wachstum. I. *Zeitschr. f. Bot.* **6**, 641.
- 1915 — Licht und Wachstum. II. *Zeitschr. f. Bot.* **7**, 465.
- 1918 — Licht und Wachstum. III. *Medd. v. d. Landbouwhoogsch. Wageningen* **15**, 91.
- 1932 Bonner, J., The production of growth substance by *Rhizopus suinus*. *Biol. Ztrbl.* **52**, 565.
- 1933a — Studies on the growth hormone of plants. IV. *Proc. Nat. Ac. Sci.* **19**, 717.
- 1933b — The action of the plant growth hormone. *Journ. Gen. Physiol.* **17**, 63.
- 1934a — Studies on the growth hormone of plants. V. *Proc. Nat. Ac. Sci.* **20**, 393.
- 1934b — The relation of hydrogen ions to the growth rate of the *Avena coleoptile*. *Protoplasma* **21**, 406.
- 1935 — Zum Mechanismus der Zellstreckung auf Grund der Micellarlehre. *Jahrb. wiss. Bot.* **82**, 377.
- 1936 — The growth and respiration of the *Avena coleoptile*. *Journ. Gen. Physiol.* **20**, 1.
- 1935 — u. Thimann, Studies on the growth hormone of plants. VII. *Journ. Gen. Physiol.* **18**, 649.

- 1913 Borowikow, Über die Ursachen des Wachstums der Pflanzen. I. u. II. Biochem. Zeitschr. **48** u. **50**.
- 1914 — Über die Ursachen des Wachstums der Pflanzen. III. Kolloid-Zeitschr. **15**.
- 1933 Boullienne u. Went, Recherches experimentales sur la néoformation des racines. Ann. Jard. Buytenzorg **43**, 25.
- 1910 Boysen-Jensen, P., Über die Leitung des phototropischen Reizes in Avenakeimpflanzen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **28**, 118.
- 1911 — La transmission de l'irritation phototropique dans l'Avena. Bull. Acad. Danm.
- 1913 — Über die Leitung des phototropischen Reizes in der Avenakoleoptile. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **31**, 599.
- 1928 — Die phototropische Induktion in der Spitze der Avenakoleoptile. Planta **5**, 464.
- 1931a — Über Wachstumsregulatoren bei Bakterien. Biochem. Zeitschr. **236**, 205.
- 1931b — Über die Bildung eines Wachstumsregulators durch *Aspergillus niger*. Biochem. Zeitschr. **239**, 243.
- 1932 — Über die Bildung und biologische Bedeutung des Wachstumsregulators bei *Aspergillus niger*. Biochem. Zeitschr. **250**, 270.
- 1933a — Über die durch einseitige Lichtwirkung hervorgerufene transversale Leitung des Wuchsstoffes in der Avenakoleoptile. Planta **19**, 335.
- 1933b — Über den Nachweis von Wuchsstoff in Wurzeln. Planta **19**, 345.
- 1933c — Die Bedeutung des Wuchsstoffes für das Wachstum und die geotropische Krümmung der Wurzeln von *Vicia Faba*. Planta **20**, 688.
- 1934 — Über Wuchsstoff in Wurzeln, die mit Erythrosin vergiftet sind. Planta **22**, 404.
- 1935 — Die Wuchsstofftheorie. Jena.
- 1936 — Über die Verteilung der Wuchsstoffe in Keimstengeln und Wurzeln während der phototropischen und geotropischen Krümmung. Kgl. Dansk. Vidensk. Selskab. Biol. Medd. XIII, 1.
- 1937 — Über eine Mikromethode zur quantitativen Bestimmung der Wuchsstoffe der A-Gruppe. Planta **26**, 584.
- 1925 — u. Nielsen, N., Studien über die hormonalen Beziehungen zwischen Spitze und Basis der Avenakoleoptile. Planta **1**, 321.
- 1922 Brauner, L., Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. Zeitschr. f. Bot. **14**, 497.
- 1923 — Über den Einfluß der Koleoptilspitze auf die geotropische Reaktion der Avenakeimlinge. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **41**, 208.
- 1924 — Permeabilität und Phototropismus. Zeitschr. f. Bot. **16**, 113.
- 1926 — Über das geoelektrische Phänomen. Kolloidchem. Beihefte, Ambrohn-Festschrift **23**, 143.
- 1927a — Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen. I. Jahrb. wiss. Bot. **66**, 381.

- 1927b Brauner, L., Die Blaauwsche Theorie des Phototropismus. *Ergebn. d. Biologie* **2**, 95.
- 1928 — Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen. II. *Jahrb. wiss. Bot.* **68**, 711.
- 1933 — u. Amlong, Zur Theorie des geoelektrischen Effektes. *Protoplasma* **20**, 279.
- 1930 — u. Bünning, E., Geoelektrischer Effekt und Elektrotropismus. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **48**, 470.
- 1936 Brecht, Der Einfluß von Wuchsstoff- und Säurepasten auf das Wachstum von Avena- und Helianthuskeimlingen und seine Abhängigkeit vom Sauerstoffgehalt der Luft. *Jahrb. wiss. Bot.* **82**, 581.
- 1927 Bünning, E., Untersuchungen über traumatische Reizung von Pflanzen. *Zeitschr. f. Bot.* **19**, 433.
- 1928 — Zur Physiologie des Wachstums und der Reizbewegungen der Wurzeln. *Planta* **5**, 635.
- 1929 — Über die Blaauwsche Theorie des Phototropismus. *Planta* **7**, 650.
- 1934 — Die physiologische Bedeutung des Wachstumsregulators bei *Aspergillus niger*. *Die Naturwissensch.* **22**, 291.
- 1933 Buy, H. G. Du, Über Wachstum und Phototropismus von *Avena sativa*. *Rec. trav. bot. néerl.* **30**, 798.
- 1932 — u. Nuernbergk, E., Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. I. *Ergebn. d. Biol.* **9**, 358.
- 1934 — — Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. II. *Ergebn. d. Biol.* **10**, 207.
- 1935 — — Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. III. *Ergebn. d. Biol.* **12**.
- 1918 Cholodny, N., Über den Einfluß der Metallionen auf die Reizerscheinungen bei den Pflanzen. *Schriften der Universität zu Kiew* S. 1.
- 1923a — Zur Theorie des Geotropismus. *Beih. z. Bot. Ztrbl.* **39**, I, 222.
- 1923b — Zur Frage über die Beeinflussung des Protoplasmas durch mono- und bivalente Metallionen. *Beih. z. Bot. Ztrbl.* **39**, I, 230.
- 1923c — Über den Einfluß der Metallionen auf den Geotropismus der Wurzeln. *Beih. z. Bot. Ztrbl.* **39**, I, 239.
- 1923d — Zur Frage nach der Rolle der Ionen bei geotropischen Bewegungen. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **41**, 300.
- 1924 — Über die hormonale Wirkung der Organspitze bei der geotropischen Krümmung. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **42**, 356.
- 1926 — Beitrag zur Analyse der geotropischen Reaktion. *Jahrb. wiss. Bot.* **65**, 447.
- 1927 — Wuchshormone und Tropismen bei den Pflanzen. *Biolog. Ztrbl.* **47**, 604.
- 1928 — Beiträge zur hormonalen Theorie von Tropismen. *Planta* **6**, 118.
- 1929a — Einige Bemerkungen zum Problem der Tropismen. *Planta* **7**, 461.
- 1929b — Über das Wachstum des vertikal und horizontal orientierten Stengels in Zusammenhang mit der Frage nach der hormonalen Natur der Tropismen. *Planta* **7**, 702.

- 1930 Cholodny, N., Mikropotometrische Untersuchungen über das Wachstum und die Tropismen der Koleoptile von *Avena sativa*. *Jahrb. wiss. Bot.* **73**, 720.
- 1931a — Verwundung, Wachstum und Tropismen. *Planta* **13**, 665.
- 1931b — Zur Physiologie des pflanzlichen Wuchshormons. *Planta* **14**, 207.
- 1931c — Zur Frage nach dem Einfluß von Salzen auf den Geotropismus der Wurzeln. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **49**, 222.
- 1931d — Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus. I. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **49**, 243.
- 1931e — Zur Theorie der Tropismen. *Planta* **15**, 414.
- 1932a — Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus. II. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **50**, 317.
- 1932b — Ist die Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzel von deren Lage abhängig? *Planta* **17**, 794.
- 1933a — Zum Problem der Bildung und physiologischen Wirkung des Wuchshormons bei den Wurzeln. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **51**, 85.
- 1933b — Beiträge zur Kritik der Blaauwschen Theorie des Phototropismus. *Planta* **20**, 549.
- 1934 — Über die Bildung und Leitung des Wuchshormons bei den Wurzeln. *Planta* **21**, 517.
- 1935 — Über das Keimungshormon der Gramineen. *Planta* **23**, 289.
- 1917—1929 Christiansen, M., Bibliographie des Geotropismus. *Mitt. Inst. allg. Botanik. Hamburg.* **2**, 1; **3**, 17; **4**, 1; **6**, 127; **8**, 385.
- 1872 Ciesielski, T., Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. *Beitr. z. Biol. d. Pfl. (Cohn)* **1**, 1.
- 1913 Clark, O. L., Über negativen Phototropismus bei *Avena sativa*. *Zeitschr. f. Bot.* **5**, 737.
- 1935 Cooper, W. C., Hormones in relation to root formation on stem cuttings. *Plant Physiol.* **10**, 789.
- 1936 — Transport of root forming hormone in woody cuttings. *Plant Physiol.* **11**, 779.
- 1936 Cordes u. Laibach, F., Über die Abhängigkeit des Wachstums von der Assimilation. *Jahrb. wiss. Bot.* **84**, 223.
- 1935 Crocker u. Mitarbeiter, Similarities in the effect of ethylene and the plant auxins. *Contrib. Boyce Thomps. Inst.* **7**, 231.
- 1931 Czaja, A. Th., Der Einfluß von Korrelationen auf Restitution und Polarität von Wurzel- und Sproßstecklingen. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **49**, (67).
- 1934 — Der Nachweis der Wuchsstoffe bei Holzpflanzen. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **52**, 267.
- 1935a — Polarität und Wuchsstoff. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **53**, 197.
- 1935b — Wurzelwachstum, Wuchsstoff und die Theorie der Wuchsstoffwirkung. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **53**, 221.
- 1935c — Die Wirkung des Wuchsstoffs in parallelotropen Pflanzenorganen. Eine Entgegnung. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **53**, 478.

- 1935 Dagys, I., Wuchsstoffe der Mikroorganismen in embryonalen Geweben und im Blutungssaft. *Protoplasma* **24**, 14.
- 1936 — Die Hefewuchsstoffe in Knospen und Blättern. *Protoplasma* **26**, 20.
- 1880 Darwin, Ch. and F., The power of movement in plants. London. (Deutsche Übersetzung von Carus, Stuttgart 1881.)
- 1899 Darwin, Fr., On geotropism and the localisation of the sensitive region. *Ann. of. Bot.* **13**, 567.
- 1908 — On the localisation of the geo-perception in the cotyledon of Sorghum. *Wiesner-Festschr. Wien*, S. 125.
- 1933 Dijkman, M. J., A quantitative analysis of the geotropical curvature in Dicotyledons. *Proc. Akad. Amsterdam* **36**, 749.
- 1934 — Wuchsstoff und geotropische Krümmung bei Lupinus. *Rec. trav. bot. néerl.* **31**, 391.
- 1927 Dillewijn, C. van, Die Lichtwachstumsreaktion von Avena. *Rec. trav. bot. néerl.* **24**, 307.
- 1926 Dolk, H. E., Concerning the sensibility of decapitated coleoptiles of avena sativa for light and gravitation. *Proc. Akad. Amsterdam* **29**, 1113.
- 1930 — Geotropie en Groeistof. *Diss. Utrecht*.
- 1936 — Geotropism and the growth substance. *Rec. trav. bot. néerl.* **33**, 509. (Gekürzte engl. Übersetzung der Dissertation von 1930.)
- 1932 — and Thimann, K. V., Studies on the growth hormone of plants. I. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **18**, 30.
- 1936 Dollfuss, H., Wuchsstoffstudien. *Planta* **25**, 1.
- 1937 Dorfmueller, W. u. Mevius, W., Der Einfluß des Lichtes bei der normalen und „künstlichen“ Wurzelbildung an Commelinaceenstecklingen. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **55**, 131.
- 1909 Dostal, R., Die Korrelationsbeziehung zwischen dem Blatt und seiner Axillarknospe. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **27**, 547.
- 1926 — Über die wachstumsregulierende Wirkung des Laubblattes. *Acta sc. nat. Morav., ref. Bot. Ztrbl.* **9**, 422.
- 1927 — Über die Sommerperiodizität bei Quercus und Fagus. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **45**, 436.
- 1936a — Korrelationswirkung der Speicherorgane und Wuchsstoff. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **54**, 418.
- 1936b — Die Keimblattstiele der Vicieen als Indikatoren für die korrelative Hemmungswirkung des Wuchsstoffes. *Planta* **26**, 210.
- 1922 Driesch, H., Geschichte des Vitalismus. Leipzig.
- 1935 Erxleben, H., Über die Chemie und Physiologie der Auxine. *Ergebn. d. Physiol.* **37**, 186.
- 1936 Faber, E. R., Wuchsstoffversuche an Keimwurzeln. *Jahrb. wiss. Bot.* **83**, 439.
- 1936 Fiedler, H., Entwicklungs- und reizphysiologische Untersuchungen an Kulturen isolierter Wurzelspitzen. *Zeitschr. f. Bot.* **30**, 385.
- 1935 Fischnich, O., Über den Einfluß von β -Indolylessigsäure auf die Blattbewegung und die Adventivwurzelbildung von Coleus. *Planta* **24**, 552.

- 1907 Fitting, H., Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. *Jahrb. wiss. Bot.* **44**, 177.
- 1909 — Die Beeinflussung der Orchideenblüte durch die Bestäubung und durch andere Umstände. *Zeitschr. f. Bot.* **1**, 1.
- 1910 — Weitere entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Orchideenblüten. *Zeitschr. f. Bot.* **2**, 225.
- 1929 — Reizleitungen bei den Pflanzen. *Handb. d. norm. u. path. Physiologie* 9.
- 1933 — Reizerscheinungen der Pflanzen (Tropismen). *Handwörterbuch der Naturwiss.*, 2. Aufl., Bd. 8, 376.
- 1936 — Die Hormone als physiologische Reizstoffe. *Biol. Ztrbl.* **56**, 69.
- 1932 Fliry, M., Zur Wirkung der Endknospe auf die Hypokotylstreckung des Dikotylenkeimlings. *Jahrb. wiss. Bot.* **77**, 150.
- 1936 Frey-Wyssling, A., Über den optischen Nachweis der Turgorstreckung. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **54**, 445.
- 1936 Friedrich, G., Untersuchungen über die Wirkung des natürlichen Wuchsstoffs und der β -Indolylessigsäure auf den Stoffwechsel der Pflanze. *Planta* **25**, 607.
- 1936 Geiger-Huber, M. u. E. Burlet, Über den hormonalen Einfluß der β -Indolylessigsäure auf das Wachstum isolierter Wurzeln in keimfreier Organkultur. *Jahrb. wiss. Bot.* **84**, 233.
- 1934 Gessner, F., Wachstum und Wanddehnbarkeit am *Helianthus hypokotyl*. *Jahrb. wiss. Bot.* **80**, 143.
- 1936 — Phototropismus und Wanddehnbarkeit. *Jahrb. wiss. Bot.* **82**, 796.
- 1936 Glover, J., Skatole as a growth promoting substance. *Nature* **137**, 320.
- 1908 Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig.
- 1935 Goedecke, Über das Zusammenwirken der Richtungsfaktoren bei *Marchantia polymorpha*. *Planta* **24**, 130.
- 1932 Gorter, Chr., Groeistoffproblemen bij Wortels. *Diss. Utrecht*.
- 1937 — u. Funke, G. L., Wachstum und Wuchsstoffproduktion bei Keimpflanzen von *Raphanus sativus* in trockener und feuchter Luft. *Planta* **26**, 532.
- 1936 Gouwentak, C. A., Kambiumtätigkeit und Wuchsstoff. I. Mededeel. v. d. Landbouwhoogeschool Wageningen 40.
- 1935 — u. Hellinga, G., Beobachtungen über Wurzelbildung. Mededeel. v. d. Landbouwhoogeschool Wageningen **39**, 10.
- 1925 Gradmann, H., Untersuchungen über geotropische Reizstoffe. *Jahrb. wiss. Bot.* **64**, 201.
- 1930 — Die tropistischen Krümmungen als Auswirkungen eines gestörten Gleichgewichtes. *Jahrb. wiss. Bot.* **72**, 513.
- 1931 — Zur Theorie der Tropismen. *Planta* **15**, 407.
- 1933 Gündel, W., Chemische und physikalisch-chemische Vorgänge bei geäusserer Induktion. *Jahrb. wiss. Bot.* **78**, 623.
- 1936 Gustavson, F., Inducement of fruit development by growth promoting chemicals. *Proc. Nat. Acad. Sciences* **22**, 628.

- 1911 Guttenberg, H. v., Über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile der Gramineen. *Jahrb. wiss. Bot.* **50**, 289.
- 1932—1935 — Wachstum und Bewegung. *Fortschr. d. Botanik* **1**, 202; **2**, 241; **3**, 190; **4**, 254; **5**, 269.
- 1933 — Reizperzeption und Wuchsstoffwirkung. *Planta* **20**, 230.
- 1936 Graze, H. u. Schlenker, G., III. Vergleichende Untersuchungen über den Wuchsstoffgehalt bei verschiedenen Biotypen von *Epilobium hirsutum*. *Jahrb. wiss. Bot.* **82**, 687.
- 1935 Haagen-Smit, A. J. and Went, F. W., A physiological analysis of the growth substance. *Proceedings Vol.* **38**, 3.
- 1936 De Haan, Polar root formation. *Rec. trav. bot. néerl.* **33**, 292.
- 1929 Haas, H. de, On the connection between the geotropic curving and elasticity of cell wall. *Proc. Acad. Amsterdam* **32**, 371.
- 1908 Haberlandt, G., Über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in den Wurzeln. *Jahrb. wiss. Bot.* **45**, 575.
- 1923 — Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. *Beitr. zur allgem. Bot.* **2**, 1.
- 1924 — Physiologische Pflanzenanatomie. 6. Aufl., Leipzig.
- 1932 Hartmann, H., Reaktionen von Koleoptilen und Wurzeln im elektrischen Feld. *Beitr. z. Biol. d. Pfl. (Cohn)* **19**, 287.
- 1932 Hawker, L. E., Experiments on the perception of gravity by roots. *New Phytologist* **31**, 321.
- 1925 Herzog, W., Über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in negativ geotropen Pflanzenorganen. *Planta* **1**, 116.
- 1931 Heyn, A. N. J., Der Mechanismus der Zellstreckung. *Rec. trav. bot. néerl.* **28**, 113.
- 1933 — Further investigations on the mechanism of cell elongation and the properties of the cell wall in connection with elongation. I. The load extension relationship. *Protoplasma* **19**, 78.
- 1934a — Weitere Untersuchungen über den Mechanismus der Zellstreckung und die Eigenschaften der Zellmembran. II. Das Röntgendiagramm von jungen wachsenden Zellwänden und parenchymatischen Geweben. *Protoplasma* **21**, 299.
- 1934b — Weitere Untersuchungen . . . III. Die Änderungen der Plastizität der Zellwand bei verschiedenen Organen. *Jahrb. wiss. Bot.* **79**, 753.
- 1936 — Auxine. *Handbuch der biolog. Arbeitsmethoden, Abt. V, Teil 3B, Heft 6*, S. 823.
- 1936 Hinderer, G., Wuchsstoff und Wachstum bei reziprok verschiedenen *Epilobium*-Bastarden. *Jahrb. wiss. Bot.* **82**, 669.
- 1935 Hitchcock, A. E., Indole-3 n-propionic acid as a growth hormone and the quantitative measurement of plant response. *Contrib. Boyce Thomps. Inst.* **7**, 87.
- 1935 — Tobacco as a test plant for comparing the effectiveness of preparations containing growth substances. *Contrib. Boyce Thomps. Inst.* **7**, 349.

- 1935 Hitchcock, A. E. u. Zimmermann, P. W., Absorption and movement of synthetic growth substances from soil as indicated by the responses of aerial parts. *Contrib. Boyce Thomps. Inst.* **7**, 447.
- 1936 — — Effect of growth substances on the rooting response of cuttings. *Contrib. Boyce Thomps. Inst.* **8**, 63.
- 1893 Jost, L., Über Beziehungen zwischen der Blattentwicklung und der Gefäßbildung in der Pflanze. *Bot. Zeitung* **51**, 87.
- 1912 — Die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzelspitze. *Zeitschr. f. Bot.* **4**, 161.
- 1923 — Formwechsel und Ortswechsel. Bd. II der Pflanzenphysiologie von Benecke-Jost, Jena.
- 1935a — Wuchsstoff und Zellteilung. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **53**, 733.
- 1935b — Über Wuchsstoffe. Ein zusammenfassender Bericht. *Zeitschr. f. Bot.* **28**.
- 1937 — Über Wuchsstoffe. Zweiter zusammenfassender Bericht. *Zeitschr. f. Bot.* **31**, 95.
- 1936 — u. Reiss, El., Zur Physiologie der Wuchsstoffe. II. Einfluß des Heteroauxins auf Längen- und Dickenwachstum. *Zeitschr. f. Bot.* **30**, 335.
- 1937 — — Zur Physiologie der Wuchsstoffe. III. *Zeitschr. f. Bot.* **31**, 65.
- 1936 Juel, I., Über die Genauigkeit der Wuchsstoffbestimmungsmethode. *Planta* **25**, 307.
- 1935 Katunskij, V. M., Growth promoting substance as a factor in formation of plant organism. *C. R. Acad. Sc. URSS.* **1**, 661.
Ref. in *Bot. Ztrbl.* **28**, 78.
- 1936 — Growth promoting substance and the formative action of light in plants. *C. R. Acad. Sc. URSS.* **2**, 241.
- 1929 Keeble, Nelson and Snow, R., The separate geotropic stimulation of tip and stump of roots. *Proc. Roy. Soc. London (B)* **105**, 493.
- 1930 — — — A wound substance retarding growth in roots. *New Phytologist* **29**, 289.
- 1931a — — — The effect of gravity on the growth of roots. *Proc. Roy. Soc. London (B)* **108**, 360.
- 1931b — — — Geotropism and growth substance. *Proc. Roy. Soc. London (B)* **108**, 537.
- 1932 Kögl, F., Über die Chemie des Auxins und sein Vorkommen im Pflanzen- und Tierreich. *Forsch. u. Fortschr.* **8**, 409.
- 1933a — Die Chemie des Auxins und sein Vorkommen im Pflanzen- und Tierreich. *Die Naturwissensch.* **21**, 17.
- 1933b — Chemische und physiologische Untersuchungen über Auxin, einen Wuchsstoff der Pflanzen. *Angew. Chemie* **46**, 166.
- 1933c — Über Auxine. *Angew. Chemie* **46**, 469.
- 1935a — Untersuchungen über pflanzliche Wuchsstoffe. *Naturwiss.* **23**, 839.
- 1935b — Über die Wuchsstoffe der Auxin- und der Biosgruppe. *Ber. d. deutsch. chem. Ges.* **68**, 16.

- 1934 Kögl, F. u. Erxleben, H., Über die Konstitution der Auxine a und b. Zeitschr. physiol. Chemie **227**, 51.
- 1933 — — u. Haagen-Smit, A. J., Über ein Phytohormon der Zellstreckung. Zur Chemie des kristallisierten Auxins. Zeitschr. physiol. Chemie **216**, 31.
- 1934 — — — Über die Isolierung der Auxine a und b aus pflanzlichen Materialien. Zeitschr. physiol. Chemie **225**, 215.
- 1931 — u. Haagen-Smit, A. J., Über die Chemie des Wuchsstoffes. Proc. Acad. Amsterdam **34**, 1411.
- 1933a — — u. Erxleben, H., Über ein Phytohormon der Zellstreckung. Reindarstellung des Auxins aus menschlichem Harn. Zeitschr. physiol. Chemie **214**, 241.
- 1933b — — — Studien über das Vorkommen von Auxinen im menschlichen und tierischen Organismus. Zeitschr. physiol. Chemie **220**, 137.
- 1934a — — — Über ein neues Auxin („Heteroauxin“) aus Harn. Zeitschr. physiol. Chemie **228**, 90.
- 1934b — — — Über den Einfluß der Auxine auf das Wurzelwachstum und über die chemische Natur des Auxins der Graskoleoptilen. Zeitschr. physiol. Chemie **228**, 104 und Berichtigung S. 121.
- 1936 — — u. Hulssen, C. K. van, Über den Einfluß unbekannter äußerer Faktoren bei Versuchen mit *Avena sativa*. Zeitschr. physiol. Chemie **241**, 17.
- 1933 — — u. Tönnis, B., Über das Vorkommen von Auxinen und von Wachstumsstoffen der Biosgruppe in Karzinomen. Zeitschr. physiol. Chemie **220**, 162.
- 1936 —, Koningsberger u. Erxleben, Über die Selbstinaktivierung der Auxine a und b. Zeitschr. physiol. Chemie **244**, 266.
- 1935 — Über die Konstitutionsspezifität des Heteroauxins. Zeitschr. physiol. Chemie **235**, 201.
- 1934 Koch, K., Untersuchungen über den Quer- und Längstransport des Wuchsstoffes in Pflanzenorganen. *Planta* **22**, 190.
- 1922 Koningsberger, V. J., Tropismus und Wachstum. *Rec. trav. bot. néerl.* **19**, 1.
- 1935 Kornmann, Die Aufhebung der Wuchsstoffwirkung durch lebende Pflanzenteile. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **53**, 523.
- 1926 Kostytschew, S., Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. 1. Bd. Berlin.
- 1931 — u. Went, F. A. F. C., Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. 2. Bd. Berlin.
- 1916 Küster, Pathologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl. Jena.
- 1934 Laan, van der, Der Einfluß von Äthylen auf die Wuchsstoffbildung bei *Avena* und *Vicia*. *Rec. trav. bot. néerl.* **31**, 691.
- 1929 Laibach, F., Untersuchungen über die Postfloration tropischer Orchideen. *Planta* **9**, 341.
- 1932 — Pollenhormon und Wuchsstoff. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **50**, 383.
- 1933a — Wuchsstoffversuche mit lebenden Orchideenpollinien. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **51**, 336.
- 1933b — Versuche mit Wuchsstoffpasta. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **51**, 386.

- 1934 Laibach, F., Zum Wuchsstoffproblem. Der Züchter **6**, 49.
- 1935 — Über Wuchsstoffe im Pflanzenreich. Wiss. Woche Frankfurt.
- 1936 — Über den Einfluß des Lichtes auf das Reaktionsvermögen der Pflanze gegenüber Wuchsstoff. Jahrb. wiss. Bot. **83**, 324.
- 1937 — Über die Bedeutung der β -Indolylessigsäure für die Stecklingsvermehrung. Die Gartenbauwissensch. **11**, 65.
- 1935a — u. Fischnich, O., Über eine Testmethode zur Prüfung der kallusbildenden Wirkung von Wuchsstoffpasten. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **53**, 469.
- 1935b — — Künstliche Wurzelneubildung mittels Wuchsstoffpaste. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **53**, 528.
- 1936a — — Die Wuchsstoffleitung in der Pflanze. I. Planta **25**, 648.
- 1936b — — Die Wuchsstoffleitung in der Pflanze. II. Planta **26**, 81.
- 1936c — — Über Blattbewegungen unter dem Einfluß von künstlich zugeführtem Wuchsstoff. Biol. Ztrbl. **56**, 62.
- 1933a — u. Kornmann, P., Zur Methodik der Wuchsstoffversuche. Planta **19**, 482.
- 1933b — — Zur Frage des Wuchsstofftransportes in der Haferkoleoptile. Planta **21**, 396.
- 1936 — u. Lotz, R., Methodisches zur Wuchsstoffuntersuchung. Biochem. Zeitschr. **228**, 250.
- 1933 — u. Maschmann, E., Über den Wuchsstoff der Orchideenpollinien. Jahrb. wiss. Bot. **78**, 399.
- 1934 —, Mai u. Müller, Über ein Zellteilungshormon. Die Naturwiss. **22**, 288.
- 1935 — u. Meyer, Schwankungen des Auxingehaltes im Verlauf der Ontogenese. Senckenbergiana **17**, 73.
- 1934 —, Müller u. Schäfer, Über wurzelbildende Stoffe. Die Naturwiss. **22**, 588.
- 1936 Lane, Roy H., The inhibition of roots by growth hormone. Amer. Journ. of Bot. **23**, 532.
- 1927 Lange, S., Die Verteilung der Lichtempfindlichkeit in der Spitze der Haferkoleoptile. Jahrb. wiss. Bot. **67**, 1.
- 1936 Larsen, P., Über einen wuchsstoffinaktivierenden Stoff aus Phaseoluskeimpflanzen. Planta **25**, 311.
- 1936 Le Fanu, Barb., Auxin and correlative inhibition. New Phytologist **35**, 205.
- 1936 Lehmann, E., Versuche zur Klärung der reziproken Verschiedenheiten von Epilobium-Bastarden. I. Der Tatbestand und die Möglichkeit seiner Klärung durch differente Wuchsstoffbildung. Jahrb. wiss. Bot. **82**, 657.
- 1937 Leonian, L. H. u. Lilly, V. G., Is Heteroauxin a growth promoting substance? Americ. Journ. of Bot. **24**, 135.
- 1928 Linsbauer, K., Fortschritte der pflanzlichen Reizphysiologie. Österreich. bot. Zeitschr. **78**, 81.
- 1921 Lundegardh, H., Die Beziehungen zwischen der Lichtwachstumsreaktion und dem Phototropismus. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **39**, 195.

- 1934 Mai, G., Korrelationsuntersuchungen an entspreiteten Blattstielen mittels lebender Orchideenpollinien als Wuchsstoffquelle. *Jahrb. wiss. Bot.* **79**, 681.
- 1932 Maschmann, E., Der Wuchsstoff bösartiger Geschwülste. *Die Naturwiss.* **20**, 721.
- 1932 — u. Laibach, F., Über Wuchsstoffe. *Biochem. Zeitschr.* **255**, 446.
- 1933 — — Das Vorkommen von Wuchsstoff in tierischem und pflanzlichem Material. *Die Naturwiss.* **21**, 517.
- 1935 Mittasch, A., Über katalytische Verursachung im biologischen Geschehen. Berlin.
- 1933 Mrkos, O., Über den Einfluß des Wuchsstoffes auf die Regeneration und Wundgewebebildung. *Planta* **21**, 206.
- 1935 Müller, A. M., Über den Einfluß von Wuchsstoff auf das Austreiben der Seitenknospen und auf die Wurzelbildung. *Jahrb. wiss. Bot.* **81**, 497.
- 1932 Münch, E., Ergänzende Versuche über Stoffbewegungen. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **50**, 407.
- 1936 Nagao, M., Studies on the growth hormone of plants. I. The production of growth substance in root tips. *Sc. Rep. Imp. Univ. Biol. X.* **4**, 721. Ref. in *Bot. Ztrbl.* **28**, 133.
- 1933 Navez, A. E., „Growth promoting substance“ and elongation of roots. *Journ. of Gener. Physiol.* **16**, 733.
- 1930 Nêmec, Über bakterielle Wuchsstoffe. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **48**, 72.
- 1924 Nielsen, N., Studies on the transmission of stimuli in the coleoptile of *Avena*. *Dansk Bot. Arkiv* **4**, Nr. 8.
- 1928 — Untersuchungen über Stoffe, die das Wachstum der Avenakoleoptile beschleunigen. *Planta* **6**, 376.
- 1930 — Untersuchungen über einen neuen wachstumsregulierenden Stoff: Rhizopin. *Jahrb. wiss. Bot.* **73**, 125.
- 1931 — Über Wuchsstoff der Hefe. *Biochem. Zeitschr.* **237**, 244.
- 1932 — Über das Vorkommen von Wuchsstoff bei *Boletus edulis*. *Biochem. Zeitschr.* **249**, 196.
- 1932 — u. Hartelius, V., The separation of growth-promoting substances. *C. R. lab. Carlsberg* **19**, Nr. 8.
- 1933 Nuernbergk, E., Über den Auxin-Quertransport und den Geotropismus der Avenakoleoptile: Einfluß der Dekapitation. *Flora* **28**, 99.
- 1932 — u. Buy, H. G. Du, Die Analyse von pflanzlichen Wachstumsvorgängen mit kinematographischen Registriermethoden. *Handb. d. biol. Arbeitsmeth.* **11**, 4, 951.
- 1931 Oosterhuis, J., Der Einfluß der Knospen auf das Stengelwachstum von *Asparagus plumosus* und *A. Sprengeri*. *Rec. trav. bot. néerl.* **28**, 20.
- 1926 Overbeck, F., Studien über die Mechanik der geotropischen Krümmung und des Wachstums der Keimwurzel von *Vicia Faba*. *Zeitschr. f. Bot.* **18**, 401.

- 1934 Overbeck, F., Beiträge zur Kenntnis der Zellstreckung (Untersuchungen am Sporogonstiel von *Pellia epiphylla*). Zeitschr. f. Bot. **27**, 129.
- 1933 Overbeek, J. van, Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei *Raphanus*. Rec. trav. bot. néerl. **30**, 537.
- 1935 — The growth hormone and the dwarf type of growth in corn. Proc. nat. Acad. Sci. **21**, 292.
- 1936a — Growth hormone and mesokotyl growth. Rec. trav. bot. néerl. **33**, 333.
- 1936b — Different action of auxin and of heteroauxin. Preliminary note. Proc. Nat. Acad. Sci. **22**, 187.
- 1914 Paál, A., Über phototropische Reizleitungen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **32**, 503.
- 1918 — Über phototropische Reizleitung. Jahrb. wiss. Bot. **58**, 406.
- 1897 u. 1904 Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie I. und II., 2. Aufl.
- 1904 Piccard, A., Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrb. wiss. Bot. **40**, 94.
- 1926 Pisek, A., Untersuchungen über den Autotropismus der Haferkoleoptile bei Lichtkrümmungen, über Reizleitung und den Zusammenhang von Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus. Jahrb. wiss. Bot. **65**, 460.
- 1928a — Beitrag zu einem quantitativen Vergleich von Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus der Haferkoleoptile. Jahrb. wiss. Bot. **67**, 960.
- 1928b — Wuchsstoff und Tropismen. Österreich, bot. Zeitschr. **78**, 168.
- 1935 Pohl, R., Über den Endosperm-Wuchsstoff und die Wuchsstoffproduktion in der Koleoptilspitze. Planta **24**, 523.
- 1936 — Die Abhängigkeit des Wachstums der Avenakoleoptile und ihrer sogenannten Wuchsstoffproduktion vom Auxingehalt des Endosperms. Planta **25**, 720.
- 1934 Pont, J. W., Inverted polarity in *Salix babylonica* L. Rec. trav. bot. néerl. **31**, 210.
- 1933 Popoff, M., Über die pflanzlichen Auxine und ihre Wirkung auf Einzellige. Biol. Ztrbl. **53**, 661.
- 1936 Portheim, L., Über die Wirkung von β -Indolyllessigsäure auf Pflanzen. I. Anz. Akad. d. Wiss. Wien, Mathemat.-naturw. Kl. **73**, 154.
- 1912 Pringsheim, E. G., Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin.
- 1931 — Untersuchungen über Turgordehnung und Membranbeschaffenheit. Jahrb. wiss. Bot. **74**, 789.
- 1921 Purdy, H. A., Studies on the path of transmission of phototropic and geotropic stimuli in the coleoptile of *Avena*. Danske Videnskab. Selskab. Biolog. Medd. **3**, Nr. 8.
- 1934 Ramshorn, Experimentelle Beiträge zur elektrophysiologischen Wachstumstheorie. Planta **22**, 737.
- 1932 Rawitscher, F., Der Geotropismus der Pflanzen. Jena.
- 1934 Reinders, D. E., The sensibility for light of the base of normal and decapitated coleoptiles of *Avena*. Proc. Akad. Amsterdam **37**, 308.

- 1933 Reinhard, A. W. u. Bro, L., Zur Frage der Leitung des phototropischen Reizes. *Jahrb. wiss. Bot.* **79**, 1.
- 1936a Rippel, K., Über den Nachweis von Teilungsstoffen mittels *Saccharomyces cerevisiae* als Testorganismus. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **54**, 487.
- 1936b — Über Teilungs- und Streckungswuchsstoffe. *Planta* **26**, 164.
- 1937 Robbins, W. J. u. Jackson, J. R., Effect of 3-Indole acetic acid on cell walls of stem and root. *Amer. Journ. of Botany* **24**, 83.
- 1935 Ronsdorf, Über die Wirkung verschiedener Wuchsstoffe auf das Wachstum einiger Pilze. *Arch. f. Mikrobiol.* **6**, 309.
- 1892 Rothert, W., Über die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **10**, 374.
- 1894 — Über Heliotropismus. *Beitr. z. Biol. d. Pfl. (Cohn)* **7**, 1.
- 1937 Ruge, U., Untersuchungen über den Einfluß des Heteroauxins auf das Streckungswachstum des Hypokotyls von *Helianthus annuus*. *Zeitschr. f. Bot.* **31**, 1.
- 1882 Sachs, J., Stoff und Form der Pflanzenorgane. *Arb. d. bot. Inst. Würzb.* II. S. 452.
- 1887 — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., Leipzig.
- 1936 Schlenker, G. u. Mittmann, G., Versuche zur Klärung der reziproken Verschiedenheiten von *Epilobium*-Bastarden. IV. Internodienwachstum und Zellstreckung bei *Epilobium hirsutum* unter dem Einfluß synthetischer β -Indolylessigsäure. *Jahrb. wiss. Bot.* **83**, 315.
- 1933 Schmitz, H., Über Wuchsstoff und Geotropismus bei Gräsern. *Planta* **19**, 614.
- 1923 Schumacher, Marg., Dekapitation und geotropische Krümmungsfähigkeit von Sprossen. *Jahrb. wiss. Bot.* **62**, 420.
- 1925 Seubert, E., Über Wachstumsregulatoren in der Coleoptile von *Avena*. *Zeitschr. f. Bot.* **17**, 49.
- 1921 Sierp, H., Untersuchungen über die durch Licht und Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen bei der Koleoptile von *Avena sativa* und ihr Zusammenhang mit den phototropischen Krümmungen. *Zeitschr. f. Bot.* **13**, 113.
- 1926 — u. Seybold, A., Untersuchungen über die Lichtempfindlichkeit der Spitze und des Stumpfes in der Coleoptile von *Avena sativa*. *Jahrb. wiss. Bot.* **65**, 592.
- 1930 Simon, S. W., Transplantationsversuche zwischen *Solanum melongena* und *Iresine Lindenii*. *Jahrb. wiss. Bot.* **72**, 137.
- 1937 Skoog, F., A deseeded *Avena* test method for small amounts of auxin and auxin precursors. *Journ. Gener. Physiol.* **20**, 311.
- 1934 — and Thimann, Further experiments on the inhibition of the development of lateral buds by growth hormone. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **20**, 480.
- 1920 Small, J. A., A theory of geotropism, with some experiments on the chemical reversal of geotropic response in stem and root. *New Phytologist* **19**, 49 u. 208.

- 1923 Snow, R., The conduction of geotropic excitation in roots. *Ann. of Bot.* **37**, 43.
- 1924 — Further experiments on the conduction of tropic excitation. *Ann. of Bot.* **38**, 163.
- 1925 — The correlative inhibition of the growth of axillary buds. *Ann. of Bot.* **39**, 841.
- 1929a — The transmission of inhibition through dead stretches of stem. *Ann. of Bot.* **43**, 261.
- 1929b — The young leaf as the inhibiting organ. *New Phytologist* **28**, 345.
- 1931a — The increase of inhibition with distance. *Proc. Roy. Soc. London (B)* **108**, 209.
- 1931b — New phenomena of inhibition. *Proc. Roy. Soc. London (B)* **108**, 305.
- 1932a — Inhibition and growth promotion. *Proc. Roy. Soc. London (B)* **111**, 86.
- 1932b — Growth-regulators in plants. *New Phytologist* **31**, 336.
- 1933 — The nature of the cambial stimulus. *New Phytologist* **32**, 288.
- 1935a — Activation of cambial growth by pure hormones. *Nature* **135**, 876.
- 1935b — Activation of cambial growth by pure hormones. *New Phytologist* **34**, 347.
- 1936 — Upward effects of Auxin in coleoptiles and stems. *New Phytologist* **35**, 292.
- 1937 — Auxin and leaf formation. *New Phytologist* **36**, 1.
- 1935 — and Le Fanu, Activation of cambial growth. *Nature* **135**, 149.
- 1934 Sobels, Joh. C., Über die Entwicklung und Bewurzelung ruhender Meristeme bei *Bryophyllum Calycinum*, *Bryophyllum Crenatum* und *Bryophyllum Proliferum*. *Rec. trav. bot. néerl.* **31**.
- 1923 Söding, H., Werden von der Spitze der Haferkoleoptile Wuchshormone gebildet? *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **41**, 396.
- 1925 — Zur Kenntnis der Wuchshormone in der Haferkoleoptile. *Jahrb. wiss. Bot.* **64**, 587.
- 1926 — Über den Einfluß der jungen Infloreszenz auf das Wachstum ihres Schaftes. *Jahrb. wiss. Bot.* **65**, 611.
- 1927 — Über Wuchshormone. *Zellstimulationsforsch.*, Berlin, S. 381.
- 1929 — Weitere Untersuchungen über die Wuchshormone der Haferkoleoptile. *Jahrb.* **71**, 184.
- 1931 — Wachstum und Wanddehnbarkeit bei der Haferkoleoptile. *Jahrb. wiss. Bot.* **74**, 127.
- 1932a — Über das Streckungswachstum der Zellwand. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* **50**, 117.
- 1932b — Über das Wachstum der Infloreszenzschäfte. *Jahrb. wiss. Bot.* **77**, 627.
- 1932c — Hormone und Pflanzenwachstum. *Beih. z. Bot. Ztrbl.* **49**, Erg.-Bd. S. 469.
- 1934 — Über die Wachstumsmechanik der Haferkoleoptile. *Jahrb. wiss. Bot.* **79**, 231.

- 1935a Söding, H., Die Ausführung des Went'schen Auxintests am Tageslicht. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **53**, 331.
- 1935b — Über Wuchsstoff in der Basis der Haferkoleoptile. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **53**, 843.
- 1935c — Sind die Wuchsstoffe artspezifisch? Jahrb. wiss. Bot. **82**, 534.
- 1935d — Wachstum der Pflanzen. Handwörterb. d. Naturwissensch. Bd. 10, S. 341.
- 1935e — Referat über die Arbeiten Czajjas in Zeitschr. f. Bot. **29**, 158.
- 1936 — Über den Einfluß von Wuchsstoff auf das Dickenwachstum der Bäume. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **54**, 291.
- 1937 — Wuchsstoff und Kambiumtätigkeit der Bäume. Jahrb. wiss. Bot. **84**, 639.
- 1917 Stark, P., Beiträge zur Kenntnis des Traumatotropismus. Jahrb. wiss. Bot. **57**, 461.
- 1919 — Über traumatotropische und haptotropische Reizleitungsvorgänge bei Gramineenkeimlingen. (Vorl. Mitt.) Ber. d. deutsch. bot. Ges. **37**, 358.
- 1921a — Studien über traumatotrope und haptotrope Reizleitungsvorgänge mit besonderer Berücksichtigung der Reizübertragung auf fremde Arten und Gattungen. Jahrb. wiss. Bot. **60**, 67.
- 1924 — Geotropische Reizleitung bei Unterbrechung des organischen Zusammenhanges. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **42**, 125.
- 1927 — Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen. Ergebn. d. Biol. **2**, 1.
- 1922 — u. Drechsel, O., Phototropische Reizleitungsvorgänge bei Unterbrechung des organischen Zusammenhanges. Jahrb. wiss. Bot. **61**, 339.
- 1936 Strassburger, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 19. Aufl., Jena.
- 1932 Strugger, S., Die Beeinflussung des Wachstums und des Geotropismus durch die Wasserstoffionen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **50**, (77).
- 1933 — Über das Wachstum dekapitierter Keimpflanzen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **51**, 193.
- 1934 — Zur protoplasmatischen Kausalanalyse des Streckungswachstums. Jahrb. wiss. Bot. **79**, 406.
- 1927 Tetley, U. and Priestley, J. H., The histology of the coleoptile in relation to its phototropic response. New Phytologist **26**, 171.
- 1934 Thimann, K. V., Studies on the growth hormone of plants. VI. The distribution of the growth substance in plant tissues. Journ. Gener. Physiol. **18**, 23.
- 1935 — On the plant growth hormone produced by *Rhizopus suinus*. Journ. Biol. Chem. **109**, 279.
- 1936 — Auxin and the growth of roots. Amer. Journ. of Bot. **23**, 561.
- 1932 — u. Bonner, J., Studies on the growth hormone of plants. II. The entry of growth substance into the plant. Proc. Nat. Acad. Sci. **18**, 692.

- 1933 Thimann, K. V. u. Bonner, J., The mechanism of the action of the growth hormone of plants. Proc. Roy. Soc. London (B) **113**, 126.
- 1933 — u. Dolk, H. E., Conditions governing the production of the plant growth hormone by Rhizopus cultures. Biol. Ztrbl. **53**, 49.
- 1935 — u. Koepfli, Identity of the growth promoting and root forming substances of plants. Nature **135**, 101.
- 1933 — u. Skoog, F., The inhibiting action of the growth substance on bud development. Proc. Nat. Akad. Sci. **19**, 714.
- 1934 — — On the inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia faba*. Proc. Roy. Soc. London (B) **114**, 317.
- 1934 Uhrová, Über die hormonale Natur der Hemmungswirkung der Blätter bei *Bryophyllum crenatum*. Planta **22**, 411.
- 1920 Ursprung u. Blum, Dürfen wir die Ausdrücke osmotischer Wert, osmotischer Druck, Turgordruck, Saugkraft synonym gebrauchen? Biol. Ztrbl. **40**, 193.
- 1924 — — Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle nebst Anwendungen. Jahrb. wiss. Bot. **63**, 1.
- 1927 Uyldert, I. E., The influence of the growth promoting substance on decapitated flower-stalks of *Bellis perennis*. Proc. Akad. Amsterdam **31**, 59.
- 1918 Vries, H. De, Opera e periodicis collata. Utrecht.
- 1918 Vöchting, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Bd. II. Tübingen.
- 1926a Weber, U., Probleme des Geotropismus. Verh. physikal.-med. Ges. Würzburg **51**, 14.
- 1926b — Untersuchungen über Wachstum und Krümmung unverletzter und halbirter Koleoptilen nach geotropischer Reizung. Jahrb. wiss. Bot. **66**, 35.
- 1931 — Wachstum und Krümmung einzelner Zonen geotropisch gereizter Gerstenkeimlinge. Jahrb. wiss. Bot. **75**, 312.
- 1927 Wehnelt, Untersuchungen über das Wundhormon der Pflanzen. Jahrb. wiss. Bot. **66**, 773.
- 1931 Weij, H. G. van der, Die quantitative Arbeitsmethode mit Wuchsstoff. Proc. Akad. Amsterdam **34**, 875.
- 1932 — Der Mechanismus des Wuchsstofftransportes. I. Rec. trav. bot. néerl. **29**, 379.
- 1934 — Der Mechanismus des Wuchsstofftransportes. II. Rec. trav. bot. néerl. **31**, 810.
- 1933a — On the occurrence of growth substance in marine algae. Proc. Akad. Amsterdam **36**, 759.
- 1933b — Über Wuchsstoff bei *Elaeagnus angustifolius*. Proc. Akad. Amsterdam **36**, 760.
- 1929 Weimann, R., Untersuchungen über den Traumatotropismus der Avenakoleoptile. Jahrb. wiss. Bot. **71**, 269.
- 1930 Went, F. A. F. C., Über wurzelbildende Substanzen bei *Bryophyllum calycinum* Salisb. Zeitschr. f. Bot. **23**, 19.

- 1931 Went, F. A. F. C., Wachstum und Bewegungen. Kostytschews Lehrb. d. Pflanzenphysiol. II. Berlin.
- 1932 — Pflanzenwachstum und Wuchsstoff (Auxin). Forsch. u. Fortschr. **8**, 365.
- 1933a — Die Bedeutung des Wuchsstoffes (Auxin) für Wachstum, photo- und geotropische Krümmungen. Die Naturwiss. **21**, 1.
- 1933b — Growth substance (Auxin) in plants. Nature **132**, 452.
- 1934 — Hormone bei Pflanzen. Verh. d. Schweiz. naturforsch. Ges. Zürich 1934, S. 220.
- 1935 — The investigations on growth and tropisms carried out in the Bot. Lab. of the university of Utrecht during the last decade. Biol. Rev. X, 187.
- 1925 Went, F. W., Concerning the difference in sensibility of the tip and base of *Avena* to light. Proc. Akad. Amsterdam **29**, 185.
- 1926 — On growth-accelerating substances in the coleoptile of *Avena sativa*. Proc. Akad. Amsterdam **30**, 10.
- 1928a — Wuchsstoff und Wachstum. Rec. trav. bot. néerl. **25**, 1.
- 1928b — Die Erklärung des phototropischen Krümmungsverlaufs. Rec. trav. bot. néerl. **25a**, 483.
- 1929 — On a substance causing root formation. Proc. Akad. Amsterdam **32**.
- 1932 — Eine botanische Polaritätstheorie. Jahrb. wiss. Bot. **76**, 528.
- 1935a — Auxin, the plant growth hormone. Bot. Rev. **1**, 162.
- 1935b — Coleoptile growth as affected by auxin, aging and food. Proc. Akad. Amsterdam **38**, 752.
- 1935c — Hormones involved in root formation. The phenomena of inhibition. Proc. Int. Bot. Congr. Amsterdam **2**, 267.
- 1936 — Allgemeine Betrachtungen über das Auxinproblem. Biol. Ztrbl. **56**, 457.
- 1934 — u. Thimann, K. V., On the pea test method for Auxin, the plant growth hormone. Proc. Akad. Amsterdam **37**, 547.
- 1906 Winkler, Über korrelative Beziehungen zwischen Blatt und Achselknospe. Ann. Jard. Buytenzorg **5**, 41.
- 1920 Ziegenspek, Das Amyloid jugendlicher Organe . . . und seine Beziehungen zum Zellwachstum. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **38**, 328.
- 1935 Zimmerman u. Wilcoxon, Several chemical growth substances which cause initiation of roots and other responses in plants. Contrib. Boyce Thomps. Institute **7**, 209.
- 1936 Zimmermann, W. A., Untersuchungen über die räumliche und zeitliche Verteilung des Wuchsstoffs bei Bäumen. Zeitschr. f. Bot. **30**, 209.
- 1921 Zollikofer, Cl., Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Rec. trav. bot. néerl. **18**, 237.
- 1926 — Über geotropische Krümmungen von Paniceenkoleoptilen bei gehemmter Reizleitung. Planta **2**, 10.
- 1928 — Über Dorsiventralitätskrümmungen bei Keimlingen von *Panicum* und *Sorghum* und den Einfluß der Koleoptile auf das Mesokotylwachstum. Rec. trav. bot. néerl. **25a**, 490.

Es wurden mit freundlicher Genehmigung wiedergegeben:

- Abb. 2, 6, 13, 16, 17, 18 und 19 aus „Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik“
Bd. 71, 79, 80, 82 und 84. Verlag Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Abb. 9, 10 und 14 aus „Ergebnisse der Biologie“, Bd. 9 und 12. Verlag Julius
Springer, Berlin.
- Abb. 20 aus „Planta“, Bd. 22. Verlag Julius Springer, Berlin.
- Abb. 21 aus „Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft“, Berlin-Dahlem.
Bd. 53.
- Abb. 4 und 15 aus „Journal of General Physiology“ Rockefeller Institute for
medical Research, New York, Bd. 18.
- Abb. 8 aus „Proceedings of the Royal Society London B“, Bd. 113.
- Abb. 1, 3 und 12 aus „Recueil des travaux botaniques neerlandais“ De Bussy,
Amsterdam, Bd. 25 und 31.