



# Wuchsstoff und Wachstum

<https://hdl.handle.net/1874/288743>

4. 44. 12. 142.

# WUCHSSTOFF UND WACHSTUM

BIBLIOTHEEK  
RIJKSUNIVERSITEIT  
UTRECHT

1.

E. W. WENT

A. qu.

192

WUCHSTOFF-UND WACHSTUM



# WUCHSSTOFF UND WACHSTUM

PROFESSOR

WILHELM VON EICHENBERG

DOCTOR OF MEDICINE

AND PHARMACIST

OF THE UNIVERSITY OF BERLIN

AND OF THE MEDICAL

COLLEGE OF THE UNIVERSITY OF

BERLIN

## WUCHSSTOFF UND WACHSTUM

WURZBURG 1860

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK UTRECHT

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK UTRECHT



3597 1484

A. qu. 192. 1924

# WUCHSSTOFF UND WACHSTUM

---

## PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN  
DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE  
AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT,  
OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS,  
Dr. B. J. H. OVINK, HOOGLEERAAR IN DE  
FACULTEIT DER LETTEREN EN WIJSBE-  
GEERTE, VOLGENS BESLUIT VAN DEN  
SENAAT DER UNIVERSITEIT TE VERDE-  
DIGEN TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE  
FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE,  
OP MAANDAG 14 NOVEMBER 1927,  
DES NAMIDDAGS TE VIER UUR

DOOR

FRITS WARMOLT WENT,  
GEBOREN TE UTRECHT



AMSTERDAM

Drukkerij en Uitgeverij  
J. H. DE BUSSY

MCMXXVII

BIBLIOTHEEK DER  
RIJKSUNIVERSITEIT  
UTRECHT.



Die dag dat de ziel ontwaakt en op ontdekt  
wordt op hoeveel wijzen in die wereld en in  
welke velen vreemde bewegingen, moet er zijn, dat  
deze ziel, die vandaag voor het eerst een bewust  
bestaan heeft, niet tot dat moment toe, een

bestaan heeft. En dat is een bewijs, dat de  
vandaag ontwaakte ziel, niet tot dat moment toe,

die vandaag voor het eerst een bewust bestaan heeft,  
niet tot dat moment toe, dat de vandaag ontwaakte

ziel, niet tot dat moment toe, dat de vandaag  
ontwaakte ziel, niet tot dat moment toe, dat de vandaag  
ontwaakte ziel, niet tot dat moment toe, dat de vandaag  
ontwaakte ziel, niet tot dat moment toe, dat de vandaag

ontwaakte ziel, niet tot dat moment toe, dat de vandaag  
ontwaakte ziel, niet tot dat moment toe, dat de vandaag  
ontwaakte ziel, niet tot dat moment toe, dat de vandaag  
ontwaakte ziel, niet tot dat moment toe, dat de vandaag

ontwaakte ziel, niet tot dat moment toe, dat de vandaag  
ontwaakte ziel, niet tot dat moment toe, dat de vandaag  
ontwaakte ziel, niet tot dat moment toe, dat de vandaag

ontwaakte ziel, niet tot dat moment toe, dat de vandaag  
ontwaakte ziel, niet tot dat moment toe, dat de vandaag  
ontwaakte ziel, niet tot dat moment toe, dat de vandaag

### AAN MIJN OUDERS

### AAN MIJN AANSTAANDE VROUW



Aan het einde van mijn studietijd valt het mij moeilijk in korte trekken het aandeel in mijn vorming van ieder Uwer, mijn geachte leermeesters, weer te geven, daar ik besef, dat eerst gedurende mijn verdere leven een zuivere waardeering van alles, wat U mij gaf, mogelijk is.

Dit kan er mij echter niet van weerhouden, hier in het openbaar U, beste Vader, hooggeachte promotor en zeer gewaardeerde leermeester, voor meer te danken dan met woorden omvat kan worden. Het feit, dat al deze qualiteiten in U vereenigd waren, en dat ik nooit de bezwaren, die hieruit voor mij hadden kunnen voortvloeien, heb ondervonden, stemt mij dubbel dankbaar, daar ik zoodoende in staat was zeer in het bijzonder te profiteeren van Uw groote kennis, Uw kritiek en Uw scherpe en zuiveren blik op mensen en toestanden. Uw persoonlijkheid zal mij steeds als ideaal voor oogen blijven staan; en ik besef de last der verplichtingen, welke het voorrecht, Uw naam te dragen, mij oplegt.

Hooggeleerde Pulle, U ben ik ten zeerste erkentelijk zoowel voor den steun en hulp, die ik steeds van U heb ondervonden, als voor den tijd, dien ik als assistent onder Uw leiding mocht werkzaam zijn. Misschien waardeer ik juist als physioloog dezen tijd des te meer, daar zij mij, meer dan anders mogelijk geweest ware, de gelegenheid verschafte mij in dit voor ieder bioloog zoo belangrijke onderdeel der Plantkunde te verdiepen.

Hooggeleerde Jordan en Nierstrasz, terwijl ik U moet dankzeggen voor de theoretisch wetenschappelijke leiding, die U mij gaf, ben ik U, hooggeleerde Westerdijk, erkentelijk voor de bijzonder aangename wijze, waarop

U mij in de meer practisch wetenschappelijke kwesties invoerde.

En tenslotte voel ik mij gedrongen, nog een zeer speciaal woord van dank te richten aan U, hooggeachte Stakman. Naast mijn Vader mocht ik vooral van U mijn algemeen biologische opleiding ontvangen. Wanneer ik mij thans nog vòòr alles bioloog voel, zoo geloof ik dat U, door Uw liefde voor de natuur en Uw bijzondere didaktische gaven de kern van dit gevoel bij mij hebt gevormd.

Velen hebben mij met raad en daad terzijde gestaan bij de bewerking van dit proefschrift. Hen allen dank ik hier- voor hartelijk. In het bijzonder ben ik veel verschuldigd aan U, hooggeleerde Baas-Becking, en U, waarde Dolk, daar ik steeds alle moeilijkheden met U kon bespreken en menige proef aan Uw initiatief te danken is.

Zeergeleerde Seybold, voor Uw hulp bij de correctie van den duitschen text ben ik U zeer dankbaar.

Het is mij een behoefte het personeel van het Botanisch Laboratorium uit te drukken, hoezeer ik hun groote, nooit verslappende hulpvaardigheid op prijs heb gesteld. Zoowel U, waarde P. A. de Bouter voor zoo menige oplossing van praktische problemen, als U, waarde A. de Bouter voor de keurige uitvoering der tekeningen, als U, waarde Lobel en Willemsen voor Uw hulp, dank ik hartelijk.

## WUCHSSTOFF UND WACHSTUM

von

F. W. WENT.

---

### ABSCHNITT I.

#### Einführung.

„Jeder unmittelbare Ausdruck einer That-  
sache ist in der Wissenschaft werthvoller als  
die temporären Abstractionen und Schema-  
tisierungen, welche zeitweilig nöthig sind, um  
sich vorläufig theoretisch zurecht zufinden, die  
aber jedesmal aufgegeben oder corrigirt werden  
müssen, wenn sich ein herrschend gewordenes  
Schema unzulänglich erweist.“

Julius Sachs, *Stoff und Form der Pflanzen-  
organe*.

In der vorliegenden Arbeit werde ich auf Grund meiner im letzten Jahre ausgeführten Untersuchungen einige physikalische Eigenschaften des wachstumsfördernden Stoffes, der in der Koleoptilspitze von *Avena* gebildet wird, und dessen Rolle beim Wachstum und bei der phototropischen Krümmung besprechen.

Das Resultat einiger vorläufigen Versuche habe ich schon mitgeteilt (Went 1926); hier sei in kurzen Zügen die Methode nochmals erwähnt. Wenn man eine gewisse Anzahl von abgeschnittenen Koleoptilspitzen auf Agar, Gelatine oder Kieselsäure-Gallerte einige Zeit stehen lässt, so diffundiert ein wachstumsfördernder Stoff in die Gallerte. Werden die Spitzen wieder abgenommen, dann ist die Konzentration dieses Stoffes im Agar so hoch, dass er das Wachstum merklich zu steigern vermag. Das lässt sich zeigen, indem man den Agar einseitig auf dekapitierte

Keimlinge setzt; das Wachstum der Flanke unter dem Agar wird dann gegenüber demjenigen der anderen Flanke gesteigert, so dass eine vom Agar abgekehrte Krümmung resultiert. Da ich im Weiteren zeigen kann, dass die Krümmung der Konzentration des genannten Stoffes direkt proportional ist, besteht also die Möglichkeit von diesem Stoffe zu untersuchen:

1. die Bildung in der Spitze,
2. den Transport von der Spitze nach den wachsenden Teilen,
3. die Wirkung auf die wachsende Zone und
4. seine Rolle bei tropistischen Krümmungen.

In diesem Abschnitt werde ich jetzt einen kurzen historischen Überblick über die Fragen, die ich untersucht habe, geben.

Eine vollständigere Zusammenfassung der Literatur findet man bei Söding (1927) und Stark (1927).

Der oben genannte wachstumsfördernde Stoff ist schon von verschiedenen Autoren unter dem Begriffsnamen Hormon gebracht worden. Darum möchte ich zuerst diese Frage etwas näher betrachten.

Ein Hormon im Tierkörper ist „eine gelöste Substanz, die durch irgend eines der flüssigen Medien des Körpers, meistens das Blut, von einem zum anderen Komponenten der Korrelation überführt wird.“

Nach dieser Definition ist ein Hormon funktional der Nervenleitung gleichzustellen. Die Tiere besitzen also zwei Möglichkeiten um zu einer Zusammenwirkung der verschiedenen Organe zu gelangen, nämlich das Nervensystem und die Hormone.

Die Pflanzen entbehren der Nerven, aber viele Untersuchungen lehren uns, dass eine stoffliche Beziehung zwischen den Zellen oder Organen einer Pflanze besteht, die meistens mit dem Namen Korrelation bezeichnet wird.

Aus diesen Überlegungen ist zu schliessen, dass in einer

allgemeinen Physiologie die Hormone einerseits und die pflanzlichen Korrelationsträger andererseits unter einem Begriff zusammengefasst werden müssen. Jedoch ist es vielleicht besser den Namen Hormon nicht für pflanzliche Korrelationsträger zu gebrauchen, weil man sonst mit dem Begriffe s.s. auch Nebenbegriffe und weitere Einzelheiten übernimmt, die der Pflanzenphysiologie mehr Nach als Vorteile bringen. Hierfür darf vielleicht auf den Reizbegriff hingewiesen werden, der sofort mit der Nervenleitung verknüpft auf Pflanzen übertragen worden ist.

Die wichtige Tatsache, dass Korrelationen bei den Pflanzen auf stofflicher Beeinflussung beruhen können, ist in der Pflanzenphysiologie zuerst von Sachs erkannt und eingehend behandelt worden in seiner Arbeit: *Stoff und Form der Pflanzenorgane* (1880 und 1882), also bevor der Hormonbegriff in der Tierphysiologie aufgestellt worden war. Seitdem ist man bei den Pflanzen nicht viel weiter gekommen. Von einigen Korrelationen konnte man zeigen, dass sie durch irgendwelche Substanz zustandekommen, aber die Substanz wurde kaum näher untersucht.

Sachs (1887) beschreibt eine blütenbildende Substanz, die in den Blättern einer *Tropaeolum*-Pflanze unter dem Einfluss ultra-violetter Strahlen gebildet und von dort dem Vegetationspunkt zugeführt wird. Ohne diese Substanz, die nicht als Nährstoff aufgefasst werden kann, können keine Blüten gebildet werden.

Haberlandt (1913, 1914, 1919) konnte zeigen, dass man bei kleinen isolierten Gewebefragmenten aus der Kartoffelknolle nur Zellteilungen bekommt, wenn sich Leptom in dem Gewebestück befindet. Ist kein Leptom anwesend, so kann man dennoch Zellteilungen erzielen, wenn man ihm ein leptomhaltiges Stück aufklebt. Hier hat man also mit einer stofflichen Korrelation zwischen Leptom und Parenchymzellen zu tun.

Ricca (1916) hat einen Stoff aufgefunden, der gebildet

wird bei der Reizung von Mimosa-Sprossen, und dessen Transport auch durch eine eingeschaltete, mit Wasser gefüllte Röhre stattfindet. Er weist auch auf die Tatsache hin, dass dieser Stoff den tierischen Hormonen gleichzustellen sei. Obwohl seine Versuche oft angezweifelt wurden, hat neuerdings Snow (1924 b) eine völlige Bestätigung erbracht. Seidel (1923) versuchte der chemischen Natur dieses Reizstoffes näher zu kommen; zu einem eindeutigen Resultat ist er aber nicht gelangt.

Wie Sachs (1880) hat auch van der Lek (1925) für die Wurzelbildung an Stecklingen ein im Phloem herabwanderndes Hormon (Sachs: wurzelbildende Substanz) angenommen, das in den austreibenden Knospen gebildet wird.

Neulich hat Coster (1927) in Anschluss an Frl. Kastens (1924) sich wieder ausgesprochen für eine hormonale Korrelation zwischen den auswachsenden Laubtrieben und der Zuwachszonenbildung des Holzkörpers.

Es liessen sich noch manche Beispiele anführen, da aber die Substanzen selbst nicht aufgefunden wurden, erübrigt sich eine weitere Aufzählung. Weil es sich in dieser Arbeit nur um Korrelationsträger handelt, brauche ich nicht weiter über gallenbildende Substanzen, Nekro- und Wundhormone (Haberlandt 1921 a und b) und Auximone (Bottomley 1915) einzugehen, denn entweder sind es Stoffe, die von aussen her in den Organismus eingeführt werden oder sie sind als Abbauprodukte toter Zellen zu betrachten. Diese Stoffe sind also nicht als Vermittler der Koordination der verschiedenen Teile einer Pflanze aufzufassen.

Nunmehr kann ich zur Besprechung der von mir untersuchten Stoffe übergehen.

Es kommt erst darauf an, einen passenden Namen für diesen Stoff zu suchen. In der vorläufigen Mitteilung (Went 1926) habe ich den neutralen Namen Wachstumsregulator (Frl. Seubert 1925) gebraucht, weil noch nicht

bekannt war, ob etwa neben wachstumsfördernden Stoffen auch wachstumshemmende anwesend waren und, die das Wachstum beeinflussten. Daher ist diese Benennung zu unbestimmt. Wuchsenzym ist sicher unrichtig, weil es kein Enzym ist (siehe S. 64). Aus den oben angeführten Gründen ist es besser nicht von Wuchshormon (Söding 1923) zu reden. Auch Auximone ist gebraucht worden (van Dillewijn 1927). Diesen Namen hat aber Bottomley (1915) schon benutzt für Stoffe die in Kulturmedien anwesend sind und das Wachstum von Organismen anregen und die also von aussen her in den Pflanzenkörper eindringen und nichts mit Korrelationsträgern zu tun haben. Obwohl ich die Möglichkeit, dass der wachstumsfördernde Stoff chemisch mit den Auximonen verwandt oder identisch ist, nicht von der Hand weise, so glaube ich dennoch, dass der Name nicht auf erstere zu übertragen ist, weil es ganz andere Begriffe sind. Man könnte nämlich den folgenden Parallelismus zwischen Tier- und Pflanzenphysiologie aufstellen: wachstumsfördernder Stoff — Hormon, und Auximon — Vitamin. Dazu kommt noch der Wuchsstoff. Dieser Name scheint mir sehr angebracht, weil er andeutet, dass der Stoff Wachstum bedingt.

Zuerst ist der Stoff bei den Keimlingen der Gräser untersucht worden; nachher sind die hier gewonnenen Ansichten auch auf Dicotylen-Keimlinge (Beyer 1925 und Cholodny 1926) und Blütenschäfte (Söding 1926) übertragen worden.

Paál (1914, 1919) hatte schon die wachstumsfördernde Wirkung der Koleoptilspitze aus seinen Versuchen gefolgert. Söding (1923, 1925) hat diese Resultate durch direkte Wachstumsmessungen bestätigt. Denn dekapitierte *Avena*-Keimlinge wachsen während der ersten 5 Stunden langsamer als intakte Pflanzen, aber auch langsamer als dekapitierte Koleoptilen, auf denen die abgeschnittene Spitze wieder aufgeklebt war. Auch Cholodny. (1924), Beyer (1925), Frl.

Seubert (1925) und Dolk (1926) haben ähnliche Resultate bekommen. Die Versuche Paál's mit einseitigem Aufsetzen der abgeschnittenen Spitzen, bei denen sich die Stümpfe von der Spitze weg krümmen, sind auch wiederholt (Nielsen 1924, Snow 1924 a, Beyer 1925 und Dolk 1926). Über die wachstumsfördernde Wirkung der Spitze ist man also zu einer völligen Übereinstimmung gelangt.

Setzt man Koleoptilringe einseitig auf Stümpfe, dann sind die Krümmungen positiv gerichtet (Stark 1921, Nielsen 1924, der indessen eine Ausnahme fand für den Ring direkt unter der Spitze, Dolk 1926) und daraus wird auf eine wachstumshemmende Wirkung der Ringe geschlossen.

Nach den Versuchen von Frl. Gorter (1927) ist es sehr wahrscheinlich, dass diese Wachstumshemmung nur vorgetäuscht wird durch die Neubildung einer physiologischen Spitze, die 2-3 Stunden nach Dekapitation auftritt, so dass nur innerhalb dieser Zeit ausgeführte Versuche beweisend sind. Bei den Versuchen den wachstumsfördernden Stoff aus den Keimlingen zu extrahieren indem man Pressaft von Spitzen, mit Agar gemischt, einseitig auf Stümpfe klebt, bekam man immer eine sogenannte Wachstumshemmung (Stark 1921, Nielsen 1924, Frl. Seubert 1925). Auch hier gilt dieselbe Kritik: die Wachstumshemmung ist nur scheinbar, und in Wirklichkeit haben Extrakte gar keinen Einfluss auf das Wachstum.

Schliesslich muss ich die Versuche von Frl. Seubert (1925) und Frl. Gorter (1927) noch erwähnen, welche den Einfluss verschiedener chemischen Stoffe auf das Wachstum untersucht haben. Das Resultat ist hier: Speichel, Diastase und Maltase wirken wachstumsfördernd, auch wenn sie gekocht sind; die Wachstumsförderung wird also nicht von Enzymen bewirkt. Alle anderen bis jetzt untersuchten Stoffe geben nicht eher als 2-3 Stunden nach dem Aufsetzen eine positive Krümmung, beeinflussen das Wachstum also nicht.

Ein anderes Problem, über das die Untersuchungen mit dem wachstumsfördernden Stoff weitere Aufschlüsse geben können, ist die Reizleitung. Den Anstoss zu den neueren Untersuchungen über Reizleitung hat Boysen-Jensen (1910, 1911, 1913) gegeben, indem er zeigte, dass bei Avena-Koleoptilen der phototropische Reiz, der bekanntlich in der Spitze perzipiert wird, auch nach dem basalen Teil übertragen wird, wenn der organische Zusammenhang durch Abschneiden und nachheriges Wiederaufkleben der Spitze unterbrochen wird. Im Jahre 1919 hat Paál in seiner grossen Arbeit den Beweis erbracht, dass die Änderung, welche das Licht in der Spitze anregt, durch Stoffe weiter geleitet wird. Zweitens zeigte er, wie oben erwähnt, dass die Koleoptilspitze eine wachstumsfördernde Wirkung hat, und drittens hat er, was ich als das schönste Resultat betrachte, den Zusammenhang aufgedeckt zwischen der Wachstumsförderung der Spitze und dem Phototropismus. Er betrachtet nämlich eine phototropische Krümmung als die Folge einer einseitigen Änderung in der Menge des sonst allseitig herabwandernden Korrelationsträgers.

So konnte er auch die positiv traumatotropischen Krümmungen erklären. Leider bekommt man den Eindruck, dass die theoretischen Resultate Paál's nie richtig geschätzt worden sind. In der letzten Zeit treten Beyer (1925) und Frl. Tendeloo (1927) wieder für Paál's Erklärung des Traumatotropismus ein und nehmen Stellung gegen Stark, der spezifische traumatotropische Reizstoffe annimmt. Nach Stark wird nämlich das Wachstum in der Koleoptile wohl gefördert durch die wachstumsregulierenden Stoffe, die in der Spitze gebildet werden, aber diese Förderung ist immer gleich gross. Jede Wachstumsänderung, die infolge vorhergehender Reizung eine Krümmung hervorruft, würde der Bildung eines spezifischen Reizstoffes zuzuschreiben sein. Hierbei stützt er sich an erster Stelle auf Versuche Boysen Jensen's (1910, 1911), die aber anfechtbar sind

(Ramaer 1926, van Dillewijn 1927); auch in Abschnitt V werde ich eine andere Deutung dieser Versuche geben. An zweiter Stelle glaubt er spezifische traumatotropische Hemmungsstoffe gefunden zu haben, wie auch Nielsen (1924) und Fr. Seubert (1925) wachstumshemmende Stoffe beschreiben. Wie schon oben gesagt, muss man diese Resultate anders deuten.

Eine sehr schöne Stütze für Paál's Erklärung der tropischen Krümmungen hat Dolk (1926) gegeben, indem er zeigte, dass in demselben Augenblick, wo wieder wachstumsfördernde Stoffe im oberen Teil einer dekapitierten Koleoptile entstehen, auch die phototropische und geotropische Empfindlichkeit zurückgekehrt ist. Der direkte Beweis für Paál's und gegen Stark's Theorie ist hiermit zwar nicht erbracht, aber in Abschnitt V glaube ich die Richtigkeit von Paál's Auffassung des Phototropismus beweisen zu können.

Schliesslich muss ich noch die Arbeiten Priestley's (1926, 1927) erwähnen. Aus rein theoretischen Überlegungen lehnt er die Annahme von wachstumsregulierenden Stoffen in der Avena-Koleoptile ab und glaubt alle Krümmungen in erster Instanz zurückführen zu können auf eine verschieden grosse Wasseraufnahme der Zellen. Nach seiner Anschauung ist das Wasser also in allen Fällen „limiting factor“ für das Wachstum. Nach den Resultaten, die ich im Abschnitt IV mitteilen werde (speziell (38)) glaube ich letzteren Satz bestimmt abweisen zu müssen. Söding (1927) hat auch schon Einwände gegen diese Ausführungen erhoben.

Ohne eine detaillierte Kritik zu geben, möchte ich doch noch folgendes bemerken.

1. Versuche, die ich angestellt habe mit dem Auxanometer von Koningsberger zeigen keine Wachstumsänderung bei Schwankungen der Luftfeuchtigkeit von 70 %—92 %.

2. Wenn Keimlinge zu guttieren anfangen, treten keine Krümmungen auf.

3. Die Existenz eines Wuchsstoffes wird im Abschnitt III einwandfrei bewiesen.

4. Zwei Versuche Paál's, deren Resultate von Priestley (1926) nur erklärt werden können, wenn bei dem einen die Spitzen mit, bei dem anderen dagegen ohne Gelatine wieder aufgesetzt werden, habe ich unter Benutzung von Gelatine wiederholt.

Es wurde nämlich eine ganze Reihe von Koleoptilen dekapiert. Während auf einigen Koleoptilen die Spitzen einseitig mittels Gelatine wieder aufgeklebt wurden, klebte ich auf andere die Spitzen (auch mittels Gelatine) mit einseitiger Zwischenschaltung eines Glimmerplättchens, allseitig auf. Das Resultat war aber demjenigen Paál's gleich, nämlich Krümmung von den einseitig aufgesetzten Spitzen hinweg:  $5.9^\circ \pm 1.4$ ; Krümmung dem Glimmerplättchen zugekehrt:  $6.2^\circ \pm 1.6$ .

Ich glaube, dass es besser ist die weitere Literatur über Wachstum und Phototropismus in den diesbezüglichen Abschnitten zu erwähnen, und gehe jetzt zur Beschreibung meiner eigenen Versuche über.

In Abschnitt II wird die Aufzucht des Materials und die Methodik besprochen.

In Abschnitt III gebe ich alle Daten, die ich über Bildung, Wirkung und Eigenschaften des Wuchsstoffes gesammelt habe.

In Abschnitt IV wird versucht mittels der vorher gegebenen Analyse eine Synthese des Wachstums zu geben, nebst einigen Daten zur Stütze meiner Auffassung und einigen Folgerungen.

Und schliesslich habe ich in Abschnitt V zu zeigen versucht, in wiefern meine Methode brauchbar ist, um ein anderes, auf Wachstum beruhendes Problem, nämlich den Phototropismus, zu analysieren.

## ABSCHNITT II.

## MATERIAL UND METHODIK.

## 1. Das Dunkelzimmer.

Alle Versuche, deren Beschreibung folgen wird, sind in dem einen der zwei im Keller des botanischen Instituts neu gebauten Dunkelzimmer ausgeführt worden. Da sie in einigen Hinsichten wesentlich von dem früheren Dunkelzimmer abweichen, sei eine kurze Beschreibung der beiden gegeben.

Wie schon gesagt sind sie in einem Kellergeschoß eingebaut, ganz abgeschlossen vom übrigen Institut, mit einer eigenen Ventilation, damit nie Laboratoriumsluft hineindringen kann. Bevor man die Zimmer betritt, passiert man zwei kleine Räume, licht- und luftdicht verschliessbar, die als Schleusen wirken. Jedes Zimmer hat seine eigene Thermo- und Hygro-Regulation und Ventilation.

Für die Ventilation wird von einem elektrischen Ventilator Luft aus dem zweiten Schleusenraum ins Zimmer geblasen. Die Luft kommt direkt von aussen, passiert aber erst noch eine Röhre, worin sich Heizkörper der Zentralheizung befinden, und wird also bei kaltem Wetter vorwärmst.

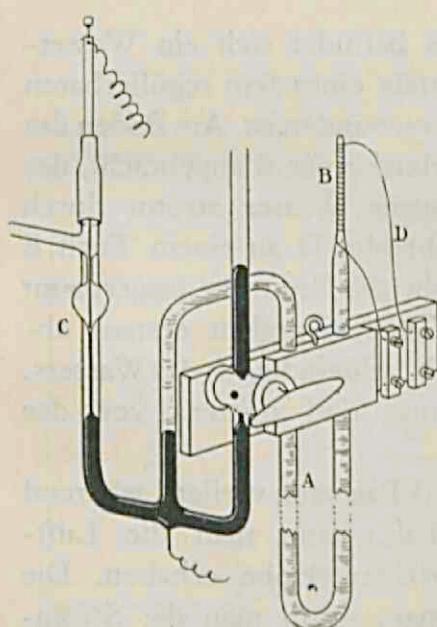
Die Luft verlässt das Zimmer durch eine Ventilationsröhre, die am Dach des Instituts mündet. So wird auch ohne Hilfe der Ventilatoren eine ständige Durchlüftung bewirkt, die man nach Belieben mittels Klappen regulieren kann, die vor der Zu- und Abfuhröffnung der Luft angebracht sind. Diese Regulation der Ventilation ist besonders wichtig, wenn man eine Konstanz der Luftfeuchtigkeit erzielen will. Für die Wärme-Isolation ist gesorgt worden, indem die Wände alle aus einer doppelten Steinmauer (mit einer isolierenden Luftsicht dazwischen) bestehen. Für die grobe Vorheizung kann ein Heizkörper der Zentralheizung dienen, die eigentliche genaue Regulierung der Heizung geschieht mittels elektrischer Widerstandsdrähte, die unten an den

vier Wänden entlang gespannt sind. So erreicht man erstens eine gleichmässige Heizung des ganzen Raumes, und zweitens ist die Trägheit des Heizkörpers bis auf ein Minimum reduziert; die Schwankungen der Temperatur waren in dieser Weise etwa dreimal niedriger beim Gebrauch eines Kontakt-Thermometers, als wenn gewöhnliche elektrische Öfen eingebaut waren.

Der frühere Metallthermoregulator konnte, ebenso wie ein neuer sehr empfindlicher Toluolregulator, der versucht wurde, wegen seiner Trägheit die Schwankungen der Lufttemperatur nicht weiter herabsetzen als bis auf etwa  $0.3^{\circ}\text{C}$ . Darum habe ich einen neuen Toluol-Thermoregulator gebaut, der erstens sehr empfindlich ist, zweitens wenig träge und drittens eine intermittierende Heizung mit sehr kleiner Periode (10 Sekunden) herbeiführt. Der Regulator (Figur 1) besteht aus einer langen dünnen, dünnwandigen

Glasröhre A, die in der Mitte zweimal rechtwinklig gebogen, sich am einen Ende verjüngt zu einem etwa 3 cm langen Fortsatz B, am anderen Ende die elektrische Kontaktvorrichtung C trägt, wie aus der Figur ersichtlich ist.

Um den sehr dünnen Fortsatz B, der ebenso wie die Röhre selbst mit Toluol gefüllt ist, ist ein Stückchen Widerstandsdräht D gewunden, das vom elektrischen Heizstrom durchströmt wird. So wird erreicht, dass sobald der Heizstrom geschlossen wird, das Toluol im Fortsatz erwärmt wird, so dass schon sehr bald der Quecksilberkontakt C



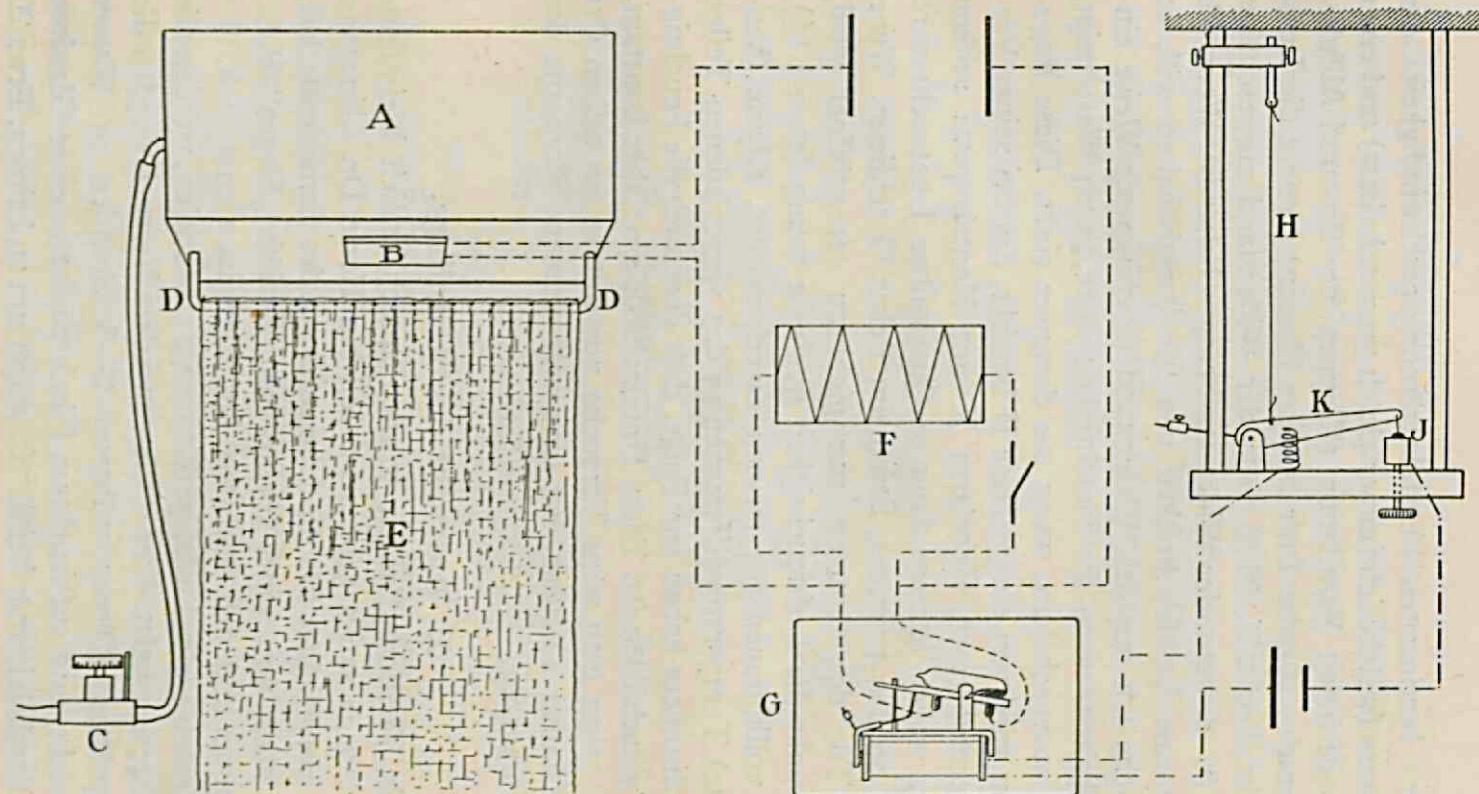
Figur 1. Toluolthermoregulator.

geschlossen wird, wodurch mittels Relais der Heizstrom geöffnet wird. Der Fortsatz B kühlt dann wieder ab u.s.w. Sinkt die Temperatur des Zimmers, dann verkleinert sich das ganze Toluolvolum um soviel, dass die Volumvergrösserung im Fortsatz aufgehoben ist und der Heizstrom konstant geschlossen wird. Die normalen Schwankungen der Zimmertemperatur sind jetzt nicht grösser als  $0.1^{\circ}\text{C}$ ; grössere Temperaturschwankungen werden sehr schnell reguliert. Diese Art von Thermoregulation ist speziell für physiologische Arbeitszimmer zu empfehlen, da in dieser Weise auch ohne Ventilation innerhalb des Zimmers eine hohe Konstanz der Temperatur zu erreichen ist.

Da bei meinen Versuchen die Luftfeuchtigkeit von grösster Bedeutung war, habe ich auch eine automatische Regulation der Feuchtigkeit angebracht, die ausgezeichnet funktioniert.

An der Decke des Zimmers befindet sich ein Wasserbehälter A (Figur 2), der mittels eines fein regulierbaren Hahns C mit der Wasserleitung verbunden ist. Am Boden des Behälters ist ein elektrischer Heizkörper B angebracht, der das Wasser erwärmt. Das warme Wasser strömt durch kleine Löcher in einem Abfuhrrohr D an einem Tuch E entlang, das über die ganze Höhe des Zimmers ausgespannt ist. In dieser Weise ist die Luftfeuchtigkeit erstens abhängig von der Durchströmungsgeschwindigkeit des Wassers, zweitens von seiner Erwärmung und drittens von der Ventilation.

Wenn man jetzt einen dieser 3 Faktoren variiert, während man die anderen konstant hält, kann man die Luftfeuchtigkeit auf jeder gewünschten Höhe erhalten. Die einfachste Regulation erzielt man, wenn man die Stromstärke des elektrischen Stromes im Heizkörper wechselt lässt. Mittels eines Relais G wird im Stromkreis des Heizkörpers B ein Widerstand F ein- und ausgeschaltet. Bei



Figur 2. Automatische Regulation der Luftfeuchtigkeit.

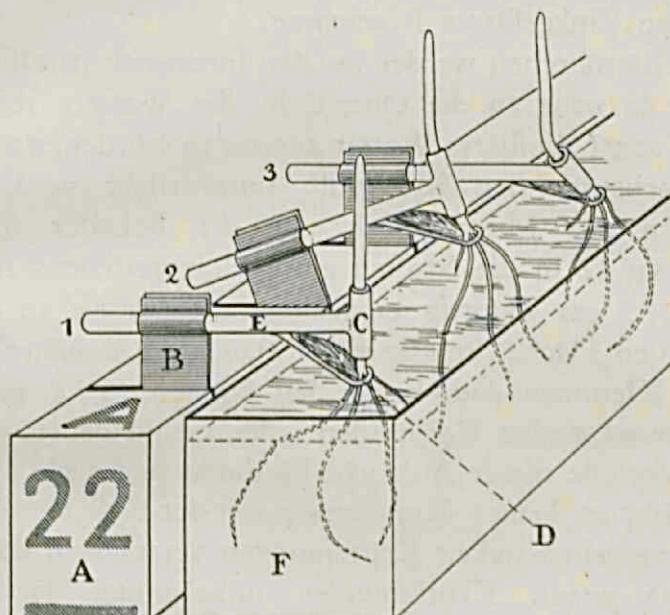
einer bestimmten Durchströmungsgeschwindigkeit des Wassers (welche ich immer gleich gross sein liess) und einer sehr geringen Ventilation (Klappen der Zu- und Abfuhröffnungen für die Luft fast geschlossen) erreicht die Luftfeuchtigkeit z.B. 95 % falls der Widerstand ausgeschaltet und 85 % wenn der Widerstand eingeschaltet ist. Wenn ich jetzt eine Luftfeuchtigkeit von 91 % beibehalten will, so brauche ich nur den Widerstand in geeigneter Weise einzuschalten, wenn die Feuchtigkeit über diesen Wert steigt, und auszuschalten, wenn sie darunter sinkt. Diese Regulation wird von einem Haar H bewirkt, das bei seiner Verlängerung einen Hebelarm K mit Kontaktspitze senken lässt, wobei letztere dann in Quecksilber J getaucht wird und so den primären Strom im Relais G schliesst. Wenn die Tür des Zimmers nur nicht zu oft geöffnet wird, schwankt die Luftfeuchtigkeit nur sehr wenig (etwa 1 %), was vollkommen für meinen Zweck genügt. Kleine (konstante) Temperaturdifferenzen in den verschiedenen Teilen des Zimmers haben zur Folge, dass dort auch die Feuchtigkeit verschieden ist. Diese Unterschiede sind aber konstant, und wenn man seine Versuche nur immer am selben Ort im Zimmer ausführt, hat man vollkommene Konstanz der Bedingungen.

## 2. Aufzucht der Keimlinge.

Als Versuchspflanzen wurden ausschliesslich Keimlinge von *Avena sativa* gebraucht. Ich bin Herrn Dr. Åkermann sehr verpflichtet für die Übersendung des Samenmaterials, das alles von einer Ernte von Svalöfs „Sieges“-Hafer stammte und den höchsten Anforderungen entsprach.

Um eine gleichmässige Keimung zu erzielen, werden alle Körner entspelzt. Vier Tage vor jedem Versuch werden die entspelzten Körner während 2—3 Stunden in Wasser geweicht, und auf feuchtem Filtrierpapier in einer Glasdose im Dunkelzimmer bei  $25^{\circ}\text{C}$ . gelegt um zu keimen. Etwa 20

Stunden später ist die Keimung dann so weit fortgeschritten, dass man sie pflanzen kann. Das Pflanzen geschieht in zweierlei Weise. Die Keimlinge, deren Spitzen zur Extraktion des Wuchsstoffes später abzuschneiden sind, werden in der üblichen Weise zu 20 in Zinkgefässe mit Erde gepflanzt. Die Keimlinge aber, die später für die quantitative Bestimmung des Wuchsstoffes dienen sollen und die ich im Weiteren Reaktionspflanzen nenne, müssen äusserst sorgfältig aufgezogen werden. Darum habe ich die



Figur 3. Aufzucht der Reaktionspflanzen in gläsernen Behältern.

Aufzucht der Reaktionspflanzen in Erde aufgegeben; und schliesslich bin ich zur Herstellung kleiner gläserner Behälter gelangt (Figur 3). Jeder Behälter enthält einen Keimling, dessen Wurzeln sich in Wasser entwickeln. Statt Wasser habe ich auch Versuche mit Knoppscher Nährösung ausgeführt; die Reaktionspflanzen entwickeln sich darin aber sehr schlecht.

Der Behälter besteht aus einem dünnen Glasstab E, der

in eine federnde Klemme B gesteckt wird und der am einen Ende ein senkrecht stehendes Glasrörchen C von 1.7 mm Durchmesser und etwa 6 mm Länge trägt. Am Glasstab ist einige mm vor der Glasröhre ein dünnes Glasstäbchen D angeschmolzen, das schräg nach unten geht und an seinem Ende ösenförmig umgebogen ist. Das Korn wird zwischen diesem Stäbchen und der Glasröhre in der Weise eingeklemmt, dass die Koleoptile durch die Röhre und die Wurzeln durch die Öse im Wasser eines darunter stehenden Zinkgefäßes F wachsen.

Die Glasrörchen werden an der Innenseite paraffiniert, weil sie so nahe an die Oberfläche des Wassers reichen, und sie sonst kapilläres Wasser aufsaugen würden, wodurch das Wachstum der Koleoptile unterdrückt wird. Die Klemmen aus Messingblech, die die Behälter tragen, werden zu 12 in die Spalten eines Holzbrettchens A von  $20 \times 2 \times 3$  cm derartig eingeklemmt, dass sie in einer senkrechten Fläche drehbar sind (2). Da die Behälter auch in den Klemmen gedreht werden können (3), kann man den auswachsenden Koleoptilen jeden Stand geben.

Die Vorteile dieser Aufzucht-Methode sind viele.

1. Gibt es keinen Kontaktreiz mit der Erde, der durch seine Unregelmässigkeit Krümmungen veranlassen könnte.
2. Da event. Krümmungen unbekannter Herkunft hauptsächlich im unteren Teile der Koleoptile auftreten, kann man die Pflanzen wieder senkrecht stellen, so dass der obere Teil gerade wächst;
3. Das Auswachsen des Mesokotyls ist nicht mehr hinderlich, weil es sich herausstellt, dass dabei fast keine Krümmungen auftreten.
4. Die Wurzeln wachsen immer unter denselben Bedingungen; ungleichmässige Feuchtigkeit der Erde kann keine Rolle mehr spielen, so dass Guttation immer bei derselben Luftfeuchtigkeit anfängt.
5. Die Pflanzen können jede gesondert aus dem Holz-

brettchen herausgenommen werden zur Dekapitation u.s.w.

6. Keimlinge von derselben Länge können zusammengestellt werden; es wird in dieser Weise möglich ein gleichmässiges Material für eine Versuchssreihe auszuwählen.

7. Auch zum Gebrauch im Auxanometer Koningsberger's (1922) sind diese Pflanzen sehr geeignet.

8. Die allgemeinen Bedingungen, unter denen die Keimlinge aufwachsen, sind so gleichmässig wie nur möglich, was aus der Tatsache hervorgeht, dass immer mindestens 70 % der Keimlinge für die Reaktionen zu verwenden ist.

9. Ein sehr merkwürdiger physiologischer Unterschied zwischen den in dieser Weise aufgezogenen und den in Erde wachsenden Pflanzen wird nachher besprochen werden, es besteht die Möglichkeit eine weitere Analyse des Wachstums auf Grund dieser Tatsachen zu geben.

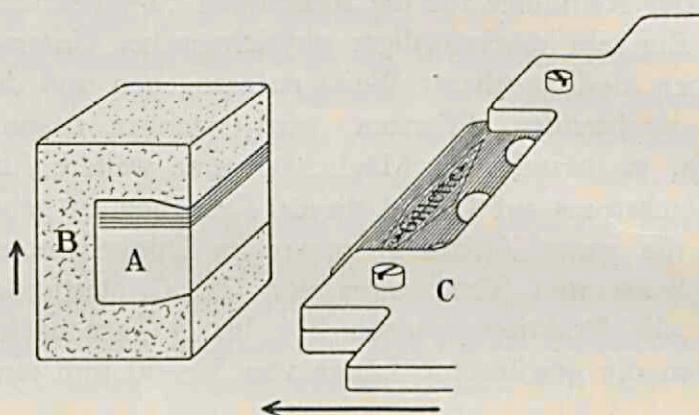
Da die ganze Aufzucht immer im Dunkelzimmer bei einer konstanten Temperatur von 25° C. stattfindet, so haben die Reaktionspflanzen 2½ bis 3 Tage nach dem Pflanzen die gewünschte Länge von 30—50 mm erreicht.

### 3. Herstellung der Agarplättchen.

Um Agarscheibchen von stets derselben Dicke zu bekommen habe ich folgende Methode verwendet. Eine 3-prozentige Agarlösung wird ausgegossen in Glasschälchen und hieraus werden rechtwinklige Stücke A (Figur 4) von etwa 20 × 12 × 12 mm geschnitten. Hierauf wird dann ein U-förmiger Paraffinmantel B herumgegossen und zwar in der Weise, dass die zwei kleineren und eine der längeren Seitenflächen des Agars frei bleiben. Das ganze Gestell wird auf dem Mikrotomtisch festgeklebt. Zum Schneiden wird ein Gillette-Messer verwendet, das in einer geeigneten Fassung C vollkommen horizontal aufgestellt ist. Mit diesem Messer wird jetzt in horizontaler Richtung ein Einschnitt in den Agar gemacht. Sodann wird die Schraube, die den Agar in die Höhe bewegt, um eine bestimmte Anzahl von Zähnen

gedreht, und ein neuer Einschnitt hergestellt. Nachher werden die so entstandenen Agarscheibchen von einander getrennt und zum Spülen in Wasser gelegt um event. vorhandene wachstumsregulierende Stoffe zu entfernen.

Die Zahl der Zähne, über welche der Agar zwischen zwei Einschnitte in die Höhe gedreht wird und die je  $5.7 \mu$  entsprechen, gibt ein Mass für die Dicke der Scheibchen. Die meist benutzte Dicke war 108, also 0.62 mm. Die Wägung von sechs dieser Schnitte gab als Resultat: 85.5;



Figur 4. Das Schneiden der Agarscheibchen.

88; 85.5; 84; 86.5; 84 mg, oder 0.63 mg pro  $\text{mm}^2$  Oberfläche.

Die Scheibchen werden aufbewahrt in 90 % Alkohol und vor dem Gebrauch  $\frac{1}{2}$ —1 Stunde in einer Petri-Schale gewässert. Das Gewicht ist nach dem Wässern 0.66 mg pro  $\text{mm}^2$  Oberfläche.

Aus den Agarscheibchen stanzt man dann mit einem Apparate gleich grosse Stücke (siehe Figur 6, 1), welche ich im weiteren Verlaufe Agarplättchen nennen werde. In den Versuchen 1—430 waren sie  $4.2 \times 4.2$  mm gross; von Versuch 431 an war ihre Oberfläche  $4.5 \times 6$  mm. Die Agarplättchen kann man daraufhin auf numerierten Objektträgern in einer feuchten Kammer aufbewahren. Statt

gewöhnliche Objektträger kann man besser Glasplatten aus schwarzem Glas oder Hartgummiplatten mit aufgeklebtem Deckglas benutzen; gegen den schwarzen Hintergrund heben sich die Spitzen und der Agar besser ab, was bei dem nicht zu starken roten Licht, wobei immer gearbeitet werden muss, besonders wichtig ist.

Die Kieselsäure und Gelatinplättchen, die in verschiedenen Versuchen zur Extraktion des Wuchsstoffes dienten, wurden in einer anderen Weise hergestellt. Zu 1 cc Wasserglas (11° Beaumé) wird etwa 0.75 cc einer normalen Salzsäurelösung gefügt und dieses Gemisch wird sofort ausgegossen auf eine paraffinierte Glasplatte. Auf diese wird auf etwa 1 mm hohe Glasfusse eine zweite ebenfalls paraffinierte Glasplatte gelegt. Sobald die Kieselsäure erstarrt ist, wird die zweite Glasplatte abgehoben und das Kieselsäureplättchen, das jetzt frei liegt, zum Spülen in Wasser gelegt. Statt des Wasserglas-Salzsäuregemisches kann man auch flüssige 15-prozentige Gelatine zwischen den paraffinierten Glasplatten erstarrten lassen.

#### 4. Der Arbeitstisch.

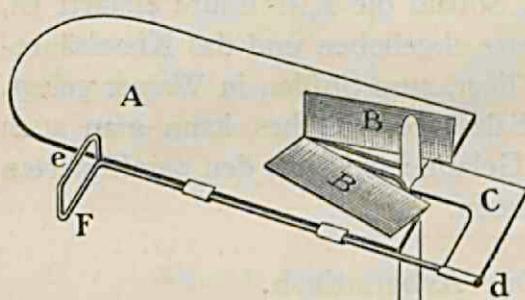
Bevor ich zur Beschreibung der eigentlichen Versuche übergehe, muss ich noch einiges bemerken. Die Versuchsmethodik ist so subtil, dass es gilt, die peinlichste Vorsicht in acht zu nehmen. Wenn ich während der Versuche nicht vollkommen ruhig arbeitete, so rächte sich das sofort, indem der mittlere Fehler viel zu gross wurde. Weiter habe ich im Dunkelzimmer alles so bequem wie möglich eingerichtet. Auf dem erhöhten Arbeitstisch steht ein mit zwei Armstützen versehener Holzblock.

Die zu operierenden Pflanzen stehen auf diesem Holzblock genau in gleicher Höhe mit meinen Augen. Über dem Tisch befindet sich eine rote Lampe, die ihr Licht nur auf den Tisch wirft, so dass kein direktes Licht das Auge trifft. Unter die Tischplatte lege ich die gedruckten Protokoll-

formulare, worauf alles den Versuch betreffend aufgezeichnet wird. Die Pflanzen stehen hinter mir, so das sich während einer Versuchsreihe nicht aufzustehen brauche.

### 5. Extraktion des Wuchsstoffes.

Hierbei gilt es in möglichst kurzer Zeit eine gewisse Anzahl von Koleoptilspitzen abzuschneiden und auf ein Agarplättchen zu setzen. Obgleich es, wie wir später noch sehen werden, keinen Unterschied gibt, ob die Spitzen nach dem Abschneiden sofort oder erst nach einiger Zeit auf den Agar gesetzt werden, so habe ich doch bei fast keinem Versuch mehr als 2—5 Minuten zwischen dem Abschneiden und dem Aufsetzen verlaufen lassen.



Figur 5. Das Dekapitationsmesser.

Zum Abschneiden der Spitzen benutzte ich ein sogenanntes Dekapitationsmesser (Figur 5), mit dem ich innerhalb 3 Minuten etwa 20 Spitzen abschneiden kann. Es besteht aus einer Metallplatte A, auf die

zwei kleine Messer B, deren Schneiden einen Winkel von  $30^\circ$  bilden, gelötet sind. Das Plättchen C ist beweglich in der Richtung d-e und führt die Koleoptile zwischen zwei kleinen Federn zu den Messern; mit dem Handgriffe F kann es gerade soweit geführt werden, dass die Koleoptile zweiseitig ein wenig angeschnitten wird. Wenn man jetzt das ganze Gestell in die Höhe bewegt, reisst man den oberen Teil der Koleoptile ab, während das primäre Blatt zwischen den Messern hindurchgleitet. Die abgeschnittene Koleoptilspitze bleibt auf den Messern stehen und man kann sofort eine neue Spitze abschneiden; so fährt man fort, bis die gewünschte Zahl von Spitzen neben ein-

ander steht. Da es sich herausgestellt hat, dass die Länge der abgeschnittenen Spitzen keinen merklichen Einfluss auf die Menge des extrahierten Wuchsstoffes ausübt, so habe ich keine besondere Vorrichtung, um die Spitzen immer in gleicher Länge abzuschneiden, angebracht.

Nunmehr kann das Aufsetzen der Spitzen auf Agar erfolgen (Siehe Figur 6, 2). In der vorläufigen Mitteilung (Went 1926) habe ich angegeben, dass die Spitzen erst noch etwa 5 Minuten auf feuchtem Filtrierpapier standen, um den Inhalt der angeschnittenen Zellen zu entfernen. Da einige Vorversuche aber gezeigt hatten, dass die Menge des Wuchsstoffes von der Anwesenheit dieses Zellinhaltes unabhängig war, habe ich bei meinen hier mitgeteilten weiteren Versuchen immer die Spitzen vom Dekapitationsmesser sofort auf den Agar übertragen. Das Übertragen soll mittels einer sehr leicht beweglichen Pinzette geschehen, weil man sonst leicht die Spitzen beschädigt. Auf dem zuvor mit Filtrierpapier getrockneten Agarplättchen werden die Spitzen regelmässig verteilt und es wird dafür gesorgt, dass sie mit ihrer ganzen Schnittfläche den Agar berühren.

Jetzt werden in ein Protokoll eingetragen: das Datum, die Länge der dekapierten Pflanzen, event. die Länge der abgeschnittenen Spitzen, die Dicke des Agars, die Zeit des Anfangs und des Endes des Aufsetzens und das Mittel zwischen diesen beiden, die Nummer des Objektträgers und schliesslich alle weiteren Einzelheiten.

Während der ganzen Zeit, welche die Spitzen auf dem Agar stehen, wird der Objektträger samt Agar und Spitzen in der feuchten Kammer aufbewahrt.

Dabei hat es sich herausgestellt, dass Verunreinigung der Luft in der feuchten Kammer (z. B. von noch nicht ganz trockner Ölfarbe herührend) entweder die Bildung oder den Transport des Wuchsstoffes ungünstig beeinflusst, oder ihn selbst unwirksam macht.

Nachdem die Spitzen entfernt sind, wird ein kleiner

Tropfen Alkohol auf das Agarplättchen gebracht und, wenn der Agar länger als einige Stunden aufbewahrt werden soll, noch ein Tropfen Wasser um Austrocknung zu verhindern. Dann wird die ganze feuchte Kammer in einem Eisschrank aufgehoben. In dieser Weise bleibt der Wuchsstoff sehr lange erhalten; später wird erörtert werden, dass z. B. Bakterienentwicklung ungünstig auf die Erhaltung einwirkt (7).

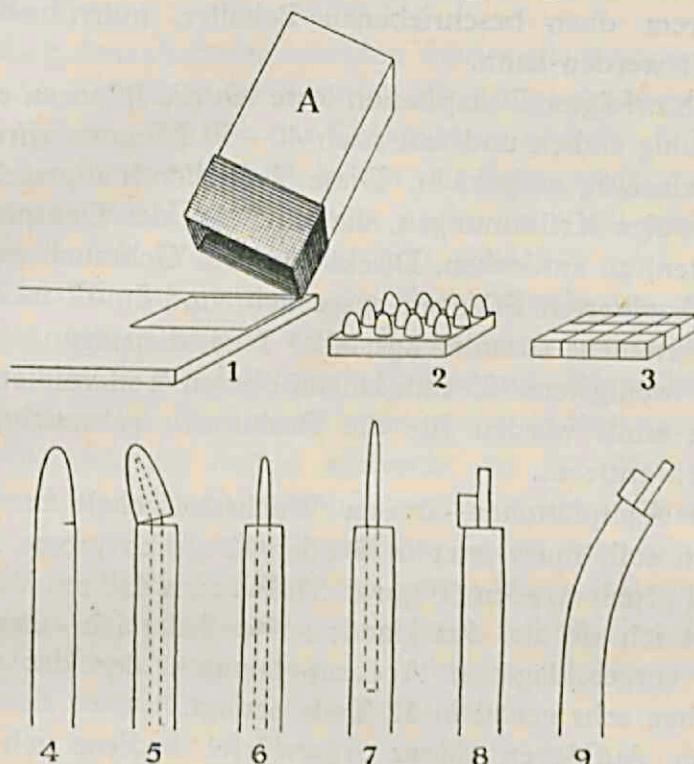
Es soll hier nochmals nachdrücklich betont werden, dass der Kniff der Methode in dem Auffangen des stetig sich bildenden Wuchsstoffes sitzt, und dass nur in dieser Weise der Stoff aus den lebendigen Spitzen zu extrahieren ist. Jeder Versuch den Stoff aus getöteten und zerriebenen Spitzen zu bekommen ist bis jetzt fehlgeschlagen, und theoretisch ist es auch nicht zu erwarten, dass er je gelingen wird.

Die Belichtung geschieht in einem Kasten, dessen oberer Teil eine verstellbare Argentalampe enthält, während die Pflanzen sich im unteren Teil befinden. Mit Hilfe von Spiegeln kann nach Belieben entweder von oben, oder ein oder zweiseitig horizontal belichtet werden. Beide Teile sind durch einen Wasserbehälter mit gläsernem Boden getrennt, um das Durchdringen von Wärmestrahlen zu verhindern.

## 6. Die quantitative Bestimmung des Wuchsstoffes.

Wie schon gesagt, werden hierfür die speziell aufgezogenen Reaktionspflanzen benutzt. Ich habe all meine Versuche ausgeführt mit Pflanzen, die vom Samen ab gemessen 40—60 mm lang waren, also 30—50 mm aus den Glaskolben emporragten. Kürzere Pflanzen sind nicht gut brauchbar, weil bei ihnen unter dem gekrümmten Teil kein deutlich ungekrümmtes Stück mehr übrig bleibt und man daher den Krümmungswinkel nicht genau bestimmen kann.

Die Dekapitation geschieht in der üblichen Weise, ungefähr wie Stark und Drechsel (1922) es beschreiben. Die Pflanzen werden, 5—8 mm von der Spitze (Figur 6, 4) mit einem scharfen Messer einseitig eingeschnitten. Die



Figur 6. Schematische Darstellung der Analyse des Wuchsstoffes. 1. Ausstanzen der Agarplättchen aus den Agarscheiben. 2. Aufsetzen der Spitzen auf Agar. 3. Das Agarplättchen in 12 Würfel geteilt. 4. Einseitiger Einschnitt in die Koleoptile. 5. und 6. Entfernung der Spitze. 7. Herausziehen des primären Blattes. 8. Einseitiges Aufsetzen eines Agarwürfels. 9. Gekrümmte Reaktionspflanze.

Spitze wird dann etwas umgebogen (6, 5) und mit einem Ruck abgezogen (6, 6). Bünning (1927) gibt an, dass diese Art der Dekapitation Anlass zu gerichteten Krümmungen gibt. Das habe ich aber *nie* beobachtet. Mit grosser Sorgfalt

soll das hervorragende primäre Blatt etwa 5 mm weit herausgezogen werden (6, 7), dabei muss man die Wurzeln festhalten damit die Pflanze sich nicht vom Samen löst. Die Operationen werden leicht ausgeführt, indem jede Pflanze in ihrem oben beschriebenen Behälter, individuell behandelt werden kann.

Nach erfolgter Dekapitation lasse ich die Pflanzen einige Zeit ruhig stehen und erst nach 40—50 Minuten wird der Agar einseitig aufgeklebt. Diese Zeit dienth auptsächlich, um etwaige Krümmungen, die als Folge der Dekapitation auftreten, zu entdecken. Direkt vor dem Gebrauch werden die dekapitierten Pflanzen ausgesucht und zu 12 in einem Holzbrettchen zusammengestellt. Nur diejenigen die in ihrem wenigstens 25 mm langen oberen Teil vollkommen gerade sind, werden für die Reaktionen gebraucht, alle anderen entfernt.

Das Agarplättchen, dessen Wuchsstoffgehalt bestimmt werden soll, muss jetzt in 9 oder 12 gleich grosse Agarwürfel geteilt werden (Figur 6, 3). Bis zum 430 ten Versuch schnitt ich sie aus der Hand; später habe ich einen von Dolk vorgeschlagenen Apparat benutzt, der das Agarplättchen sehr genau in 12 Teile zerlegt.

Zum Aufkleben dieser Agarwürfel bediene ich mich 15-prozentiger Gelatine, die ich auf einem kleinen elektrischen Ofen immer flüssig bereit halte (bei etwa 40° C). Ein kleiner Tropfen dieser Gelatine wird auf die linke oder rechte Seite der Schnittfläche des Koleoptilstumpfes gebracht und mit einer kleinen Spatel wird der Agarwürfel auf den Stumpf übertragen, wo er sofort festklebt (Figur 6, 8). Nur bei sehr starker Guttation kann er sich wieder lösen.

Die wichtigste Versuchsperiode beginnt jetzt, denn es kommt darauf an, die Luftfeuchtigkeit fortwährend in solcher Höhe zu halten, dass einerseits die Koleoptilstümpfe nicht guttieren, andererseits aber die Agarwürfel nicht austrocknen.

Eine ausreichende Konstanz der Luftfeuchtigkeit wird aber mit der vorher beschriebenen Regulation erreicht; nur wenn die Tür des Dunkelzimmers zu oft geöffnet wird, kann die Feuchtigkeit vorübergehend unter die gewünschte Höhe sinken.

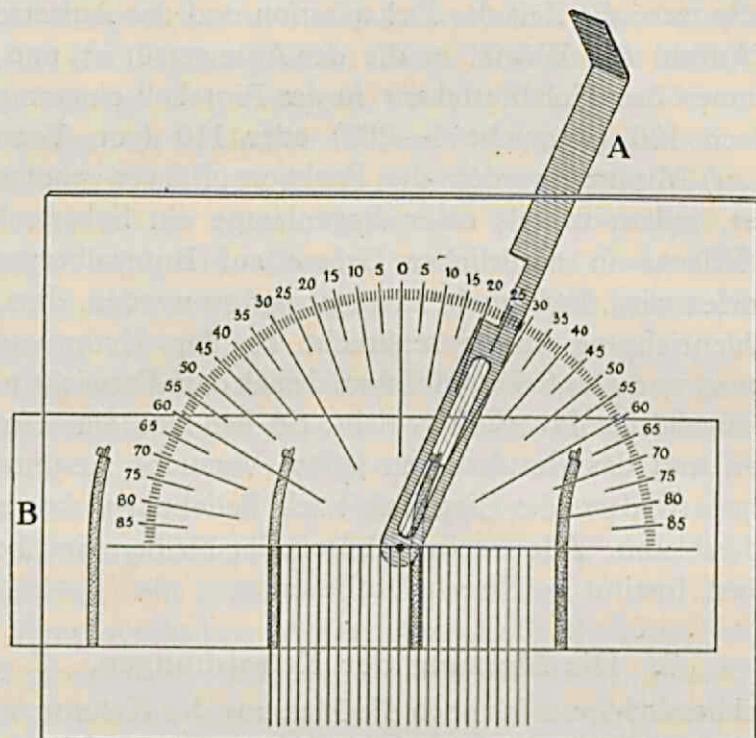
Nach dem Aufsetzen werden wieder alle weiteren Daten, wie der Zeitpunkt der Reaktion, die Länge der abgeschnittenen Spitzen, die Zeit der Dekapitation und des Aufsetzens, die Anzahl der Würfel in die der Agar geteilt ist, und die Nummer des Holzbrettchens in das Protokoll eingetragen.

Nach 120 (Versuche 1—282) oder 110 (von Versuch 283 an) Minuten werden die Reaktionspflanzen photographiert, indem mittels einer Bogenlampe ein Schattenbild der Pflanze in natürlicher Grösse auf Bromsilberpapier geworfen wird. Es braucht kaum gesagt zu werden, dass die Strahlenrichtung immer senkrecht zu der Krümmungsrichtung war. Das Schattenbild wird nach dem Entwickeln auf das zugehörige Protokoll geklebt. So hat man alle Einzelheiten und das Resultat von jedem Versuche zusammengefügt, so dass das Ergebnis nach Belieben nachgeprüft werden kann. Alle meine Protokolle bleiben im botanischen Institut in Utrecht aufbewahrt.

### 7. Die Messung der Krümmungen.

Schliesslich muss ich noch die Messung der Krümmungen besprechen. Weil die Dicke der Koleoptilen im Mittel bei jeder Versuchsreihe die gleiche war, ist die Winkelablenkung ein direktes Mass für die Wachstumsunterschiede der opponierten Seiten. Den direkten Beweis dafür, dass der Krümmungswinkel in geradem Verhältnis steht zu der Konzentration des Wuchsstoffes, werde ich in Abschnitt III erbringen. Die Messung des Krümmungsradius kann uns etwas über die Wachstumsverteilung in der Koleoptile lehren, für die Wuchsstoffmessungen ist er aber nur in Zusammenhang mit dem bei jedem Krümmungsradius gehörigen

Winkel zu gebrauchen. Im Gegensatz zum Krümmungswinkel ist die Ablenkung der Spitze in mm bei Avena kein Mass für die Wachstumsunterschiede der opponierten Seiten, weil der gekrümmte Teil nicht immer dieselbe Länge hat und fast nie an einer Stelle lokalisiert ist; die Berechnung der Wachstumsdifferenz, wie Brauner (1922) sie ausführt ist daher unrichtig. Zur Messung des Krümmungswinkels



Figur 7. Gradbogen zur Messung des Krümmungswinkels.

habe ich einen speziellen Gradbogen benutzt. Ein halber Kreisbogen ist in  $180^\circ$  geteilt und senkrecht auf dessen Basis sind in je 2 mm Entfernung parallele Linien gezogen (Figur 7). Von dieser Zeichnung wird auf einer photographischen Platte ein Positiv aufgenommen. Im Mittelpunkt des Kreisbogens wird durch das Glas ein Loch gebohrt, das als Drehpunkt eines Zeigers A dient. Dieser

Zeiger hat eine längliche, radiäre Öffnung von etwa  $3 \times 30$  mm; hierin sind 2 sehr dünne, parallele Metalldrähte in einer gegenseitigen Entfernung von 0.8 mm gespannt. Will man jetzt den Krümmungswinkel einer Reaktionspflanze messen, so wird der oben beschriebene Bogenmesser auf das Schattenbild B der Pflanze gelegt und der Zeiger so weit gedreht, bis die zwei darin gespannten Metalldrähte genau die Tangente der äussersten Spitze der Reaktionspflanze bilden. Weil der Stumpf der Koleoptile über die ganze Länge gleich dick ist (die konische Spitze ist ja abgeschnitten) kann man nach einiger Übung ziemlich genau die Tangente bestimmen. Ist man so weit, dann dreht man die Glasplatte um soviel, dass die unteren parallelen Linien genau parallel zum ungekrümmten Teil der Pflanze gerichtet sind. Der Zeiger gibt dann direkt den Krümmungswinkel der Koleoptile auf dem Gradbogen an.

### ABSCHNITT III.

#### BILDUNG, WIRKUNG UND EIGENSCHAFTEN DES WUCHSSTOFFES.

##### 1. Grundversuch; Besprechung der Fehlergrenzen.

Bevor ich einen Anfang mache mit der Mitteilung meiner Resultate, müssen wir uns erst einen Begriff von der quantitativen Brauchbarkeit der Methode machen.

Wenn ich ein Agarplättchen mit einer gewissen Menge des Wuchsstoffes 24 Stunden habe stehen lassen, dann bin ich sicher, dass dieselbe sich über das ganze Plättchen gleichmässig verteilt hat (vgl. Seite 55). Schneide ich das Plättchen in 12 gleich grosse Stücke, dann habe ich 12 gleiche Portionen des Wuchsstoffes erhalten. Jedoch finde ich nachdem diese 12 Würfel auf 12 dekapitierte Reaktionspflanzen einseitig aufgeklebt sind, ziemlich schwankende Werte für deren Krümmung. Das weist also darauf hin, dass die Reaktionspflanzen unter einander nicht alle gleich

sind. Bestimme ich aber die Winkel von einer grösseren Anzahl von Reaktionspflanzen, auf denen alle die gleiche Portion des Wuchsstoffes einseitig aufgesetzt worden ist, dann kann man die erhaltenen Zahlen in der Form einer Binomialkurve anordnen. Das Resultat von diesem Grundversuch ist in Tabelle I dargestellt.

Versuchsreihe 496—501. Sämtliche 6 Agarplättchen, auf denen je 4 Spitzen während 120 Minuten gestanden haben, werden in 12 Würfel geteilt. Diese 72 Würfel werden einseitig auf 72 Reaktionspflanzen gesetzt; die Krümmung wird nach 110 Minuten photographiert und gemessen.

TABELLE I.

Krümmungswinkel ...	6°	7°	8°	9°	10°	11°	12°	13°	14°	15°	16°	17°
Anzahl der Pflanzen ...	0	3	6	8	12	12	10	8	8	4	0	1
Berechnete Anzahl ...	1	2.5	5	8	11	12.5	12	9	6	3	1.5	0

In der oberen Reihe stehen die Winkel, über welche die Krümmungen der Versuchsreihe 496—501 sich verteilen. Darunter steht die Anzahl der Pflanzen, welche den genannten Ablenkungswinkel zeigten, während in der letzten Reihe diese Zahlen bei einer binomialen Verteilung berechnet sind. *Diese typische Verteilung beweist die physiologische Einheitlichkeit des Materials* ..... (1).

Sie tritt aber nur auf bei optimalen Versuchsbedingungen. Ist die Luftfeuchtigkeit nur etwas zu niedrig gewesen, dann sind verschiedene Agarwürfel vertrocknet, so dass der Wuchsstoff nicht in dem Stumpf gelangt ist; ist dagegen die Luftfeuchtigkeit zu hoch gewesen, dann kann der Wuchsstoff durch Guttationswasser verdünnt werden. In beiden Fällen sind die resultierenden Krümmungen zu klein, und die Krümmungswinkel einer Versuchsreihe sind nicht mehr in der Form einer Binomialkurve über die Krümmungsklassen verteilt, sondern die Kurve ist schief. Als Beispiel gebe ich die Ver-

suchsreihe (187, 188, 189 und 194), bei der die Feuchtigkeit zu niedrig war:

Krümmungsklassen                    0-1.5°-3.5°-5.5°-7.5°-9.5°-11.5

Aufgefundene Krümmungen 3    4    6    11    9    2

*Solche Versuchsreihen sind kaum brauchbar und nur qualitativ zu verwerten ..... (2).*

In einzelnen Fällen kommt es vor, dass bei sonst guten Versuchsreihen dennoch eine oder zwei Pflanzen nicht oder kaum gekrümmmt sind. Wenn es sich bei der Berechnung zeigt, dass diese Werte weit ausserhalb der (binomialen) Verteilung der übrigen Krümmungen liegen, dann brauchen sie nicht mitgezählt zu werden, denn es sind offenbar Versuchsfehler. Als Beispiel führe ich Versuch 490 an: Krümmung der einzelnen Pflanzen 1°, 1°, 6°, 6°, 6°, 7°, 7°, 7°, 9°, 9°, und 9°. Hier darf ich die Krümmungen von 1° bei der Berechnung des Mittelwertes ruhig ausschalten. Bei Versuch 483 waren die Zahlen: 0°, 7°, 8°, 8°, 9°, 10°, 11°, 11°, 11°, 12° und 12°. Auch hier sieht man sofort, dass der 0° Wert aus der Reihe fällt.

*Im Allgemeinen darf man dem Prozentsatz der gekrümmten Avena-Stümpfe keinen quantitativen Wert beimessen, denn in dieser Weise bestimmt man nur die Grösse des Versuchsfehlers ..... (3).*

Paál, der am ersten den Prozentsatz von gekrümmten dekapitierten Pflanzen, auf denen die phototropisch zu reizende Spitze wieder aufgesetzt worden ist, bestimmt hat, zieht nur qualitative Schlüsse aus seinen Versuchen. Später haben Stark (1921, 1922), Frl. Seubert (1925) u. A. diesen Prozentsatz aber quantitativ verwertet. Das ist nicht gestattet. Ich habe ganze Versuchsreihen bei denen 100 Prozent der Reaktionspflanzen gekrümmmt sind, und bei anderen Serien, die quantitativ dieselbe Krümmung ergaben, sind nur 90 % gekrümmmt. Bei der Bestimmung von sogenannten Schwellenwerten für phototropische oder geotropische Reizung ist die Sache natürlich anders; dort bestimmt man eigent-

lich die Variationskurve, wobei die Mediane die Schwelle der eben sichtbaren Krümmung bildet. Alle Krümmungen die hier auftreten, sind dann auch sehr klein; das ist nicht der Fall bei Stark, wo die Krümmungen, falls sie auftreten, recht beträchtlich sind.

Da einerseits eine Versuchsreihe nie mehr als etwa 100 Reaktionspflanzen umfassen kann, und meistens nur aus 60 besteht, und andererseits ein Versuchsnummer, ebenfalls aus praktischen Gründen, aus 12 Reaktionspflanzen besteht, so muss ich hier weiter zeigen, inwiefern die Krümmung von einer einzigen Versuchsnummer quantitativ brauchbar ist. Als Beispiel führe ich wieder die Versuchsreihe 496—501 an, von der ich oben die Variationskurve mit der binomialen Kurve verglichen habe.

Die einzelnen Versuche sind in Tabelle II angeführt.

TABELLE II.

Versuchsnummer.	Krümmung.	Abweichung vom Mittelwert.
496	11.5 ± 0.65	+ 0.3
497	10.8 ± 0.5	— 0.4
498	11.2 ± 0.6	0.0
499	11.2 ± 0.9	0.0
500	11.0 ± 0.6	— 0.2
501	11.3 ± 0.75	+ 0.1

Für jede Versuchsnummer haben 4 Spitzen während 120 Minuten auf dem Agarplättchen gestanden. Das Plättchen ist in 12 Würfel geteilt, die auf 12 Reaktionspflanzen einseitig aufgesetzt wurden, Mittelwert der Versuchsreihe  $11.20 \pm 0.26^*$ .

Hieraus ersieht man eine gute Übereinstimmung zwischen den einzelnen Versuchen und deren Mittelwert; die Ab-

\*) Den mittleren Fehler, den ich all meinen Mittelwerten beigebe, habe ich berechnet nach  $m = \pm \sqrt{\frac{\sum p \alpha^2}{n(n-1)}}$

weichung ist nicht grösser als der mittlere Fehler. Ich könnte noch mehr ähnliche Versuchsreihen anführen; es genüge aber die Mitteilung, dass auch sonst eine ähnliche Übereinstimmung zu finden ist. (Siehe Versuch 417-421, Seite 41; dort betragen die Unterschiede zwischen den äussersten Werten nur 4 %). Weil ich meistens mehrere Versuchsreihen angestellt habe, um ein bestimmtes Resultat zu sichern, kann ich bei den folgenden Versuchen *die quantitativen Resultate innerhalb der Grenzen des mittleren Fehlers somit als real betrachten* ..... (4).

Bakterien können die Menge des Wuchsstoffes während des Aufbewahrens herabsetzen, eine solche Änderung kommt aber nicht im Krümmungswinkel oder mittleren Fehler zum Ausdruck. Ob die Menge sich verändert hat, ist nur mittels Parallelversuche zu bestimmen, welche ich fast immer angestellt habe.

Ich werde aber nicht alle Versuchsreihen anführen, weil die Übereinstimmung meistens sehr befriedigend war; nur wenn die Unterschiede zu gross sind, sollen sie erwähnt sein.

Nach diesen einführenden Versuchen kann ich zur Mitteilung einiger Kontrollversuche übergehen.

## 2. Kontrollversuche.

Die ersten Versuche, die ich anführe, beziehen sich auf die Kontrolle der Gallerte. Dazu setze ich Würfel von reinem Agar, Gelatine oder Kieselsäure-Gallerte einseitig auf dekapierte Keimlinge. Das Resultat ist eindeutig: werden die Würfel 40-50 Minuten nach dem Dekapitieren aufgesetzt und die Pflanzen nach abermals 120-110 Minuten (also 160 Minuten nach der Dekapitation) kontrolliert, dann sind alle Pflanzen noch vollkommen gerade, eine einzige event. zufällige (ungerichtete) Krümmung ausgenommen (z. B. Verzuch 32). Wenn man aber nicht 160, sondern 170 oder 180 Minuten wartet, so fangen verschiedene Pflanzen an sich positiv zu krümmen (bisweilen 30 %,

Versuch 1). Diese Resultate stehen in vollem Einklang mit denjenigen Fr. Gorter's (1927); sie erklärt dieselben durch die Bildung einer neuen physiologischen Spitze. Auch später werde ich noch darauf hinweisen, wie stark diese regenerierende physiologische Spitze das Krümmungsmass herabsetzen kann. Ich kann also schliessen, dass *innerhalb 160 Minuten nach Dekapitation reiner Agar, resp. Gelatine und Kieselsäure-Gallerte keinen messbaren Einfluss auf das Wachstum ausüben* ..... (5).

Eine andere Frage ist: sind vielleicht beim Abschneiden der Spitze frei werdende Stoffe, wie Inhaltskörper der Zellen, für die wachstumsfördernde Wirkung verantwortlich zu machen? Das war von vornherein nicht zu erwarten; Versuche haben es denn auch bewiesen. *Werden nämlich 12 Koleoptilringe, aus intakten Koleoptilen geschnitten, während 120 Minuten auf Agar gesetzt, so bekommt man keine nachweisbare Krümmung.* (Versuch 249 : Krümmung  $0.08 \pm 0.4$ ; siehe auch Versuch 166-170, Tabelle XI) ..... (6).

In der ersten Zeit hatte ich bei meinen Versuchen die Schwierigkeit, dass der Wuchsstoff im Laufe von 12-24 Stunden aus dem Agar verschwunden war. Es stellte sich aber heraus, dass höchstwahrscheinlich Bakterien hieran Schuld waren. Denn die Versuche 61 und 66 zeigen, dass Gelatine mit dem Wuchsstoff nach 18- Stündigem Aufbewahren bei  $25^\circ$  noch wirksam ist (Krümmung  $7^\circ$ ), aber nach nochmals 18 Stunden sich zu verflüssigen anfängt und keine Krümmung mehr ergibt. Bei den Versuchen 67, 68 und 69 ist die Gallerte mit der gleichen Menge des Wuchsstoffes zum Teil warm (bei  $25^\circ$ ) zum Teil kalt (unter  $5^\circ$ ) 70 Stunden aufbewahrt worden. Im ersten Fall ist die Krümmung  $1.2^\circ$  (Versuch 68), im zweiten Fall  $13.3^\circ$  und  $14.3^\circ$  (Kieselsäure-Gallerte und Gelatine, Versuch 67 und 69) ..... (7).

Um jede Bakterienwirkung auszuschliessen, habe ich bei den weiteren Versuchen die Gallerte mit dem Wuchsstoff

immer in einem Eisschrank aufbewahrt, und dabei noch vorher die Gallerte mit einem Tropfen Alkohol desinfiziert, Ich musste also erst untersuchen, ob in dieser Weise der Wuchsstoff nicht beeinflusst wird. Resultat: *es hat keinen Einfluss wenn Alkohol zum Agar mit Wuchsstoff zugefügt wird* (mit Alkohol  $11.1 \pm 0.8$ , ohne Alkohol  $10.3 \pm 0.85$ , Versuch 236 und 237) .....

Aus praktischen Gründen muss ich, bevor ich weitergehe mit der Besprechung der Kontrollversuche, die Hauptversuche mitteilen.

### 3. Die Hauptversuche.

Bisher habe ich nur die Frage erörtert, inwiefern eine bestimmte Menge des Wuchsstoffes bei den verschiedenen Reaktionspflanzen die gleiche Krümmung hervorruft. Die wichtigste Frage ist aber die, ob die Krümmung ein quantitatives Mass für die Menge des Wuchsstoffes ist? Aus dem Vorhergehenden lässt es sich vermuten; der Beweis muss aber noch erbracht werden. Dazu habe ich erst auf ein Paar Agarplättchen je 6 Spitzen während 60 Min. stehen lassen. Nachher wird auf ein solches Plättchen mit Wuchsstoff ein gleich grosses Plättchen reinen Agars einige Stunden lang gelegt, bis die Konzentration in den beiden Plättchen dieselbe geworden ist. (Für den Beweis dieser Behauptung siehe (28)). Dieses Verfahren wird nochmals wiederholt, so dass ich auch eine vierfache Verdünnung erhalte. Die Krümmungen, die die Plättchen nachher ergeben, habe ich gemessen und in Tabelle III zusammengestellt.

TABELLE III.

Versuchsnummer.	Anzahl Spitzen.	Unverdünnt	1 Mal verdünnt.	2 Mal verdünnt.
153, 155 159, 161, 163	6	$11.2 \pm 0.5$	$5.5 \pm 0.4$	$2.8 \pm 0.8$
157, 162, 165	12		$11.2 \pm 0.4$	$5.8 \pm 0.4$

Wir können daraus folgeren, dass *der Krümmungswinkel der Konzentration des Wuchsstoffes proportional ist* .... (9).

Eine Begrenzung dieser Regel wird in (14) gegeben. Hier schliessen sich sofort die Versuche an, bei denen ich eine verschiedene Anzahl von Spitzen dieselbe Zeit auf Agar setze. Ich kann hier unmöglich alle Versuche anführen; die folgenden mögen aber genügen.

Versuch 496-504. Es werden 2 oder 4 Spitzen während 120 Min. auf Agar gesetzt. Jedes Agarplättchen wird in 12 Würfel geschnitten, und jeder Würfel wird einseitig auf eine Reaktionspflanze geklebt.

Versuchsn. 496-501, 4 Spitzen 120 Min. auf Agar  $11.20^\circ \pm 0.26$

„ 502-504, 2 „ 120 „ „  $5.47^\circ \pm 0.25$

*Die Krümmungen, welche auftreten, wenn 2 Spitzen auf Agar gesetzt werden, sind also die Hälfte derjenigen, die 4 Spitzen, dieselbe Zeit auf Agar gesetzt, ergeben; die Differenz liegt innerhalb der Grenze des mittleren Fehlers .... (10).*

Denn wenn ich die Krümmung von 2 Spitzen verdoppele, so bekomme ich  $10.94^\circ \pm 0.50$ ; die Differenz mit der Krümmung von 4 Spitzen ist  $0.26 \pm 0.57$  und kann also vernachlässigt werden. In der Tabelle IX findet man noch einen Fall vollkommener Proportionalität zwischen Krümmung und Anzahl aufgesetzter Spitzen, wenigstens bei 3 und 4 Spitzen.

TABELLE IV.

Versuchsnummer.	Anzahl Spitzen.	Zeit auf Agar.	Krümmung.	Zeit auf Agar.	Krümmung.
140, 141 und 142	4	30 Min.	$7.1 \pm 0.2$	60 Min.	$13.0 \pm 0.3$
146 -152	6	40 „	$6.6 \pm 0.3$	80 „	$11.9 \pm 0.4$
153, 154, 157 und 158	6	30 „	$6.1 \pm 0.4$	60 „	$11.2 \pm 0.3$

Macht man dasselbe bei gleichbleibender Spitzenanzahl und wechselnder Extraktionszeit, so bekommt man etwas abweichende Resultate; die Krümmungen bei der kürzeren

Extraktionszeit sind immer etwas zu hoch für eine genaue Proportionalität zwischen der Krümmung und der Zeit, während welcher die Spitzen auf Agar stehen. Tabelle IV gibt die gefundenen Zahlen aus 3 Versuchsserien.

Wenn man diese Zahlen umrechnet, erhält man Tabelle V, wo ich die Zahlen für die kürzere Extraktionszeit verdoppelt habe und die Differenz mit den anderen Zahlen in der letzten Spalte angebe; man sieht daraus, dass *bei längerem Aufsetzen die Spitzen in der ersten Zeit prozentisch mehr Wuchsstoff absondern als später* und dass die Differenz konstant und real ist ..... (11).

Um zu entscheiden, ob die Ursache dieser Erscheinung eine physikalische oder biologische ist — d. h. ob etwa

TABELLE V.

Anzahl Spitzen.	2 × Zeit auf Agar.	Krüm- mung.	Zeit auf Agar.	Krümmung.	Differenz.
4	2 × 30 Min.	14.2 ± 0.4	60 Min.	13.0 ± 0.3	— 1.2 ± 0.5
6	2 × 40 "	13.2 ± 0.6	60 "	11.9 ± 0.4	— 1.3 ± 0.7
6	2 × 30 "	12.2 ± 0.8	60 "	11.2 ± 0.3	— 1.0 ± 0.8

die Diffusion aus den Spitzen kleiner wird bei steigender Konzentration des Wuchsstoffes im Agar in der nächsten Umgebung der Spitzen, oder ob die Spitzen weniger Wuchsstoff bilden — habe ich folgende Versuche angestellt. 20 Spitzen werden, nachdem sie 30 Min. auf ein Agarplättchen gestanden haben, übergesetzt auf ein neues Agarplättchen, auf dem sie wieder 30 Min. stehen; das wird so noch zweimal wiederholt, so dass ich schliesslich die Menge des Wuchsstoffes, die in 2 Stunden in den Spitzen gebildet wird, in 4 in gleichen Zeiten gebildeten Portionen geteilt habe.

Tabelle VI gibt das Resultat von zwei Versuchsserien. Man kann daraus entnehmen, dass *in gleichen Zeiten die*

gleiche Menge des Wuchsstoffes aus einer Spitze hinausdiffundiert ..... (12).

TABELLE VI.

Zeitliche Reihenfolge des Aufsetzens.	Krümmung	
	Versuchsnummer 310, 313, 315, 319	Versuchsnummer 323, 328, 330 und 332
erste halbe Stunde	11.7 ± 0.8	7.0 ± 0.4
zweite „ „	11.5 ± 0.8	7.3 ± 0.9
dritte „ „	7.6 ± 0.6	6.1 ± 0.4
vierte „ „	10.3 ± 1.0 <sup>1)</sup>	7.2 ± 0.4

Eine Ausnahme machen die Zahlen für die dritte halbe Stunde; ob das nur zufällige Versuchsfehler sind, wie ich vermute, oder ob es wirkliche Abweichungen sind, habe ich nicht näher untersucht. Die Versuche, die in den Tabellen XX und XXI dargestellt sind, zeigen aber keinerlei Abweichung in der dritten halben Stunde. Man sieht aber jedenfalls, dass die Differenzen der Tabelle V nicht zu erklären sind mit einer geänderten Herausdiffusion des Wuchsstoffes aus der Spitze während der zweiten halben Stunde.

Wir haben konstatiert, dass wenn zweimal mehr Spitzen auf den Agar gesetzt werden, eine zweimal so grosse Menge des Wuchsstoffes hinausdiffundiert. Das lässt sich nur dadurch erklären, dass die Konzentration des Stoffes in der Spitze sehr hoch ist im Vergleich zu derjenigen im Agar. Wenn man also findet, dass in aufeinander folgenden gleichen Zeiten die Menge des hinausdiffundierten Wuchsstoffes in demselben Agarplättchen geringer wird, so liegt die Erklärung offenbar hierin, dass jetzt das Diffusionsgefälle geringer ist.

<sup>1)</sup> Weil die Wurzeln der Reaktionspflanzen nicht alle in Wasser tauchten, waren einige Agarwürfel vertrocknet, die Krümmungen sind deshalb zu klein.

Der Beweis der Proportionalität zwischen Konzentration des Wuchsstoffes und Krümmungswinkel ist noch weiter geführt, indem ich die Verdünnungen mit Agarplättchen verschiedener Dicke ausgeführt habe. Als Beispiel können die Versuche 190 und 194 dienen. Auf ein 0.61 mm dickes Plättchen Agar haben 8 Spitzen während 125 Min. gestanden. Nachher ist ein Plättchen reinen Agars, 0.46 mm dick, und von genau demselben Durchmesser, auf das erste Plättchen gelegt und es ist so lange liegen geblieben bis angenommen werden konnte, dass der Wuchsstoff sich gleichmäßig verteilt hatte. Nach dem in (9) gesagten durfte man eine Verteilung des Wuchsstoffes im Verhältnis  $0.61 : 0.46 = 4 : 3$  erwarten (proportional der Dicke der Agarplättchen). Als Krümmung habe ich erhalten: Dicke des Agars 0.61 mm :  $8.6^\circ \pm 0.5$ ; Dicke des Agars 0.46 mm :  $6.4^\circ \pm 0.7$ . Bei einer idealen Verteilung im Verhältnis 4 : 3 hätten diese Zahlen 8.57 und 6.43 sein müssen.

Bei den Versuchen 333-335 habe ich auf ein Agarplättchen (Dicke 0.61 mm) auf das 10 Spitzen während 180 Min. gestanden hatten, noch 2 Plättchen reinen Agars gelegt, das eine 0.46 mm und das andere 0.92 mm dick. Das Verhältnis war also 4 : 3 : 6. Das 0.46 mm dicke Plättchen ist in 9, die beiden anderen sind in 12 Würfel geteilt. Die Krümmungen dieser 3 Versuchsnummern waren:  $7.2^\circ \pm 0.6$ ;  $7.1^\circ \pm 1.0$  und  $10.3 \pm 0.4$ . Das Verhältnis hätte sein müssen

4      3      6

(Siehe (13)) — : — : — = 7.0 : 7.0 : 10.5. Die Übereinstimmung ist wieder vollkommen, so dass ich hier in etwas anderer Weise das Resultat von (9) bestätigt habe.

Es sind noch ein Paar Versuche ausgeführt, die beweisen, dass die Krümmung der absoluten Menge des Wuchsstoffes proportional ist. Weil bis jetzt die einseitig aufgesetzten Würfel mit Wuchsstoff immer dieselbe Grösse hatten, so war nur die Konzentration bestimmend für die

Krümmung. Ich habe aber von 2 gleich grossen Agarplättchen das eine in 9 und das andere in 12 Würfel geteilt. In dieser Weise entspricht die absolute Menge des Wuchsstoffes der Konzentration nicht mehr. Beim Versuch 176 hatten 8 Spitzen während 60 Min. auf Agar gestanden, beim Versuch 180 (derselben Versuchsreihe) 4 Spitzen 60 Min. Die Konzentration verhält sich in den beiden Plättchen wie 2 : 1. 176 ist darauf in 12, 180 in 9 Würfeln geschnitten. Die absoluten Mengen des sich in jedem Würfel befindlichen Wuchsstoffes verhalten sich also

$$\frac{2}{12} : \frac{1}{9} = 9 : 6. \text{ Die gefundenen Krümmungen sind:}$$

Versuch 176 :  $9.1 \pm 0.4$  und Versuch 180 :  $6.0 \pm 0.5$ .

Versuche 181 und 182. 181 : 4 Spitzen standen während 120 Min. auf einem Agarplättchen, das nachher in 9 Würfel geteilt worden ist. Krümmung :  $8.3 \pm 0.6$ . Versuch 182 : 4 Spitzen standen während 180 Min. auf einem Agarplättchen, das in 12 Würfel geteilt ist. Krümmung  $9.1 \pm 0.6$ . Das Verhältnis hätte sein sollen Versuch 181 : Versuch 182

$$\frac{120}{9} : \frac{180}{12} = 8.3 : 9.2.$$

Die Krümmung ist also bei gleicher und bei ungleicher Würfelgrösse der absoluten Menge des Wuchsstoffes proportional ..... (13).

#### 4. Der Grenzwinkel.

Ich habe schon ein paar Mal bei der Besprechung der quantitativen Resultate darauf hingewiesen, dass die Proportionalität zwischen der Krümmung und der Menge des Wuchsstoffes nicht unbeschränkt ist. Die paar Beispiele in Tabelle VII werden genügen, um das oben gesagte zu verdeutlichen.

TABELLE VII.

Zeit auf Agar.	20 Spitzen	4 Sp.	8 Sp.	8 Sp.	16 Sp.	6 Sp.	12 Sp.
30 Min.							
60 "	16.5 ± 1.2	13.0 ± 0.6	15.1 ± 1.2	12.8 ± 0.8	11.9 ± 1.1	6.1 ± 0.4	11.2 ± 0.5
120 "	16.7 ± 1.1	15.6 ± 1.3		13.0 ± 1.5			
180 "	14.9 ± 1.4						

In dieser Tabelle sind die Zahlen aus 4 Versuchsreihen zusammengestellt, d.h. in der 1en Spalte die Versuche 62, 63 und 64, in der 2ten und 3ten Spalte die Versuche 139-144, in der 4ten und 5ten Spalte die Versuche 125-129 und in der 6ten und 7ten Spalte die Versuche 153, 154, 156, und 158.

Ist ein Krümmungswinkel von  $10^{\circ}$ - $20^{\circ}$  erreicht, so wird dieser nicht mehr überschritten, auch wenn man mehr Spitzen längere Zeit auf Agar stehen lässt. Hierfür gibt es zwei Erklärungsmöglichkeiten. Erstens könnte man sich vorstellen, dass die Konzentration des Wuchsstoffes eine bestimmte Grenze nicht überschreiten kann. Zweitens wäre es möglich, dass die Reaktionspflanzen sich nicht stärker krümmen können.

Um die erste Möglichkeit zu prüfen, habe ich folgendes versucht. Versuchsreihe 91-97. Werden 4 Spitzen während 30 Minuten auf Agar gesetzt, so ist die Krümmung  $5.8^{\circ}$ ; wenn aber 8 oder 12 Spitzen 30 Minuten, oder 4, 8 und 12 Spitzen 60 Minuten auf Agar gestanden haben, ist die Krümmung in allen Fällen ungefähr dieselbe und im Mittel  $10.0^{\circ}$ . Darum habe ich 4 Agarplättchen, auf die je 5 Spitzen während 90 Minuten gestanden hatten, aufeinander gesetzt und austrocknen lassen, bis sie zusammen die Dicke von einem Agarplättchen erreicht hatten. Die Krümmung welche dieses System im Mittel ergab war  $10.5^{\circ}$ . Das ist keine Folge des Austrocknens; der Wassergehalt des Agars ist nur von 97 % bis 88 % zurückgegangen. Da jedes der 4 Plättchen soviel Wuchsstoff enthielt, dass es eine Krümmung

von  $10^\circ$  ergeben könnte, so kann man aus diesem Versuch entnehmen, dass die Menge des Wuchsstoffes oberhalb einer bestimmten Grenze nach Belieben erhöht werden kann ohne eine stärkere Krümmung zu ergeben. *Innere Faktoren in den Reaktionspflanzen beschränken in diesem Falle also die Krümmungsmöglichkeit*, was ich im Folgenden andeuten werde mit der Bezeichnung, dass der *Grenzwinkel* der Reaktionspflanzen erreicht ist ..... (14).

In anderen Versuchen kann ich das oben Gesagte noch anschaulicher machen. Erstens werde ich die Versuchsreihe 153-165 ausführlich besprechen an der Hand der Tabelle VIII. In den Tabellen III, IV und VII habe ich schon einige Daten daraus entnommen.

TABELLE VIII.

Anzahl Spitzen.	60 Min.	30 Min.	23 Min.	60 Min. 1 Mal verd.	60 Min. 2 Mal verd.
6 Spitzen	$11.2 \pm 0.5$	$6.1 \pm 0.4$	$4.6 \pm 0.4$	$5.5 \pm 0.4$	$2.8 \pm 0.8$
12 Spitzen	$17.1 \pm 0.8$			$11.2 \pm 0.4$	$5.8 \pm 0.4$

Zahlen der Versuchsreihe 153-165 entnommen; 1 Mal verdünnt heisst auf die Hälfte verdünnt; 2 Mal verdünnt = bis auf ein Viertel verdünnt.

Man sieht also auch hier: die Reaktionspflanzen können eine gewisse Krümmung (*Grenzwinkel* =  $17^\circ$ ) nicht überschreiten.

Die Menge des Wuchsstoffes entspricht aber genau der Anzahl aufgesetzter Spitzen, was für 12 Spitzen 60 Minuten nur nach erfolgter Verdünnung bewiesen werden kann. Denn 6 Spitzen 60 Min. auf Agar geben  $11.2^\circ$ ; 12 Spitzen 60 Minuten auf Agar sollten  $22.4^\circ$  geben, in Wirklichkeit ist die Krümmung aber  $17.1^\circ$ . Bei Verdünnung auf die Hälfte ist die Krümmung aber  $11.2^\circ$ , was man bei genauer Proportionalität auch erhalten muss.

Die Versuchsreihe 414-421 gibt uns Aufschluss über die Frage wie der Grenzwinkel erreicht wird. Aus vorigen Versuchen war schon hervorgegangen, dass z. B. bei  $12^\circ$  der Grenzwinkel die Krümmungen noch gar nicht beeinflusst, während er schon bei  $17^\circ$  vollkommen beschränkt. Die gewonnenen Daten sind in Tabelle IX zusammengestellt, und wegen der Wichtigkeit der Resultate sind die auftretenden Krümmungen bei steigender Spitzenzahl in Figur 8 eingetragen.

TABELLE IX

Versuchsnummer.	Spitzenzahl.	Krümmung.
414	3	$8.9 \pm 0.4$
415	4	$11.8 \pm 0.5$
416	5	$14.3 \pm 0.5$
417	6	$15.5 \pm 0.7$
418	7	$15.9 \pm 0.8$
419	8	$16.2 \pm 0.8$
420	9	$15.7 \pm 0.5$
421	10	$15.7 \pm 0.7$

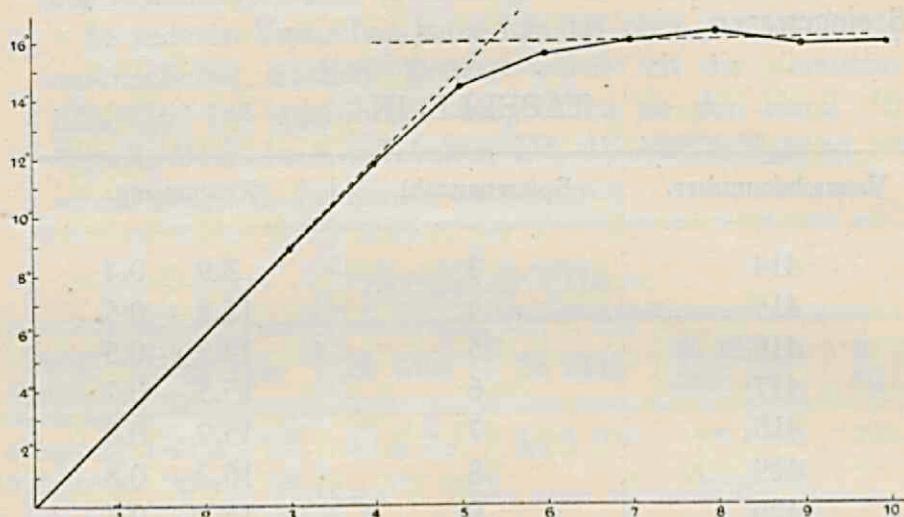
Die Spitzen haben alle während 120 Minuten auf Agar gestanden. Die so behandelten Agarplättchen sind in 12 Würfel geteilt und einseitig auf je 12 Reaktionspflanzen gesetzt.

Die Besprechung der Resultate lässt sich am besten an der Hand der Figur 8 ausführen.

Bei 3 und 4 Spitzen ist die Krümmung der Spitzenzahl proportional. 7, 8, 9 und 10 Spitzen ergeben alle ungefähr dieselbe Krümmung, im Mittel  $15.9^\circ$ . Der Grenzwinkel ist also deutlich erreicht. Betrachten wir jetzt die Krümmung, die 5 Spitzen ergeben, so sehen wir, dass sie bei genauer Proportionalität mit der Spitzenzahl in der gestrichelten

Linie, die durch den 0- Punkt geht, hätte fallen müssen. Die Krümmung hätte also  $14.8^\circ$  sein müssen; sie ist  $14.3^\circ$ ; die Abweichung ( $0.5^\circ$ ) ist, obwohl noch ziemlich klein, dennoch deutlich. Die Abweichung der Krümmung von 6 Spitzen ist viel grösser, nämlich  $17.8^\circ - 15.5^\circ = 2.3^\circ$ .

Das ist aber selbstverständlich, weil der Grenzwinkel  $15.9^\circ$  beträgt und daher die Krümmung unmöglich  $17.8^\circ$  hätte sein können. Die Abweichung vom Grenzwinkel ist



Figur 8. Beziehung zwischen Wuchsstoffmenge und Krümmungswinkel. Abszisse: Wuchsstoffmenge. Ordinate: Krümmungswinkel.

dagegen nur  $0.4^\circ$ . So sieht man, dass alle Krümmungen sich in zwei gerade Linien anordnen; die grössten Abweichungen betragen nicht mehr als  $0.5^\circ$  und  $0.4^\circ$ .

Die erste Linie entspricht einer Proportionalität zwischen der Krümmung und der Menge des Wuchsstoffes; man könnte es auch so ausdrücken, dass die Krümmung durch die Menge des Wuchsstoffes beschränkt wird (der Wuchsstoff ist also „limiting factor“ für das Wachstum im Sinne Blackman's). Die zweite Linie läuft parallel zur Ordinate und weist keine Beziehung zur Menge des Wuchsstoffes auf. Ihr Verlauf ist eine Folge von inneren

*absin!*

Faktoren, die beschränkend für das Wachstum sind. *Diese zwei beschränkenden Faktoren geben Anlass zu einer typischen Blackman-Kurve, mit einem sehr kleinen Übergangsgebiet* ..... (15).

Das Resultat kommt mir ziemlich überraschend vor, weil in letzter Zeit die Gültigkeit der Theorie Blackman's speziell für das Wachstum, angezweifelt wird (Romell 1926). In meinem Falle sind es aber innere Faktoren, die in direkter Weise und völlig beschränkend auftreten, während in den andren Versuchen es immer äussere Faktoren sind, wie die Menge der zugeführten Nährstoffe, die das Wachstum indirekt beeinflussen und es nicht völlig beschränken, und die einander mehr oder weniger vertreten können. Die Sachlage ist hier aber viel komplizierter als im Falle des Wuchsstoffes, wodurch der Gegensatz zu erklären ist<sup>1)</sup>.

Der Grenzwinkel ist eigentlich jeden Tag ein anderer und er schwankt bei den in Wasser gezogenen Reaktionspflanzen zwischen 10° und 20°. Darum muss ich an jedem Tage, an dem ich einen quantitativen Versuch ausführe, aufs Neue den Grenzwinkel bestimmen. Weil auch die Menge des Wuchsstoffes, die während bestimmter Zeit aus einer Spitze hinausdiffundiert, schwankt, so habe ich auch diese Menge bei jedem Versuch bestimmt.

Es sind also *nur die Zahlen einer Versuchsreihe*, die jedesmal an einem Tag ausgeführt wird, *untereinander vergleichbar*. Leider kann ich den Grund für dieses Schwanken nicht mit Sicherheit angeben.

Jedoch glaube ich, dass das Wetter (trübes oder sonniges) sogar im Dunkelzimmer noch einen Einfluss auf die Pflanzen ausübt. Ich habe keine Daten gesammelt, um diese Be-

<sup>1)</sup> Hier muss ich auf die Tatsache hinweisen, dass Brauner (1925) bei der Lichtturgorreaktion der Blattgelenke von Phaseolus auch eine völlige Beschränkung der Bewegung durch einen inneren Faktor gefunden hat. Ob eine Vergleichung zwischen dieser Beschränkung und dem Grenzwinkel erlaubt ist, vermag ich nicht zu entscheiden.

hauptung zu stützen; nach allem was wir von den Schlafbewegungen der Pflanzen wissen (siehe z.B. Brouwer 1926) ist es aber nicht unmöglich, dass trotz den gleichmässigsten Bedingungen im Versuchsraum Wachstumsänderungen irgend einem von aussen induzierten Faktor zuzuschreiben sind. Es muss aber auch mit der Möglichkeit gerechnet werden, dass Bakterien, die sich immer mehr oder weniger im Wasser, in dem die Wurzeln der Reaktionspflanzen wachsen, entwickeln, das Wachstum und vor allem den Grenzwinkel beeinflussen.

Im Anschluss an diese Versuche kann ich noch einige erwähnen, die ich erst in Abschnitt IV deuten werde. Ich hatte nämlich aus anderen Versuchen den Eindruck bekommen, dass der Grenzwinkel von Reaktionspflanzen in Wasser gezüchtet, verschieden sein musste von demjenigen von normal in Erde gezogenen Pflanzen (dieselben werde ich „Erdpflanzen“ nennen). Die Versuchsreihe 448-452 löst diese Frage und zeigt zu gleicher Zeit, dass in den Spitzen dieser beiden Gruppen von Pflanzen dieselbe Menge des Wuchsstoffes gebildet wird (siehe Tabelle X).

TABELLE X.

Versuchsnummer.	Spitzen von Pflanzen gezogen in	Spitzenanzahl.	Zeit auf Agar.	Reaktionspflanzen gezogen in	Krümmung.
450	Wasser	7	67 Min.	Wasser	$8.1 \pm 0.5$
451	Erde	7	66 "	"	$8.2 \pm 0.5$
448	"	7	66 "	Erde	$8.3 \pm 0.5$
449	"	12	150 "	Wasser	$16.2 \pm 0.8$
452	"	12	150 "	Erde	$31.2 \pm 1.2$

Die Agarplättchen wurden in 12 Teile geschnitten. Alle 12 Würfel sind auf 12 Reaktionspflanzen, deren Krümmungswinkel nachher bestimmt wurde, einseitig aufgesetzt worden. Aus der Tabelle X ist zu entnehmen, dass: erstens *die in Wasser gezogenen Reaktionspflanzen und die Erdpflanzen*

- auf dieselbe Menge des Wuchsstoffes mit derselben Krümmung reagieren* (Versuche 449 und 451).....(16)  
*zweitens: die Spitzen dieser beiden Gruppen von Pflanzen bilden in demselben Augenblick auch die gleiche Menge des Wuchsstoffes* (Versuche 450 und 451).....(17)  
*drittens: der Grenzwinkel von Reaktionspflanzen erreicht nicht einmal die Hälfte desjenigen von Erdpflanzen* (Versuche 449 und 452) .....

Denn wenn man berechnet, wie gross die Krümmung von 12 Spitzen 150 Min. auf Agar ist für den Fall, dass sie der Krümmung von 7 Spitzen 66 Min. auf Agar proportional sein würde, so erhält man  $31.4^\circ$ , das ist praktisch gleich der gefundenen Krümmung ( $31.2^\circ$ ). Der Grenzwinkel ist also bei den in Erde gewachsenen Pflanzen noch höher als  $31.2^\circ$ .

Man könnte die Frage stellen, warum ich doch immer die in Wasser gezogenen Reaktionspflanzen benutzt habe obwohl ihr Grenzwinkel ziemlich klein ist. Einige der Gründe habe ich schon (Seite 16-17) auseinandergesetzt. Dazu kommt noch, dass die Variabilität, und somit auch der mittlere Fehler, zunimmt bei grösseren Winkeln, so dass die Beweiskraft der Versuche kleiner wird.

### 5. Analyse der Fehlerquellen.

Eigentlich hätte ich die jetzt folgenden Versuche schon eher besprechen müssen, aber ohne die Kenntnis der Proportionalität zwischen Krümmung und Menge des Wuchsstoffes hätte die Besprechung keinen Sinn.

Erstens muss ich die Bildung des Wuchsstoffes in den Spitzen von Pflanzen verschiedener Länge besprechen. Das ist wichtig, erstens aus praktischen Gründen bezüglich der Extraktion des Wuchsstoffes, und zweitens theoretisch für eine eventuelle Erklärung der grossen Periode des Wachstums. Darum ist es zu bedauern, dass ich nicht mehr Versuche hierüber anführen kann. An erster Stelle kann ich als

meinen subjektiven Eindruck geben, dass die Bildung des Wuchsstoffes in der Spitze unabhängig von der Länge des Keimlings ist. Nur für einen Fall kann ich diese Auffassung mit Zahlen beweisen. In der Versuchsreihe 149-152 habe ich Spitzen abgeschnitten von 20-30 mm langen Keimlingen, sowie von 55-65 mm langen Pflanzen. Es wurden jeweils 6 Spitzen 40 oder 80 Min. auf Agar gesetzt, mit folgendem Resultat. Spitzen auf Agar während:

40 Min.	{	Pflanzen 20 mm lang, Krümmung	7.1 ± 0.5
		„ 60-65 mm „ „	6.8 ± 0.5
80 Min.	{	„ 20-30 „ „ „	12.0 ± 0.8
		„ 55-60 „ „ „	11.8 ± 0.8

Ich kann also folgern, dass *höchstwahrscheinlich die Länge der Koleoptilen gar keinen Einfluss auf die Bildung des Wuchsstoffes in den Spitzen ausübt* ..... (19).

Würden andere Forscher dennoch einen solchen Einfluss finden, so kann das meine übrigen Schlüsse kaum ändern, weil ich bei der Extraktion des Wuchsstoffes soviel wie möglich dafür Sorge getragen habe bei einer Versuchsreihe die Spitzen von Pflanzen von gleicher Länge zu schneiden. Übrigens habe ich auf jedes Protokoll diese Länge eingetragen, so dass später eine eventuelle Berichtigung meiner Zahlen möglich wäre.

Wieder eine andere Frage ist, inwiefern die Länge der abgeschnittenen Spitzen die Menge des in den Agar hineindiffundierenden Wuchsstoffes beeinflusst. In der Versuchsreihe 166-170 habe ich diese Frage, zu gleicher Zeit mit derjenigen der Lokalisation der Wuchsstoffbildung, untersucht. Ich habe 10 Spitzen von einer gewissen Länge abgeschnitten und auch die direkt darauf folgenden Koleoptilzylinder von einer Länge von  $1\frac{1}{2}$  mm. Diese beiden Gruppen habe ich nachher während 60 Min. auf 2 Agarplättchen gesetzt. Die erhaltenen Krümmungen sind in Tabelle XI zu finden.

Aus dieser Tabelle geht deutlich hervor, dass *der Wuchsstoff nur in der äussersten Spitze (<0.7 mm) gebildet wird...* (20) und dass es *für die Bildung des Wuchsstoffes ziemlich gleichgültig ist, wie lange die abgeschnittenen Spitzen sind...* (21).

Bei all meinen Versuchen war die Länge der Spitzen etwa 1.5 mm, und schwankte zwischen 1 und 2 mm als äusserste Grenzen.

TABELLE XI.

Versuchsnummer.	Länge der Spitzen.		Krümmung.
166	0.7 mm	Spitzen	$9.2 \pm 0.9$
167		Koleoptilzylinder unterhalb 166	0
168	1.5 mm	Spitzen	$9.4 \pm 0.9$
169		Koleoptilzylinder unterhalb 168	0
170	2.5-3 mm	Spitzen	$9.0 \pm 1.1$

Ich habe auch noch einmal untersucht, ob der Wuchsstoff in den abgeschnittenen Spitzen zu konzentrieren wäre, indem man die Spitzen nach dem Abschneiden nicht sofort auf Agar setzt, sondern sie erst einige Zeit bei 100 % Feuchtigkeit auf einem Objektträger aufbewahrt. Versuchsnr. 454, 455 und 458. Grenzwinkel =  $18.7^\circ \pm 0.7$ . 8 Spitzen während 75 Min. auf Agar ergeben eine Krümmung von  $12.8^\circ \pm 0.6$ . Die korrespondierende Krümmung von 7 Spitzen während 30 Min. auf Agar sollte also ungefähr  $4.8^\circ$  sein. Und 7 Spitzen, die bevor sie während 30 Min. auf Agar gestanden haben, erst 73 Min. auf einen Objektträger aufbewahrt sind, ergeben eine Krümmung von  $4.7^\circ \pm 0.5$ . Ich kann also folgern, dass *wenn keine Abführung des Wuchsstoffes aus der Spitze stattfindet, die Konzentration im Innern der Spitze sich dennoch nicht erhöht* .... (22).

Die folgenden Versuche werden sich auf die Reaktionsspflanzen beziehen. Erstens werde ich den Einfluss ihrer Länge auf die Krümmung behandeln. Dazu habe ich von

einer Versuchsreihe die verschiedenen Versuchsnummern, welche dieselbe Krümmung aufwiesen, ausgewählt und die Reaktionspflanzen zusammen gestellt und ihrer Länge nach in einige Klassen eingeteilt. Von jeder Klasse habe ich den mittleren Krümmungswinkel bestimmt.

TABELLE XII.

Versuchsnummern 150, 151, 154, 158, 159 und 165	Längenklassen Krümmung	25-30, 6.5°	31-34, 6.2°	35-38, 6.4°	39-44, 6.4°	mm.
337, 338, 339, 342, 344 und 345		28-30, 14.2°	31-33, 12.8°	34-36, 12.6°	37-39, 14.0°	40-42, 14.3°
Versuchsnummern 496-501.	Längenk. 20-23, 24-26, 27-29, 30-32, 33-35, 36-40 mm. Krümm.	13.2°	12.3°	12.2°	11.1°	10.4°
		9.5°				

Die Tabelle XII lässt keinen sicheren Schluss zu. Denn in 2 der 3 Fälle ist kein Einfluss der Länge zu erkennen und im dritten Falle ist der Einfluss sogar sehr deutlich. Ich weiss nicht, wie dieser Gegensatz zu erklären ist; ich hatte aber im Laufe meiner Versuche auch den Eindruck bekommen, dass die kürzeren Pflanzen sich stärker krümmen als die längeren. Darum kann ich am besten das Resultat folgendermassen formulieren: wird die gleiche Menge des Wuchsstoffes einseitig auf verschiedenen lange Pflanzen gesetzt, so *krümmen die kürzeren Pflanzen sich wahrscheinlich stärker als die längeren* ..... (23).

Dieser Befund ist, wie ich schon betont habe (19), gleichfalls von untergeordneter Bedeutung für die quantitativen Resultate, weil die Reaktionspflanzen der verschiedenen Versuchsnummern von einer nämlichen Versuchsreihe im Mittel doch die gleiche Länge haben.

Auch die Dicke der Reaktionspflanzen könnte einen merklichen Einfluss auf ihre Krümmung ausüben. Ich habe nur eine Versuchsreihe darauf hin untersucht in derselben Weise, als ich es in Tabelle XII für die Länge angegeben habe. Als Versuchsnummern habe ich 150, 151, 154, 158, 159 und 165 benutzt. Die Pflanzen sind in 3 Klassen verteilt,

nämlich von 34—35, 36—38 und 39—41 Teilstrichen des Okularmikrometers (Dicke mittels eines Mikroskops an den Schattenbildern gemessen). Die Krümmungen dieser 3 Klassen waren resp.  $6.44^\circ$ ,  $6.36^\circ$  und  $6.39^\circ$ . Es scheint somit, also *die Krümmung der Reaktionspflanzen nicht beeinflusst wird von ihrer Dicke* ..... (24).

Ich habe auch noch untersucht, ob das Durchbrechen des ersten Blattes durch die Koleoptile das Krümmungsvermögen der Reaktionspflanzen herabsetzt. Es werden 12 Reaktionspflanzen ausgesucht, bei denen das erste Blatt schon 2—5 mm aus der Koleoptile hervorragt. Von diesen sind in der üblichen Weise die obersten 6 mm der Koleoptile abgeschnitten und das primaire Blatt herausgezogen worden. Auf diese Pflanzen habe ich dann die 12 Würfel eines Agarplättchens, auf dem 10 Spitzen während 60 Minuten gestanden haben, einseitig aufgesetzt. Die Krümmung ist  $6.6^\circ \pm 0.5$ . Auf  $2 \times 12$  Reaktionspflanzen von etwa der gleichen Länge, bei denen aber das erste Blatt noch nicht durchgebrochen ist, werden  $2 \times 12$  Würfel zweier Agarplättchen, auf denen je 20 Spitzen während 30 Min. gestanden haben, geklebt. Von diesen Pflanzen ist die Krümmung  $7.1^\circ \pm 0.5$ . Wenn man in Betracht zieht, dass nach (11) die Krümmung von 20 Spitzen — 30 Min. grösser sein soll als diejenige von 10 Spitzen — 60 Min. auf Agar, kommt man zu dem Schluss, dass *das Krümmungsvermögen der Reaktionspflanzen quantitativ völlig unabhängig ist vom Durchbrechen der Koleoptile durch das erste Blatt*. ..... (25).

Auf Seite 43 und 44 ist schon ein Beispiel gegeben von Änderungen in qualitativer und quantitativer Hinsicht, die bei den dekapitierter Keimlingen auftreten 170 Minuten nach der Dekapitation und die der Bildung einer neuen physiologischen Spitze zuzuschreiben sind. Dort habe ich schon bemerkt, dass der Krümmungswinkel von dem Augenblicke an stark herabgesetzt wird. Das geht sehr deutlich hervor aus den in Tabelle XIII angeführten Daten.

Die Versuche 92 und 95 sind einen Tag vor, der Versuch 103 ist einen Tag nach den Versuchen 98—101 ausgeführt. Die Agarwürfel von 98—101 sind etwa 30 Min. nach der Dekapitation einseitig aufgesetzt, und nach nochmals 180 Min. photographiert worden.

TABELLE XIII.

Versuchsnummer	Spitzenanzahl	Zeit auf Agar	Photographiert nach	Krümmung
100	4	30 Min.	180 Min.	1.7 $\pm$ 0.8
98	4	60 "	180 "	2.3 $\pm$ 1.0
101	12	30 "	180 "	3.9 $\pm$ 0.6
99	12	60 "	180 "	7.3 $\pm$ 0.8
92	4	30 "	120 "	5.8
95	4	60 "	120 "	10.5
103	12	60 "	120 "	17.3 $\pm$ 0.9

Man sieht, dass die Krümmung, die 12 Spitzen 60 Min. auf Agar ergeben (die etwa 17° hätte sein müssen) bis 7.3° zurückgegangen ist. Die Versuche mit 4 Spitzen 30 und 60 Min. auf Agar geben genau dasselbe Resultat. Bei einer anderen Versuchsreihe (114—118) wurden die Pflanzen erst 170—175 Min. nach der Dekapitation photographiert; hier waren Krümmungen, die 6°—7° und 3°—3.5° hätten sein müssen, bis auf 4.5° und 0.4° zurückgegangen. Hieraus ist der Schluss zu ziehen, dass *vom Augenblick der Entstehung der neuen physiologischen Spitze an* (bei 25° etwa 170 Min. nach der Dekapitation), *die mit einseitig aufgesetztem Wuchsstoff erzeugten negativen Krümmungen schnell zurückgehen* ..... (26).

Meine vorläufigen Versuche (Went 1926) sind bei 20° C. ausgeführt. Daher wurde wahrscheinlich die physiologische Spitze nach Dekapitation erst später gebildet, als in den hier besprochenen Versuchen, so dass trotzdem die Krümmungen erst 210—220 Min. nach der Dekapitation photographiert wurden, keine allzu grossen Fehler dadurch auf-

getreten sind. Beim einseitigen Aufsetzen von reinem Agar waren immer etwa 50 % der Pflanzen schwach positiv gekrümmmt; der Einfluss der regenerierten physiologischen Spitze ist also sehr deutlich.

Im Anschluss an die Versuche Dolk's (1926) habe ich versucht den Wuchsstoff aus der regenerierten physiologischen Spitze zu extrahieren.

Dazu habe ich 20 Spitzen von Koleoptilen abgeschnitten und sie 90 Min. auf Agar stehen lassen. Als Krümmung bekam ich dann  $15.6^\circ \pm 1.1$  (Grenzwinkel). 7 Stunden nach der Dekapitation habe ich 12 der neuen physiologischen Spitzen (die oberen 2 mm der dekapitierter Keimlinge) abgeschnitten und während 105 Min. auf Agar gesetzt. Die Krümmung, die dieses Agarplättchen ergab war  $6.4^\circ \pm 0.6$ . Dieses Resultat soll man vergleichen mit (6) und (20), so dass ich zum selben Schluss als Dolk gelange, nämlich: *wird die Spitze von einer Koleoptile abgeschnitten, so kann der obere Teil des Stumpfes, der in intakten Koleoptilen gar keinen Wuchsstoff bildet, zu seiner Bildung übergehen . . . . (27)*.

## 6. Der Diffusionskoeffizient und das Molekulargewicht des Wuchsstoffes.

Wie ich noch näher zeigen werde, ist die absolute Menge des Wuchsstoffes, welche in einer Spitze gebildet wird, verschwindend klein. Darum sind seine physikalischen Konstanten der Analyse unzugänglich. Eine Ausnahme macht der Diffusionskoeffizient, den ich bestimmt habe. Daraus ist das Molekulargewicht annähernd zu berechnen. Denn Thovert und speziell Öholm (1909, 1912) haben gezeigt, dass die Quadratwurzel des Molekulargewichts (M) eine Funktion des Diffusionskoeffizienten (D) ist:

$$D \sqrt{M} = C$$

Es hat sich herausgestellt dass für Nicht-Elektrolyten in Wasser für  $D_{\infty 20}$   $C = 7.0$  und dass innerhalb des

Intervalls  $M = 50-500$  die obige empirische Formel mit grosser Genauigkeit gilt.

Bei der Bestimmung des Molekulargewichts aus dem Diffusionskoeffizienten muss die Voraussetzung gemacht werden, dass der Wuchsstoff nicht oder nur äusserst schwach dissoziiert ist. Ich muss gleich gestehen, dass es a priori gar keinen Grund für eine solche Annahme gibt. Jedoch ist der gefundene Diffusionskoeffizient ziemlich klein, so dass das Molekulargewicht zwischen 300 und 400 liegt; es ist also kaum möglich, dass wir mit einem stark dissoziierten Stoff zu tun haben, da bei Kohlenstoffverbindungen (vergleiche hierzu Seite 58) die Dissoziation bei steigender Anzahl der Kohlenstoffatome stark abnimmt.

Bei der Bestimmung des Diffusionskoeffizienten muss man Sicherheit haben, dass man es mit einem einzigen Stoff und nicht mit einem Stoffgemisch zu tun hat. Auch hierfür lagen von vornherein keine zwingenden Gründe vor. Man müsste dann entweder die Annahme machen, dass es mehrere wachstumsfördernde Stoffe gibt, die zusammen in einer Spalte gebildet werden, oder man muss behaupten, dass der Wuchsstoff aus zwei oder mehr Komponenten besteht, die nur zusammen eine wachstumsfördernde Wirkung haben. Durch diese Annahmen wird die Sache aber ganz unnötig kompliziert, und wir werden aus den Diffusionsversuchen dann auch ersehen, dass die Diffusion des Wuchsstoffes der Gesetzmässigkeit einer einfachen Substanz folgt.

Jetzt kann ich zur Beschreibung der diesbezüglichen Versuche übergehen. In einigen Vorversuchen (260-268, 269-274) war die Diffusionsgeschwindigkeit annähernd bestimmt. Die Versuchsreihe 277-282 gibt uns eine brauchbare Messung, die in Tabelle XIV angeführt ist.

Auf dem Agarplättchen N. 278, 0.61 mm dick, haben 12 Spitzen während 180 Min. gestanden. Nachher sind 3, ebenfalls 0.61 mm dicke und gleich grosse Plättchen

reinen Agars auf das erstgenannte Plättchen gesetzt, in der Weise dass sie einander völlig bedeckten. Nach 30 Min. sind die 4 Plättchen wieder von einander getrennt worden so dass die Diffusion unterbrochen war. Die Krümmung von jedem der 4 Plättchen ist hierauf bestimmt worden.

TABELLE XIV.

Versuchsnummer	Spitzenanzahl	Zeit auf Agar	Stand der Agarplättchen während der Diffusion	Krümmung
277	4	180 Min.		7.9 ± 0.5
279	12	180 "		11.1 ± 0.7
278	12	180 "	das untere Plättchen	5.0 ± 0.7
282			„ zweite "	4.0 ± 0.4
281			„ dritte "	3.0 ± 0.7
280			„ obere "	1.9 ± 0.5

Da die Krümmungen ja direkt auf die Konzentration des Wuchsstoffes in den Plättchen schliessen lassen, kann man mit Hilfe dieser Krümmungen den Diffusionskoeffizienten berechnen. Nur soll man den Einfluss des Agars als Diffusionsmedium berücksichtigen. Nach Voigtländer bringt Agar-Agar in 1, 2, 3 und 4-prozentiger Lösung keine merkbare Änderung in dem Diffusionskoeffizienten. Öholm hat einen kleinen Einfluss von 2—10 % Gelatine auf die Diffusion gefunden.

Man geht aber ziemlich sicher, wenn der Diffusionskoeffizient in 3 % Agar demjenigen in Wasser gleichgestellt wird. Der so gemachte Fehler ist jedenfalls klein im Verhältnis zu den übrigen Fehlerquellen (Bestimmung der Konzentration des Wuchsstoffes!). Die Berechnung des Diffusionskoeffizienten ist mittels der Interpolationsformel von Bruins (1922) ausgeführt.

In der Tabelle XV sind in der ersten Spalte die erhaltenen Krümmungen eingetragen. In der zweiten Spalte sind die relativen Mengen des Wuchsstoffes in den 4 Plättchen um-

gerechnet für eine totale Menge von 10.000 in den 4 Plättchen zusammen. In der dritten Spalte sind die Werte für  $10.000 \times$  nach Bruins (1922) berechnet. Aus diesem  $\times$  kann man den Diffusionskoeffizienten  $D$  berechnen, nach

$$D = \frac{h^2}{4 t x}$$

$h$  ist die Dicke der Agarplättchen in cm;  $t$  die Zeit in Tagen.  $\frac{h^2}{4 t}$  ist in unserem Falle = 0.045.

TABELLE XV.

Krümmung-Konzentration	Totale Menge des Wuchsstoffes = 10.000	$10.000 \times$	$D$	$p$	$p D$
1.9	1360	1225	0.37	165	60.5
3.0	2160	955	0.47	73	34.5
4.0	2870	1032	0.44	67	29.5
5.0	3600	1165	0.38	171	66.0

Die Werte für  $D$  sind in der vierten Spalte gegeben, während endlich  $p$  (das jeweilige Gewicht der Messungen) und das Produkt  $p D$  in der fünften und sechsten Spalte stehen. Der eigentliche Diffusionskoeffizient bei  $25^\circ C$  ist dann nach diesem Versuch:

$$\frac{\sum p D}{\sum p} = 0.40$$

Nach Öholm ist:

$$D_{20} = \frac{D_{25}}{1 + \alpha \times 5}$$

$\alpha$  ist gleich 0.035 bei Diffusionskoeffizienten im Betrage von etwa 0.4, also in unserem Falle lässt sich daraus berechnen  $D_{20} = 0.34$ .

Die Versuchsreihe 472—478 gibt eine andere Bestimmung

des Diffusionskoeffizienten. Hier sind aber 5 Agarplättchen während 30 Min. aufeinander gelegt, so dass ich interpolieren musste zwischen den Zahlen der gefundenen Krümmungen. In Tabelle XVI sind die Versuchsdaten gegeben; für die Erklärung siehe diejenige der Tabelle XIV. Die letzte Spalte enthält die interpolierten Zahlen für eine Diffusion durch 4 Agarplättchen von je 0.76 m-m-Dicke.

### TABELLE XVI.

Versuchsnummer	Spitzenanzahl	Zeit auf Agar	Stand der Agarplättchen während der Diffusion	Krümmung	Interpolierte Zahlen
472	10	40 Min.		7.2 ± 0.5	
473	10	90 "		9.7 ± 0.6	
474	20	90 "	das untere Plättchen	9.1 ± 0.7	9.0
475			„ zweite „	7.2 ± 0.4	6.2
476			„ dritte „	4.9 ± 0.6	3.8
477			„ vierte „	3.3 ± 0.4	
478			„ obere „	2.3 ± 0.3	2.4

Für  $D_{20}$  lässt sich in derselben Weise als in Tabelle XV für die Versuchsreihe 277—282 ein Wert von 0.39 berechnen.

Als Mittelwert für den Diffusionskoeffizienten aus den beiden Versuchsreihen 277—282 und 472—478 erhalten wir  $D_{20} = 0.36$  ..... (28)

In unserem Falle können wir  $D_{20}$  ruhig  $D_{\infty 20}$  gleichsetzen, und es lässt sich sodann das Molekulargewicht berechnen:

$$D \sqrt{M} = C$$

$$\sqrt{M} = \frac{7.0}{0.36} = 19.4$$

Das Molekulargewicht ist also ziemlich gross und von der Grössenordnung des Rohrzuckers. Meine Schlüsse betreffs Dissoziation des Wuchsstoffes waren also berechtigt.

## 7. Der Transport des Wuchsstoffes in der Koleoptile.

Obwohl die Frage des Transports des Stoffes in der lebenden Koleoptile nicht hierher gehört, so kann sie doch vielleicht am Besten hier besprochen werden, weil sie eng verknüpft ist mit der Diffusionsfrage.

In der Pflanze kann der Stoff nicht allein durch Diffusion weiter geleitet werden, weil sonst der Transport viel zu lange dauern würde (ohne Verbrauch unterwegs würde nach 2 Stunden die Konzentration 25 mm unterhalb der Spitze etwa  $4 \times 10^4$  derjenigen in der Spitze betragen). Es muss also eine andere Art des Transports geben.

Mit de Vries (1885) kann man die Protoplasmaströmung als den wichtigsten Transportfaktor betrachten. Brauner (1922) glaubt auch, dass sein hypothetischer wachstums-hemmender Stoff durch Protoplasmaströmung transportiert wird und beschreibt, wie er diese wirklich in der intakten Koleoptile gesehen hat. Ich habe diesen Versuch wiederholt und konnte an intakten Keimlingen bei mikroskopischer Beobachtung mit rotem Lichte Protoplasmaströmung beobachten, sogar in den Zellen nahe der Spitze, wenngleich die Strömung dort auch langsam war. Einige Messungen der Strömungsgeschwindigkeit ergaben einen Wert von 0.5—1 mm in der Minute bei 25° C. *Dieser Wert reicht vollkommen aus, um die Transportgeschwindigkeit des Wuchsstoffes zu erklären ..... (30)*

Theoretisch kann man sich die Sache also folgendermassen denken. Innerhalb der Zellen findet der Transport demnach mittels Protoplasmaströmung statt, von der einen Zelle zur anderen muss eine Diffusion durch die Zellwand angenommen werden (je kürzer die Zellen, desto kleiner wird die Transportgeschwindigkeit sein; diese wird also auch nach der Spitze zu abnehmen). Die Diffusion geschieht daher durch die Zellwand von Protoplast zu Protoplast; in der Zelle bleibt der Wuchsstoff höchstwahrscheinlich im Protoplasma und kann beim

Transport nicht in die Vakuole übergehen, weil er sonst jedesmal 2 Grenzflächen mehr zu passieren hätte. Da ich nicht glaube, dass das Protoplasma von zwei jungen nebeneinander liegenden Zellen diskontinuierlich ist, dass es also eine Grenzfläche zwischen beiden gibt, so glaube ich auch nicht, dass Permeabilitäts-Änderungen, wenn überhaupt anwesend, irgend einen Einfluss auf die Transportgeschwindigkeit des Wuchsstoffes ausüben können (vergleiche z.B. Brauner 1922 und 1924).

Ich habe auch einige Versuche ausgeführt, um den Transport des Wuchsstoffes durch Koleoptilzylinder zu zeigen. Dazu werden 4 Koleoptilzylinder von genau derselben Länge mit ihren basalen Schnittflächen auf ein Plättchen reinen Agars gesetzt. Oben auf diese Zylinder wird dann ein Agarplättchen mit Wuchsstoff gelegt, und nach einiger Zeit wird das ganze System wieder abgebrochen. Hat man die Länge der Zylinder und die Transportzeit richtig gewählt, so wird man bei der nachherigen Analyse finden, dass ein Teil des Wuchsstoffes des oberen Plättchens ins untere transportiert ist. In der Versuchsreihe 508, 511, 514, 519 und 520 z.B. haben 10 Spitzen während 120 Minuten auf Agar gestanden. Dieser Agar würde sodann eine Krümmung von  $26,0^\circ$  ergeben können, denn 4 Spitzen 120 Min. auf Agar ergeben  $10.4 \pm 0.5$ . Bei einer Transportzeit von 75 Minuten und bei einer Zylinderlänge von 2.3 mm ist im unteren Plättchen gelangt  $10.2 \pm 0.6$ ; im oberen ist übrig  $13.5 \pm 0.7$ ; in den Zylindern ist also verbraucht worden 2.3. Bei einer Zylinderlänge von 4.2 mm sind diese Zahlen:  $5.1 \pm 0.4$ ,  $14.9 \pm 0.4$  und 6.0.

Der Schluss aus diesem Versuch ist erstens, dass *in abgeschnittenen Koleoptilzylindern ein reger Transport des Wuchsstoffes nachzuweisen ist* (eine ungefähre Berechnung hat erwiesen, dass etwa 200 mal mehr Wuchsstoff transportiert wird, als durch einfache Diffusion möglich wäre)... (31) Zweitens, dass *eine gewisse Wuchsstoffmenge, die ungefähr*

der Zylinderlänge entspricht, in den Zylindern verbraucht wird ..... (32)

Aus (31) und (32) ist zu schliessen, dass die Vorstellung Paál's (1919) des Wuchsstofftransports nicht richtig sein kann, weil keine neue Substanz gebildet und nur die ursprüngliche Menge weiter befördert wird.

Aus anderen Versuchsreihen (523—531 und 542—549), die aber keinen quantitativen Wert besitzen, kann geschlossen werden, dass *der Transport des Wuchsstoffes bei invers gestellten Koleoptilzylindern nicht stattfindet, dass er also polar erfolgt* ..... (33)

Denn bei normalem Stand der 2 mm langen Zylinder und 60 Minuten Transportzeit sind die Mengen im oberen und im unteren Plättchen  $9.9 \pm 0.8$  und  $5.3 \pm 0.3$ ; bei inversem Stand sind diese Zahlen  $12.7 \pm 0.9$  (Grenzwinkel) und  $0.2 \pm 0.3$ ; in einem anderen Fall war sogar bei inversem Stande nach 120 Minuten bei einer Zylinderlänge von 2.0 mm gar kein Transport nachweisbar ( $13.2 \pm 0.4$  und  $0.2 \pm 0.3$ ).

#### 8. Die chemische Eigenart des Wuchsstoffes.

Hierüber lässt sich leider nur sehr wenig, und hauptsächlich Negatives, sagen, was aber zu erwarten war. Denn die Menge des Wuchsstoffes, die aus 100 Spitzen während 4 Stunden hinausdiffundiert, ist verschwindend klein und nicht oder kaum nach Verdunstung als Residuum nachweisbar. Und dazu kommt noch, dass dieser Rückstand grösstenteils bestehen wird aus den im Zellsaft gelösten Substanzen. Aus Versuchen van Dillewijn's (1927, S. 565) ist zu entnehmen, dass längere Zeit nach dem Abschneiden von Spitzen noch Elektrolyte aus den Zellen herausdiffundieren. Das ist natürlich auch mit den anderen im Zellsaft gelösten Stoffen wie Zucker, u.s.w. der Fall.

Dass der Wuchsstoff nicht anorganischer Natur ist, kann man als sehr wahrscheinlich betrachten. Denn die Ionen

dieser Stoffe müssen als solche vom Samen oder von den Wurzeln zur Spitze geführt werden; man würde sodann eine Korrelation zwischen Samen und wachsender Zone statt zwischen Spitze und wachsender Zone erwarten. Auch Frl. Seubert (1925) hat bei keinem einzigen anorganischen Stoff eine wachstumsfördernde Wirkung gefunden.

Und schliesslich spricht auch das hohe Molekulargewicht gegen die anorganische Natur des Wuchsstoffes, denn man muss dabei bedenken, dass derselbe löslich ist.

Von speziellen organischen Stoffen kann man sich sehr gut vorstellen, dass sie in der Spitze aus Nahrungsstoffen gebildet werden. Der einzige Weg, um der chemischen Natur dieser Stoffe näher zu kommen, wird wohl sein, alle möglichen reinen organischen Substanzen von einem Molekulargewicht zwischen 300 und 400 auf ihre Wirkung zu prüfen. Dabei soll man nicht mit solchen komplizierten Stoffen wie Diastase oder Speichel anfangen, wie Frl. Seubert (1925) es tut. Denn die wachstumsfördernde Wirkung ist hierbei jedenfalls der Anwesenheit sehr kleiner Mengen irgend einer Verunreinigung zuzuschreiben; die Enzyme selbst sind nämlich unwirksam, da 15 Minuten langes Kochen des Speichels u.s.w. keinen Einfluss auf die Wachstumsförderung ausübt.

Ich habe aber doch noch einige orientierende Reaktionen des Wuchsstoffes untersucht:

1. Reduktion von Fehling. Hierzu werden in der üblichen Weise abgeschnittene Koleoptilspitzen und -zylinder während verschiedenen Zeiten auf Plättchen von Kieselsäure-Gallerte gesetzt. Die Gallerte wird nachher auf ihre reduzierende Wirkung untersucht. Das Resultat ist in Tabelle XVII wiedergegeben.

Die Werte sind das Mittel von verschiedenen Bestimmungen. 0 bezeichnet keine, + ? sehr schwache, + deutliche und ++ starke Reduktion. Aus dieser Tabelle ersieht man, dass die grösste Menge der reduzierenden Stoffe die ersten

TABELLE XVII.

Anzahl Spitzen oder Zylinder.	Zeit auf Gallerte.	Reaktion
10 Spitzen	1 Stunde	+ ?
10 "	1½ ..	+
10 "	5 Minuten nächste Stunde	++
2 Zylinder direkt unter der Spitze		0
2 " 1 cm. " "	1½ Stunde	+
2 " "	1½ "	++
8 " direkt " "	5 Minuten nächste 1½ Stunde	++
		+ ?

5 Minuten nach dem Abschneiden in die Gallerte übergehen. Weil die Zucker diese Reduktion grösstenteils hervorrufen werden, und da diese hauptsächlich im Zellsaft gelöst vorkommen, ist dieses Resultat ganz gut zu verstehen. Der Inhalt der angeschnittenen Zellen wird nämlich gleich beim Aufsetzen austreten. Da die Länge der Zellen in basaler Richtung zunimmt, wird auch die Menge des austretenden Zellsaftes und zu gleicher Zeit die reduzierende Wirkung zunehmen. Wenn man Spitzen längere Zeit auf Agar stehen lässt, so verschwinden die ursprünglich ausgetretenen, reduzierenden Stoffe, sie werden also wieder von den Spitzen aufgenommen (vergl. van Dillewijn, 1927; S. 565). *Die Menge des Wuchsstoffes ist also in keiner Weise der Menge der ausgetretenen reduzierenden Stoffe proportional .....* (34).

2. Diastatische Enzyme. In der Literatur stösst man dann und wann (z.B. Janse 1922) auf theoretischen Erörterungen, in denen das Wachstum zu erklären versucht wird durch eine Spaltung von Stärke in Zucker, die einen höheren osmotischen Wert des Zellsaftes herbeiführt. Zur Erklärung des Wachstums braucht man dann nur eine diastatische Wirksamkeit anzunehmen, und hierin ist auch wohl einer der Gründe zu suchen, warum Fr. Seubert

(1925) gerade die Wirkung von Diastase und Speichel untersucht hat. Darum war es notwendig die Bildung von diastatischen Enzymen in der Koleoptile zu untersuchen. Ihre Bestimmung geschieht, indem Spitzen oder Koleoptilzylinder auf Kieselsäure-Gallerte, der bei ihrer Herstellung etwas Stärkelösung zugefügt ist, gesetzt werden. Mit Iod wird nachher untersucht, ob und wieviel Stärke von der Diastase umgesetzt worden ist.

Von der Ausscheidung der diastatischen Enzyme lässt sich fast dasselbe sagen, als von den reduzierenden Substanzen. Auch sie werden am besten als Inhaltskörper der Zellen angesehen, weil sie grösstenteils während der ersten zehn Minuten nach dem Abschneiden in die Gallerte übergehen. Irgend eine Proportionalität zwischen der Zeit, während welcher die Spitzen auf der Gallerte stehen und der diastatischen Wirksamkeit ist nicht zu finden. Koleoptilzylinder stehen Spitzen nicht nach in der Ausscheidung der Enzyme. Zusammenfassend können wir sagen, dass *ebensowenig wie in (34) hier eine Zusammenhang zwischen der Bildung des Wuchsstoffes und der Ausscheidung der diastatischen Enzyme zu finden ist ..... (35).*

Es bleibt mir jetzt noch übrig die Versuche, die ich über die Photo- und Thermo-Stabilität des Wuchsstoffes angestellt habe, zu besprechen.

Erst kommen die Versuche über den Einfluss des Lichtes auf den isolierten Wuchsstoff, weil die Frage nach diesem Einfluss von Interesse ist für eine nähere Erklärung des Phototropismus, wie auch Lange (1927) das erörtert hat.

Unter diesem Einfluss des Lichtes wird natürlich weisses Licht verstanden, weil die Anwesenheit von rotem Lichte bei den Versuchen nicht zu umgehen ist. Für unseren Zweck genügt das, weil Koleoptilen phototropisch ja fast unempfindlich gegen rotes Licht sind.

Die Versuche sind in folgender Weise ausgeführt worden. Für eine Versuchsreihe wird in einer gewissen Anzahl

von Agarplättchen dieselbe Menge des Wuchsstoffes extrahiert, indem auf alle dieselbe Anzahl von Spitzen gleich lange gesetzt wird. Nachher werden diese Plättchen im vorher beschriebenen Belichtungskasten im Dunkelzimmer bei  $25^{\circ}\text{C}$ . mit verschieden grossen Lichtmengen belichtet. Sodann werden die sich in den Plättchen befindlichen Wuchsstoffmengen mit Hilfe von Reaktionspflanzen analysiert. Tabelle XVIII enthält die Zahlen zweier Versuchsreihen.

TABELLE XVIII.

Agarplättchen mit Wuchsstoff belichtet mit	Versuchsnummer	Krümmung	Versuchsnummer	Krümmung
unbelichtet	397	$8.0 \pm 0.6$	407	$15.2 \pm 1.1$
100 M.K. während 1 Sekunde	398	$7.8 \pm 0.6$	408	$13.7 \pm 0.8$
100 " " 10 "	399	$8.0 \pm 1.2$	409	$14.5 \pm 0.5$
100 " " 100 "	400	$8.3 \pm 0.6$	410	$14.1 \pm 0.6$
100 " " 1000 "	401	$8.0 \pm 0.8$	411	$14.7 \pm 0.6$

Bei der Versuchsreihe 397—401 haben jeweils 8 Spitzen während 65 Min. auf einem Agarplättchen gestanden; bei der Versuchsreihe 407—411 4 Spitzen während 210 Min. Die Belichtung wurde mit einer Argentalampe senkrecht über den Agarplättchen ausgeführt.

Aus dieser Tabelle sieht man, dass die gebrauchten Lichtmengen nicht den geringsten Einfluss auf den Wuchsstoff ausüben. Darum habe ich auch noch ein Paar Versuche mit Tageslicht und ultraviolettem Licht ausgeführt. Aber auch diesem Lichte gegenüber verhält der Wuchsstoff sich vollkommen indifferent. Versuche 198 und 202: Wuchsstoff im Dunkeln: Wuchsstoff 1000 Sek. am Fenster im hellen Tageslicht =  $8.7^{\circ} : 8.1^{\circ}$ ; Versuche 462 und 466 (Grenzwinkel  $19.3^{\circ}$ ) Wuchsstoff im Dunkeln: Wuchsstoff 60 Sek. mit Bogenlicht (4 Amp. in 10 cm Abstand) belichtet =  $12.5^{\circ} \pm 1.1 : 12.8^{\circ} \pm 0.9$ . Das Resultat dieser Versuche

ist also: *der Wuchsstoff ist Licht jeder Intensität und Zusammensetzung gegenüber vollkommen stabil. .... (36).*

Die Erwärmung des Wuchsstoffes in Agar hat mir grössere Schwierigkeiten bereitet, so dass ich eigentlich nur qualitative Resultate verzeichnen kann.

Erst habe ich die Agarplättchen in kleinen Wägeflaschen in warmes Wasser der gewünschten Temperatur untergetaucht. Ein grosser Nachteil dieser Methode ist das Aus trocknen der Agarplättchen bei längerer Erwärmung. Dieser Schwierigkeit kann man aber entgegenkommen, indem auf das ausgetrocknete Plättchen ein Plättchen reinen Agars gelegt wird (Versuch 426). Diese zwei Plättchen werden dann zusammen in 12 Würfel geteilt und so auf 12 Reaktionspflanzen einseitig aufgeklebt. Die so erhaltenen Krümmungen waren: Versuch 425, 1 Min. bei  $60^{\circ}\text{C}$ . erwärmt  $8.3^{\circ} \pm 0.8$ ; Versuch 426, 10 Min. bei  $90^{\circ}\text{C}$ . erwärmt  $7.2^{\circ} \pm 0.6$ ; Versuch 427, Kontrolle, unerwärm.,  $8.2^{\circ} \pm 0.6$ .

Später sind die Agarplättchen in einer anderen Weise erwärmt worden. In ein etwa 0.6 mm dickes Zelluloidplättchen ist ein rechteckiges Loch von derselben Grösse eines Agarplättchens geschnitten. Zum Erwärmen wird letzteres in dieses Loch gelegt, das Zelluloidplättchen wird zwischen zwei paraffinierten Objektgläsern geklemmt und das ganze Gestell in warmes Wasser untergetaucht. Auch diese Methode hat Nachteile, weil kleine Luftbläschen, die beim Erwärmen entstehen, einen Teil des Agars lösen. Versuchsreihe 479—481 (Grenzwinkel  $15.2^{\circ} \pm 0.7$ ) Versuch 479: Agar während 10 Min. erwärmt bei  $92^{\circ}\text{C}$ ., 10-20 % des Agars verloren durch entstehende Luftbläschen, Krümmung  $7.6^{\circ} \pm 0.4^{\circ}$ ; Versuch 480, Kontrolle, nicht erwärmt, Krümmung  $9.2 \pm 0.8$ .

Aus diesen Versuchen möchte ich den Schluss ziehen, dass *Erwärmung auf  $90^{\circ}\text{C}$ . keine Änderung in der Wirksamkeit des Wuchsstoffes hervorruft .... (37).*

Durch diese Versuche ist, noch von dem Molekular-

gewicht abgesehen, die nicht-enzymatische Natur des Wuchsstoffes bewiesen. Fr. Seubert (1925) hatte auch schon bewiesen, dass der wachstumsfördernde Stoff, den sie in Speichel und Diastase nachweisen konnte, hitzebeständig war.

Schliesslich muss ich noch eine Versuchsreihe erwähnen, die auf Anregung von Prof. Dr. L. Baas-Becking und mit ihm zusammen ausgeführt worden ist. Wir haben aus sehr verschiedenen Stoffgruppen Repräsentanten herausgenommen und auf ihre wachstumsregulierende Wirkung untersucht. Alle untersuchten Stoffe haben sich dabei als *völlig wirkungslos* ausgestellt. Untersucht wurden: Aqua dest;  $\text{Na}_3\text{PO}_4$  0.5 %;  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  0.5 %;  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$  0.5 %; Glyzerin 1 %; Stearinsäure; Na-Stearat 0.5 %;  $\text{NH}_4\text{CNS}$  0.5, 0.1 und 0.003 %; Ureum 0.5, 0.1 und 0.003 %; Glykokoll 0.1 und 0.003 %; Kreatin 0.1 und 0.003 %; Coffein, Hippursäure, Guanin und Asparagin gesättigt; Thioureum 0.5 und Hexosebiphosphat 0.01 %.

#### ABSCHNITT IV.

##### ANALYSE UND SYNTHESE DES WACHSTUMS VON INTAKTEN KOLEOPTILEN.

###### 1. Einführung.

Im vorigen Abschnitt habe ich einen der Komponenten des Wachstums analysiert und dabei bin ich zu bestimmten Schlüssen gelangt. Jetzt erhebt sich naturgemäß die Frage, ob diese Resultate nicht zu verwerten sind, um zu einem tieferen Einblick in das Wachstum der Avena-Koleoptile zu gelangen.

Aus meinen Versuchen war hervorgegangen (9), dass das Wachstum der Reaktionspflanzen völlig beschränkt wird von der Menge des Wuchsstoffes. So wurde es sehr wahrscheinlich, dass es bei volliger Abwesenheit des Wuchsstoffes kein Wachstum gibt. Da dieser Satz für die folgenden

Betrachtungen äusserst wichtig ist, bin ich sehr froh, dass ich hier das Resultat von einigen noch nicht publizierten Versuchen von Dolk mitteilen darf. Für diese Freundlichkeit bin ich ihm sehr verpflichtet.

Mit seiner früher beschriebenen Methodik (Dolk 1926) hat er die oben gestreifte Frage durch direkte Wachstumsmessungen untersucht. Er hatte schon gezeigt, dass einmalige Dekapitation das Wachstum stark herabsetzt bis es nach etwa 3 Stunden wieder ansteigt, da eine neue physiologische Spitze entsteht, so dass aufs Neue eine wachstumsfördernde Substanz gebildet wird. Bei seinen jetzt ausgeführten Versuchen hat er seine Pflanzen nach 2 Stunden zum zweiten Male dekapitiert, um jeder Neubildung des Wuchsstoffes (27) vorzubeugen. Das Resultat war, dass das Wachstum immer weiter sank bis fast völliger Wachstumsstierung. Dieser Stillstand konnte nach Belieben aufgehoben werden durch Zufügung von Wuchsstoff. Nach Versuchen von Dolk gibt es also *ohne Wuchsstoff kein Wachstum* ... (38).

Aus diesem Ergebnis, kombiniert mit (9), geht sofort hervor, dass *das Wachstum jeder Zone der Koleoptile der sich dort befindenden Menge des Wuchsstoffes entspricht* .... (39).

Weil das Wachstum der absoluten Menge des Wuchsstoffes proportional ist (3) und weil das Wachstum reversibel bis auf 0 herabgesetzt werden kann (38), muss man schliessen, dass *der Wuchsstoff beim Wachstum aufgebraucht wird und somit verschwindet* ..... (40).

Nach (20) wird der Wuchsstoff nur in der äussersten Spitze gebildet; *hier ist seine Konzentration also am höchsten, während sie basalwärts abnimmt, weil dort kein neuer Stoff gebildet wird und er unterwegs aufgebraucht wird* .... (41).

Aus (39) und (41) wäre nun zu entnehmen, dass die Wachstumsintensität von der Basis nach der Spitze zu ständig zunimmt. Das Wachstum kann aber nicht unbeschränkt zunehmen mit steigender Wuchsstoffmenge, da an einem gewissen Augenblick ein neuer Faktor (im Weiteren

Z. S. M. zu nennen, weil ich weiter unten zeigen werde, dass er wahrscheinlich auf die Menge des Zellstreckungsmaterials beruht) beschränkend wird, wie in (14) gezeigt worden ist. Voraussichtlich wird also die Wachstumsintensität der verschiedenen Zonen der Koleoptile in zwei Gebiete zerfallen. Erstens gibt es von der Spitze an eine Strecke wo der Faktor Z. S. M. beschränkend wirkt, und in einer gewissen Entfernung von der Spitze fängt das zweite Gebiet an, wo der Wuchsstoff das Wachstum beschränkt. Wie diese zwei Gebiete sich zu einander verhalten, wie also die Wachstumsintensität in den einzelnen Fällen sich gestaltet, kann nur durch direkte Messungen bestimmt werden. Darum habe ich die Wachstumsgeschwindigkeit der Zonen eines Avenakeimlings unter verschiedenen Bedingungen untersucht.

## 2. Methodik der Messungen.

In der Literatur sind schon einige derartige Messungen zu finden. Rothert (1893) hat nämlich die Wachstumsverteilung bei verschieden langen *Avena*-Pflanzen gemessen, indem er auf die Koleoptilen 3 mm lange Querzonen markiert, deren Verlängerung nach 24 Stunden bestimmt wird. Da meine eigenen Bestimmungen völlig mit denjenigen Rothert's (Tabelle auf Seite 28) übereinstimmen, brauche ich sie hier nicht näher zu besprechen. Nur will ich seine Schlüsse wiederholen. Bei 12—15 mm langen Keimlingen steigt das Wachstum basalwärts ohne ein Maximum zu erreichen. Bei längeren (18—24 mm) Pflanzen nimmt die Wachstumsintensität von der Spitze bis zum Maximum (etwa 6—9 mm von der Spitze) rapid zu, um dann nur allmälig zu fallen.

Pinkhof (1924) gibt eine Methode zur Messung des Zonenzuwachses, Zahlen gibt er nur für die Wachstumsgeschwindigkeit von einer Zone (2—3 mm von der Spitze) an. Andere Bestimmungen der Wachstumsverteilung be-

ziehen sich auf andere Objekte und sind somit nicht brauchbar für meinen Zweck.

Meine hier mitgeteilten Messungen sind alle im Dunkelzimmer bei 25° C. und 85—90 % Luftfeuchtigkeit ausgeführt worden. Auf die zu messenden Koleoptilen werden in gewissen Abständen ( $\frac{1}{2}$ —2 mm) möglichst feine Tuschemarken angebracht. Bei der von mir gebrauchten Ablesevergrösserung ist es nicht möglich Zonen von genau gleicher Länge zu markieren. Weil ich auch meistens mehrere Messungen an einem Objekt vorgenommen habe, wären die Zonen doch schon bei der zweiten Bestimmung ungleich gross gewesen, so dass ich keinen besonderen Wert auf eine gleichmässige Zonenmarkierung gelegt habe. Ein grosser Nachteil hiervon ist, dass es zeitraubender Umrechnungen bedarf beim Auftragen der Wachstumskurven. Die Ablesungen sind mit einer Horizontallupe (Vergrösserung etwa 10-fach) mit eingebautem Okularmikrometer in gewissen Zeitabständen (2, 6, 8 oder 12 Stunden) ausgeführt worden, wobei die Abstände der oberen Tuschemark-Ränder bestimmt werden. Die Keimlinge werden bei auf-fallendem rotem Lichte gemessen, das obwohl ziemlich stark, keine wahrnehmbaren phototropischen Krümmungen auslöst. Ich unterlasse es die Messresultate in Tabellenform anzuführen, weil sie entweder unübersichtlich (bei genauer Wiedergabe) oder nur annähernd richtig sein würden (bei Interpolierung). Bei der gebrauchten Messmethode kann man die Zahlen der verschiedenen Pflanzen auch nicht ohne Weiteres addieren, weil die Zonen nicht die gleiche Länge haben. Genaue Interpolierung ist unmöglich, da bisweilen die Messungen um einen Mittelwert schwanken, wie die Figur 10a zwischen 8 und 16 mm zeigt. Man würde sich zu leicht durch seine eigene subjektive Auffassung leiten lassen, deshalb reproduziere ich hier nur die Kurven 9, 10, 11 und 12 mit den zugehörigen beobachteten Zahlen. Sie genügen aber, um das Bild, das ich von der

Wachstumsverteilung ungleich langer und unter verschiedenen Umständen gezogenen Pflanzen gewonnen habe, deutlich wiederzugeben. Denn es stellt sich heraus, dass Pflanzen von derselben Länge, die unter den gleichen Bedingungen aufgewachsen sind, oft fast genau dieselbe Wachstumsverteilung ergeben, so dass sich ihre Kurven decken.

### 3. Limitierung des normalen Wachstums durch den Wuchsstoff.

Jetzt werde ich, bevor ich zur Erklärung des ganzen Wachstums übergehe, für einen Fall den Beweis liefern, dass der Wuchsstoff in der normalen Pflanze wirklich das Wachstum der Basis beschränkt. Aus weiter unten mitzu teilenden Versuchen hatte ich den Eindruck bekommen, dass falls die basalen Zonen einer Koleoptile nicht mehr wachsen, die Ursache dieser Erscheinung in der Tatsache zu suchen ist, dass die Konzentration des Wuchsstoffes zu niedrig geworden ist. Um diese Behauptung zu prüfen habe ich die Wachstumsverteilung bei einer ganzen Reihe von *Avena*-Keimlingen verfolgt, und sie so lange wachsen lassen, bis die Basis über eine Länge von 10—20 mm überhaupt nicht mehr wuchs und sich sogar verkürzte (siehe für die Erklärung dieser Erscheinung Seite 88). In dieser Weise hatte ich die Verfügung über normale, nicht mehr wachsende Zellen, die nach der üblichen Vorstellung erwachsen waren, d.h. nicht mehr wachsen können, die aber nach meiner Auffassung durch Mangel an Wuchsstoff ihr Wachstum eingestellt hatten. Von diesen Keimlingen habe ich sodann den oberen wachsenden Teil abgeschnitten, das erste Blatt ausgezogen und auf diesen Stumpf einen Agarwürfel mit Wuchsstoff gelegt \*). Sodann habe ich das

\*) Die Wuchsstoffmenge wurde nicht genau analysiert, weil es mir nur darum zu tun war, qualitativ das erneute Wachstum zu zeigen. Die Würfel erhielt ich, indem ein Agarplättchen, auf dem 7 Spitzen während 4 Stunden gestanden hatten, in 9 Würfel geteilt wurde.

Wachstum während der ersten 3 Stunden nach dem Aufsetzen des Wuchsstoffes gemessen, und nach Ablauf dieser Zeit einen neuen Würfel mit Wuchsstoff aufgesetzt und das Wachstum der folgenden 3 Stunden gemessen. Um die Möglichkeit, dass erneutes Wachstum dieses nicht mehr wachsenden Teiles nur eine Folge der Dekapitation ist, zu prüfen, habe ich bei einer Pflanze diesen Teil ohne Zufügung von Wuchsstoff gemessen. Die Resultate der Messungen habe ich als Mittelwert in Tabelle XIX komprimiert dargestellt.

TABELLE XIX.

Wachstum während	12 St.	3 St.	Dekapitation	3 St.	3 St.
Verlängerung %/oo pro Stunde	10 12.2	— 4.9 — 6.3	mit Wuchsstoff ohne „	6.1 0	6.7 3.2

Das Wachstum habe ich während 15 Stunden verfolgt bevor die Pflanzen dekapitiert wurden. Man sieht daraus, dass die Zonen, die nach Dekapitation verwendet wurden, in den ersten 12 Stunden noch beträchtlich gewachsen sind. Die folgenden 3 Stunden sind sie aber gar nicht mehr gewachsen; die meisten Zonen haben sich sogar verkürzt. Dann habe ich den oberen wachsenden Teil abgeschnitten und auf drei Pflanzen ist ein Agarwürfel mit Wuchsstoff gesetzt; eine andere Pflanze ist nur dekapitiert worden. Das Resultat ist überzeugend: die Stümpfe mit Wuchsstoff fangen sofort wieder zu wachsen an, und bleiben 6 Stunden lange wachsend. Ohne Wuchsstoff zeigt die Pflanze überhaupt kein Wachstum während den ersten 3 Stunden; weil ich aber nach dieser Zeit nicht zum zweiten Male dekapitiert habe, konnte eine physiologische Spitze regeneriert werden. Und so erklärt sich die Tatsache, dass in den zweiten 3 Stunden diese Pflanze wieder etwas gewachsen ist. Aus diesem Versuch können wir schliessen, dass *in einer normalen Koleoptile die basalen Zellen ihr Wachstum einstellen durch*

*Mangel an Wuchsstoff, und dass Zufügung von letzterem aufs neue Wachstum dieser Zellen ermöglicht . . . . . (42).*

Hiermit ist bewiesen worden, dass in der Basis wirklich der Wuchsstoff das Wachstum limitiert. Der erwachsene Zustand einer Zelle ist also sehr relativ; die Zellen haben nicht ihre absolute Endlänge erreicht, nur durch eine gewisse Konjunktur wachsen sie nicht aus. Diese Erscheinung ist wahrscheinlich sehr verbreitet im Pflanzenreich. Denn viele Zellen können bei Gallenbildung sich stark vergrösseren, was sie im normalen Fall nicht tun. Vielleicht wird auch Zerg- und Riesenwuchs in vielen Fällen mit einer Änderung der Wuchsstoffmenge zu erklären sein.

#### 4. Limitierung des normalen Wachstums durch den Faktor Z. S. M.

Nach dem Beweis, dass der Wuchsstoff das Wachstum in der Basis beschränkt, muss jetzt gezeigt werden, dass in der Spitze ein anderer Faktor limitiert. Die einfachste Methode, um diese Behauptung zu prüfen, wird sein, indem in der Spitze eine einseitige Änderung in der Wuchsstoffmenge hervorgerufen wird. Diese Änderung darf dann nicht sofort in einer Krümmung zum Ausdruck kommen, sondern erst in einiger Entfernung von der Spitze, wo der Wuchsstoff zu limitieren anfängt, wird die erste Andeutung einer Krümmung auftreten.

Um die einseitige Änderung des Wuchsstoffes in der Spitze zu erzielen, habe ich diese einseitig belichtet mit 20 oder 1000 M. K. S. In Abschnitt V werde ich beweisen, dass als Folge dieser Belichtung auf der Vorderseite weniger Wuchsstoff basalwärts transportiert wird, als auf der Hinterseite. Durch diese Änderung wird die phototropische Krümmung bedingt. Nach Arisz (1915) fängt die erste sichtbare Krümmung an mit einer Asymmetrie der Spitze. Diese Beobachtung ist aber schon mehrfach bestritten worden (Brauner 1922, Lange 1927). Wegen der Unsicherheit in

dieser Hinsicht habe ich die phototropische Krümmung genau zu verfolgen versucht.

Dazu habe ich eine „Universal-Kinamo“-Filmcamera mit panchromatischem Film benutzt. Die Keimlinge werden nach der Beschreibung von Lundegårdh (1922) und von Buder (1926) als Schattenbilder aufgenommen; der Hintergrund wird von einer mit schwachem rotem Licht belichteten Milchglasplatte gebildet. Der Antrieb der Filmcamera geschieht mittels des neuen intermittierenden Klinostaten de Bouter's (dessen Beschreibung noch stattfinden muss). Diese Methode besitzt den grossen Vorteil, dass die Belichtungszeit verdoppelt wird im Vergleich mit einem gewöhnlichen Klinostaten-Antrieb. Der intermittierende Klinostat wird so reguliert, dass jede zwei Minuten eine ganze Umdrehung erfolgt und der Film also plötzlich um ein Bild weiter gedreht wird (die Klinostatenachse ist mit dem Einzelbildkurbel verbunden).

Die belichteten Keimlinge werden zu 6 oder 7 in einer Reihe vor der Camera aufgestellt und das erste Bild wird schon 1 bis 3 Minuten nach der Belichtung aufgenommen. Die Krümmung wird so während 2 bis 3 Stunden verfolgt. Weil es mir nur um die ersten Krümmungsstadien zu tun war, habe ich die Pflanzen nicht auf dem intermittierenden Klinostaten rotieren lassen. Die Bilder werden nach Entwicklung mit einem Projektionsapparat vergrössert und die Konturen der Keimlinge beim Anfang des Versuches auf einem Papier nachgezeichnet. Sodann werden alle folgenden Bilder projiziert und das gezeichnete Bild wird so gelegt, dass jedesmal dessen Spitze genau mit derjenigen des projizierten Bildes zusammenfällt. Es ist in dieser Weise möglich, sehr genau die sich krümmende Zone aufzudecken. Und wirklich erscheint (bei 25° C. und 91 % Feuchtigkeit) die erste sichtbare Krümmung bei einseitiger Belichtung einer Erdpflanze mit 1000 M. S. K. etwa 3 mm von der Spitze und nach ungefähr

20 Minuten. Bei einer in Wasser gezogenen Reaktionspflanze ist diese Krümmungszone sogar 8—10 mm von der Spitze entfernt und tritt erst 30 Minuten nach einer Belichtung mit 20 M. K. S. zu Tage. Einige genauere Messungen des Krümmungsverlaufes hoffe ich später noch zu publizieren. Hier genügt aber die Feststellung der Tatsache, dass die erste sichtbare Krümmung in einer Entfernung von 3—10 mm der Spitze auftritt. *In der Spitze kann die Menge des Wuchsstoffes die Grösse des Wachstums also nicht bestimmen, letztere wird dagegen limitiert von einem anderen Faktor, den wir Z. S. M. genannt haben* (Seite 66) \*) ..... (43).

### 5. Die Wachstumsverteilungskurven.

Wir haben gesehen, dass es in einer Koleoptile mindestens zwei Faktoren gibt, die die Wachstumsintensität in den verschiedenen Zonen bestimmen. Wir werden jetzt die Frage, ob die ganze Wachstumsverteilung zu erklären ist mit Hilfe dieser zwei Faktoren, näher betrachten. Dazu müssen wir erst die erhaltenen Kurven der Wachstumsintensität besprechen. In diesen Kurven gibt die Abszisse die Zonen von der Spitze an gerechnet in mm, und die Ordinate die Verlängerung der Zonen in einem bestimmten Zeitverlaufe in Hundertstel der ursprünglichen Länge.

An erster Stelle bespreche ich die Kurve, die in Figur 9 abgebildet ist, und die ich als Prototyp der Wachstumsverteilung betrachte. Ich habe viele Kurven erhalten, die dieser sehr ähnlich sind. Ebenso wie die Reaktionspflanzen ist diese Pflanze in Wasser gezogen worden. Von der Spitze an steigt das Wachstum der tiefer liegenden Zonen fast logarithmisch (sehr schön ausgeprägt in der nachher zu besprechenden Kurve a, Figur 10), bis 10 cm von der Spitze an die Kurve einen scharfen Knick zeigt und weiter

\*) Wie sofort gezeigt werden soll, sind diese sich nicht krümmenden Zonen wohl wachstumsfähig.

ziemlich regelmässig sinkt bis zu fast völligem Wachstumstillstand. Auf die Anwesenheit des scharfen Knickes lege ich besonderen Nachdruck; obwohl verschiedene Kurven ihn nicht aufzeigen, so ist er doch bei vielen unverkennbar (siehe auch Figur 11). Denn hier ist wirklich der Fall realisiert, der auf Seite 66 theoretisch schon erwartet wurde, dass nämlich zwei von einander unabhängige Faktoren das Wachstum jeder für sich in einem bestimmten Teil der Koleoptile beschränken.

Bevor ich den Verlauf der einzelnen Kurventeile zu erklären versuche, werde ich erst noch die anderen Kurven



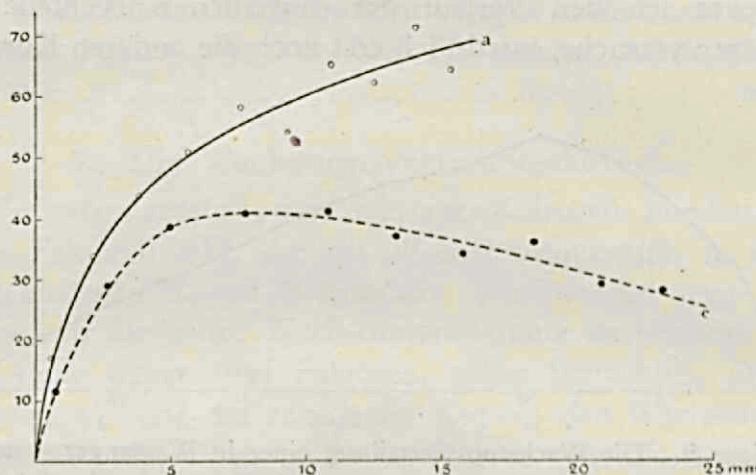
Figur 9. Die Wachstumsverteilung einer in Wasser gezogenen Pflanze. Abszisse: Koleoptilzonen in mm Entfernung der Spitze. Ordinate: Prozentische Verlängerung der Zonen während 8 Stunden.

besprechen. Figur 10 zeigt uns die Wachstumsintensität der einzelnen Zonen von einer 16 mm langen in Erde gezogenen Koleoptile (a) während 8 Stunden; in dieser Zeit hat sie sich um etwa 8 mm verlängert. Dann habe ich von derselben, jetzt aber 24 mm langen Koleoptile (c) die Wachstumsverteilung in den folgenden 8 Stunden gemessen.

Es ist deutlich, dass in der Kurve a nur der Faktor Z.S.M. hervortritt. Dieser Fall liegt bei kürzeren Pflanzen immer vor, je länger sie werden, desto stärker wirkt der andere Faktor (W. = Wuchsstoff) limitierend. So habe ich unter anderen eine Kurve erhalten von einer 20 mm langen in

Erde gezogenen Pflanze, deren erster Verlauf die Kurve a völlig deckt, aber bei 11 mm Entfernung von der Spitze einen scharfen Knick aufzeigt, so dass die Wachstumsintensität von 62 bis auf 44 fällt in den Zonen von 11 bis 20 mm.

Ein wichtiger Unterschied zwischen in Erde und in Wasser gezogenen Pflanzen besteht hierin, dass der Faktor Z.S.M. bei den ersten eine viel grössere Wachstumsgeschwindigkeit zulässt als bei den letzteren. Das ist am Besten bei



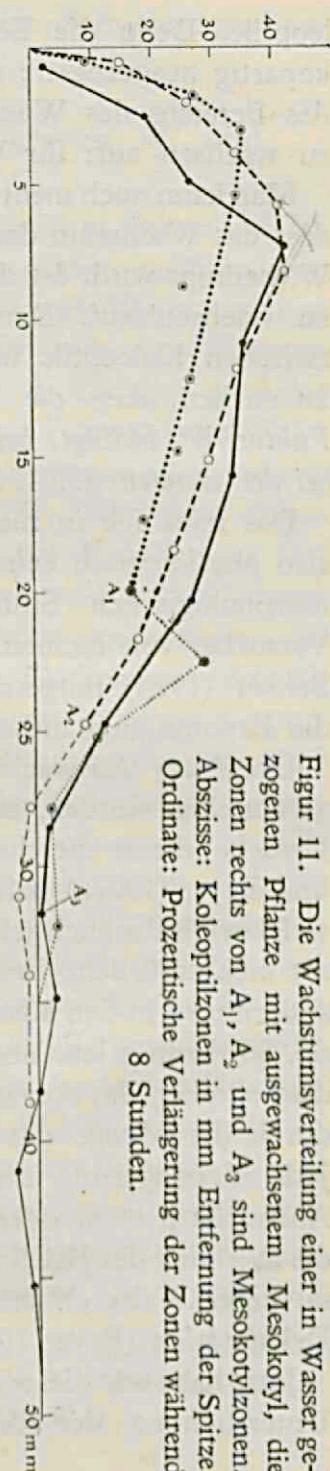
Figur 10. Die Wachstumsverteilung einer Erdpflanze, bei a 16 mm lang, bei b 24 mm lang. Abszisse: Koleoptilzonen in mm Entfernung der Spitze. Ordinate: Prozentische Verlängerung der Zonen während 8 Stunden.

kurzen Pflanzen zu sehen, da bei ihnen nur der Faktor Z.S.M. limitiert. Hier erreichen die in Wasser gezogenen Pflanzen während 8 Stunden nie eine Verlängerung von 50 %, meistens ist sie nur 40—45 %. Pflanzen, die in Erde gezogen sind, weisen bei derselben Länge eine Zonenverlängerung von 60—70 % auf.

Schliesslich betrachten wir Figur 11. Sie ist hergestellt nach Messungen an einer in Wasser gezogenen Pflanze, deren Mesokotyl stark ausgewachsen war (bei der ersten

Messung: Koleoptillänge 20 mm, Mesokotyl 15 mm lang). Die erste Messung ist ausgeführt worden während eines Wachstums der Koleoptile von 20 mm bis 25 mm in 8 Stunden (punktierter Linie), die zweite Kurve (unterbrochene Linie) gilt für das Wachstum von 25 mm bis 32 mm wieder in 8 Stunden, während die ausgezogene Kurve das Wachstum in den letzten 8 Stunden, von 32 mm bis 38 mm angibt. Die Punkte  $A_1$ ,  $A_2$  und  $A_3$  markieren jedesmal die Stelle wo die Koleoptile in das Mesokotyl übergeht; die Wachstumskurve des Mesokotyls ist dünner gezeichnet worden.

Es fällt auf, dass die drei Kurven im Grossen und Ganzen gleich und gleichförmig sind, so dass alle drei denselben „Oberflächeninhalt“ haben. Der Faktor Z.S.M. ist nur kurz zu verfolgen, wegen der relativ grossen Länge der Pflanze; ein etwaiger Einfluss der Länge auf diesen Faktor wird also kaum aus diesen Kurven abzuleiten sein. Beim Faktor W. lässt sich gar kein Einfluss der Länge beobachten. Das ist, sehr auffallend aber leicht verständlich, wenn man (42) in Betracht zieht; das Wachstum wird also rein physiologisch bedingt und ist ganz unabhängig von der Morphologie und Anatomie der Ko-



Figur 11. Die Wachstumsverteilung einer in Wasser gezogenen Pflanze mit ausgewachsenem Mesokotyl, die Zonen rechts von  $A_1$ ,  $A_2$  und  $A_3$  sind Mesokotylzonen. Abszisse: Koleoptilzonen in mm Entfernung der Spitze. Ordinate: Prozentische Verlängerung der Zonen während 8 Stunden.

leoptile. Denn die Zonen werden vom Wuchsstoff teleskopartig ausgezogen; sobald sie in der Weise ausserhalb des Bereichs des Wuchsstoffes gekommen sind, hören sie zu wachsen auf; ihr Wachstum scheint sodann fixiert.

Man kann noch mehr aus der Figur 11 folgern. Man sieht, dass das Wachstum des Mesokotyls auch durch den Faktor W. bedingt wird. Ist dieser nicht mehr da, so hört es auch zu wachsen auf. Der einzige physiologische Unterschied zwischen Koleoptile und Mesokotyl ist in der Tatsache zu suchen, dass *die Wachstumsgeschwindigkeit, durch den Faktor W. bedingt, bei letzterem 2—3 Mal stärker ist als bei der erstener* ..... (44).

Das habe ich in mehreren Fällen beobachtet. Man soll also physiologisch keine zu starke Trennung dieser beiden morphologischen Einheiten durchführen. Phototropische Versuche, von meinem Vater über die Versuche von Fr. Bakker (1924) mitgeteilt, haben für Paniceen-Keimlingen die Berechtigung dieses Satzes schon dargetan.

Über das Auswachsen des Mesokotyls ist schon viel geschrieben worden, und fast jeder Autor hat eine andere Ursache dieser Erscheinung entdeckt. Nur Pisek (1926) und Beyer (1927a) haben in jüngster Zeit die Ansicht, zu welcher ich also auch gelangt bin, vertreten, dass das Auswachsen eine natürliche Erscheinung, das man aber durch Veränderungen in den äusseren Bedingungen herabsetzen kann, sei. Ich kann es jetzt noch etwas schärfer definieren als Beyer, dass nämlich das Auswachsen des Mesokotyls bedingt wird durch die Menge des Wuchsstoffes, die dorthin gelangt. Jede Verringerung der Wuchsstoffmenge wird also sein Auswachsen mehr oder weniger verhindern. So kann auch die Wirkung der Belichtung der keimenden Samen vielleicht in dieser Weise erklärt werden, sowie auch die Folge der Dekapitation (Beyer 1927a).

Jetzt habe ich die wichtigsten Tatsachen, die ich bei der Untersuchung der Wachstumsintensität gefunden habe,

besprochen und kann hieran einige Betrachtungen anknüpfen.

#### 6. Nähere Betrachtung der Faktoren W. und Z. S. M.

Erst werden wir uns eingehender mit dem Faktor Z.S.M. beschäftigen. Dieser Faktor ist der einzige nachweisbare, der das vom Wuchsstoff zu induzierende Wachstum von intakten Koleoptilen nur innerhalb gewisser Grenzen möglich macht (43). Bei dekapitierter Keimlingen wird das Wachstum auch von irgend einem Faktor beschränkt, so dass in meinen Versuchen ein gewisser Grenzwinkel nicht überschritten werden kann (14). Wie oben schon erwähnt, steigt der Faktor Z.S.M. bei Erdpflanzen viel höher als bei in Wasser gezogenen, während in (18) gezeigt worden ist, dass auch der Grenzwinkel bei ersteren viel grösser ist. Hieraus geht hervor, dass *die Erscheinungen, die in beiden Fällen die einzige nachweisbaren „limiting factors“ der Wirkung des Wuchsstoffes darstellen, im Grunde gleich sind*, weil sie in derselben Weise von der Kultur der Pflanzen abhängen ..... (45).

Es ist nicht schwierig, eine wahrscheinliche Ursache dieser Erscheinung zu geben. Denn das Wachstum einer Zelle wird doch in erster Linie bedingt durch die Anwesenheit einer bestimmten Menge von organischen und anorganischen Stoffen, die das Plasma, die Zellwand und die osmotisch wirksamen Stoffe bilden<sup>1)</sup>. Ausserdem braucht die wachsende Zelle natürlich viel Wasser, das aber bei meinen Versuchen bei 91—92 % Luftfeuchtigkeit in genügender Menge den Zellen zur Verfügung steht, weil gerade bei dem Punkt die Pflanzen zu guttieren anfangen. Und sonst ist die Saugkraft der Zellen genügend gross, um

<sup>1)</sup> Hierzu kommen vielleicht noch Stoffe spezifischer Natur, die in bestimmten Organen oder Zellen (wie in den Wurzeln) gebildet werden und die für das Wachstum notwendig sind.

jede gewünschte Menge Wasser aufzunehmen (im Gegen-  
satz zur Auffassung Priestley's 1926, 1927) Durch obige  
Betrachtung kommt man zum Schlusse, dass die oben  
genannten Stoffe, die man am Besten unter dem Namen  
Zellstreckungsmaterial (Z.S.M.) zusammenfasst, erst nach  
den wachsenden Zellen geführt werden müssen, bevor das  
Wachstum realisierbar ist. Dieser Nährstoffstrom kann  
nur vom Endosperm oder von den Wurzeln herrühren,  
so dass man eine Korrelation zwischen der wachsenden  
Zone und dem Samen erwarten muss. Diese Korrelation ist  
auch wirklich von Beyer (1925) für Avena nachgewiesen  
worden. Wir können also schliessen, dass der Faktor Z.S.M.  
wirklich auf die Ernährung der wachsenden Zellen zurück-  
zuführen ist.

Wie schon eher besprochen wurde, muss der Transport  
des Wuchsstoffes und mutatis mutandis auch des Zell-  
streckungsmaterials hauptsächlich von der Protoplasma-  
strömung bedingt sein, sonst ist die grosse Transportge-  
schwindigkeit nicht zu erklären. Die Zellwände würden  
diesem Transport die grössten Schwierigkeiten bereiten.  
Die Länge der Zellen nimmt in allen Geweben der Koleop-  
tile nach der Spitze zu ab (genaue Messungen der Paren-  
chymzellen von Zea-Koleoptilen liegen von Frl. Tetley  
und Priestley (1927) vor). Die Transportgeschwindigkeit  
wird also nach der Spitze zu plötzlich viel kleiner werden  
und schliesslich nur Bruchteile der ursprünglichen Ge-  
schwindigkeit betragen. Stellt man sich jetzt vor, wie die  
Verteilung des Zellstreckungsmaterials über die Zellen  
der Koleoptile sich gestaltet, so ist voraussichtlich nach  
dieser Vorstellung *die höchste Konzentration nahe beim  
Samen zu finden, und sie nimmt erst nur wenig und in der  
Nähe der Spitze immer stärker ab*, so dass wir wirklich zu  
einer theoretischen Verteilung des Zellstreckungsmaterials  
kommen, die qualitativ völlig übereinstimmt mit der  
gefundenen ..... (46).

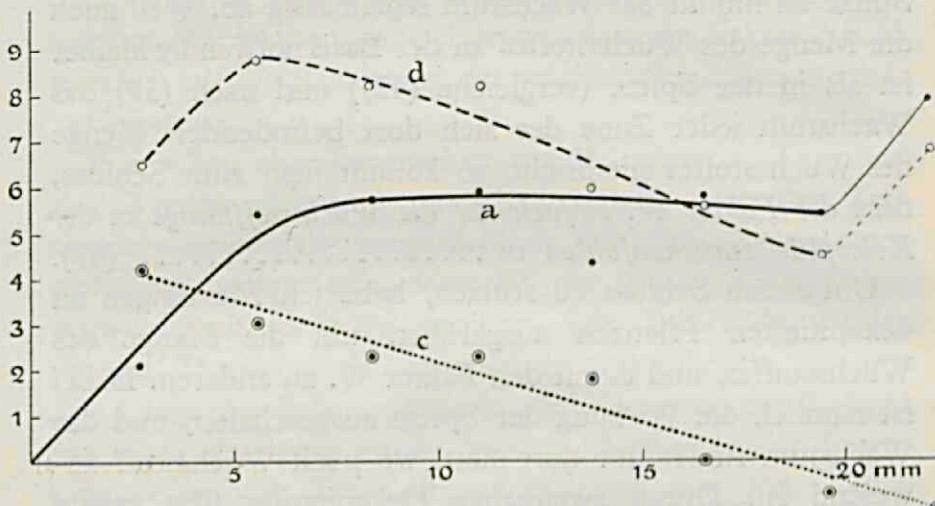
Hier kann vielleicht noch einmal darauf hingewiesen werden, dass die Verteilung des Wassers in der Koleoptile nie den Verlauf der Kurve des Faktors Z.S.M. erklären kann.

Der Faktor W. muss jetzt etwas näher betrachtet werden. In (41) ist schon im Voraus etwas über seinen Verlauf gesagt worden, dass er nämlich in der Spitze am Grössten sein würde und nach der Basis allmählig abnehmen würde. Und wir können sagen, dass bei längeren Pflanzen diese Ansicht völlig bestätigt worden ist. Denn von 3—8 mm von der Spitze an nimmt das Wachstum regelmässig ab. Weil auch die Menge des Wuchsstoffes an der Basis notwendig kleiner ist als in der Spitze (vergleiche (42)) und nach (39) das Wachstum jeder Zone der sich dort befindenden Menge des Wuchsstoffes entspricht, so kommt man zum Schluss, dass *der Faktor W. einfach auf die Wuchsstoffmenge in der Koleoptile zurückzuführen ist* ..... (47).

Um diesen Schluss zu stützen, habe ich Messungen an dekapitierten Pflanzen ausgeführt, um die Menge des Wuchsstoffes, und damit den Faktor W. zu ändern. Dabei ist nämlich die Wirkung der Spitze ausgeschaltet, und das Wachstum findet nur dort statt, wo noch Wuchsstoff anwesend ist. Durch zweimalige Dekapitation (das zweite Mal 2 Stunden nach der ersten) habe ich jede Neubildung von Wuchsstoff während der ersten 4 Stunden ausgeschaltet. Von diesen Pflanzen ist dann die Wachstumsverteilung gemessen worden. Eine der Messungen ist in Figur 12 graphisch dargestellt. Die Linie a (gezogen) gibt das Wachstum während den ersten 2 Stunden nach Dekapitation wieder. Die Linie c (punktiert) zeigt die Wachstumsverteilung während den zweiten 2 Stunden und die Kurve d (gestrichelt gezeichnet) stellt das gesamte Wachstum während 4 Stunden dar. Bei der Interpretation dieser Kurven werden wir das Wachstum der Zonen, mehr als 20 mm von der Spitze entfernt, vorläufig nicht betrachten, weil

das sich nur auf das Mesokotyl bezieht. Die Kurve d zeigt uns die Verteilung des Wuchsstoffes in der Koleoptile, wenn man an einem bestimmten Augenblick jede Neubildung unmöglich macht. Das erste Stück zeigt noch etwas vom Faktor Z.S.M. Aber von da an fällt die Kurve regelmässig und verläuft im selben Sinne als der Faktor W., wie wir erwarteten. *Die Menge des Wuchsstoffes, die an einem bestimmten Augenblick in den Zonen einer Koleoptile anwesend ist, ist also dem Faktor W. proportional* ..... (47a).

Ich bin noch nicht soweit, dass ich durch meine Ver-



Figur 12. Die Wachstumsverteilung einer dekapitierten in Wasser gezogenen Pflanze; a während der ersten zwei Stunden nach Dekapitation; b während der zweiten zwei Stunden; c während dieser 4 Stunden zusammen.

Abszisse: Koleoptilzonen in mm Entfernung der Spitze.  
Ordinate: Prozentische Verlängerung der Zonen während 2 oder 4 Stunden.

suche ein abgeschlossenes Bild geben kann. Warum nämlich die Kurve a von 5—20 mm nahezu parallel zur Abscisse verläuft, ist nicht ohne Hilfshypothesen zu erklären. Denn eigentlich hätte sie dort schon fallen müssen, weil der Faktor W. abnimmt und dieser doch höchstwahrscheinlich

schon beschränkend wirkt. Das Steigen von der Spitze an muss natürlich mittels der Beschränkung des Wachstums durch den Faktor Z.S.M. erklärt werden. Die Kurve c scheint mir völlig erklärlich, den Wuchsstoff als „limiting factor“ aufgefasst, denn es ist nur sehr wenig von diesem übrig.

Schliesslich können wir noch sagen, dass das Wachstum des Mesokotyls wirklich, wie in (43) schon gefolgert wurde, bei einer geringeren Wuchsstoffmenge stärker ist als dasjenige der Koleoptile.

Die Form der Wachstumskurven, die Dolk (1926) nach ein und zweimaliger Dekapitation erhielt, könnte mit Hilfe der oben angeführten Versuche erklärt werden. Weil ich aber über zu wenig Messungen verfüge, werde ich das nicht versuchen.

Es besteht noch ein anderer Grund, um die Behauptung, der Faktor W. sei von der Menge des Wuchsstoffes und nicht etwa von einem anderen inneren, das Auswachsen bestimmenden Faktor bedingt, zu stützen. In (19) habe ich für einen Fall gezeigt, dass die Länge der Pflanzen keinen Einfluss auf die Bildung des Wuchsstoffes in der Spitze ausübt. Folglich wird auch bei längeren Pflanzen, sobald der Wuchsstoff beschränkt, das Totalwachstum sich kaum ändern. Betrachtet man die Figuren 9, 10 c und 11, dann fällt es sofort auf, dass der Inhalt der Wachstumskurven (also das Totalwachstum) ungefähr derselbe ist in den verschiedenen Fällen, sei es, dass die Pflanzen mit ihren Wurzeln in Erde oder in Wasser gezogen worden sind (vergleiche hierzu (17)). Diese Angaben stimmen aber nicht mit denjenigen Sierp's (1918), Koningsberger's (1922) und Frl. Tetley und Priestley's (1927) über die grosse Periode im Wachstum überein. Sie finden alle ein ausgeprägtes Optimum im Wachstum bei einer bestimmten Länge und es gibt keine horizontale Strecke in ihren Kurven. Ich habe aber bei Pflanzen, die im Auxanometer Koningsberger's

(1922) wachsen oft beobachtet, dass es Pflanzen gibt, die eine sehr lange Zeit regelmässig dieselbe Wachstums geschwindigkeit aufweisen. Individuell sind die Pflanzen wenigstens verschieden in ihrer grossen Periode. Eine teilweise Erklärung von obigem Widerspruch ist wohl zu geben.

An erster Stelle wird nach der oben angeführten Auf fassung des Wachstums, dasselbe erst steigen bei Verlänge rung der Pflanze, weil es wohl genügend Wuchsstoff gibt, aber die Zonen nicht schneller wachsen können durch den Faktor Z.S.M. Je länger die Pflanze wird, je mehr Zonen werden eine gewisse Wachstumsgeschwindigkeit aufweisen und desto grösser wird das Wachstum. Es ist in dem Augen blick, wo der Wuchsstoff beschränkend wird ein Über schuss von diesem in der Pflanze vorhanden, weil ja nicht alles aufgebraucht worden ist. Bald sinkt aber das Wachstum bis auf einen der Bildung des Wuchsstoffes entsprechenden Wert. Das ist der Fall bei einer Länge von ungefähr 20 mm. Ist in diesem Augenblick das Mesokotyl noch im Wachstum begriffen, so wird das nach und nach aufhören zu wachsen und in dieser Weise sinkt das Totalwachstum auch (43). Und schliesslich will ich nicht in Abrede stellen, dass von etwa 40—50 mm Länge an entweder die Bildung des Wuchsstoffes herabgesetzt wird oder letzterer das Wachstum nicht mehr gleich stark beeinflusst. Für letztere Auf fassung würde die allerdings nicht bewiesene Tatsache sprechen, dass längere Pflanzen eine kleinere Krümmung geben bei einseitigem Aufsetzen von Agar mit Wuchsstoff (23). Und schliesslich besitzen meine Wachstumsverteilungs-Messungen auch keinen absoluten Wert.

Es gibt aber jedenfalls auch Pflanzen, die ihr Wachstum schon eher einstellen. Nimmt man also den Mittelwert von verschiedenen Pflanzen, so ist es bei der individuellen Variabilität kaum möglich in der grossen Periode eine Strecke aufzufinden, wo das Wachstum sich bei veränderter

Länge nicht ändert. Aus dem Vorhergehenden sieht man jedenfalls, dass es noch eingehender Untersuchungen bedarf, um die grosse Periode durch den Wuchsstoff und den Faktor Z.S.M. zu erklären. An der Möglichkeit einer solchen Erklärung zweifle ich aber nicht. Nur soll man das Wachstum vom Mesokotyl ausschliessen und die individuellen Bestimmungen, ohne Mittelwertberechnungen, benutzen.

### 7. Die Anwendung obiger Erklärung des Wachstums auf andere Objekte.

Es besteht natürlich die Frage, wiefern die an *Avena* gewöhnlichen Ansichten über die Gründe der Wachstumsverteilung auch weitere Gültigkeit besitzen. Da liegen an erster Stelle die Wachstumsmessungen an *Secale*-Keimlingen von Bünning (1927) vor. Auf den ersten Blick scheinen die Verhältnisse dort ganz anders zu sein. *Secale* weist bei längeren Keimlingen nämlich nur eine sehr kurze stark wachsende Zone auf, bei 24 mm langen Pflanzen z.B. 11 bis 15 mm von der Spitze. Nach beiden Seiten fällt das Wachstum der Zonen rapid fast auf Null. Verwundet man den Keimling einseitig unterhalb oder oberhalb der wachsenden Zone, so treten in beiden Fällen starke Krümmungen dieser Zone auf. Obwohl Bünning eine Erklärung dieser Krümmungen durch Korrelationsstörungen ablehnt, so glaube ich dennoch, dass sie am Einfachsten durch diese erklärt werden. Bünning stützt sich dabei auf Wachstumsmessungen an gereizten Koleoptilen; diese stimmen aber gar nicht mit den beobachteten Krümmungen. Nach den Wachstumsmessungen soll die Flanke, wo sich der Einschnitt befindet, stärker gewachsen sein als die abgekehrte Flanke, während sie in Wirklichkeit weniger gewachsen ist (siehe Krümmungen auf Seite 451 und Wachstumsmessungen auf Seite 441 und 442). Scheinbar sind vorläufig entweder die Verhältnisse bei einseitigem Einschnitt zu verwickelt oder die Messungsmethode ist unzuver-

lässig<sup>1)</sup>). Bünning hat auch gar nicht darauf geachtet, dass an Wundflächen von (wenigstens Avena-) Koleoptilen eine Regeneration einer physiologischen Spitze auftritt (Dolk 1926, Frl. Tendeloo 1927). Um jetzt wieder auf die Korrelationsstörungen zurückzukommen, so machen die Krümmungen es sehr wahrscheinlich, dass es sowohl eine Korrelation zwischen Spitze als zwischen Basis und wachsender Zone gibt. Der Fall ist also vollkommen vergleichbar mit Avena, mit dem Unterschied, dass die zwei Faktoren schneller auf einander einwirken und eher verschwinden; wo sie zusammenkommen, findet ein explosionsartiges Wachstum statt.

Bei anderen oberirdischen Organen (ich schliesse das Wurzelwachstum aus, dabei sind die Verhältnisse anders, weil in der wachsenden Zone Zellvermehrung stattfindet) mit Spitzenwachstum liegen ähnliche Verhältnisse wie bei der Avena-Koleoptile vor. Auch dort beruht das stärkste Wachstum auf Zellstreckung, nicht auf Zellvermehrung. Es ist unmöglich hier alle Angaben über die Wachstumsverteilung bei Stengeln, Blütenstielen u.s.w. zu besprechen. Aber bei vielen Objekten hat man eine ähnliche Verteilung wie bei Avena gefunden, wo also in einiger Entfernung von der Spitze die wachsende Zone ein Maximum zeigt. Dieses Wachstum wird in derselben Weise mittels 2 Faktoren zu erklären sein. Der eine Faktor, die wachstumsfördernde Wirkung der Spitze (Blüten, Knospen u.s.w.) ist bei diesem Prozess schon gut bekannt (Söding 1926). Aber auch Angaben über Wachstumssistierung bei solchen Stengeln, wenn sie von der Pflanze abgetrennt werden, sind ziemlich verbreitet.

Dieser Parallelismus zwischen Avena-Koleoptile und Blütenstiel scheint nach den jüngsten (unveröffentlichten)

<sup>1)</sup> Bei der Wachstumsverteilung der Koleoptile, auf Seite 445 angeführt, ist z. B. die maximale Verlängerung in der Zone V zu finden, während sie nach der Tabelle auf Seite 437 in der Zone II hätte liegen müssen.

Untersuchungen in dem Utrechter Institut noch viel weiter zu gehen. Es ist Frl. Uyldert nämlich gelungen mit dem Wuchsstoff von *Avena* das Wachstum von den dekapitierteren Blütenstielen von *Bellis perennis* wieder zu beschleunigen. Nach Cholodny (1926) wird das Wachstum von *Lupinus*-Hypokotylen von einem aus *Zea*-Koleoptilspitzen diffundierenden Stoff angeregt. Und schliesslich scheint es nach den Untersuchungen von Stark (1921) und Stark und Drechsel (1922), dass das Wachstum von Koleoptilstümpfen von Gramineen durch Spitzen von anderen Arten und Gattungen beeinflusst wird. Weil es wahrscheinlich *nur* wachstumsfördernde Stoffe gibt (51) ist der Wuchsstoff (auch bei den Gramineen-Keimlingen) nicht spezifisch<sup>1)</sup>. .... (48).

Als Leitungsbahnen für den Wuchsstoff können wir im allgemeinen mit Frl. Kastens (1924) die Siebröhren annehmen. Ich glaube aber, dass die Siebröhren oder das Leptom *nie* Wuchsstoff bilden werden.

Die Versuche von Beyer (1925) und Cholodny (1926) weisen sehr stark in dieser Richtung. Wird nämlich das Leptom bei *Lupinus*-Hypokotylen weggeschnitten, so wachsen die übrig gebliebenen Zylinder erheblich weniger als intakte isolierte Hypokotylen. Koleoptilen bilden eine Ausnahme, weil ihr Leptom kaum ausgebildet ist.

#### 8. Die inneren Vorgänge beim Wachstum.

Am Ende dieses Abschnittes möchte ich die Vorstellung, die ich mir von den inneren Vorgängen in der Zelle beim

<sup>1)</sup> Ich vermute, dass die Unterschiedsempfindlichkeit der Stümpfe für gereizte Spitzen anderer Arten u.s.w., von Stark aufgedeckt, zuzuschreiben ist: erstens dem mehr oder weniger guten Anschluss der Spitzen an den Stümpfen, der die Anzahl der gekrümmten Pflanzen wesentlich beeinflusst (siehe Seite 29), zweitens der Menge des gebildeten Wuchsstoffes in jeder Spitze und drittens der verschiedener Empfindlichkeit der Spitzen für Licht.

Wachstum gemacht habe, wiedergeben. Dieser Teil meiner Arbeit ist rein theoretisch, und nicht durch direkte Versuche gestützt, wie sonst in diesem und im vorigen Abschnitt. Und dieser Teil soll nur zeigen, wie ich mir den Weg zur weiteren Analyse vorstelle.

Über die Physiologie des Zellwachstums bei der höheren Pflanze wissen wir noch wenig. Die meisten Untersuchungen sind an einzelligen oder fadenförmigen niederen Organismen ausgeführt worden wegen der einfachen Beobachtungsmöglichkeit und wegen der (wahrscheinlichen) Einfachheit der Vorgänge im Vergleich mit den höheren Pflanzen. Einige der neuesten Arbeiten sind diejenigen von Baas-Becking (1926) und Baas-Becking and Baker (1926) über *Spirogyra*. Aber in diesem Falle hat man neben- und durcheinander Zellwachstum und Zellteilung. Und das ist der Fall bei vielen anderen niederen Organismen. Das Wachstum der *Avena*-Koleoptile ist ziemlich einfach zu nennen im Vergleich mit *Spirogyra*, weil es nur durch Zellstreckung zu Stande kommt. Ich glaube, dass bei *Avena* das auf Zellstreckung beruhende Wachstum prinzipiell nicht diskontinuierlich ist; in der Hinsicht bin ich also anderer Meinung wie Baas-Becking (1926), denn mit dem Auxanometer von Koningsberger (1922) ist praktisch keine Periodizität zu entdecken.

Als die wichtigste Ursache des Wachstums soll man nach Sachs (1874) und de Vries (1877) den Druck, den der Zellinhalt auf die Zellwand ausübt, betrachten. Die Tatsache, dass bei wachsenden Zellen die Zellwand immer bis zur Elastizitätsgrenze gedehnt ist, wie es die Theorie von Sachs verlangt, hat Lepeschkin (1907) für einen Fall, wenn es auch nicht einwandfrei war, nachgewiesen (bei *Spirogyra*).

Weiter hat Overbeck (1926) eine Überdehnung der Zellwände bei normalen sich im Wachstum befindenden Zellen überzeugend bewiesen. Auch Ursprung und Blum (1924) kamen bei geotropisch gekrümmten Wurzeln zu

diesem Ergebnis. Dieser Auffassung gegenüber stehen die Ansichten von Pfeffer (1893), der ein aktives Wandwachstum als Ursache der Verlängerung von Pflanzenorganen annimmt. Wie aber Overbeck (1926) schon gezeigt hat, ist diese Schlussfolgerung Pfeffer's nicht zwingend. Meiner Meinung nach besteht die Theorie von Sachs, insbesondere durch die Versuche von Overbeck (1926), zu Recht. Darum möchte ich diese zusammen mit den Versuchen von Ursprung und Blum (1924) noch genauer betrachten und sie, in etwas anderer Weise dargestellt, für die Erklärung der Wuchsstoffwirkung verwerten. Nach (9) wird das Wachstum der Avenazelle quantitativ beherrscht von der Wuchsstoffmenge; ohne Wuchsstoff gibt es kein Wachstum (38). Wachstum ist in diesem Falle also sekundär und der nicht-wachsende Zustand primär. Die Versuche der oben genannten Autore sind nun deswegen so wichtig für mich, weil sie vollkommen vergleichbare Zellen zum Teil im nicht oder kaum wachsenden Zustand (konkave Seite der geotropisch gekrümmten Wurzel) und zum Teil im stark wachsenden Zustand (konvexe Seite) untersuchen.

Vergleichen wir jetzt den primären Zustand (kein Wachstum) mit dem sekundären, so sehen wir folgende Unterschiede. Der osmotische Wert des Zellinhaltes ist bei beiden ungefähr gleich, vielleicht bei letzterem sogar etwas kleiner. Das Wachstum wird also nicht von einer Erhöhung des osmotischen Druckes erzielt. Die Verhältnisse sind sogar umgekehrt: bei der wachsende Zelle ist der Turgordruck am kleinsten, die Saugkraft der Zelle ist meistens hoch und wesentlich höher als bei der nicht-wachsende Zelle. Hieraus ist zu schliessen, dass der Wanddruck stark abnimmt beim Wachstum, die Zellwand wird viel dehnbarer. Ursprung und Blum (1924) haben diesen Schluss durch direkte Messungen bestätigt, wie schon viele Autoren es vor ihnen an anderen Objekten getan hatten. Und Overbeck (1926) macht es sehr wahrscheinlich, dass

diese Dehnbarkeit rein passiv ist, und nicht, wie Pfeffer und zum Teil Ursprung und Blum meinen, aktiv. In dieser Weise lässt sich die Verteilung der osmotischen Werte und der Saugkraft in einem normal wachsenden Organ zwanglos erklären. Als notwendiger Schluss aus obiger Vorstellung des Wachstums, und zu gleicher Zeit als Vervollständigung komme ich dazu, den Wuchsstoff als Ursache der Überdehnung der Zellwand anzunehmen. *Der Wuchsstoff erhöht also die Dehnbarkeit der Zellwand, derart, dass letztere plastisch von dem osmotischen Druck des Zellsafes überdehnt und irreversibel verlängert wird* ..... (49).

Zu gleicher Zeit muss aber vorausgesetzt werden, dass fortwährend genügend osmotisches Material in der Zelle gebildet wird, damit der osmotische Druck nicht zu weit herabgesetzt wird. Für diese Voraussetzung gibt es aber eine gute Stütze. Wird nämlich die Menge des Wuchsstoffes in einer Zelle zu klein und wächst sie nicht mehr in der Länge, so fängt sie an sich zu verkürzen (siehe z.B. Figur 11). Diese Verkürzung kann viele Stunden lange anhalten. Für diese Erscheinung könnte man verschiedene Erklärungen aufstellen. Erstens könnte der osmotische Wert des Zellsafes sinken, so dass die Wand weniger ausgedehnt wird und folglich sich verkürzt. Dann würde die Koleoptile aber erschlaffen müssen, und das Gegenteil ist der Fall. Die Ursache muss also gerade in einer Erhöhung des Turgors gesucht werden, durch welche die stark in die Länge gewachsene Zelle mehr oder weniger die Kugelform anzunehmen bestrebt ist und sich in dieser Weise verkürzt. Für die Wurzelverkürzung hat de Vries (1879) eine ähnliche Erklärung gegeben. Diese Turgorerhöhung kann geschehen, indem die Saugkraft der Zelle ursprünglich ziemlich hoch ist und die Zelle allmählig mehr Wasser aufnimmt. Die in Betracht kommende Wassermenge ist aber so gering, dass sie innerhalb einer bis zwei Stunden aufgenommen werden könnte, weil den Zellen ja genügend

Wasser zur Verfügung steht. Es bleibt also nur die Möglichkeit übrig, dass es *fortwährend eine Neubildung von osmotischen Substanzen in einer Zelle gibt*, die nicht aufhört sobald die Zelle durch Mangel an Wuchsstoff nicht mehr in die Länge wächst ..... (50).

Wie versteht sich aber die Vorstellung der Wirkung des Wuchsstoffes auf die Zellwand mit unserer jetzigen Kenntnis des Baus der Zellwand? Frey (1926) hat einwandfrei bewiesen, dass die ausgewachsene Zellwand aus Zellulose-Mizellen, die in einer intermizellaren Substanz eingelagert sind, besteht. Wie man sich letztere Substanz auch vorstellt, die Zellulose-Mizellen werden erst nach und nach in diese Substanz eingelagert (die junge Zellwand gibt sogar keine Zellulose-Reaktion, vgl. Ziegenspeck (1925). Die Mizellen sind auch nicht verwachsen. Nach Frey ist es also sehr gut möglich, dass der Wuchsstoff nur die Elastizität der intermizellaren Substanz ändert. Die eventuell schon gebildeten Mizellen bewegen sich dann aneinander entlang und der mizellare Bau der Zellwand braucht keine Diskontinuität im Wachstum hervorzurufen.

Obwohl man noch nicht genügend unterrichtet ist über die chemische Zusammensetzung der jungen wachsenden Zellwand, so ist man doch allgemein der Ansicht, dass sie von nur wenigen Stoffen aufgebaut wird, welche Stoffe bei allen höheren Pflanzen ungefähr dieselben sind (Pektin, Zellulose; vielleicht Hemizellulosen und Fette). Die Tatsache, dass der Wuchsstoff nicht spezifisch ist (48), steht hiermit in gutem Einklang; es wäre sehr schwierig, sich die Wirkung einer einzigen Substanz auf sonst grundverschiedenen Zellen vorzustellen, weil das Resultat in allen Fällen ja dasselbe ist.

Eigentlich hätte ich schon eher, bei der Besprechung der Versuche von Dolk (Seite 65) einen Abstecher machen müssen. Er kann aber hier erfolgen. Gibt es nämlich wachstumshemmende Stoffe? Früher wurde das ganz allgemein

angenommen. Aber nach und nach wird diese Frage für spezielle Fälle verneint. Paál (1919) war der erste der alle von ihm untersuchten Krümmungen (traumato-und phototropischen) mit einer Störung in der Zufuhr von wachstumsbeschleunigenden Stoffen erklärte. Gegen diese Auffassung haben sich Stark und viele andre erhoben, da sie die Existenz von wachstumshemmenden Stoffen annehmen. Beyer (1925) und Frl. Tendeloo (1927) haben aber jede Mitwirkung von wachstumshemmenden Stoffen beim zu Stande kommen von traumatotropischen Krümmungen abgelehnt. Frl. Gorter (1927) hat für eine Reihe von Stoffen, die als wachstumshemmend betrachtet wurden, bewiesen, dass sie das Wachstum primär nicht beeinflussen. Und jetzt zeigt sich (38), dass es primär kein Wachstum gibt. Erst wenn Wuchsstoff da ist, kann eine Koleoptile wachsen. Primär kann das Wachstum also nicht gehemmt werden. Das ist nur möglich, wenn der Wuchsstoff entweder nicht mehr gebildet, oder vernichtet, oder seine Wirkung auf die Zelle unmöglich gemacht wird. *Jede Wachstumshemmung ist also sekundär, weil sie die Anwesenheit von Wuchsstoff voraussetzt und nach unseren heutigen Kenntnissen liegen überhaupt keine Gründe vor, sie anders als durch eine Verringerung der Wuchsstoffmenge zu erklären.....(51).*

## ABSCHNITT V.

### DIE ROLLE DES WUCHSSTOFFES BEIM PHOTOTROPISMUS.

#### 1. Einführung.

In diesem Abschnitt werden wir uns beschäftigen mit der Änderung, welche die Bildung und der Transport des Wuchsstoffes unter dem Einfluss des Lichtes erleidet. Meine Versuche über den Wuchsstoff hatten anfänglich den Zweck, eine Erklärung des Phototropismus experimentell zu begründen. Während der Versuche verlegte sich

das Problem aber mehr und mehr in die Richtung des normalen Wachstums, so dass die phototropischen Fragen in den Hintergrund gerieten. Jedoch scheinen mir die erzielten Resultate wichtig in zweierlei Hinsicht. Erstens zeigen sie, dass die Methode zur Extraktion des Wuchsstoffes auch zur Analyse von abnormalen Wachstumsvorgängen, wie tropistischen Krümmungen, brauchbar ist und in verhältnismässig leichter Weise zur Erzielung zwingender Schlüsse führt. Und zweitens glaube ich, dass die Versuche, wenn auch nicht vollständig, auf verschiedene viel umstrittene Fragen ein neues Licht werfen.

## 2. Die Erklärung der Lichtwachstumsreaktion (Spitzenreaktion).

Ich werde anfangen mit der Besprechung der Lichtwachstumsreaktion. Diese ist bei Avena schon von zahlreichen Forschern untersucht worden; ich brauche hier aber nur die Arbeit van Dillewijn's (1927) zu berücksichtigen, weil sie weitaus die beste Analyse dieser Erscheinung enthält, und auch weil seine Versuchsbedingungen am Meisten den meinigen entsprechen. Die einschlägige Literatur ist bei ihm nachzulesen.

Ich vermutete (Went 1925) und van Dillewijn (1927) nimmt auch an, dass die Spitzenreaktion (= lange Reaktion) zu Stande kommt durch eine Änderung in der gebildeten oder nach unten transportiert werdenden Menge des Wuchsstoffes, infolge einer Belichtung der Spitze. Mit der Möglichkeit, dass der gebildete Wuchsstoff durch das Licht geändert wird, braucht nicht gerechnet zu werden (vergleiche (36)). Die obige Behauptung ist jetzt der direkten Analyse zugänglich und ich werde meine diesbezüglichen Versuche hier anführen.

Erst einige Worte über die gebrauchte Methodik. Die Hauptsache ist schon in Abschnitt II beschrieben worden. Die Pflanzen werden aber vor Dekapitation im Belichtungs-

kasten (Seite 22) von oben her belichtet mit 100 M.K. 10 Sekunden lang. Aus meinen vorläufigen Versuchen (Went 1926) war hervorgegangen, dass diese Lichtmenge eine Verringerung der extrahierten Wuchsstoffmenge hervorruft. Sofort nach Belichtung, oder erst eine Stunde später werden die Spitzen wie üblich abgeschnitten und auf ein Agarplättchen gesetzt. Nachdem sie hierauf einige Zeit ( $\frac{1}{2}$ —1 Stunde) gestanden haben, werden sie auf ein Plättchen reinen Agars übertragen, und event. wird diese Behandlung nochmals wiederholt. Die Wuchsstoffmenge wird wie

TABELLE XX.

Versuchsnummer	Spitzen-Anzahl	Zeit auf Agar	Zeitdauer nach der Belichtung	Krümmung	Umrechnung für 20 Spitzen 30 Min auf Agar	Mittelwert
285	10	61 Min.	unbelichtet	$9.4 \pm 0.6$	100	
283	20	30 "	erste halbe Stunde	$7.4 \pm 0.7$	73	
284	20	30 "	zweite "	$8.9 \pm 0.9$	88	
286	20	30 "	dritte "	$9.5 \pm 0.7$	94	
310	20	34 "	unbelichtet	$11.7 \pm 0.8$	100	100
308	20	30 "	erste halbe Stunde	$7.9 \pm 0.7$	75	72
312	20	30 "	zweite "	$8.0 \pm 0.8$	76	88
316	20	30 "	dritte "	$8.2 \pm 0.7$	78	87
326	10	60 "	unbelichtet	$10.5 \pm 0.5$	100	
324	20	31 "	erste halbe Stunde	$7.9 \pm 0.9$	67	
329	20	30 "	zweite "	$11.4 \pm 1.2$	100	
331	20	31 "	dritte "	$10.4 \pm 1.4$	88	

gewöhnlich mittels 12 Reaktionspflanzen analysiert. Die Versuchsergebnisse sind in den Tabellen XX und XXI zusammengestellt. Um einen Mittelwert aus diesen Zahlen zu berechnen, habe ich die Wuchsstoffmenge, die aus unbelichteten Spitzen hinausdiffundiert gleich 100 gestellt. Die Umrechnungen habe ich alle mit Berücksichtigung der in Abschnitt III erhaltenen Resultate vorgenommen. Tabelle XX enthält die Resultate von drei Versuchsreihen.

Bei allen drei wird die aus unbelichteten Spitzen diffundierende Wuchsstoffmenge verglichen mit denjenigen, die von 13 bis 43, von 43 bis 73 und von 73 bis 103 Minuten nach vertikaler Belichtung während 10 Sekunden mit 100 M.K. aus einer gewissen Anzahl von Spitzen diffundieren.

TABELLE XXI.

Versuchsreihen 297-301, 320-322, 350-352 und 355-359.	Unbelichtet	Belichtet			nach 1 Stunde dekapiert
		erste Stunde	zweite Stunde		
10 Spitzen 60 Min. auf Agar	Krümmung	11.7 ± 0.8	7.8 ± 0.4	10.8 ± 0.8	(1.2 ± 0.5*)
	umgerechnet	100	67	92	
10 Spitzen 62 Min. auf Agar	Krümmung	9.0 ± 0.6	7.2 ± 0.4		8.5 ± 0.4
	umgerechnet	100	80		94
10 Spitzen 45 Min. auf Agar	Krümmung	9.4 ± 0.5	8.8 ± 0.8		
	umgerechnet	100	93		
10 Spitzen 45 Min. auf Agar	Krümmung	7.3 ± 0.7	6.2 ± 0.4		
	umgerechnet	100	85		
Mittelwert		100	82	92	94

In der Tabelle XXI betragen die Extraktionszeiten 1 Stunde, also das doppelte der vorigen Tabelle. Belichtung ebenfalls mit 1000 M.K.S. Auch hier sind zum Teil dieselben Spitzen, nachdem sie eine Stunde auf Agar gestanden haben, auf ein neues Agarplättchen übertragen, auf dem sie nochmals 1 Stunde stehen bleiben. Bei zwei Versuchsreihen liess ich die Spitzen erst eine Stunde an der Pflanze um sie erst die darauf folgende Stunde auf Agar zu extrahieren.

In den beiden letzten Tabellen wird es auffallen, dass die einzelnen Versuchsreihen bisweilen beträchtliche Unterschiede aufweisen, im Gegensatz zu den Resultaten im dritten Abschnitt angeführt, wo immer eine vollkommene qualitative Übereinstimmung zwischen den verschiedenen Ver-

\*) Wuchsstoff offenbar beim Aufbewahren durch Bakterien vernichtet.

suchsreihen gefunden wird. Diese Unterschiede sind also nicht etwa eine Andeutung einer mangelhaften Methodik, sondern sie sind die Ausserung einer grossen Variabilität der nach Belichtung auftretenden Erscheinungen. Das kann aber nicht Wunder nehmen, wenn man einmal die quantitativen Resultate der Analyse der Lichtwachstumsreaktion betrachtet. Sogar bei van Dillewijn (1927) wird es auffallen, dass die Reaktionen nach Spitzenbelichtung meistens schwanken. Nehmen wir z.B. seine Tabellen 79 und 80, die 6 Spitzenreaktionen nach Belichtung der äussersten Spitze mit  $10 \times 80$  M.K.S. geben, also mit einer Lichtmenge, die der von mir gebrauchten entspricht. Zur Vergleichung der Reaktionen gebrauche ich die Wachstumsverzögerung während der ersten und der ersten 3 Stunden nach Belichtung; die Verzögerung beträgt in den einzelnen Fällen: 50, 100, 140, 150, 160, 180 in einer Stunde und 500, 600, 670, 750, 780 und 940 in 3 Stunden. Diese Unterschiede sind ganz gewiss keinen Versuchsfehlern zuzuschreiben, sondern sie sind, wie bei mir, eine Ausserung der Variabilität der Lichtwachstumsreaktion nach Spitzenbelichtung.

Die Resultate, in den Tabellen XX und XXI festgelegt, sind aber qualitativ, und in groben Zügen quantitativ brauchbar. Zur Verdeutlichung habe ich sie in Figur 13 graphisch dargestellt. Dabei sind die Zahlen der dritten und vierten Spalte in Tabelle XXI zusammengezählt. Denn offenbar ist die Menge des Wuchsstoffes, die während der zweiten Stunde hinausdiffundiert, dieselbe, unabhängig davon, ob die Spitzen nach Belichtung die erste Stunde auf Agar stehen oder an der Pflanze gelassen werden.

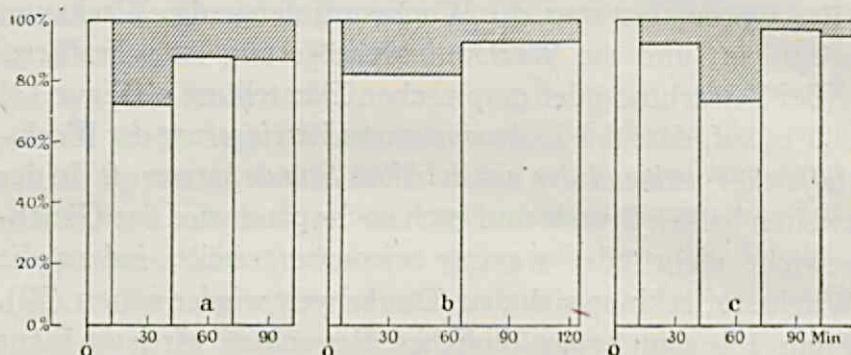
Die Figuren a und b sind so gezeichnet, dass die aus unbelichteten Spitzen hinausdiffundierende Wuchsstoffmenge gleich 100 abgebildet ist. Die nach Belichtung aufgefangenen Wuchsstoffmengen sind in zeitlicher Reihenfolge eingetragen. Die ersten 5 bis 10 Minuten, die zwischen

Belichtung und Aufsetzen auf Agar verstreichen, ist die Wuchsstoffmenge noch gleich 100 eingezeichnet. Das Defizit an Wuchsstoff ist schraffiert worden. Zum Vergleich habe ich die Lichtwachstumsreaktion (Figur c) bei  $25^{\circ}$  nach 3-seitiger Belichtung der Spitze mit 500 M.K.S. (aus Went 1925, Figur 4) in derselben Weise dargestellt \*). Hier wurde aber statt der Wuchsstoffmenge das Wachstum gebraucht, und die Wachstumsverzögerung ist schraffiert.

Bei Betrachtung der graphischen Darstellung a (Figur 13) fällt es auf, dass *das Licht eine starke Verringerung der Wuchsstoffmenge während der ersten halben Stunde hervorruft*. In der zweiten halben Stunde und auch noch später wird das Gleichgewicht mehr oder weniger wiederhergestellt, indem die Wuchsstoffbildung sich dem Dunkelwert wieder nähert (52). Figur 13b zeigt etwas ähnliches. Betrachten wir jetzt Figur 13c, dann sehen wir sofort, dass die Wachstumsverzögerung von derselben Größenordnung ist wie die Verringerung der Wuchsstoffmenge, und dass diese zwei Lichtwirkungen nur einen zeitlichen Unterschied aufweisen. Die Erklärung dieser Erscheinung ist höchst einfach. Wir können sagen, dass das Licht primär eine Verringerung des aus der Spitze hinausdiffundierenden Wuchsstoffes hervorruft. Diese Änderung äussert sich nicht sofort in einer Wachstumsverzögerung, weil in der Spitze das Wachstum ja nicht von der Wuchsstoffmenge beschränkt wird. Hat die Änderung sich aber weiter nach unten fortgepflanzt, und das Gebiet wo der Wuchsstoff limitiert, erreicht, so wird sie sich äussern in einer Wachstumsverzögerung. Die Figur

\*) Ich habe einige Kontrollversuche angestellt, ob eine Belichtung von oben her mit einer 2-seitigen vergleichbar ist. Das könnte man wirklich aus der Versuchsreihe 375—378 schliessen, denn Belichtung 2-seitig mit 10 Sek  $\times$  100 MK gibt  $7.2 \pm 0.4$  und Belichtung von oben her mit 20 Sek  $\times$  100 MK gibt  $8.2 \pm 1.0$ . Deutlicher ist es aber aus den weiter anzuführenden Versuchen mit einseitiger Belichtung zu ersehen (57).

13a ist also nichts anderes als eine verfrüht registrierte Lichtwachstumsreaktion. Meiner Meinung nach ist also in den obigen Zeilen der Beweis erbracht, dass die *Lichtwachstumsreaktion nach Spitzenbelichtung eine Folge ist von einer vom Licht induzierten Verringerung der aus der Spitze hinausdiffundierenden Wuchsstoffmenge* ..... (53).



Figur 13. a und b: Einfluss der Belichtung auf die extrahierte Wuchsstoffmenge; c derselbe auf das Wachstum. Schraffiert: Wuchsstoffdefizit oder Wachstumsverzögerung. Abszisse: Zeit in Minuten nach der Belichtung. Ordinate: Prozente der extrahierten Wuchsstoffmenge oder des Wachstums nach Belichtung.

100% = Wuchsstoffmenge oder Wachstum im Dunkeln.

### 3. Die Wachstumsänderungskurve und die Theorie von Blaauw.

Wir haben gerade die Lichtwachstumsreaktion als eine Funktion der Bildung des Wuchsstoffes kennen gelernt, und es muss jetzt natürlich geprüft werden, inwiefern die Wachstumsverzögerungskurve von de Sande Bakhuyzen's (1920) oder die Wachstumsänderungskurve von Dillewijn's (1927) auch mit der Analyse des Wuchsstoffes verständlich sind. Ursprünglich hatte ich mich vorgestellt diese Kurve genau auszuarbeiten. Denn falls die Theorie von Blaauw (1914) für die Spitzenreaktion richtig ist, und die phototropische Krümmung wirklich auf die Differenz der Lichtwachstumsreaktionen der opponierten Flanken beruht, wären die phototropischen Stimmungserscheinungen und

das „Reizmengengesetz“ in schönster Weise aus den Änderungen in der Bildung des Wuchsstoffes unter dem Einfluss des Lichtes zu erklären gewesen \*). Dann wäre aber auch eine extreme quantitative Übereinstimmung zwischen den Wuchsstoffmengen, die in verschiedenen Versuchen bei einer gewissen Lichtmenge gebildet werden, zu erwarten. Wie die Tabellen XX und XXI aber zeigen ist dem nicht so, das Defizit an Wuchsstoff nach Belichtung schwankt von 7 % bis 33 %. Diese Tatsache machte mich skeptisch der Theorie von Blaauw gegenüber. Da kam noch etwas anderes hinzu. Ich hatte nämlich versucht (Went 1926) aus den Wuchsstoffmengen, die nach Belichtung mit verschiedenen Lichtdosen in den Agar diffundieren, die Wachstumsänderungskurve zu konstruieren. Ich war sehr erstaunt, als es mir nicht gelang die Resultate meiner vorläufigen Mitteilung in diesem Punkt zu reproduzieren. Denn ich war nicht im Stande eine Vermehrung des Wuchsstoffes bei Belichtung mit grösseren Lichtmengen (5.000—500.000 M.K.S.) nachzuweisen. Jedesmal bekam ich andere Wachstumsänderungskurven, die aber darin eine Ähnlichkeit aufwiesen, dass keine sich bei 10.000 bis 100.000 M.K.S. über den Dunkelwert erhob. Ich habe dann Versuche bei niedrigeren Temperaturen (16° und 20°) ausgeführt. Die Resultate waren aber so veränderlich, dass ich die Versuche nicht weiter fortgesetzt habe, denn offenbar gab es unbekannte Faktoren, die diese Veränderlichkeit veranlassten. Darum unterlasse ich auch die genaue Mitteilung der Versuchsergebnisse.

Zu gleicher Zeit habe ich versucht, um aus der Wachstumsänderungskurve von van Dillewijn (1927) die Krümmung bei einer einseitigen Belichtung mit z.B. 800 M.K.S. quantitativ zu berechnen. Und merkwürdigerweise bin ich

\*) Van de Sande Bakhuyzen (1920) hat umgekehrt seine Wachstumsverzögerungskurve aus den nach einseitiger Belichtung auftretenden Krümmungen und den Stimmungerscheinungen abgeleitet.

zum Schlusse gelangt, dass sogar bei einer Konstellation, so günstig wie nur möglich für die Theorie von Blaauw, die errechnete Krümmung um viele Male hinter der wirklich auftretenden zurück bleibt.

Eine Berechnung unter Benutzung meiner eigenen Zahlen führt zum selben Schluss. Denn angenommen, dass die Hinterseite der Spitze bei einseitiger Belichtung mit 1000 M.K.S. (in 10 Sekunden zugeführt) gar kein Licht empfängt, und also die normale Wuchsstoffmenge bildet, und die Vorderseite die maximale Verringerung bei der oben genannten Lichtmenge gibt, wie sie in den Tabellen XX und XXI angeführt wird, so kann man daraus die resultierende Krümmung berechnen. Gesetzt, dass das Wachstum einer Koleoptile 2.4 mm während 2 Stunden bei der Bildung der normalen Wuchsstoffmenge beträgt, dann würde

in diesen zwei Stunden die Vorderseite nur  $\frac{83}{100} \times 2.4 = 2.0$

mm (nach Tabelle XX) oder  $\frac{87}{100} \times 2.4 = 2.1$  mm (nach

Tabelle XXI) gewachsen sein, falls wirklich die ganze Wuchsstoffverringerung sich in einer Wachstumsverzögerung kennbar gemacht hat, was keineswegs der Fall zu sein braucht. Der Krümmungswinkel ( $\alpha$ ) einer Koleoptile wird bestimmt durch die Wachstumsdifferenz ( $l_x - l_v$ ) der konkaven und der konvexen Seite und durch ihren Durchmesser ( $d$ ), der 1.4 mm beträgt. Denn

$$2 \pi d \times \frac{\alpha}{360} = l_x - l_v$$

In unserem Falle ist also

$$2 \pi \times 1.4 \times \frac{\alpha}{360} = 2.4 - 2.0 \text{ oder } = 2.4 - 2.1$$

$$\alpha = 16.3^\circ \text{ oder } \alpha = 12.2^\circ$$

Wir können mit Sicherheit sagen, dass diese errechneten Werte um einige Male zu hoch sind, weil wir den Licht-

abfall in der Spitze unendlich gross angenommen haben;

bei einem Lichtabfall von  $\frac{4}{5}$  bis  $\frac{1}{10}$  in der Spitze (wie Lund-

gårdh 1922 annimmt) würden die Krümmungen wahrscheinlich nur ein viertel bis ein vierzigstel der hier berechneten betragen. Und dennoch sind diese Krümmungen von  $16.3^\circ$  und  $12.2^\circ$  3 bis 4 Mal zu klein, denn Versuche im Dunkelzimmer bei  $25^\circ$  C. ergaben Krümmungen von intakten Koleoptilen von  $48^\circ$ , 2 Stunden nach der einseitigen Belichtung mit 1000 M.K.S. Man sieht also: in dem untersuchten Falle kann die Theorie von Blaauw die phototropischen Krümmungen nicht quantitativ erklären. Diese Tatsache ist nicht neu; sie ist von vielen Forschern schon ausgesprochen und von einigen mit Zahlen belegt worden. Zu diesen letzteren rechne ich in erster Linie Pisek (1926) und Beyer (1927b). Eine Übersicht über den heutigen Stand der Blaauw'schen Theorie ist bei Brauner (1927) zu finden. Die Kritik Brauner's auf die Versuche von Pisek (1926) ist aber unrichtig, weil das Wachstum der oberen 14 mm nur einen Teil des Totalwachstums beträgt (in meiner

Figur 10 z.B. nur  $\frac{5}{9}$ ). Auch die Kritik van Dillewijn's (1927)

gegen Pisek ist nicht stichhaltig. Natürlich würde Pisek mit der gebrauchten Methodik keine Lichtwachstumsreaktion bestimmen können, was ja nicht seine Absicht war. Aber er hätte wohl die Wachstumsdifferenz der Vorder- und Hinterseite einer sich krümmenden Koleoptile finden müssen, und diese hat er eben nicht gefunden. Darum ist seine Schlussfolgerung, dass die Blaauw'sche Theorie in seinem Falle keine Gültigkeit besitzt, völlig berechtigt.

Auch Beyer (1927b) hat in letzter Zeit in einem Falle einen einwandfreien Beweis gegen die Theorie von Blaauw erbracht. Ausgenommen den Fall von Brauner (1922), in dem aber die Berechnung der auftretenden Krümmung

unrichtig ist, hat sich bei jeder quantitativen Prüfung der Theorie von Blaauw eine Disproportionalität zwischen berechneter und wirklicher Krümmung ergeben. Ich komme also gleich Pisek und Beyer zum Schluss, dass *die in der Spitze induzierte phototropische Krümmung von Avena nicht allein als Folge der verschiedenen Lichtintensität in den reagierenden Hälften auftritt* ..... (54).

#### 4. Die Erklärung der phototropischen Krümmung.

Das obige Ergebnis ist durchaus negativ. Jetzt wissen wir noch immer nicht, wie die phototropische Krümmung denn eigentlich zu Stande kommt. Es ist aber möglich, diese Frage mittels der Analyse der Wuchsstoffmenge zu lösen. Denn ohne Wuchsstoff gibt es kein Wachstum (38) und letzteres ist der Wuchsstoffmenge proportional (9). Ausgenommen für den Fall, dass die Menge des Zellstreckungsmaterials einseitig geändert wird, was sich aber zuerst in der Nähe der Basis kennbar machen würde. *Demnach müsste also jede Krümmung<sup>1)</sup> hervorgerufen werden durch eine ein oder zweiseitige Änderung in der normalen Wuchsstoffmenge, welche sich sonst an der Krümmungsstelle befindet* ..... (55).

Diese Änderung muss in den untersuchten Fällen (von 20—1000 M.K.S.) immer in der Spitze induziert sein, weil der Effekt der Belichtung derselbe bleibt, wenn nur die äusserste Spitze belichtet wird. *Die phototropische Krümmung muss also notwendig beruhen auf eine in der Spitze durch einseitige Belichtung hervorgerufenen Änderung in der Bildung oder der Transportrichtung des Wuchsstoffes* .... (56).

Diese Behauptung (56) ist einer näheren Prüfung zugänglich. Dazu habe ich die Menge des Wuchsstoffes,

---

<sup>1)</sup> Auch diejenigen Krümmungen, die veranlasst werden durch Änderungen in dem osmotischen Wert des Zellsaftes, sind ausgeschlossen; meiner Meinung nach sind diese aber selten; vermutlich sind gewisse thigmotrope Krümmungen unter sie zu rechnen.

welche an der Licht- und diejenige welche an der Schattenflanke aus der Spitze hinausdiffundiert, gesondert aufgefangen. Das geschieht indem die Spitzen einseitig belichteter Pflanzen abgeschnitten und derart auf zwei Agarplättchen gestellt werden, dass ihre Lichtflanke auf dem einen und ihre Schattenflanke auf dem anderen Plättchen steht. Die Plättchen haben eine längliche Form (etwa  $2 \times 12$  mm) und sind mittels eines Glimmerplättchens voneinander getrennt, das so weit aus der Unterlage emporragt, dass es genau dieselbe Höhe wie die Agarplättchen hat. Obwohl es in dieser Weise nicht möglich ist jede Diffusion vom einen zum anderen Agarplättchen zu umgehen, so sind die Resultate doch jedenfalls qualitativ brauchbar. Und quantitativ sind sie zu verwerten, wenn man nur daran denkt, dass die wirklichen Unterschiede zwischen den Wuchsstoffmengen der Licht- und der Schattenflanke höchstens noch grösser sind als die gefundenen, während ihre Summe dieselbe bleibt.

Ich kann es unterlassen, mein Zahlenmaterial ausführlich zu publizieren, eben weil es keinen absoluten Wert besitzt; im Folgenden werde ich nur die Umrechnungen geben. Letztere sind in der folgenden Weise ausgeführt worden: die Menge des Wuchsstoffes, die aus unbelichteten Spitzen innerhalb einer bestimmten Zeit extrahiert wird, ist gleich 100 gesetzt. Sodann wird die Menge, die aus der Vorder-sowohl als aus der Hinterseite einer gleichen Spitzenanzahl hinausdiffundiert auf diesen Wert bezogen. Die Zahlen sind also vergleichbar mit denjenigen der Tabellen XX und XXI; sie sind zusammengestellt in der Tabelle XXII. In der zweiten Spalte ist außerdem die Zeit, welche die Spitzen auf den zwei Agarplättchen gestanden haben, angegeben.

Die folgenden Resultate können verzeichnet werden:  
Erstens ist die gesammte Wuchsstoffmenge, die aus einseitig belichteten Spitzen kommt ungefähr diejenige, welche sich

aus den Tabellen XX und XXI bei einer Extraktionszeit von 84 Min. bei senkrechter Belichtung berechnen lässt (82 und 83); die individuelle Variabilität ist sogar dieselbe. *Die Bildung des Wuchsstoffes wird durch einseitige also nicht anders als durch senkrechte Belichtung beeinflusst .... (57).*

Zweitens ist die Wuchsstoffmenge, die an der Schattenflanke hinausdiffundiert stets grösser als diejenige, welche aus

TABELLE XXII.

Versuchsnummer	Unbelichtet	Belichtet 1000 M. K. S.			
		Zeit auf Agar	Lichtflanke	Schattenflanke	Summe
360—363	100	70 Min.	38	57	95
364—367	100	60 „	26	51	77
368—374	100	90 „	6	62	68
379—381	100	80 „	32	60	92
383—388	100	122 „	33	57	90
Mittelwert	100	84 Min.	27	57	84

*Dunkelspitzen an dieser Seite aufgefangen werden kann (im Mittel 57 gegen 50)..... (58).*

*Drittens gelangt nur 54 % des Dunkelwertes des Wuchsstoffes an die Lichtseite .....* (59).

Aus (57), (58) und (59) lässt sich die merkwürdige Tatsache ableiten, dass die Totalmenge des Wuchsstoffes, die nach einseitiger Belichtung gebildet wird, in einer typischen Weise über die Licht- und Schattenflanke verteilt wird. Die gebildete Menge wird nämlich hauptsächlich der Schattenflanke zugeführt, so dass an der Lichtseite nur wenig übrig bleibt. Auch wenn man eine Stunde nach der einseitigen Belichtung die Differenz der zwei Flanken bestimmt, so findet man sehr beträchtliche Unterschiede. In der Versuchsreihe 389—394 z.B. sind 12 Spitzen einseitig mit  $1 \times 100$  M.K.S. belichtet; direkt darauf sind die Spitzen abgeschnitten und mit ihrer Licht- und Dunkelflanke auf 2 verschiedene Agarplättchen gesetzt. 75 Minuten

später sind sie auf zwei neue Agarplättchen übertragen worden. Tabelle XXIII gibt die erhaltenen Krümmungen.

Man sieht, dass sogar 2 Stunden nach der Belichtung der einseitige Transport des Wuchsstoffes noch in vollem Gang ist. Die Tatsache, dass die phototropische Krümmung viele Stunden nach der Belichtung noch stärker wird, ist hiermit auch erklärt.

TABELLE XXIII.

Belichtet mit 100 M. K. S.	Lichtflanke	Dunkelflanke	Summe
erste 75 Min.	6.8 ± 0.4	9.6 ± 0.8	16.4
zweite 75 „	1.8 ± 0.8	15.0 ± 1.0	16.8

Es ist schon gefolgert worden (54), dass die phototropische Krümmung nicht als direkte Folge der verschiedenen Lichtintensitäten in der Spitze auftreten kann. Jetzt gibt es noch zwei Möglichkeiten. Erstens kann der Lichtabfall, also der Intensitätsunterschied, bestimmend sein (Darwin 1880, Nienburg 1918, Buder 1920) und zweitens wäre die Lichtrichtung als Ursache der phototropischen Krümmung zu betrachten (Lundegårdh 1919, 1922). Die Versuche, die Lundegårdh selber aber für seine Auffassung anführt sind nicht überzeugend, und die Versuche Buder's (1920) sprechen ganz entschieden gegen die Lichtrichtung. *Wir müssen also annehmen, dass durch den Lichtabfall in der Spitze der Wuchsstoffstrom, der sonst allseitig gleichmäßig basalwärts verläuft, abgelenkt wird und in der jetzt induzierten Richtung eine Zeit lang weiter geht .....* (60).

Weil der Wuchsstoffstrom in der Koleoptile jedoch sehr stark polar ist (33), kann es nicht Wunder nehmen, dass die Polarität in der Spitze auch besteht und dort durch das Licht beeinflusst wird. Dieses Resultat lässt sich gut mit demjenigen von Sierp und Seybold (1926) und besonders mit demjenigen Lange's (1927) in Einklang bringen. Betrachtet man in Lange's Arbeit Figur 10, und vergleicht

diese mit Figur 9, so sieht man, dass im oberen soliden Teil der Koleoptilspitze (von  $200 \mu$ ) die Lichtempfindlichkeit nicht in demselben Mass abnimmt als in den weiteren Zonen. In den verschiedenen Zonen dieses Teils wird aber auch der seitliche Transport des Wuchsstoffes ungefähr demselben Widerstand begegnen.

Im Anschluss an die Resultate der Tabellen XXII und XXIII, welche die seitliche Änderung der Wuchsstoffmenge bei 1000 und 100 M.K.S. geben, habe ich Pflanzen einseitig mit 20 M.K. 1 Sekunde und mit 100 M.K. 100 Sekunden lang belichtet. Bei 20 M.K.S. bekam ich aus der Lichtflanke  $7.5 \pm 0.5$  und aus der Schattenflanke  $10.8 \pm 1.2$ ; die Differenz kann hier die auftretende Krümmung genügend erklären. Bei 10.000 M.K.S., bei welcher Lichtmenge in meinem Falle kaum Krümmungen auftraten, waren die Zahlen der Licht- und Schattenflanke  $13.8 \pm 1.1$  und  $14.4 \pm 0.9$  und sind also der Krümmung entsprechend.

### 5. Die Existenz phototropischer Reizstoffe.

Boysen Jensen (1910, 1911, 1913), Frl. Purdy (1921), Stark und Drechsel (1922), Snow (1924a), Boysen Jensen und Nielsen (1926) und Stark (1927) sind der Ansicht, dass als Folge einer Belichtung wachstumsfördernde Stoffe, sogenannte phototropische Reizstoffe, an der Lichtabgekehrten Seite einer *Avena*-Koleoptile entstehen. Brauner (1922) dagegen behauptet, dass ein wachstumshemmender Stoff an der Vorderseite schneller hinunterdiffundiert als Folge der Belichtung. Paál (1919) glaubt, dass die stetig sich bildenden wachstumsfördernden Stoffe durch den Lichtreiz in ungleicher Menge an den beiden Seiten der Koleoptile gelangen und so Anlass zur phototropischen Krümmung geben. Schliesslich meint van Dillewijn (1927), dass eine Vermehrung oder Verringerung in der Bildung des Wuchsstoffes an der vorderen oder der hinteren Seite

die Krümmung bedingt. Die Mehrzahl der Autoren nimmt also phototropische Reizstoffe an.

Die Ursache dieser Annahme ist in der auch von mir (58) beobachteten Tatsache zu suchen, dass die Hinterseite einer phototropisch gereizten Spitze eine stärkere Wachstumsförderung gibt als eine ungereizte Spitze. Ich glaube aber, dass aus (57) und (60) mit Sicherheit hervorgeht, dass bei Belichtung kein neuer phototropischer Reizstoff gebildet wird, sondern dass die phototropische Krümmung durch den normal sich bildenden Wuchsstoff zu erklären ist. *Meines Erachtens gibt es also keine phototropische Reizstoffe* ..... (61).

Wenn man jetzt die Theorie von Paál derjenigen Stark's gegenüber stellt (vergleiche Seite 7 und 8), so kann man sagen, dass das Prinzip Paál's sich als richtig herausgestellt hat und obgleich einige Einzelheiten seiner Vorstellung etwas anders sind, so hat Paál doch das Wesen der phototropischen Krümmung erkannt. Begeben wir uns jetzt noch etwas weiter in Einzelheiten, so sehen wir, dass die phototropische Krümmung nicht allein auf eine Wachstumsförderung an der Hinterseite (Boysen Jensen und Stark c.s.) oder nur auf einer Wachstumshemmung an der Vorderseite beruht (Brauner) und auch nicht als Folge verschieden starker Wachstumshemmung oder Wachstumsförderung der zwei Seiten (Paál, Ramaer, van Dillewijn) auftritt, sondern dass in allen von mir untersuchten Fällen eine Krümmung durch *gleichzeitige* Wachstumshemmung der einen und Wachstumsförderung der anderen Seite erscheint, wie in van Dillewijn's Fall c (Seite 481, 1927). Eine schöne Stütze für meine Auffassung bilden die Versuche Beyer's (1927b). Betrachten wir z.B. seine Tabelle 4 (Seite 432—433), dann sehen wir, dass einseitig belichtete Pflanzen (Cm) ungefähr den gleichen mittleren Zuwachs aufweisen als zweiseitig belichtete (A) oder verdunkelte Pflanzen (B) (0.22, 0.20 und 0.23). Die Wachstumsverteilung

der gekrümmten Pflanzen ist aber derart, dass die Hinterseite (Cx) genau soviel mehr wächst als das Wachstum der Vorderseite (Cv) verzögert worden ist (0.33 und 0.11). Seine Resultate sind also restlos zu erklären mit der Annahme, dass die in der Spitze gebildete Wuchsstoffmenge zum grössten Teil der Hinterseite zugeführt wird.

In diesem Abschnitt ist bis jetzt nur die Rede von einer Lichtwirkung auf die Spitze gewesen. Die Untersuchung des Lichteinflusses auf die Basis, welche ich ursprünglich auch geplant hatte (Went 1926), musste leider unterlassen werden; die Mitteilung der vereinzelten Tatsachen, welche ich betreffs Basisbelichtung beobachtet habe, kann also ruhig unterbleiben.

### ZUSAMMENFASSUNG.

Die wichtigsten Ergebnisse der vorliegenden Arbeit können folgenderweise zusammengefasst werden.

Die stetige Bildung (12) eines physikalisch zu handhabenden wachstumsfördernden Stoffes (Wuchsstoff) in der äussersten Spitze einer *Avena*-Koleoptile wird bewiesen (1), (5), (6), (20).

Eine Methode zur quantitativen Analyse dieses Stoffes ist ausgearbeitet worden (1), (4), (9), (10), (11), (12), (13) und hat es möglich gemacht folgende Eigenschaften desselben zu bestimmen.

Innerhalb gewisser Grenzen beschränkt der Wuchsstoff das Wachstum völlig (9) und ist das Wachstum der Wuchsstoffmenge proportional (9), (13); ohne Wuchsstoff kein Wachstum (38), (42). \*)

Der Wuchsstoff ist licht- (36) und hitzebeständig (37), hat ein Molekulargewicht zwischen 350 und 400 (29), und wird beim Wachstum aufgebraucht (32), (40). Wahrschein-

---

\*) Der Wuchsstoff kann also nie als „Reizstoff“ aufgefasst werden.

lich ist er nicht spezifisch (48) und bewirkt nur eine erhöhte Dehnbarkeit der Zellwand (49).

In der Koleoptile ist der Wuchsstoffstrom polar (31), (33), die Konzentration des Stoffes nimmt basalwärts ab (41).

Ein anderer Faktor, Zellstreckungsmaterial genannt, beschränkt das vom Wuchsstoff hervorgerufene Wachstum (14), (15), (43), (45); in der Koleoptile nimmt seine Konzentration basalwärts zu (46).

Wuchsstoff und Zellstreckungsmaterial sind die einzige nachweisbaren inneren „limiting factors“ des Wachstums (14), (15), (39), mittels diesen beiden ist das normale Wachstum einer Koleoptile völlig erklärlich (47), (47a).

Die nicht mehr wachsenden basalen Koleoptilzonen haben ihr Wachstum nur durch Wuchsstoffmangel eingestellt (42).

Das Wachstum des Mesokotyls wird ebenfalls vom Wuchsstoff bedingt (44).

Eine geringe Lichtmenge (1000 M.K.S.) ruft sofort eine kurz anhaltende Verringerung der aus der Spitze hinausdiffundierenden Wuchsstoffmenge hervor (52), welche die Lichtwachstumsreaktion veranlasst (53).

Einseitig einfallendes Licht lenkt den sonst allseitig aus der Spitze kommenden Wuchsstoffstrom derweise ab, dass die Lichtflanke sehr wenig (58) und die Schattenflanke einen Überschuss des Wuchsstoffes empfängt (56), (59), (60), welche Wuchsstoffdifferenz vollständig genügt um die phototropischen Krümmungen zu erklären; es gibt also keine phototropischen Reizstoffe (51), (61).

Als Folge der erhaltenen Resultate muss die Theorie von Blaauw für die Erklärung der phototropischen Krümmung nach Spitzentreizung abgelehnt werden (54); der Lichtabfall ist für die Entstehung der letzteren bestimmend.

Am Schluss dieser Arbeit, die ganz im Botanischen Institut der Utrechter Universität bearbeitet wurde, muss ich meinem Lehrer und Vater Herrn Prof. Dr. F. A. F. C.

Went meinen besonderen Dank aussprechen für so manche Anweisung und namentlich für seine äusserst scharfe Kritik, mittels welcher er meine Arbeit stetig gefördert hat. Herrn Prof. Dr. L. G. M. Baas-Becking danke ich für vielerlei Anregung, und schliesslich bin ich Herrn Assistenten H. E. Dolk sehr verpflichtet für alle Hilfe und die Überlassung einiger sehr wichtigen Versuchsresultate.

### Literatur.

- Arisz, W. H. 1915, Untersuchungen über den Phototropismus. Rec. d. trav. bot. néerl. 12 S. 44.
- Baas-Becking, L. G. M. 1926, Studies on Growth I. Stanf Univ. Publ. Biol. Sc. 4 S. 61.
- Baas-Becking, L. G. M. and Baker, L. S. 1926, Studies on Growth II. Ebenda S. 99.
- Bakhuyzen, H. L. van de Sande, 1920. Analyse der phototropische stemmingsverschijnselen. Diss. Utrecht 1920.
- Beyer, A. 1925, Untersuchungen über den Traumato-tropismus der Pflanzen. Biol. Zentralbl. 45 S. 683 und 746.
- 1927a. Zur Keimungsphysiologie von *Avena sativa*. Ber. d. d. bot. Ges. 45 S. 179.
- 1927b Experimentelle Studien zur Blaauwschen Theorie I. Planta, Arch. f. wiss. Bot. 4 S. 411.
- Blaauw, A. H. 1914, Licht und Wachstum I. Zeitschr. f. Bot. 6 S. 641.
- Bottomley, W. B. 1915, A bacterial Test for Plant-food Accessories (Auximones). Proc. Roy. Soc. London 89 B.
- Boysen Jensen, P. 1910, Über die Leitung des phototropischen Reizes in Avenakeimpflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. 28 S. 118.
- 1911, La transmission de l'irritation phototropique dans l'Avena. Bull. d. l'acad. roy. d. Danemark 1911 S. 3.

- Boysen Jensen, P. 1913, Über die Leitung des phototropischen Reizes in der Avenakoleoptile. Ber. d.d. bot. Ges. 31 S. 559.
- und Nielsen, N. 1925, Studien über die hormonalen Beziehungen zwischen Spitze und Basis der Avenacoleoptile. *Planta, Arch. f. wiss. Bot.* 1 S. 321.
- Brauner, L. 1922, Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. *Zeitschr. f. Bot.* 14 S. 497.
- 1924, Permeabilität und Phototropismus. *Ebenda* 16 S. 113.
- 1925, Über die Beziehungen zwischen Reizmenge und Reizerfolg. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 64 S. 770.
- 1927, Die Blaauwsche Theorie des Phototropismus. *Ergebn. d. Biol.* 2 S. 95.
- Brouwer, G. 1926, De periodieke bewegingen van de primaire bladen bij de kiemplanten van *Canavalia ensiformis*. *Diss. Utrecht* 1926.
- Bruins, H. R. 1922, Diffusiesnelheid en Viscositeit. *Diss. Utrecht* 1922.
- Budér, J. 1920, Neue phototropische Fundamentalversuche. *Ber. d.d. bot. Ges.* 38 S. 10.
- 1926, Kinematografische Registrierung mit dunkelstem Rot und kurzer Belichtung. *Ebenda* 44 S. (47).
- Bünnning, E. 1927, Untersuchungen über traumatische Reizung von Pflanzen. *Zeitschr. f. Bot.* 19 S. 433.
- Cholodny, N. 1924, Über die hormonale Wirkung der Organspitze bei der geotropischen Krümmung. *Ber. d.d. Bot. Ges.* 42 S. 356.
- 1926, Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktion. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 65 S. 447.
- Coster, Ch. 1927, Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen- und Jahresringbildung in den Tropen. *Diss. Wageningen* 1927.
- Darwin, Ch. 1880, *The Power of Movement in Plants*. London.

- Dillewijn, C. van 1927, Die Lichtwachstumsreaktionen von *Avena*. Rec. d. Trav. bot. néerl. 24 S. 407.
- Dölk, H. E. 1926, Concerning the sensibility of decapitated coleoptiles of *Avena sativa* for light and gravitation. Proc. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam 29 S. 1113.
- Frey, A. 1926. Die submikroskopische Struktur der Zellmembranen. Jahrb. f. wiss. Bot. 65 S. 195.
- Gorter, C. 1927, Over het voorkomen van groeiver-snellende en groeivertragende stoffen. Versl. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam 34 S. 418.
- Haberlandt, G. 1913, 1914, 1919, Zur Physiologie der Zellteilung I, II, III. Sitz.-ber. d. preuss. Akad. d. Wiss. 1913 XVI, 1919 XX.
- 1921a, Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenothera Lamarckiana*. Sitz. ber. d. preuss. Ak. d. Wiss. 1921 XL.
- 1921b, Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. zur. allgem. Bot. II. S. I.
- Janse, J. M. 1922, Reizwirkung bei Rektipetalität und bei senkrechtem Wachstum. Jahrb. f. wiss. Bot. 61 S. 590.
- Kastens, E. 1924, Beiträge zur Kenntnis der Funktion der Siebröhren. Mitt. a. d. Inst. f. Allg. Bot. Hamburg 6, 1. S. 33.
- Köningsberger, V. J. 1922, Tropismus und Wachstum. Rec. d. Trav. bot. néerl. 19 S. 1.
- Lange, S. 1927, Die Verteilung der Lichtempfindlichkeit in der Spitze der Haferkoleoptile. Jahrb. f. wiss. Bot. 67 S. 1.
- Lek, H. A. A. van der, 1925, Over de wortelvorming van houtige stekken. Diss. Wageningen 1925.
- Lepeschkin, W. W. 1907, Zur Kenntnis des Wachstumsmechanismus der pflanzlichen Zelle. Beih. z. bot. Centralblatt 21 S. 60.
- Lundegårdh, H. 1919, Die Bedeutung der Lichtrichtung für den Phototropismus. Ber. d.d. bot. Ges. 37 S. 229.

- Lundegårdh, H. 1922, Ein Beitrag zur quantitativen Analyse des Phototropismus, *Arkiv för Botanik* 18 No. 3.
- Nielsen, N. 1924, Studies on the transmission of stimuli in the coleoptile of *Avena*. *Dansk bot. Arkiv* 4 No. 8.
- Nienburg, W. 1918, Über phototropische Krümmungen an längsseitig zum Teil verdunkelten *Avena*-Koleoptilen. *Ber. d.d. bot. Ges.* 36 S. 491.
- Öholm, L. W. 1912, Die freie Diffusion der Nichtelektrolyte. *Meddel. fran Vet.-Akad. Nobelinstitut* Bd. 2 No. 23.
- Overbeck, F. 1926, Studien über die Mechanik der geotropischen Krümmung und des Wachstums der Keimwurzel von *Vicia Faba*. *Zeitschr. f. Bot.* 18 S. 401.
- Paál, A. 1914, Über phototropische Reizleitungen. *Ber. d.d. bot. Ges.* 32 S. 499.
- 1919, Über phototropische Reizleitung. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 58 S. 406.
- Pfeffer, W. 1893, Druck und Arbeitsleistung. *Abh. d. math.-phys. Cl. d. königl. Sächs. Ges. d. Wiss.* 20 S. 235.
- Pinkhof, M. 1924, Methodische voorzorgen bij de nadere analyse der lichtgroeireactie. *Versl. Kon. Ak. v. Wetensch. Amsterdam* 33 S. 678.
- Pisek, A. 1926, Untersuchungen über den Autotropismus der Haferkoleoptile bei Lichtkrümmung, über Reizleitung und den Zusammenhang von Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 65 S. 460.
- Priestley, J. H. 1926, Light and Growth III and IV. *New Phytologist* 25 S. 213.
- Purdy, A. 1921, Studies on the path of transmission of phototropic and geotropic stimuli in the coleoptile of *Avena*. *Danske Vid. selsk. biol. medd.* 3.

- Ramaer, H. 1926, Phototropical curvatures of seedlings of *Avena* which appear when reaction of the distal side is excluded. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 29 S. 1118.
- Ricca, 1916, Solution d'un problème de physiologie. Arch. ital. de biol. 65.
- Romeil, L. G. 1926, Über das Zusammenwirken der Produktionsfaktoren. Jahrb. f. wiss. Bot. 65 S. 739.
- Rothert, W. 1893, Über Heliotropismus. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen 7 S. 1.
- Sachs, J. 1874, Lehrbuch der Botanik. 4te Auflage.
- 1880, 1882, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arb. d. bot. Inst. Würzburg II S. 452 und 689.
- 1887, Über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung. Arb. d. bot. Inst. Würzburg 3 S. 372.
- Seidel, K. 1923, Versuche über die Reizleitung bei *Mimosa pudica*. Beitr. z. all. Bot. 2 S. 557.
- Seubert, E. 1925, Über Wachstumsregulatoren in der Koleoptile von *Avena*. Zeitschr. f. Bot. 17 S. 49.
- Sierp, H. 1918, Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. 10 S. 641.
- und A. Seybold 1926, Untersuchungen über die Lichtempfindlichkeit der Spitze und des Stumpfes in der Koleoptile von *Avena sativa*. Jahrb. f. wiss. Bot. 65 S. 592.
- Snow, R. 1924a, Further Experiments on the Conduction of Tropic Excitation. Ann. of Bot. 38 S. 163.
- 1924b, Conduction of Excitation in Stem and Leaf of *Mimosa pudica*. Proc. Roy. Soc. B. 96 S. 349.
- Söding, H. 1923, Werden von der Spitze der Haferkoleoptile Wuchshormone gebildet? Ber. d.d. bot. Ges. 41 S. 396.
- 1925, Zur Kenntnis der Wuchshormone in der Haferkoleoptile. Jahrb. f. wiss. Bot. 64 S. 587.

- Söding, H. 1926, Über den Einfluss der jungen Infloreszenz auf das Wachstum ihres Schaftes. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 65 S. 611.
- 1927, Über Wuchshormone. *Zellstim. Forschungen* 2 S. 381.
- Stark, P. 1921, Studien über traumatotrope und haptotrope Reizleitungsvorgänge. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 60 S. 67.
- 1927, Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen. *Ergebnisse d. Biol.* 2 S. 1.
- und O. Drechsler 1922, Phototropische Reizleitungsvorgänge bei Unterbrechung des organischen Zusammenhangs. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 61 S. 339.
- Tendeloo, N. 1927, Onderzoeken over zoogenaamde traumatotropische krommingen bij kiemplanten van *Avena sativa*. *Versl. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam* 34. S. 661.
- Tetley, U. and J. H. Priestley, 1927, The Histology of the Coleoptile in Relation to its phototropic Response. *New Phytologist* 26 S. 171.
- Ursprung, A. und G. Blum, 1924, Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, nebst Anwendungen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 63 S. 1.
- Vries, H. de, 1877, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig, W. Engelmann; *Opera e periodicas collata* I S. 357.
- 1879, Über Verkürzung pflanzlicher Zellen durch Aufnahme von Wasser. *Bot. Zeitung* 37 S. 650.
- 1885, Über die Bedeutung der Cirkulation und der Rotation des Protoplasma für den Stofftransport in der Pflanze. *Bot. Zeit.* 43 S. 1. *Opera e. per. collata* 4 S. 159.
- Went, F. A. F. C. 1924, Communication on Miss A. Bakker's „Investigations regarding the existence of separate Zones of Perception and Reaction in the Seedlings of Paniceae.“ *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam* 27 S. 501.

- Went, F. W. 1925, Concerning the Difference in Sensibility of the tip and base of *Avena* to light. Proc. Kon. Ak. v. Wetensch. Amsterdam 29 S. 185.
- 1926, On growth-accelerating substances in the coleoptile of *Avena sativa*. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 30 S. 10.
- Ziegen speck, H. 1925, Über Zwischenprodukte des Aufbaues von Kohlenhydrat-Zellwänden und deren mechanische Eigenschaften. Bot. Archiv 9 S. 297.

## INHALT.

A b s c h n i t t I. Einführung .....	1
A b s c h n i t t II. Material und Methodik .....	10
1. Das Dunkelzimmer.....	10
2. Aufzucht der Keimlinge .....	14
3. Herstellung der Agarplättchen .....	17
4. Der Arbeitstisch .....	19
5. Extraktion des Wuchsstoffes.....	20
6. Die quantitative Bestimmung des Wuchsstoffes	22
7. Die Messung der Krümmungen .....	25
A b s c h n i t t III. Bildung, Wirkung und Eigen- schaften des Wuchsstoffes .....	27
1. Grundversuch, Besprechung der Fehler- grenzen .....	27
2. Kontrollversuche .....	31
3. Die Hauptversuche .....	33
4. Der Grenzwinkel .....	38
5. Analyse der Fehlerquellen .....	45
6. Der Diffusionskoeffizient und das Molekular- gewicht des Wuchsstoffes .....	51
7. Der Transport des Wuchsstoffes in der Koleop- tile .....	56
8. Die chemische Eigenart des Wuchsstoffes ..	58
A b s c h n i t t IV. Analyse und Synthese des Wachstums von intakten Koleoptilen .....	64
1. Einführung .....	64
2. Methodik der Messungen .....	66
3. Limitierung des normalen Wachstums durch den Wuchsstoff .....	68
4. Limitierung des normalen Wachstums durch der Faktor Z. S. M. .....	70

5. Die Wachstumsverteilungskurven .....	72
6. Nähere Betrachtung der Faktoren W. und Z. S. M. .....	77
7. Die Anwendung obiger Erklärung des Wachs- tums auf andere Objekte .....	83
8. Die inneren Vorgänge beim Wachstum .....	85
<b>A b s c h n i t t V. Die Rolle des Wuchsstoffes beim Phototropismus .....</b>	<b>90</b>
1. Einführung .....	90
2. Die Erklärung der Lichtwachstumsreaktion ..	91
3. Die Wachstumsänderungskurve und die Theo- rie von Blaauw .....	96
4. Die Erklärung der phototropischen Krümmung	100
5. Die Existenz phototropischer Reizstoffe .....	104
<b>Zusammenfassung .....</b>	<b>106</b>
<b>Literatur .....</b>	<b>108</b>

h. 9258

## STELLINGEN.

---

### I

De „ $Q_{10}$ ” dient uit de physiologie te verdwijnen; slechts in uitzonderingsgevallen kan het begrip „temperatuur-coëfficiënt” gehandhaafd blijven.

### II

Binnen de grenzen, waar zuren of basen een organisme juist chemisch aantasten, is de waterstofionen-concentratie van het uitwendig milieu slechts van secundair belang voor het leven van dit organisme.

### III

Turgorveranderingen in een cel kunnen schijnbare permeabiliteitsveranderingen te voorschijn roepen; de invloed van het licht op de „permeabiliteit” kan zoo verklaard worden.

### IV

Het is niet geoorloofd, de lichtgroeireactie te vergelijken met photochemische processen, die periodisch schommelen met de gebruikte lichthoeveelheid. (Plotnikow, Zeitschr. f. Physik 32 p. 942).

## V

De dorsiventraliteitskrommingen bij *Avena*, beschreven door Bremekamp, moeten verklaard worden door een eenzijdige verandering in de hoeveelheid „celstrekkingsmateriaal”.

## VI

De mikrosporen der Diatomeeën moeten opgevat worden als mikrogameten.

## VII

De tripilaire Radiolariën moeten tot de Peridineën gerekend worden.

## VIII

De geslachten *Trimenia*, *Piptocalyx* en *Idenburgia* vormen een afzonderlijke familie onder de Ranales.

## IX

In tegenstelling met de constitutie van een organisme, die op niet-mendelende plasma-eigenschappen berust, moet de uitwendige vorm, waaronder dus ook alle z.g. aanpassingskenmerken vallen, beschouwd worden als gevolg van mendelende, in de kern gezetelde genenconstellaties. Vormconvergenties zijn dan niets anders dan gelijke genencombinaties bij verschillende plasma-constitutie. Dit eenmaal aangenomen brengt de noodzakelijkheid mee, het polytoop ontstaan van soorten als zeer waarschijnlijk te beschouwen.

## X

Immunitet tegen graanroestaantasting is een functie van plasma-eigenschappen zoowel van den gastheer als van de parasiet; de zuurgraad van het celvocht heeft hierbij geen beteekenis.

## XI

Het ontstaan van sterk gespecialiseerde, obligaat parasitische schimmels kan niet verklaard worden, doordat een plurivore parasiet het aantal zijner gastheeren inkrimpt.

## XII

Bij woestijndieren kan metabolisch water niet in hun waterbehoefte voorzien.

## XIII

De tertiaire bruinkoolafzettingen zijn of niet autochthon, of geen moerasvorming.

---









