

## Die Bedeutung

### des Wuchsstoffes (Auxin) für Wachstum, photo- und geotropische Krümmungen<sup>1</sup>.

Von F. A. F. C. WENT, Utrecht.

Neue Zellen entstehen durch Teilung an den sog. Vegetationspunkten, welche man beim Sproß in der Knospe, bei der Wurzel an der äußersten Spitze antrifft. Mit dieser Zellteilung ist nur eine sehr geringe Volumvergrößerung verbunden. Diese findet erst statt, wenn die Zellen selbst zu wachsen anfangen; man spricht dann von Zellstreckung. Die Plasmamenge vermehrt sich dabei kaum, erheblich dagegen der zentrale Saffraum mit dem darin enthaltenen Zellsaft; auch die Menge der Zellhaut nimmt zu.

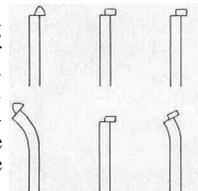
Diese Zellstreckung findet also erst basalwärts von den Vegetationspunkten statt, was man durch Messung der Länge von Stengel oder Wurzel konstatieren kann. Wie man diese Länge mißt, kann hier dahingestellt bleiben; man benutzt dazu Auxanometer, meistens selbstregistrierend, wendet in den letzten Jahren auch sehr oft photographische Aufnahmen an, welche dann in bestimmten Intervallen genommen werden. Ein Vorteil dieser letztgenannten Methode ist, daß man auch die einzelnen wachsenden Zonen messen kann, ein Nachteil dagegen, daß man für die Aufnahme Licht benutzen muß; Licht beeinflußt nämlich die Intensität des Wachstums. Man behilft sich indessen, indem man für die Aufnahmen panchromatische Filme benutzt und dann bei rotem Lichte photographiert. Rotes Licht hat, wenn überhaupt, nur einen sehr geringen Einfluß auf das Streckungswachstum.

Es hat sich gezeigt, daß wir in Graskeimlingen ausgezeichnete Objekte besitzen, um Wachstumsbeobachtungen anzustellen. Dabei wird dann meistens mit Hafer oder Mais gearbeitet. Wenn ein Haferkorn zu keimen anfängt, sieht man erst ein zylindrisches, oberseits geschlossenes, hohles Organ über den Boden treten, welches den Namen Koleoptile erhalten hat. Wenn diese Koleoptile eine gewisse Größe erreicht hat, bricht das erste Blatt hindurch, und ihr Wachstum hört zu gleicher Zeit auf. Bemerkenswert mag noch werden, daß in dem Zustand, wo die Messungen stattfinden, die Koleoptile ausschließlich Streckungswachstum aufweist — Zellteilungen finden dann nicht mehr statt — und zweitens daß besonders im Dunkeln aufgewachsene sog. etiolierte Koleoptilen für die hier zu besprechenden Versuche ausgezeichnete Objekte sind.

Es wurde nun vor etwa 20 Jahren von BOYSEN-JENSEN (a) und darauf ausführlicher von PAÁL (a) dargetan, daß die Spitze der Koleoptile eine Sub-

stanz oder Substanzen abscheidet, welche auf das Wachstum der Koleoptile befördernd einwirken. Wird nämlich ein Haferkeimling dekapitiert, so hört sein Wachstum auf; wird dann die Spitze wieder darauf befestigt, so fängt das Längenwachstum aufs neue an; das geschieht aber nicht, wenn man zwischen Spitze und Stumpf ein Blättchen Stanniol oder ein Glimmerplättchen legt. Das geschieht nicht nur mit der eigenen Spitze, sondern man kann eine willkürlich abgeschnittene von einer anderen Pflanze, selbst einer anderen Art, benutzen. Dagegen haben Zylinderchen aus der Basis einer Koleoptile herausgeschnitten keine Wirkung. Man bekommt also den Eindruck, als wenn ein Stoff vorliegt, welcher von der Spitze aus basalwärts transportiert wird. Am leichtesten läßt sich dieser Spitzeneinfluß demonstrieren, wenn man die Spitze nicht genau zentriert auf den Stumpf befestigt, sondern dieselbe seitwärts an-

Fig. 1. Schematische Darstellung des Versuchs PAÁLS. Dekapitierter Avenakeimling, dem seitlich aufgesetzt wurde: links eine abgeschnittene Spitze, in der Mitte ein Stückchen der Basis, rechts die Spitze eines Stumpfes, nachdem derselbe Wuchsstoff regeneriert hatte.



Oben Anfang des Versuchs, unten das Resultat.

bringt. Dann erhält die eine Seite der Koleoptile mehr „Wuchsstoff“ als die gegenüberliegende; ihr Wachstum wird deshalb stärker sein, und dieses ungleiche Wachstum wird zu einer Krümmung führen müssen, welche natürlich viel leichter beobachtet werden kann als die Verlängerung selbst.

Verschiedene Forscher haben die genannten Versuche nachher wiederholt, und dabei sind zahlreiche neue Tatsachen ans Licht gekommen. Es kann meine Aufgabe nicht sein, das hier ausführlich zu behandeln. Was ich hier vortragen möchte, sind die in den letzten 5 Jahren besonders im Utrechter Botanischen Institut angestellten Beobachtungen über diesen Wuchsstoff.

Erstens hat sich gezeigt, daß das Wachstum nach dem Dekapitieren nicht vollkommen stillsteht, sondern erst allmählich erlischt. Später hat dann DOLK (b) zeigen können, daß hier der noch vorhandene Wuchsstoff die Ursache ist, daß vorläufig noch nicht vollkommener Stillstand eintritt: mit einer zweiten, nach einiger Zeit ausgeführten Dekapitation erreicht man das wohl, und darauf hat VAN DER WEY (a) eine Methode gegründet, die jetzt bei uns allgemein angewendet

<sup>1</sup> Vorgetragen auf der Naturforscherversammlung in Mainz am 27. September 1932.

wird. Zweitens darf man dekapitierte Keimlinge nicht zu lange nach der Dekapitation benutzen, weil nach etwa  $2\frac{1}{2}$ —3 Stunden Wuchsstoff in den apikalen Zonen regeneriert wird. Verschiedene fehlerhafte Schlußfolgerungen wurden gemacht, weil man diesem Umstande nicht genügend Rechnung getragen hat.

Es war verschiedentlich versucht worden, den Wuchsstoff aus der Koleoptilspitze zu isolieren,

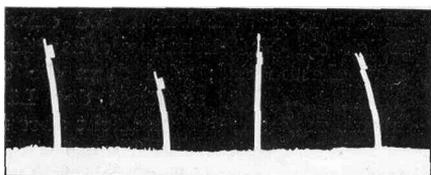


Fig. 2. Dekapitierte Haferkeimlinge, denen seitlich aufgesetzt wurden: rechts eine abgeschnittene Spitze, dann eine Basis, links zwei Stumpfspitzen nach Regeneration des Wuchsstoffes.

ohne daß man dabei Erfolg hatte. Nur stellte sich heraus, daß im Malz und im menschlichen Speichel ein ähnlicher Stoff enthalten war, auch, daß es sich hier nicht um ein Enzym handeln konnte, weil Kochen diese Eigenschaft des Malzes und des Speichels nicht vernichtete.

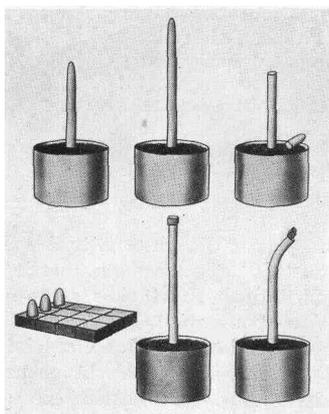


Fig. 3. Halbschematisch. Oben links Haferkeimling; in der Mitte derselbe nach einiger Zeit: Wachstum hat stattgefunden; rechts derselbe nach Dekapitierung, kein Wachstum. Unten links Spitzen auf Agar-Agar zur Extraktion des Wuchsstoffes; Mitte: ein Agarwürfelchen mit Wuchsstoff hat das Wachstum des Stumpfes aufs neue anfangen lassen; rechts dasselbe bei seitlichem Aufsetzen, Krümmung.

Dann ist es 1926 meinem Sohn (b) gelungen, den Wuchsstoff aus Haferspitzen zu extrahieren, indem er die Spitzen auf 3proz. Agar-Agarplättchen hinstellte, welche sich dann nachher als wuchsstoffhaltig erwiesen. Anstatt Agar-Agar kann man evtl. auch Gelatine oder Kieselsäuregallerte benutzen. Läßt man eine Spitze während etwa

1 Stunde auf dem Agar-Agar stehen und zerschneidet man diesen dann in kleine Würfelchen, so kann man diese Würfelchen einseitig auf dekapitierte Haferkeimlinge setzen und durch die auftretende Krümmung die Anwesenheit des Wuchsstoffes feststellen.

Wenn man ein solches Agarplättchen mit Wuchsstoff auf ein zweites Würfelchen ohne Wuchsstoff hinlegt, so verteilt sich dieser Stoff über eine zweimal größere Agarmenge: seine Konzentration wird also halbiert. Untersucht man jetzt den Ablenkungswinkel eines Koleoptilstumpfes, so stellt sich heraus, daß derselbe nur die Hälfte des vorigen Winkels beträgt. In derselben Weise kann weiter verdünnt werden, und mein Sohn konnte in dieser und anderer Weise zeigen, daß der Ablenkungswinkel der Haferkoleoptile der Wuchsstoffmenge proportional ist. Das gilt aber nur bis zu einer gewissen Grenze; bei größeren Konzentrationen kann ein bestimmter Grenzwinkel nicht überschritten werden. Wie Sie nachher von meinem Kollegen KÖGL hören werden, hat derselbe mit HAAGEN SMIT diese Methode als

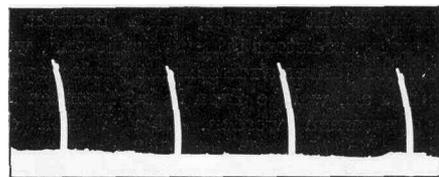


Fig. 4. 4 dekapitierte Haferkeimlinge, denen Agarwürfelchen mit derselben Auxinmenge seitwärts aufgesetzt wurden. Die Krümmung ist überall gleich stark.

Ausgangspunkt benutzt für seine quantitativen Messungen der Menge des Wuchsstoffes, oder des Auxins, wie wir die Substanz jetzt nennen.

Warum dieser Grenzwinkel nicht überschritten werden kann, weiß man nicht. Mein Sohn hat die Hypothese aufgestellt, daß für das Wachstum natürlich eine bestimmte Menge Zellbildungsmaterial notwendig ist, von ihm Z.S.M. genannt, und daß dieses nicht in genügender Menge vorhanden sein würde. Natürlich ist dieser Begriff wieder sehr zusammengesetzter Natur; es gilt hier aber eine vorläufige Begriffsfestsetzung.

Es wurde jetzt möglich, an diesen Agar-Agar-Blöckchen einige Eigenschaften des Wuchsstoffes zu untersuchen. Dabei wurde dann von meinem Sohn festgestellt, daß derselbe Austrocknung und Erhitzung auf  $100^{\circ}$  erträgt, und aus der Diffusionsgeschwindigkeit im Agar wurde ein vorläufiges Molekulargewicht auf 376 bestimmt. Inzwischen wurde dies alles durch die Untersuchungen KÖGLs überholt, worüber derselbe gleich Näheres selbst mitteilen, wird.

Es war fraglich, ob der Wuchsstoff das Wachstum nur befördert oder ob ohne Wuchsstoff überhaupt kein Wachstum stattfindet. DOLK (b) und nachher HEYN (a) haben feststellen können, daß letzteres der Fall ist; wenn man das Wachstum

durch zweimaliges Dekapitieren vollkommen zum Stillstand gebracht hat, wird dasselbe wieder aufgenommen, sowie Auxin zugegeben wird. Also: „ohne Wuchsstoff kein Streckungswachstum“.

Dann war es angezeigt; sich von der evtl. Spezifität des Wuchsstoffes ein Bild zu machen. Es stellte sich bald heraus, daß man Mais- und Haferwuchsstoff wechselseitig benutzen kann. Wir extrahieren ihn jetzt selbst meistens aus Maisspitzen, da diese viel mehr davon enthalten als Haferkeimlinge. Aus Untersuchungen von Fräulein UYLDERT (a) ist übrigens hervorgegangen, daß Haferwuchsstoff das Wachstum der Blütenstengel beim Gänseblümchen beeinflusst. Schneidet man ein junges Blütenköpfchen von Bellis ab, so kommt das Wachstum des Blütenstengels zum Stillstand; dasselbe hebt aber wieder an, wenn entweder ein solches Köpfchen darauf befestigt wird oder auch ein Agarblöckchen mit Haferwuchsstoff. In weiteren Untersuchungen von Fräulein UYLDERT (b) hat sich gezeigt, daß auch bei Gelenkpflanzen, wie z. B. Tradescantia, Galeopsis und Dianthus, der Haferwuchsstoff das Wachstum befördert. Wegen Mangel an Zeit muß diese kurze Andeutung hier genügen.

Aus Untersuchungen von SIERP und SEYBOLD (a) war schon die Wahrscheinlichkeit hervorgegangen, daß nur die äußerste Spitze der Graskoleoptile den Wuchsstoff bildet. Es handelt sich dabei um einen Teil, der wahrscheinlich kürzer als 1 mm ist. Die mikroskopische Betrachtung hat dabei eine Struktur ergeben, welche in gewisser Hinsicht an ein Drüsengewebe erinnert: viel Protoplasma, große Kerne usw. Es war natürlich fraglich, wie andere Keimlinge sich verhalten. Meinem Schüler VAN OVERBEEK, welcher darüber aber noch nicht publiziert hat, ist es in letzter Zeit gelungen zu zeigen, daß bei Dikotylenkeimlingen (mehr speziell bei Lepidium und Raphanus) die Keimblätter Auxin produzieren, daß sie für diese Produktion aber Licht brauchen, daß die Produktion also wahrscheinlich mit der assimilatorischen Tätigkeit dieser Blätter im Zusammenhang steht.

Dazu muß dann noch folgendes bemerkt werden. Sobald es sich darum handelt, in einem bestimmten Fall zu erörtern, ob Wuchsstoff beim Wachstum eine Rolle spielt, wird man versuchen, durch Zufuhr von Auxin das Wachstum zu fördern. Das kann aber nur dann gelingen, wenn das Organ, worum es sich handelt, wenig oder keinen Wuchsstoff enthält; ist es davon reichlich versehen, so kann der Versuch nicht gelingen. Es scheint, daß tatsächlich dieser Fall ziemlich oft realisiert ist.

Wie wird der Wuchsstoff innerhalb der Pflanze transportiert? Das wurde für die Haferkoleoptile von VAN DER WEY (b) untersucht. Dabei mag vorangestellt werden, daß der Transport hier durch die Parenchymzellen hindurch stattfinden muß, weil man die Gefäßbündel durchschneiden kann, ohne den Transport zu stören. Es ist nicht gesagt, daß es in anderen Fällen genau so geht; im Gegen-

teil, wahrscheinlich spielt sonstwo der Bastteil des Gefäßbündels beim Transport eine hervorragende Rolle, ganz speziell vielleicht die Geleitzellen der Siebröhren.

Das kann dahingestellt bleiben, und wir wollen uns jetzt nur mit Avena beschäftigen, VAN DER WEY hat Koleoptilzylinderchen von 1 oder 2 mm Länge genommen, diesen ein Agar-Agar-Würfelchen mit Wuchsstoff aufgesetzt und dann das Ganze auf Agar-Agar ohne Wuchsstoff hingestellt. Es konnte nun untersucht werden, wie lange es dauert, bis ein bestimmter Prozentsatz des Wuchsstoffes aus dem oberen Würfelchen in dem unteren Agarplättchen angekommen war. In dieser Weise konnte die Geschwindigkeit des Transportes gemessen werden und die Intensität des Transportes. Bei 23° wurde eine Geschwindigkeit von 10 mm pro Stunde gefunden, d. h. daß diese Geschwindigkeit viel zu groß ist, um durch Diffusion erklärt werden zu können. Damit stimmt, was man bei höherer Konzentration des oberen Agar-Agar-Würfelchens beobachtet. Es muß ganz entschieden die lebende Zelle beim Transport eine Rolle spielen, was auch daraus hervorgeht, daß der Einfluß der Temperatur demjenigen bei anderen Lebensprozessen vergleichbar ist, d. h. daß eine sog. Optimumkurve hervortritt. Und ganz besonders auffallend ist weiter, daß der Vorgang polar gerichtet ist, und zwar derart, daß in der Richtung von der Spitze zur Basis dieser Transport normal verläuft, während dagegen in umgekehrter Richtung nichts oder fast kein Wuchsstoff transportiert wird.

Dieser polare Gegensatz, wobei Wuchsstoff zwar von der Spitze zur Basis, aber nicht invers transportiert wird, hängt vielleicht damit zusammen, daß das Auxin eine Säure ist; denn mein Sohn hat zeigen können (c), daß Ähnliches auch für saure Farbstoffe gilt, während basische eben leichter von der Basis zur Spitze hin befördert werden. Das ließe sich dann vielleicht durch kataphoretische Vorgänge im Zusammenhang mit ihrer elektrischen Ladung erklären.

In welcher Art wirkt nun der Wuchsstoff auf die Zellstreckung? Diese Frage wurde von verschiedenen Forschern untersucht, darunter SÖDING (a); ganz speziell gelöst wurde dieselbe durch HEYN, dessen Untersuchungen später noch erweitert wurden durch HEYN und VAN OVERBEEK (b). HEYN hat ganz speziell seine Aufmerksamkeit der Dehnbarkeit der Zellhaut gewidmet. Dieselbe wurde untersucht durch Anhängen von Gewichten und durch die dabei auftretende Verlängerung, es sei daß diese bleibend oder reversibel war. Die bleibende Verlängerung bezieht sich auf die plastische, die reversible auf die elastische Dehnbarkeit, Daneben wurden andere Versuche ausgeführt; die Zeit erlaubt aber nicht, diese hier zu besprechen, darum will ich mich beschränken auf die Erwähnung der erhaltenen Resultate. Man kann dieselben derart zusammenfassen, daß man sagt: Der Wuchsstoff befördert die Dehnbarkeit der Zellhaut, und zwar erstens die plastische,

in viel geringerem Maße die elastische Dehnbarkeit. Das muß dann zu einem geförderten Streckungswachstum führen, wenn nur die Zelle eine gewisse Turgeszenz besitzt; der osmotische Druck des Zellinhalts wird ja die Zellhaut im gespannten Zustande erhalten. Ändert sich die Dehnbarkeit dieser letzteren, so wird die Zelle sich vergrößern, und zwar, insoweit es plastische Dehnung betrifft, irreversibel, d. h. es findet Streckungswachstum statt.

Es soll hiermit natürlich nicht gesagt werden, daß das Auxin selbst auf die Dehnbarkeit der Zellhaut einen Einfluß hat. Ich erachte dieses selbst vielleicht nicht sehr wahrscheinlich; vielmehr liegt es auf der Hand, an eine Permeabilitätsänderung des Protoplasmas zu denken, welche ihre Ursache im Wuchsstoff finden würde. Durch diese Permeabilitätsänderung würden dann Substanzen, etwa Enzyme, welche die Dehnbarkeit der Zellhaut verändern, in größerer Menge die Zellhaut erreichen können. Ob es sich dabei um eine Änderung der Mizellen oder der Zwischen-substanz handelt, mag vorläufig dahingestellt bleiben.

Über das Wachstum der Wurzel hat Fräulein GORTER in der letzten Zeit Versuche in meinem Institut ausgeführt, welche keinen Einfluß von zugefügtem Wuchsstoff ergaben. Ob sich das daraus erklären läßt, daß in der Wurzel schon genügend Auxin vorhanden ist, mag dahingestellt bleiben. Ich möchte eine Diskussion hierüber sowie über die früheren Versuche anderer Forscher in dieser Richtung lieber verschieben, bis die Arbeit meiner Assistentin erschienen ist.

Wir haben vorher gesehen, daß Agar-Agar-Würfelchen mit Wuchsstoff vom Licht nicht beeinflusst werden. Das ist um so merkwürdiger, weil das Licht, wenn es die Spitze der Haferkoleoptile trifft, einen sehr energischen Einfluß auf den Wuchsstoff ausübt. Solche Versuche sind zuerst von meinem Sohn ausgeführt. Wenn man Licht in der Länge auf Haferkoleoptilen einwirken läßt, so verschwindet etwa 20—25% des Wuchsstoffes der Spitze; das konnte durch vergleichende Versuche festgestellt werden. Damit erklärt sich die sog. Photowachstumsreaktion BLAAUWS. Derselbe hatte feststellen können, daß Keimlinge, welche aus der Dunkelheit dem Lichte ausgesetzt werden, eine Verringerung ihres Wachstums aufweisen, welche sich aber erst allmählich kenntlich macht. Das stimmt nun mit der Wuchsstoffverringerung in der Koleoptilspitze, welche sich von dort aus erst in die basalen Zonen fortpflanzt, je nachdem der Wuchsstoff basalwärts transportiert wird. Später hat sich gezeigt, daß es sich bei der Photowachstumsreaktion um zwei Vorgänge handelt; die eine Reaktion tritt auf, wenn nur die Spitze belichtet wird, die andere, wenn die weiteren Teile der Koleoptile Licht erhalten. Im letztgenannten Falle tritt die Reaktion sehr rasch auf. Mein Sohn (a) und besonders VAN DILLEWIJN (a) haben diese Vorgänge untersucht, und dabei hat

man die Spitzenreaktion auf den Einfluß des Lichtes auf den Wuchsstoff zurückführen können, während die Basisreaktion noch gewissermaßen unerklärt dasteht und vielleicht als eine Folge der Permeabilitätsänderung des Protoplasmas durch das Licht aufzufassen ist.

Von größerem Interesse ist aber, daß man den Versuch gemacht hat, die phototropischen Erscheinungen durch ungleiche Wuchsstoffverteilung zu erklären. Es mag daran erinnert werden, daß viele Pflanzenteile auf einseitiges Licht derart reagieren, daß sie sich entweder dem Lichte zu- oder von demselben abwenden. Diese Krümmung wird durch ungleiches Wachstum der zwei Seiten des Organs hervorgerufen. Ich lasse diejenigen Teile, welche sich dem einfallenden Lichte senkrecht stellen, hier außer Besprechung, weil sie in dieser Hinsicht noch gar nicht untersucht wurden. Wir wollen uns weiter auch beschränken auf die Vorgänge bei den Haferkoleoptilen, weil nur dort die Untersuchung zu einem gewissen Abschluß geführt hat. Die Sache verhält sich dort in solcher Weise, daß eine kurzdauernde einseitige Belichtung bei diesen Keimlingen nachher — wenn sie wieder in die Dunkelkammer zurückversetzt sind — eine Spitzenablenkung zur Folge hat, und zwar eine positive, wenn die benutzte Lichtmenge klein ist, eine negative bei weit größeren Lichtmengen, und eine zweite positive, wenn noch mehr Licht gegeben wird. Beschränken wir uns auf die erste positive Krümmung, dann können wir feststellen, daß zur Erzeugung eine einseitige Lichtmenge von etwa 20—4000 M.K.S. nötig ist. In den letzten Jahren haben wir übrigens diese rohe Bezeichnungsart fallen lassen, da es sich hierbei nicht allein um die Zahl der Meterkerzen, sondern auch um die Qualität des Lichtes handelt. Jetzt wird also genau angegeben, mit welcher Wellenlänge gereizt wurde und wieviel Ergs zugeführt wurden. Ganz im allgemeinen läßt sich sagen, daß die stärkste Wirkung im kurzwelligen Teil des sichtbaren Spektrums gefunden wird, daß aber auch im Grün noch eine geringe Wirkung sichtbar ist, ebenfalls im Ultraviolett. Die Wirkung des roten und auch des orangen Lichtes ist so gering, wenn sie überhaupt vorhanden ist, daß man dieselbe gleich Null setzen kann. Dadurch hat man den Vorteil, daß man allerhand Operationen mit roten photographischen Lampen vornehmen kann, ohne daß man dabei Krümmungen zu befürchten hat. Deshalb können also auch panchromatische Filme mit rotem Lichte benutzt werden, wie ich das vorhin schon andeutete.

Es war nun schon lange, seit CH. und FR. DARWIN (a) und ROTHERT (a), bekannt, daß speziell die Spitze der Koleoptile auf einseitige Lichtreize reagiert, daß die Basis viel weniger sensibel ist. Das war selbst schon in Zahlen ausgedrückt, z. B. durch die Versuche von SIERP und SEYBOLD (a). Auch war durch ROTHERT schon bekannt, daß Abschneiden der Spitze die Koleoptile zeitweise für einseitiges Licht insensibel macht. Es lag auf

der Hand, als einmal die Wirkung des Wuchsstoffes auf das Wachstum begannt worden war, zu vermuten, daß dieser Wuchsstoff irgendeine Rolle beim phototropischen Krümmungsvorgang spielen würde. Dasselbe wurde noch wahrscheinlicher, als DOLK (a) beweisen konnte, daß die phototropische Reizbarkeit bei dekapitierten Koleoptilen nach etwa  $2\frac{1}{2}$ —3 Stunden zurückkehrt, also genau zur gleichen Zeit mit der Regeneration des Wuchsstoffes.

Dann hat mein Sohn den Beweis liefern können (b), daß einseitig einfallendes Licht die Verteilung des Wuchsstoffes in der Koleoptilspitze beeinflusst. Er setzte Haferkeimlinge einseitiger Belichtung aus, schnitt dann die Spitze ab und stellte diese auf Agar-Agar, und zwar derart, daß der Wuchsstoff von Vorder- und Hinterseite gesondert aufgefangen wurde, indem die Schneide eines Sicherheitsrasiermesserchens dazwischengestellt wurde. Es stellte sich nun heraus, daß erstens geradeso wie bei Lichteinfall in die Längsrichtung etwa 20 % des Wuchsstoffes verschwindet; die übriggebliebenen 80 % werden aber sehr ungleich verteilt, und zwar solcherart, daß die dem Lichte zugekehrte Seite nur etwa 27% erhält, die vom Lichte abgewendete 57%. Es ist klar, daß infolgedessen die Hinterseite stärker wachsen muß als die Vorderseite, daß also eine Krümmung resultieren muß, und zwar dem Lichte zugewendet, also eine positiv phototropische.

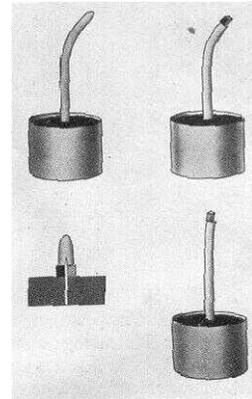
Wenn das zwar noch nicht genau untersucht wurde, kann dennoch schon gesagt werden, daß bei sehr großen einseitig zugeführten Lichtmengen diese Polarisation nicht zustande kommt oder in umgekehrter Richtung stattfindet, womit dann also auch die negative Krümmung und evtl. das zwischenliegende Indifferenzstadium erklärt wäre. Hier aber herrscht noch große Unsicherheit, und noch weniger läßt sich bis jetzt erklären, in welcher Weise das Licht diese Polarisation der Wuchsstoffverteilung zustande bringt. Soviel läßt sich aber jedenfalls doch wohl sagen, daß eine Erklärung der Reizerscheinungen des Lichtes beim Phototropismus angebahnt ist.

Zur Erklärung des Geotropismus hat besonders CHOLODNY (a) eine Theorie über die Wirkung des Wuchsstoffes aufgestellt, wobei er sich auf bestimmte Versuche basierte, welche hier nicht weiter besprochen werden sollen.

Wir wenden uns gleich zu den Versuchen des Utrechter Institutes. Es war für Koleoptilen schon längst bekannt, daß die Spitze ganz speziell für die Schwerkraft empfindlich ist. Dekapitierte Keimlinge krümmen sich nicht, wenn man sie horizontal stellt, und DOLK (a) konnte zeigen, daß diese Krümmungsfähigkeit nach  $2\frac{1}{2}$ —3 Stunden zurückkehrt, also zu gleicher Zeit mit der Regeneration des Wuchsstoffes. Dann hat mein Sohn zeigen können (b), daß man die Spitze durch ein Agar-Agar-Würfelchen mit Wuchsstoff ersetzen kann, daß also die Wirkung der Spitze auf deren Wuchsstoffgehalt beruht.

Daraufhin hat DOLK (b) eine ausführliche Untersuchung über den Zusammenhang zwischen Geotropismus und Wuchsstoff ausgeführt, wobei er zu sehr wichtigen Schlüssen gekommen ist. Ich darf hier vielleicht dem Andenken dieses genialen Schülers ein paar Worte widmen; leider ist er vor einiger Zeit in Pasadena durch ein Unglück zu früh der Wissenschaft entrissen. Er hat noch in Utrecht dekapitierte Keimlinge von verschiedener Länge benutzt, wo er die Spitze durch ein Agar-Agar-Würfelchen mit Wuchsstoff ersetzte. Dann wurde untersucht, wie lange man solche Keimlinge horizontal halten muß, um nachher eine geotropische Krümmung zu erhalten. Diese Minimumreizzeit, welche notwendig ist, um eine eben sichtbare Krümmung zu erhalten, nennt man die Präsentationszeit, und es ist klar, daß diese Präsentationszeit der geotropischen Sensibilität umgekehrt proportional sein muß. Je geringer

Fig. 5. Phototropismus. Licht von rechts einfallend. Obenlinks ein Keimling, hat sich positiv phototropisch gekrümmt. Unten eine einseitig beleuchtete Spitze auf Agar gestellt, so daß der Wuchsstoff von Vorder- und Hinterseite gesondert aufgefangen werden konnte. Rechts die Bestimmung der beiden Auxinmengen durch den Krümmungswinkel; oben die Hinterseite, unten die Vorderseite.



die Reizbarkeit, um so länger muß gereizt werden, soll eine Reaktion nachher sichtbar werden. Aus seinen Bestimmungen geht nun hervor, daß die Spitze der Koleoptile jedenfalls am reizbarsten ist und daß von dort aus die geotropische Reizbarkeit allmählich geringer wird, wenn zwar diese Abnahme nach der Basis hin lange nicht so stark ist wie bei der phototropischen Reizung, was aus den Versuchen SIERPS und SEYBOLDS geschlossen werden kann.

Dann hat DOLK bei horizontalen Koleoptilen den Wuchsstoff aus der Spitze aufgefangen, und zwar gesondert aus der unteren und oberen Seite, in derselben Weise, wie das bei den Versuchen mit einseitigem Lichte von meinem Sohn geschehen war. Es stellte sich heraus, daß die Auxinmenge nach 15—30 Minuten an der nach unten gekehrten Seite viel größer war als an der gegenüberliegenden Kante, und zwar gilt dies sowohl für Hafer als für Mais. Es ist klar, daß diese ungleiche Verteilung des Wuchsstoffes ein ungleiches Wachstum an den zwei Seiten hervorrufen muß und daß infolgedessen eine negativ geotropische Aufrichtung zustande kommen muß.

Inzwischen kommt hier noch etwas hinzu, wovon beim Phototropismus keine Rede ist. Wenn man Wuchsstoff durch Koleoptilzylinderchen transportieren läßt, indem man an der einen Seite ein Agar-Agar-Würfelchen mit, an der anderen Seite eins ohne Wuchsstoff anbringt, so wird der Wuchsstoff, wie wir schon sahen, gleichmäßig transportiert, solange diese Koleoptilzylinderchen in vertikaler Stellung gehalten werden. Hält man sie aber während des Transportes horizontal, so wird an der Unterseite mehr Wuchsstoff zurecht kommen als an der Oberseite, so daß auch während des Transportes die Polarisation noch weiter fortgesetzt wird. Es versteht sich, daß infolgedessen die Krümmung beim Geotropismus viel rascher

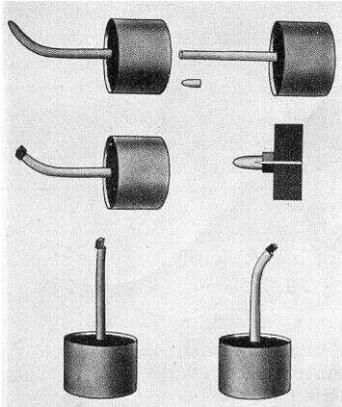


Fig. 6. Geotropismus. Oben links geotropisch gekrümmter Keimling; rechts derselbe dekapitiert, hat sich nicht gekrümmt; Mitte links ein dekapitierter mit Wuchsstoff, krümmt sich wohl; Mitte rechts von einer horizontal gestandenen Spitze wird der Wuchsstoff von Oben- und Unterseite gesondert aufgefangen; unten Messung der beiden Auxinmengen: links von der Oberseite, rechts von der Unterseite.

nach der Basis der Koleoptile hin verlaufen muß als beim Phototropismus, was tatsächlich auch beobachtet wird.

Dann hat DOLK die Frage aufgeworfen, nach wie langer Zeit die gleichmäßige Verteilung des Wuchsstoffes wieder zurückkehrt, wenn man die geotropische Reizung aufhören läßt. Er hat dazu Koleoptilen von Hafer und Mais erst während 30 Minuten in horizontale Stellung gebracht und sie dann auf einer horizontalen Achse (einem sog. Klinostaten) regelmäßig rotieren lassen, wobei dann natürlicherweise die Schwerkraft jetzt allseitig reizend wirkt, anstatt einseitig. Dann wurde nach 60 Minuten die Spitze abgeschnitten und untersucht, wieviel Wuchsstoff an den beiden ursprünglich unteren und oberen Seiten der Spitze jetzt vorhanden war. Es stellte sich heraus, daß jetzt die Ungleichheit verschwunden war. Damit stimmt vollkommen, daß eine geotropische Reizung nach 1 Stunde ausgeklungen ist, also keine Krümmung mehr hervorruft.

In welcher Weise die Schwerkraft diese ungleiche Verteilung des Wuchsstoffes hervorruft, ist ebensowenig bekannt wie beim Lichte. Ob es sich dabei, wie L. BRAUNER (a) sich denkt, um Potentialunterschiede handelt, kann hier dahingestellt bleiben. Ob man dabei die Statolithentheorie HABERLANDTS (a) und NEMECS (a) akzeptiert, braucht hier auch nicht diskutiert zu werden. Vorläufig läßt sich jedenfalls der Zusammenhang zwischen dem Druck bestimmter schwerer Körperchen im Plasma und der Wuchsstoffverteilung noch nicht einsehen.

Ein Vorgang fordert aber noch eine kurze Besprechung, nämlich der *Autotropismus*. Bekanntlich kann man bei Pflanzenorganen, welche sich infolge irgendeines äußeren einseitigen Reizes gekrümmt haben, nachdem dieser Reiz aufgehoben wird, eine Geradestreckung beobachten, vorausgesetzt, daß die Krümmung noch nicht durch Wachstum fixiert war. Wie muß dieser Autotropismus erklärt werden? DOLK (b) hat zeigen können, daß diese Zurückkrümmung beim Geotropismus nur dann stattfindet, wenn genügend Wuchsstoff vorhanden ist; bei dekapitierten Keimlingen fängt sie nach etwa  $2\frac{1}{2}$ —3 Stunden an, wenn also die Regeneration des Wuchsstoffes hat stattgefunden. DOLK hat sich das folgendermaßen zu erklären versucht. Wenn als Folge einer ungleichen Auxinverteilung die eine Kante einer Koleoptile stärker wächst als die gegenüberliegende, so wird dort auch ziemlich viel Zellstreckungsmaterial verbraucht werden, das hier also zuletzt zum beschränkenden Faktor werden kann. Wird jetzt aufs neue gleichmäßig Wuchsstoff zugeführt, so kann diese Kante wegen des genannten Mangels nicht oder nur wenig wachsen, die gegenüberliegende Kante aber zeigt jetzt ein normales Wachstum, und die Krümmung muß also zurücklaufen, der Keimling wird wieder gerade.

Wenn man den Autotropismus als die Neigung der Pflanze, eine bestimmte Form anzunehmen, auffaßt, so würden wir hier also das Formproblem in seiner einfachsten Fassung vor uns haben, und es wäre also jetzt die Aussicht geöffnet, diesem schwierigsten Problem der lebenden Wesen experimentell anzukommen. Das sind aber Zukunftsmöglichkeiten, welche zwar mehr als Träume sind, aber doch noch zu hypothetisch, um darüber hier weitere Betrachtungen zu halten.

Es mag aber darauf hingewiesen sein, daß der Wuchsstoff zum ersten Male die Lösung eines Korrelationsproblems ergibt. Unter Korrelation versteht man die Beeinflussung irgendeines Teiles einer Pflanze durch einen anderen Teil; bisher wurden diese Korrelationserscheinungen für sehr rätselhaft gehalten, wenn auch schon BEIJERINCK hier an eine stoffliche Beeinflussung gedacht hatte. Der Beweis eines solchen stofflichen Einflusses wurde zum ersten Male durch die Entdeckung des Wuchsstoffes geliefert.

In der letzten Zeit haben sich übrigens die

Zeichen gemehrt, daß der Wuchsstoff wohl nur ein Beispiel ist von einer ganzen Gruppe von Substanzen, für welche KÖGL und ich jetzt den Namen Phytohormone vorgeschlagen haben. Es ist nicht möglich, in diesem kurzen Vortrag hierauf näher einzugehen; nur ein Beispiel nenne ich, nämlich die wurzelbildenden Substanzen, welche von meinem Sohne aufgefunden wurden, worüber er teilweise schon publiziert hat (d).

Wie gesagt, haben sich in der letzten Zeit die Anzeigen gemehrt, daß vielleicht auch bei der Blütenbildung, bei dem Dickenwachstum unserer Bäume und wohl noch in vielen anderen Fällen stoffliche Beeinflussung sich geltend macht. Und wir werden damit zu Bewunderung geführt für den prophetischen Blick von JULIUS SACHS, der schon vor 50 Jahren in seinem „Stoff und Form“ Ansichten verfochten hat, welche den jetzt verteidigten sehr ähnlich sind. Damals wurde dieser Artikel verschrien als Beweis des Rückganges von SACHS' Geist, jetzt wird anders darüber geurteilt. Jedenfalls wird nächsten Sonntag, wenn in Würzburg des hundertsten Geburtstags des Begründers der modernen Pflanzenphysiologie gedacht wird, diese große Leistung von JULIUS SACHS die gebührende Würdigung erfahren.

#### Literatur.

- BEIJERINCK, M. W., a) Bot. Ztg. **43** (1885). — BOYSEN JENSEN, P., a) Ber. dtscb. bot. Ges. **28** (1910). — BRAUNER, L., a) Jb. Bot. **66** (1927); **68** (1928). — BRAUNER, L., u. E. BÜNNING, a) Ber. dtscb. bot. Ges. **48** (1930). — CHOLODNY, N., a) Jb. Bot. **65** (1926) — Biol. Zbl. **47** (1927) — Planta (Berl.) **6** (1928). — DARWIN, CH., a. FR. DARWIN, a) The power of movement in plants 1880. — DILLEWIJN, C. VAN, a) Rec. Trav. bot. néerl. **24** (1927). — DOLK, H. E., a) Proc. Akad. Amsterdam **29** (1926) — b) Geotropie en groeistof. Diss. Utrecht 1930. — HABERLANDT, G., a) Jb. Bot. **38** (1903). — HEYN, A. N. J., a) Rec. Trav. bot. néerl. **28** (1931) — HEYN, A. N. J., u. J. VANOVERBEEK, b) Proc. Akad. Amsterdam **34** (1931). — HEYN, A. N. J., c) C. r. Acad. Sci. Paris **194**; **195** (1932). — NEMEC, B., a) Ber. dtscb. bot. Ges. **20** (1902). — PAÁL, A., a) Ber. dtscb. bot. Ges. **32** (1914) — Jb. Bot. **58** (1919). — ROTHERT, W., a) Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Hrsg. v. Dr. F. COHN **7** (1896). — SIERP, H., u. A. SEYBOLD, a) Jb. Bot. **65** (1926). — SÖDING, H., a) Jb. Bot. **64** (1925). — UYLDERT, I. E., a) Proc. Akad. Amsterdam **31** (1927) — b) De invloed van groeistof op planten met intercalaire groei. Diss. Utrecht 1931. — WENT, F. W., a) Proc. Akad. Amsterdam **29** (1927) — b) Rec. Trav. bot. néerl. **25** (1928) — e) Jb. Bot. **76** (1932) — d) Proc. Akad. Amsterdam **32** (1929). — WEY, H. G. VAN DER, a) Proc. Akad. Amsterdam **34** (1931) — Rec. Trav. bot. néerl. **29** (1932).