

Ergebnisse und Probleme der pflanzlichen Wachsstoff-Forschung.

Von Hans Linser, Linz

Allgemeines.

Unsere Kenntnis auf dem Gebiete der pflanzlichen Streckungswachsstoffe verdanken wir einer engen und vorbildlichen Zusammenarbeit zwischen Biologen und Chemikern. Sie wäre nicht denkbar ohne das Zusammenspiel verschiedener Methoden aus den Gebieten der Chemie und der Pflanzenphysiologie. Die Beschäftigung mit der vor einem Vierteljahrhundert noch völlig rätselhaften Fähigkeit der Pflanzen, Lichtwachstumsreaktionen auszuführen, Erscheinungen welche wir unter dem Namen „Phototropismus“ zusammenfassen, sowie die Beobachtung der Pflanzenentwicklung unter dem Einfluß von Dunkelheit und Licht, haben in einer Reihe mit großer Geduld und Findigkeit ausgeführter Arbeiten, vor allem in den Zwanzigerjahren unseres Jahrhunderts von Fitting, Boysen-Jensen, Paal, Stark, Söding, Seubert und Cholodny die Überzeugung heranwachsen lassen, daß in der Pflanze unter dem Einfluß des Lichtes ein stoffliches Agens gebildet werde, welches für das Zustandekommen der Lichtwachstumsreaktionen verantwortlich zu machen sei. Auf Grund dieser wertvollen Vorarbeiten gelang es schließlich F. W. Went (1929) den einwandfreien Nachweis für die stoffliche Natur des durch einen Lichtreiz wirksam werdenden Agens in der Pflanze zu führen. Er fand, daß sich dieses Agens, welches in einseitig belichteten Hafer-Koleoptilspitzen auf der beschatteten Seite in größerer Menge entsteht, als auf der belichteten, nicht nur durch Agar diffundierend auf die darunterliegenden Gewebe übertragen, sondern auch in Agar auffangen und darin aufbewahren bzw. auf andere, ungeritzte Pflanzen übertragen läßt, wo es dann die gleichen Wirkungen auszulösen vermag, wie sie der ursprüngliche Lichtreiz an der Schattenseite der ursprünglich verwendeten Pflanze auszulösen imstande ist. Went setzte unbehandelten und ihrer Spitze beraubten Hafer-Koleoptilen, welche phototropisch ungeritzt im Dunkeln herangezogen worden waren und in phototrop inaktivem, orangerotem Licht von mehr als $550\text{ m}\mu$ bearbeitet werden konnten, Agarwürfelchen auf, welche „Wachsstoff“ enthielten, der aus den abgeschnittenen Spitzen durch Aufsetzen auf diese Würfelchen abgefangen werden konnte. Der Wachsstoff diffundierte aus den Würfelchen nach abwärts und nur in geringem Maße auf die gegenüberliegende Koleoptilseite, so daß jene Seite, der das Würfelchen aufsaß, zu stärkerem Wachstum gelangte als die Gegenseite und eine

Krümmung der Koleoptile zustande kam. Hiermit war eine Testmethode gefunden, welche es dem Chemiker gestattete, an das Problem der Isolierung des wirksamen Stoffes heranzugehen. In konsequenter Anwendung dieses Testes in Verbindung mit exakter, chemischer Arbeitsweise gelang es Kögl und Haagen-Smit (1931) sowie diesen Autoren in Zusammenarbeit mit H. Erxleben (1933), die an der *Avena*-Koleoptile wirksamen Wuchsstoffe in Form der Auxine a und b aus Pflanzenmaterial (Kögl, Erxleben u. Haagen-Smit 1934a) sowie aus Harn (1933) zu isolieren und deren Konstitution zu ermitteln. Hiermit schien das Problem der Lichtwachstumsreaktionen der Pflanzen zwar nicht gelöst, aber einer Lösung doch sehr nahegebracht zu sein und hätte weiterhin wieder eine Angelegenheit der Pflanzenphysiologie bleiben können, wenn sich nicht im Harn eine weitere Substanz, die von Kögl, Erxleben und Haagen-Smit (1934b) als „Heteroauxin“ bezeichnete Indol-3-Essigsäure als im Test ebenfalls wirksamer Wuchsstoff gefunden hätte. Während die Auxine a und b nur in äußerst geringen Mengen aus sehr großen Mengen an Ausgangsmaterial isolierbar waren und daher zu weiteren Versuchen mit größeren Substanzmengen nicht zur Verfügung standen, hatte man mit der Indol-3-Essigsäure nun einen auch synthetisch zugänglichen Wuchsstoff in Händen, welcher in beliebig großen Mengen und auf verschiedenartigste Weise auf Pflanzen einwirken gelassen werden konnte. Hiermit aber erschloß sich ein neues Kapitel der pflanzlichen Wuchsstoffforschung. Es zeigte sich nämlich, daß Heteroauxin keinesfalls nur als zellstreckender Wirkstoff zu bezeichnen ist, sondern daß es neben der Funktion der Zellstreckung noch eine ganze Reihe weiterer, physiologischer Funktionen an Pflanzen zu übernehmen in der Lage ist.

Wirkungen.

Zunächst zeigte sich, daß es neben einer Förderung der Zellstreckung auch Zellteilungsvorgänge bei Pflanzen auszulösen vermag. Während es in relativ geringen Konzentrationen die Zellstreckung, also das Längenwachstum fördert, förderte es in größeren Konzentrationen das Dickenwachstum — beispielsweise abgeschnittener Epicotylstümpfe — und verursachte Proliferationen, vor allem meristematischer, aber auch ruhender Gewebe, wie verstärkte Bildung von Wundkallusgeweben und von gallenartigen Gewebewucherungen. So konnte Boysen-Jensen (1948) in zwölfjähriger, mühevoller Arbeit zeigen, daß die Gallenbildung durch *Mikiola fagi* mit Hilfe von Indol-3-Essigsäure bewirkt wird, welche von der die Gallenbildung verursachenden Insektenlarve ausgeschieden und durch kriechende Bewegungen im Laufe der Zeit so verteilt wird, daß die Pflanze auf diesen Reiz mit der Bildung der geformten Galle antworten muß. Das gallenbildende Insekt benützt hierbei die von ihm ausgeschiedene Indol-3-Essigsäure sozusagen als ein „chemisches Werkzeug“ um sich damit instinktgemäß seine pflanzliche Galle als Wohnstätte und Nährsubstrat aufzubauen. In zahlreichen Fällen dagegen bewirkt Heteroauxin, besonders beim Aufbringen auf die Stämme krautiger Pflanzen, das Auftreten zahlreicher neuer Wurzelanlagen, auch an solchen Stellen der Pflanze, an denen normalerweise keine Wurzelbildung zu erwarten ist. Diese Erscheinung ist bereits in weitgehender Weise praktisch

ausgenutzt worden, um die oft schwer sich bewurzelnden Stecklinge verschiedener Zier- und Nutzpflanzen zu reichlicherer Wurzelbildung zu veranlassen, wobei die Wuchsstoffe meistens durch Eintauchen der Pflanzen in entsprechend konzentrierte wäßrige Lösungen dieser Stoffe angewendet werden. Dagegen bewirken auch noch kleinere Konzentrationen an Wuchsstoffen eine starke Hemmung des Längenwachstums der Wurzeln, welches erst in noch kleineren Konzentrationen gefördert wird. Darüber hinaus konnte beobachtet werden, daß das vorzeitige Abwerfen des Obstes durch eine Verhinderung der Ausbildung von Trennschichten durch Wuchsstoffe unterbunden werden kann und daß es gelingt, die Funktion der sehr wuchsstoffreichen Pollenzellen bei der Fruchtbildung durch Besprühen nicht befruchteter (bzw. kastrierter) Blüten mit Wuchsstofflösungen zu ersetzen und so künstlich parthenokarpe (also kernlose) Früchte zu erzielen. Je nach der verwendeten Wuchsstoffkonzentration kann eine Vermehrung oder eine Verminderung der Zahl der Blütenprimordien erzielt (Leopold u. Thimann 1949), bzw., eine Verzögerung des Blühbeginns erreicht werden (Green u. Fuller 1948). Bei Spritzung offener Blüten konnte die Reifezeit der Früchte mit Wuchsstoffen verkürzt werden (Strong 1946). Mit Wuchsstoffen besprühte Pflanzen (*Tropaeolum*) zeigen keine normale Tagesperiodik der Transpiration mehr, ihre Spaltöffnungen werden geschlossen gehalten, so daß abgeschnittene Pflanzenteile langsamer als normal verwelken (Ferri u. Lex 1948). Selbstverständlich beeinflussen Wuchsstoffbehandlungen verschiedener Pflanzenorgane auch deren phototropes und geotropes Verhalten; letzteres ist beispielsweise bei keimenden *Thuja*-Samen (Sprossen und Wurzeln) der Fall (Bulard 1948). Die Zuführung von größeren Mengen von Wuchsstoffen zu Pflanzen durch Schnittflächen ergab, daß das Austreiben von Seitensprossen bzw. von ruhenden Knospen von der Gegenwart oder Abwesenheit von Wuchsstoffen insoferne abhängig ist, als das Vorhandensein von Wuchsstoffen das Austreiben zu unterbinden vermag.

Es handelt sich also um eine Vielzahl interessantester physiologischer Wirkungen, welche die Wuchsstoffe zu vollbringen imstande sind. Über den Wirkungsmechanismus ist bisher allerdings noch keine hinreichende Kenntnis vorhanden. Aus Versuchsergebnissen mit Gemischen von Wuchs- und Hemmstoffen ließ sich eine Modellvorstellung gewinnen, welche die Wuchsstoffwirkung als einen Adsorptionsvorgang statistisch betrachtet und das Eintreten des Wuchsstoffmoleküls in seine Wirkungsstelle (eine „Lücke“) als ein chemisches Trefferereignis deutet (Linser 1951a; Kaindl 1951). Die mathematische Behandlung dieses Modells gestattet, an beliebigen Mischungen erzielte Wachstumsergebnisse rechnerisch zu ermitteln. Hinsichtlich der Zellstreckungswirkung wissen wir, daß die zur Streckung einer Weizenwurzelzelle, zu welcher noch etwa 10^{-18} Mol Wuchsstoff ausreichen (Wassink 1946), von 38μ auf 475μ Länge notwendige Arbeit mit $0,25$ erg berechnet wurde (Frey-Wyßling 1948a), während die Atmung der gleichen Zelle die etwa 100—1000fache Menge an Energie zur Verfügung stellt. Wir wissen ferner, daß während der Zellstreckung auf der Zellwand ein Druck von etwa 28 kg/cm^2 lastet und ihr Elastizitätsmodul von 600 kg/cm^2 auf 60 kg/cm^2 absinkt (Frey-Wyßling 1948b). Versuche, eine Parallele zwischen der Einwirkung

von Wuchsstoffen auf monomolekulare Lipoid- bzw. Koazervatschichten und jener auf Pflanzenzellen zu finden, scheiterten bisher (Havinga u. Veldstra 1948). Obzwar man annehmen muß, daß Wuchsstoffe die Plastizität der Zellmembranen an gewissen Wachstumsstellen ändern können (Gonzales da Cunha 1936), scheint die Wirkung doch weniger eine solche auf Zellgrenzschichten, als vielmehr eine solche auf das Protoplasma und dessen Stoffwechsel zu sein (Booij u. Veldstra 1949). Jedenfalls konnte beobachtet werden, daß bei Kartoffelgewebe unter Heteroauxineinwirkung eine aktive Wasseraufnahme stattfindet (welche übrigens durch KCN unbeeinflussbar ist Weaver 1946; Levitt 1948), und möglicherweise durch gesteigerte Wandplastizität gedeutet werden darf. Eine direkte Wirkung scheint das Heteroauxin auf die Stoffwechsellätigkeit des Protoplasmas insoferne auszuüben, als es nach Berger, Smith u. Avery (1946) beispielsweise die Atmung intakter *Avena*-Koleoptilen stark zu steigern vermag oder jene von Erbsenkeimlingen erhöht (Christiansen u. Mitarbeiter, 1949). Hierbei wird möglicherweise auch eine Auxine aktivierende Teilatmung in der Pflanze intensiviert (Ruge 1948), welche anscheinend auch durch Dehydroascorbinsäure günstig beeinflusst werden kann (Raadt u. Söding 1947). Heteroauxin ist in der Lage, die diastatische Aktivität von Weizenkörnern zu steigern (Chen Chung King 1947) und führt einen gesteigerten Abbau von Kohlehydraten herbei (Goris 1948). Bei stark wirksamen Wuchsstoffen kann dieser Abbau bis zu einer völligen Zerstörung der Kohlehydratereserven führen (Rasmussen 1947), zu welcher noch eine Verminderung der Assimilationsleistung der betreffenden Pflanze durch Wachstumsverkrümmungen kommt, welche einerseits die Blattfläche weitgehend dem Licht entziehen und zu der andererseits noch eine direkte assimilationsmindernde Wirkung durch Wuchsstoffe tritt (Freeland 1949), was alles zusammen (nebst einer möglichen spezifischen Plasmagiftwirkung solcher Stoffe) zu einer Vernichtung der behandelten Pflanzen führen kann. Da sich hierbei manchen Stoffen gegenüber (Phenoxyessigsäurederivate, vor allem 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure) die dicotylen Pflanzen im Gegensatz zu den monocotylen durch eine ganz besondere Empfindlichkeit auszeichnen, hat man diesen Effekt zu einer selektiven Unkrautbekämpfung in Getreidefeldern praktisch ausnützen können, welche der Landwirtschaft zahlreicher Länder bereits wertvolle Dienste geleistet hat (vgl. Linser 1949). Im Gegensatz zu den Phenoxyessigsäurederivaten zeigt Isopropylphenylcarbamat die Fähigkeit, dicotyle Pflanzen weitgehend zu schonen und monocotyle Pflanzen in einer Weise anzugreifen, die ebenfalls wuchsstoffartig ist und zur Unkrautbekämpfung (Quecken u. dgl.) geeignet erscheint. Nach Anwendung von Phenoxyessigsäurederivaten als Wuchsstoffe bei Bohnenpflanzen konnte eine Abnahme der reduzierenden und der nicht-reduzierenden Zucker wie aller sonstigen Kohlehydrate, der Rohfaser aber auch der Aschenstoffe beobachtet werden, während das ätherextrahierbare Unverseifbare, ebenso die Fette sowie Eiweiß und Aminosäuren vermehrt waren. Durch eine besondere Anreicherung der Eiweißstoffe an Asparaginsäure, Lysin, Valin, Methionin und Phenylalanin schien auch der Charakter der Eiweißstoffe verändert zu sein (Sell u. a. 1949).

Die bisherigen Hinweise mögen genügen um zu zeigen, welche vielfältigen

Wirkungen die Wuchsstoffe in den Pflanzen auszulösen vermögen und welche wichtige Rolle den pflanzeigenen wuchsstoffartigen Regulationsstoffen zukommen muß. Es besteht daher besonderes Interesse, die in der Pflanze selbst vorliegenden Wuchsstoffe, sowie ihre Bildung, Bewegung, Umwandlung und eventuelle Zerstörung in deren einzelnen Teilen und Geweben möglichst genau kennenzulernen.

Hierzu bedarf es geeigneter Methoden, welche die möglichst einfache und genaue Erkennung und die quantitative Bestimmung der Wuchsstoffe in der Pflanze gestatten.

Test-Methoden.

Die ursprüngliche Methode von Went (1929), welche auch heute noch als die „klassische“ Methode der pflanzlichen Wuchsstoffforschung bezeichnet werden darf, benützt als Kriterium den Krümmungswinkel. Dieser ist in seiner Größe nicht nur von der Wuchsstoffkonzentration sondern auch von der Geschwindigkeit abhängig, mit welcher sich der betreffende, zu testende Wuchsstoff von der Anwendungsseite auf die gegenüberliegende Seite ausbreitet. Je schneller dieser „Quertransport“ (Linser 1938) vor sich geht, desto mehr Wuchsstoff erhält die unbehandelte Gegenseite und desto kleiner wird der Krümmungswinkel. Ein Stoff, welcher zellstreckend wirkt, sich aber so schnell auf die Gegenseite bewegt, daß er dort in praktisch gleicher Konzentration vorliegt, wie auf der behandelten Seite, wird keine Krümmung hervorrufen und daher nicht als Wuchsstoff erkannt werden. Dies ist beispielsweise bei der Cumaryl-1-Essigsäure tatsächlich der Fall (Went u. Thimann 1936). Mit dem Went-Test kann also kein sicheres Urteil darüber gefällt werden, ob eine Substanz wuchsstoffwirksam ist, d. h., ob sie das Streckungswachstum der Koleoptile fördert oder nicht. Andererseits zeigt die Abhängigkeit des Krümmungswinkels von der Wuchsstoffkonzentration Proportionalität nur bei sehr kleinen Konzentrationen. Wendet man höhere Konzentrationen bzw. einen breiteren Konzentrationsbereich von Wuchsstoffen an, so zeigt sich eine Abhängigkeit des Krümmungswinkels, welche ein charakteristisches Optimum aufweist (vgl. Abb. 1.) und erkennen läßt, daß eine einzelne Bestimmung eines Wuchsstoffpräparates mit der Went-Methode keinen Aufschluß darüber geben kann, ob man es bei der untersuchten Probe mit einer Wuchsstoffkonzentration ober- oder unterhalb des betreffenden Optimums zu tun hat. Es erweist sich, wenn man mit dem Went-Test darüber Sicherheit erhalten will, als notwendig, jede unbekannte Probe in mehreren Konzentrationen (bzw. Verdünnungen) zu testen. Dies ist ein offensichtlicher Nachteil der Methode, um so mehr als inzwischen auch in Pflanzen außerordentlich hohe Wuchsstoffmengen aufgefunden wurden (Linser 1939a), nämlich bis etwa $2 \cdot 10^{-2}$ % Indol-3-Essigsäure in der Frischsubstanz entsprechende Mengen in Brassicaceen-Pflänzchen oder aber, wie Yakushkina (1947) nachwies, 5 % Indol-3-Essigsäure entsprechende Mengen in Haselnußpollen. Um beide Nachteile der Went-Methode auszuschalten, versuchten Nielsen (1939) sowie Thimann und Bonner (1933) durch gleichmäßige Verteilung der Wuchsstoffquelle über die Dekapitationsschnittfläche und durch Längenzuwachsmessung bei geradlinigem Wachstum zu arbeiten. Da jedoch gerade jener Teil

der Koleoptile, welcher den stärksten Längenzuwachs während der Versuchsdauer aufweist, durch die Dekapitation entfernt wird, ist der erzielte Längenzuwachs sehr gering und mit relativ großen Meßfehlern behaftet. Das gleiche gilt für die an Koleoptilzylindern arbeitende Methode von Jost und Reiß (1936) oder jene von H. Funke (1939). Auch erfordern diese Methoden eine

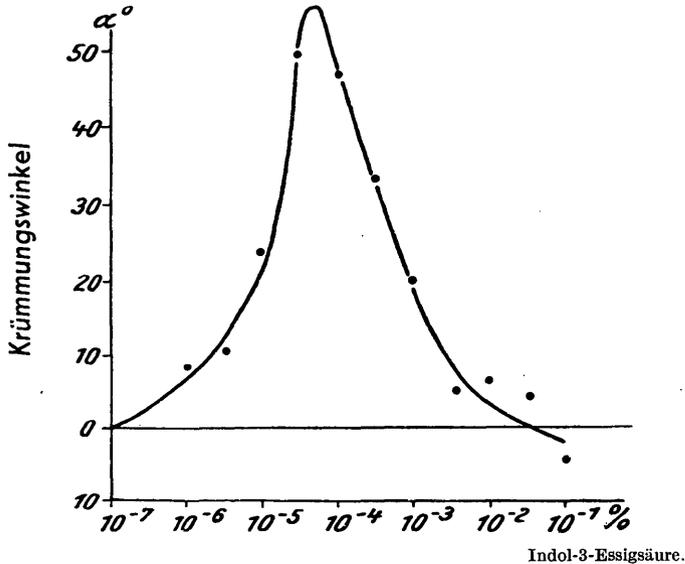


Abb. 1. Abhängigkeit des Krümmungswinkels bei der Agar-Methode nach Went von der Konzentration des Wuchsstoffes.

genaue Längenmessung, bevor man über die Wirksamkeit etwas aussagen kann, während die mit dem Krümmungswinkel arbeitenden Methoden bereits an diesem sofort erkennen lassen, daß eine Wirkung vorhanden ist. Um die Vorteile beider Methoden zu verbinden benutzte Linser (1938) die von F. Laibach (1933) zum Aufbringen von Wuchsstoffen auf Versuchspflanzen verwendete Form der Lanolinpaste und arbeitete damit an der *Avena*-Koleoptile einen quantitativen Test aus, welcher zugleich Winkel- und Längenmessung benützt und aus der Kombination beider Werte eine eindeutige Aussage über die Wirkung eines Wuchsstoffes meist sogar schon an einer einzelnen Bestimmung möglich macht. Abb. 2 zeigt, daß die relativ großen Krümmungswinkel die während der 24stündigen Versuchsdauer nach einseitigem Aufstreichen eines 1 cm langen Pastenstreifens entlang der Koleoptilspitze auftreten, nach Überschreiten eines Maximums wieder kleiner werden und schließlich in gegenteilige Krümmung (zur Pastenseite hin gerichtet) umschlagen. An den photographisch hergestellten Kontaktkopien der gekrümmten Pflanzen werden entlang der Pastenseite von der Basis bis zur Spitze der Koleoptile mit einem feinen Zahnradchen, dessen jedes fünfte Zahnchen breiter ausgestaltet

ist, um die Zählung zu erleichtern, Längenmarken eingepägt und durch deren Abzählen die Koleoptillängen bestimmt. Da die gleichen Koleoptilen in geradem Zustande bei Versuchsbeginn ebenfalls gemessen wurden, kann der Längenzuwachs während der Versuchsdauer berechnet und davon der gleichzeitige Zuwachs ohne Wuchsstoff behandelter Kontrollpflänzchen subtrahiert werden,

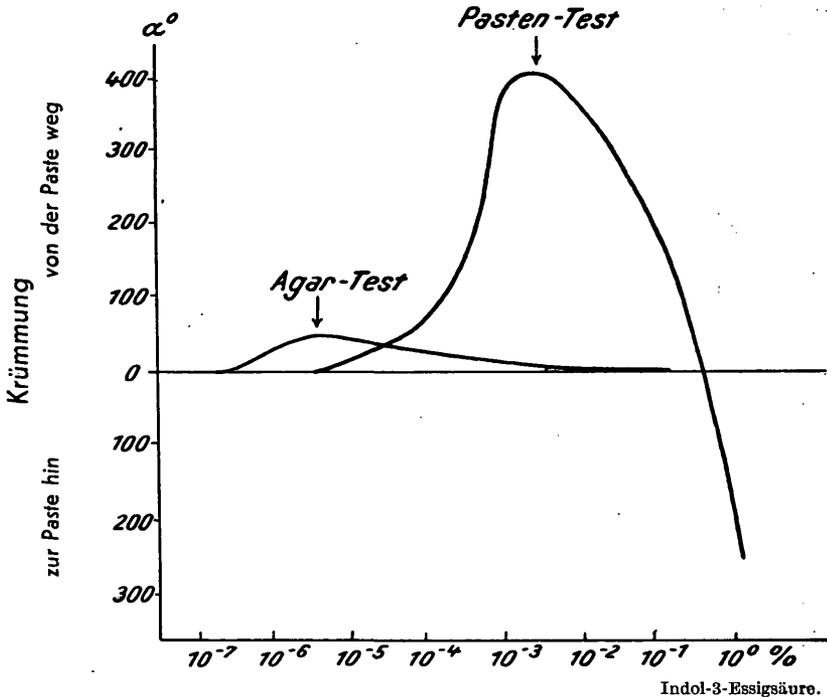


Abb. 2. Vergleich der Größen der Krümmungswinkel bei der Agar-Methode (Went) und der Pastenmethode (Linser).

so daß ein Zuwachswert Z als Maß für die Wuchsstoffwirkung auf das Längenzuwachstum gewonnen wird, welcher eine Größe bis zu 20 mm erreichen kann und im allgemeinen in Prozent des während der Versuchszeit gemessenen Längenzuwachses der Kontrollpflanzen ausgedrückt wird. Die Abhängigkeit dieses Wertes Z von der Wuchsstoffkonzentration ist in Abb. 3 wiedergegeben und weist ein bei höheren Konzentrationen gelegenes Maximum auf, als jene für den Krümmungswinkel. An der Größe von Z kann man daher — bei gleichzeitig angesetzten Versuchen — sehen, ob ein gefundener Krümmungswert oberhalb oder unterhalb des Maximums für den Krümmungswinkel in der Eichkurve aufgesucht werden muß und es wäre damit denkbar, mit einer einzigen Bestimmung auszukommen, wenn die *Avena*-Koleoptile nicht die unerwünschte Eigenschaft besäße, gegenüber Wuchsstoffen zu verschiedenen Zeiten in verschiedener Empfindlichkeit zu reagieren. Trotz eingehender

Untersuchungen dieses auch mit der Went-Methode festgestellten Verhaltens der Haferkoleoptilen konnten auch Kögl, Haagen-Smit und van Hulssen (1936) in eingehenden Untersuchungen nicht feststellen, welche Ursachen dieses zu verschiedenen Zeiten verschiedene Verhalten der Koleoptilen bedingen. Wahrscheinlich ist daran neben erblichen Unterschieden der Wuchsstoffempfindlichkeit (Muhle-Larsen 1948) auch ein jahresrhythmisches Schwanken der inneren Korrelation zwischen Primärblatt- und Koleoptilwachstum beteiligt (Linser 1950a). Jedenfalls vereitelt die zu verschiedenen

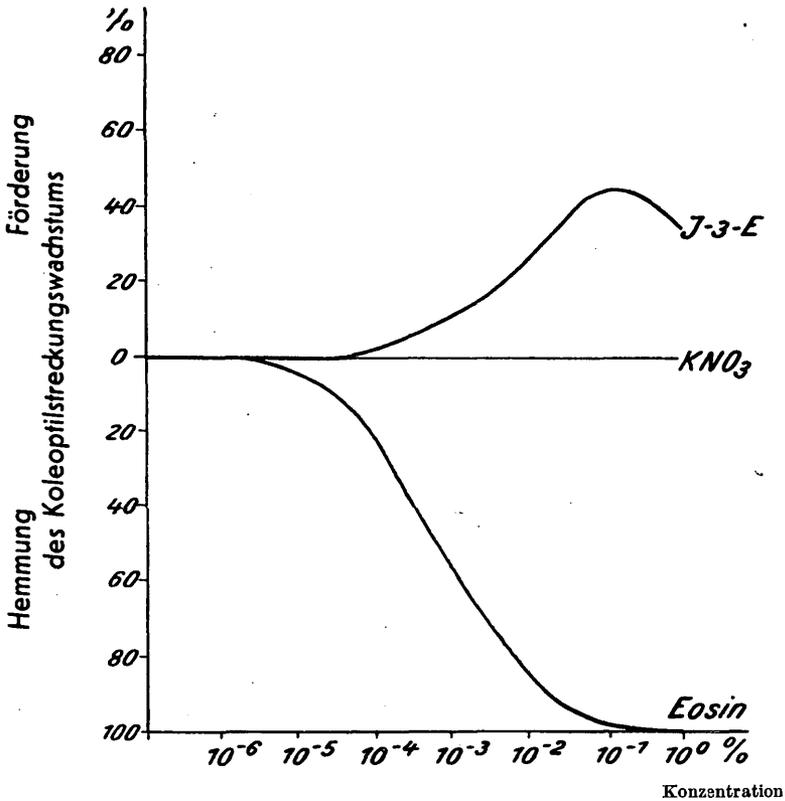


Abb. 3. Wuchsstoff- und Hemmstoffverhalten im Pastentest I-3-E=Indol-3-Essigsäure (Wuchsstoff) und Eosin (als Hemmstoff-Modell). Kaliumnitrat blieb wirkungslos.

Zeiten ganz verschiedene Empfindlichkeit der Koleoptilen die Aufstellung einer „Avena Einheit“ oder einer „Plant Unit“ als Maß für Wuchsstoffwirkung, wie dies früher versucht wurde, ebenso aber ein einfaches Umrechnen in entsprechende Mengen von Indol-3-Essigsäure. Dieses letztere scheitert auch daran, daß verschiedenartige Wuchsstoffe ganz verschiedenartige Kurvenformen für die Konzentrationsabhängigkeit des Zuwachswertes Z oder des

Krümmungswinkels α besitzen, welche sich auf keine Weise miteinander zur Deckung bringen lassen, während die einfache Umrechnung doch erfordern würde, daß sich diese Kurven durch Parallelverschiebung entlang der x- (Konzentrations-) Achse gegenseitig zur Deckung bringen lassen. Tatsächlich aber hat man es bei verschiedenen Wuchsstoffen mit ganz verschiedenen Wirkungscharakteristika zu tun und es zeigt sich, daß manche Stoffe ausschließlich fördernde Wirkung auf das Streckungswachstum der Koleoptile ausüben, andere wiederum ausschließlich hemmende, wieder andere je nach der Konzentration sowohl fördernde, wie auch hemmende, während die größte Zahl der Stoffe in „physiologischen“ Konzentrationen die Koleoptile fast überhaupt unbeeinflusst lassen. Je nachdem ob man es mit nur fördernden oder nur hemmenden Stoffen zu tun hat, sprechen wir von „Wuchsstoffen“ oder von „Hemmstoffen“ und Abb. 3 gibt an den Beispielen der Indol-3-Essigsäure als Wuchsstoff und des Eosins als Hemmstoff(-Modell) den Typus dieser beiden Kurven wieder.

Der Nachteil der Pastenmethode gegenüber dem Went-Test besteht in einer geringeren Empfindlichkeit, ist jedoch bei einer Fehlergröße von etwa $\pm 10\%$ bei gleichzeitigen Versuchen sowohl bei der Prüfung synthetisch zugänglicher Stoffe als auch bei jenen Pflanzen, welche große Wuchsstoffmengen enthalten, sehr gut zu brauchen. Etwas empfindlicher ist der von Went (1934) ausgearbeitete „Erbstentest“. Der empfindlichste Test, den wir für Wuchsstoffe derzeit besitzen, wurde von Moewus (1948) angegeben, welcher mit bis zu einer Wurzellänge von 5 mm innerhalb eines bestimmten Zeitraumes vorgequollenen und vorgekeimten Keimlingen von *Lepidium sativum* arbeitet. Diese werden auf mit Wuchsstofflösungen befeuchtetes Filtrierpapier gebracht, nach 17stündiger Versuchsdauer kopiert und nach Wurzellänge ausgemessen, welche in Prozenten der Kontrollwurzellängen ausgedrückt wird. Diese angeblich mit $\pm 4\%$ im allgemeinen aber ebenfalls mit etwa $\pm 10\%$ Fehler arbeitende Methode benützt also an Stelle der Koleoptile die Wurzel als Testobjekt und nimmt in Kauf, daß damit ein ganz anderer physiologischer Vorgang als Kriterium der Wirkung gewählt wird, als die Zellstreckung der Koleoptile. Die Empfindlichkeit der Methode ist allerdings um mehrere Zehnerpotenzen größer als jene der Pastenmethode, doch besteht sie im Hauptteil in einer Hemmung des Längenwachstums der Wurzeln, während jener empfindlichste Bereich, innerhalb von welchem sie eine Förderung des Wurzelwachstums durch Wuchsstoffe erkennen läßt, nur den relativ kleinen Effekt von etwa $\pm 20\%$ (maximal) ermöglicht. Die Methode ist also gerade dort, wo sie einen typischen Wuchsstoff-Effekt zeigt, durch die Kleinheit dieses Effektes ziemlich unsicher und mit relativ großem Fehler behaftet, während sie in jenem Bereich, in welchem sie mit größerer Sicherheit arbeitet bzw. die zahlenmäßig größten Effekte bringt, keinen Unterschied zwischen Wuchsstoff- und Hemmstoffwirkung erkennen läßt. Das Gleiche gilt für den von Swanson (1946) benützten Samenkeimungstest, welcher mit Roggensamen arbeitet. Will man bei der Moewus-Methode zwischen Wuchsstoffen und Hemmstoffen unterscheiden, so ist es notwendig, eine Kurve bei verschiedenen Verdünnungen aufzunehmen. Abb. 4 zeigt, wie ähnlich sich bei dieser Methode Wuchsstoffe, Hemmstoffe und ganz unspezifisch, nur in hohen Konzentrationen toxisch

oder plasmolytisch schädigend wirkende Stoffe verhalten. Deshalb erweist sich die Pastenmethode immer wieder als die vom physiologischen Gesichtspunkt betrachtet aufschlußreichste.

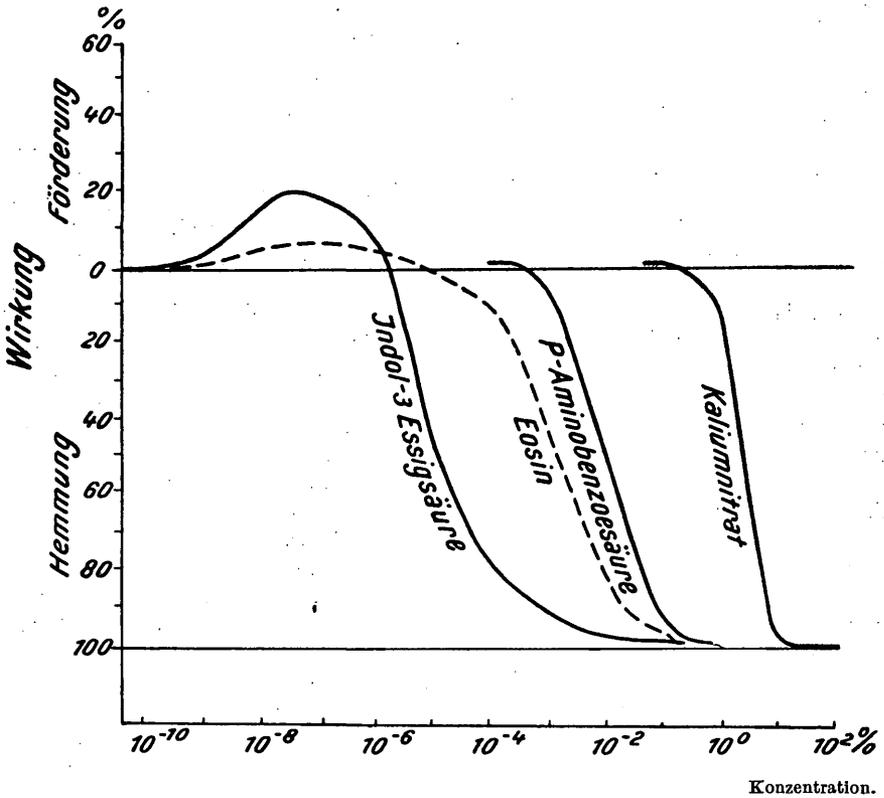


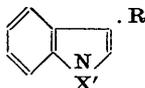
Abb. 4. Moewus-Kressewurzelttest. Konzentrationswirkungskurven von verschiedenen Wuchsstoffen, daneben von Kaliumnitrat.

Die Zahl der Stoffe, welche in geringen Konzentrationen einen fördernden Einfluß auf das Zellstreckungswachstum erkennen lassen und daneben in ähnlicher Weise wie das Heteroauxin auch dessen sonstige physiologische Funktionen und Wirkungen mehr oder minder stark ausüben, ist seit der Entdeckung der Indol-3-Essigsäure als Wuchsstoff in ständigem Ansteigen begriffen, so daß wir gegenwärtig einen allgemeinen Überblick über bestimmte Konstitutionstypen geben können, welche sich als „wuchsstoffwirksam“ erwiesen haben und außerdem eine Reihe von Stoffen kennen, welche wir im antagonistischen Sinne als „hemmstoffwirksam“ kennzeichnen können.

Die genannten Methoden werden von verschiedenen Bearbeitern je nach Vorliebe verwendet und obwohl sie auf verschiedenartigem Testmaterial beruhen doch in gleicher Weise als Kriterium der Wuchsstoffwirksamkeit ver-

wendet. Unter Berücksichtigung der oben erwähnten Überlegungen ist jedoch zu erwarten, daß in manchen Fällen die einzelnen Methoden zu widersprechenden Ergebnissen gelangen werden. Im großen und ganzen aber haben sich Übereinstimmungen ergeben, so daß im Einzelfall ein Eingehen auf die verwendete Methodik nicht unbedingt nötig erscheint.

Wirksame Stoffe.



Wirksamkeit		
stark	schwach	fehlend oder gegenteilig
$X' = H \quad X = H$ K, Na... $\cdot CH_3$ $\cdot CH_2 \cdot CH_3$ $R = \cdot CH_2 \cdot COOX$ $\cdot (CH_2)_3 \cdot COOX$ $\cdot CH_2 \cdot CHO$	$X' = H \quad X = H$ K... $\cdot CH_3$ $R = \cdot CH_3$ $\cdot (CH_2)_2 COOX$ $\cdot (CH_2)_2 \cdot OH$	$X' = H \quad X = H$ $R = \cdot CH_2 \cdot CH \cdot COOH$ $\quad \quad \quad \cdot NH_2$ $\cdot CH_2 \cdot SO_3 \cdot Na$ $\cdot CH_2 \cdot CO \cdot CH_3$ $\cdot CH_2 \cdot CO \cdot \begin{matrix} \cdot C_2H_5 \\ \cdot N \\ \cdot C_2H_5 \end{matrix}$
	$X' = \cdot CO \cdot CH_3$ $R = \cdot CH_2CN$	

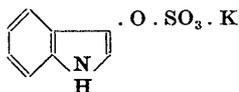
Abb. 5. Übersicht über die Wirksamkeit von Indolkörpern.

Das Schema der Abb. 5 gibt einen Überblick über die Wirksamkeit von Indolderivaten, wobei jedoch nur die bisher untersuchten Stoffe berücksichtigt sind und die Möglichkeit besteht, daß hier nicht angeführte andere Derivate ebenfalls Wirksamkeit besitzen¹⁾.

Bei Verlängerung der Seitenkette in 3-Stellung bis zur Valeriansäure bleibt die Wirksamkeit erhalten, wobei es gleichgültig ist, ob man die freie Säure, das Salz oder aber deren Methyl-, Äthyl-, Butyl- bzw. Isobutylester zur Anwendung bringt. Allerdings verändert sich in jedem Falle die Konzentrations-Wirkungskurve für jeden Test in besonderer Weise. Die Säuregruppe scheint für die Wirkung nicht unbedingt notwendig zu sein, da der Alkohol Tryptophol ebenfalls eine schwache Wirksamkeit zeigt (Veldstra u. Booiij 1949), da ferner der Indolacetaldehyd etwa halb so stark wirksam ist wie die Indolessigsäure und auch Skatol (Methylindol) noch eine Wirksamkeit ausübt (Glover 1949). In diesen Fällen, besonders beim Indol-3-Acetaldehyd ist jedoch zu bedenken, daß die Möglichkeit besteht, daß diese Körper im Stoffwechsel in Indol-3-Essigsäure übergehen und dadurch als wirksam in Erscheinung treten. Dies könnte man freilich auch von Tryptophan behaupten.

¹⁾ Wirksamkeiten außerordentlich zahlreicher verschiedenartiger Stoffe finden sich bei Sexton (1949) sowie im Hinblick auf Wachstumshemmungen auch bei Thompson, Swanson und Norman (1946) zusammengestellt.

ten, welches sich als solches jedoch fast unwirksam erweist. Die Unwirksamkeit der Indolmethylsulfonsäure, von 3-Indolaceton und von Diäthyl-3-Indolacetamid (Steiner 1947) zeigt, daß die in 3-Stellung befindliche Seitenkette nicht beliebig abgeändert werden darf. Dagegen erwies sich Harnindikan als wirksam (Veldstra u. Havinga 1943).



Harnindikan.

Substitution des Wasserstoffes am Stickstoffatom des Indolringes scheint die Wirksamkeit ebensowenig zu vernichten, wie die Einführung der Methylcyanidgruppe anstatt der Essigsäure in 3-Stellung. Ebenso sind Substitutionen der anderen Wasserstoffatome des Indolgerüsts durch Chlor oder durch Methylgruppen weitgehend möglich, allerdings sinkt hierbei die Wirkungsgröße beträchtlich ab. Die Einführung einer Nitrogruppe in 7-Stellung vernichtet die Wirksamkeit (Stevens 1947) (vgl. Abb. 6).

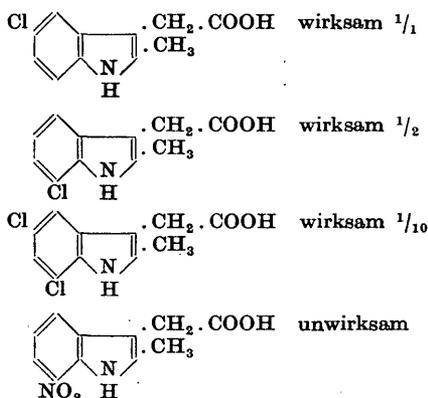


Abb. 6. Wirksamkeitsminderung bei Indolkörpern durch Substitution (F. J. Stevens).

Eine für die Wirkung notwendige, wenn auch nicht zureichende Bedingung scheint die unmittelbare Nachbarschaft der Seitenkette zu einer $C=C$ -Bindung zu sein, da die entsprechenden Verbindungen mit einfacher $C-C$ -Bindung Unwirksamkeit zeigen; dies gilt auch für die echten Auxine (vgl. Pseudoauxin a, Abb. 10).

Ein Ersatz des Stickstoffs im Indolgerüst durch Sauerstoff ist anscheinend ohne Wirksamkeitsverlust möglich, da die Cumaron-3-Essigsäure wirksam gefunden wurde (Titoff, Müller u. Reichenstein 1937). Dagegen scheint auch in diesem Falle der Verlust der 3-Seitenkette sowie der zu ihr benachbarten $C=C$ -Doppelbindung einen Verlust der Wirksamkeit zu bedingen: Cumaran-3-on und 5-Chlorcumaran-3-on sind ohne Wuchsstoffwirkung (Kalinowski 1948). Ein Ersatz des Stickstoffs im Indolring ist möglich, da die Thionaphthen-3-Essigsäure wirksam ist (Grock u. a., 1937). Eine weitere

Gruppe wuchsstoffwirksamer Verbindungen stellen die einfachen Phenylfettsäuren dar und zwar wurden als wirksam gefunden, die Phenylessigsäure, deren Alkalisalze und Methyl-, Äthyl-, Butyl- bzw. Isobutylester (Zimmermann u. Wilcoxon 1935, 1936), die Phenylpropionsäure sowie die Phenylacrylsäure (Cis-Zimtsäure) (Zimmermann u. Hitchcock 1937).

Die Benzoesäure zeigt keine Wirksamkeit, dagegen fanden Zimmermann und Hitchcock (1942) als erste aktive Verbindung, welche die Carboxylgruppe direkt am Benzolring enthält, die 2-Brom-3-Nitrobenzoesäure, was zeigt, daß auch die Nitrogruppe als solche nicht unbedingt wirksamkeitszerstörend sein muß. Es ist interessant, daß auch Benzylcyanid (Steiner 1947) sowie Benzoyloxyd und Benzoylperoxyd (Snow 1937) Wirksamkeit zeigen, wobei allerdings an eine Umwandlung im Stoffwechsel in eine aktive Verbindung, vielleicht Phenylessigsäure zu denken sein wird.

Als wirksam erwiesen sich ferner die Cyklohexanon-2-Essigsäure und die 4-Methyl-Cyklohexanon-2-Essigsäure, während die Cyklohexanoncarbonsäuren unwirksam sind (Gandini 1943).

Analog den einfachen Phenylfettsäuren zeigen auch die Naphthyl-Anthracen- und Flourenfettsäuren (insbesondere die Essigsäurederivate) Wuchsstoffwirksamkeit (Zimmermann u. Wilcoxon 1935). Von der Trijodbenzoesäure, welche schon als ein Hemmstoff zu bezeichnen sein dürfte, sind interessante biologische Wirkungen im Hinblick auf die Blütenbildung bekannt geworden. Vor allem sind hier die α - und die β -Naphthylessigsäure und die entsprechenden Propionsäureverbindungen zu nennen, während bereits die β -Buttersäureverbindung praktisch wirkungslos ist (Kruyt u. Veldstra 1947). Auch bei den Naphthylderivaten erwies sich der α -Naphthyl-Acetaldehyd an Stelle der α -Naphthyl-Essigsäure noch wirksam (Veldstra u. Booiij 1949). Als wirksam erwiesen sich ferner α -Naphthylacetonitril (Zimmermann u. Wilcoxon 1935) sowie α -Naphthylnitromethan (Veldstra u. Havinga 1943).

Ist bei fast allen bisher besprochenen wirksamen Stoffen jeweils der Seitenkette eine —C=C— -Bindung direkt benachbart, bei deren Verlust auch die Wirksamkeit schwindet, so ist dies bei den beiden als nächste zu nennenden Stoffgruppen, den Phenoxy- und den β -Naphthoxyessigsäurederivaten (Bausor 1939) nicht der Fall. Dennoch weisen sie Wuchsstoff- bzw. Hemmstoffwirksamkeit auf.

Die in Abb. 7 wiedergegebenen Wirkungskurven der Phenoxyessigsäure wie verschiedener chloresubstituierter Derivate (Linser 1950b) dieses Körpers zeigen, daß man es bei der Phenoxyessigsäure selbst mit einem „Hemmstoff“ zu tun hat, welcher nur hemmende, aber keine praktisch nennenswerte fördernde Wirkung ausübt, während die Substitution eines oder zweier Chloratome am Ring der gleichen Substanz außerordentlich starke Wuchsstoffeigenschaft verleiht. Die Einführung eines dritten Chloratoms vernichtet diese Wuchsstoffeigenschaft wieder gänzlich und schafft einen Hemmstoff. Der Ersatz eines Chloratoms durch eine Methylgruppe nimmt der 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure, welche in mancher Hinsicht als der am stärksten wirksame der bisher bekannten Wuchsstoffe bezeichnet werden kann, ihre Wirksamkeit nicht. Sie ist daher nicht nur als solche („2,4-D“), sondern auch bei

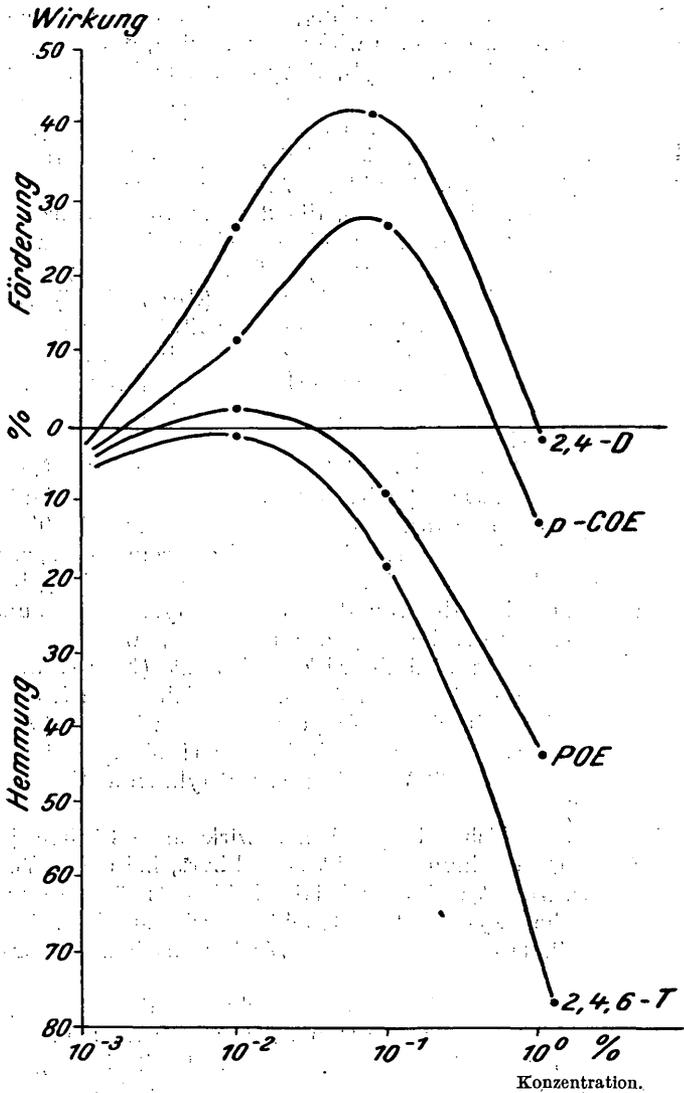


Abb. 7. Konzentrationswirkungskurven verschiedener Phenoxyessigsäurederivate im Pastentest. POE = Phenoxyessigsäure, p-COE = 4-Chlorphenoxyessigsäure, 2,4-D = 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure, 2,4,6-T = 2,4,6-Trichlorphenoxyessigsäure (nach Linser).

Ersatz eines Chloratoms durch eine Methylgruppe (als „Methoxone“) wirksam und, wie schon oben erwähnt, zur Unkrautbekämpfung im Getreide verwendbar. Hemmstoffe und Wirkstoffe liegen bei den auxinartig wirkenden Körpern hinsichtlich ihrer chemischen Konstitution also nahe beieinander. Dies zeigt vor allem auch die Wuchsstoffwirksamkeit der cis-Zimtsäure

(Abb. 8) im Gegensatz zu dem entsprechenden laktonisierten Körper Cumarin, welcher keine Wuchsstoffwirkung zeigt und die Chlorphenoxyessigsäure, welche ebenfalls nach Laktonisierung zu 5-Chlorcumarin-3-on wuchstoffsaktiv wird (Kalinowski 1948).

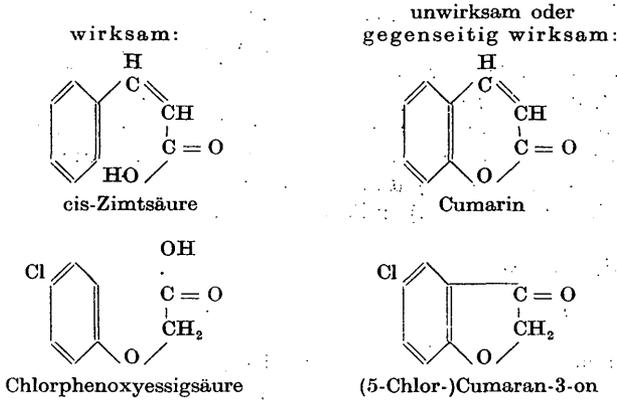
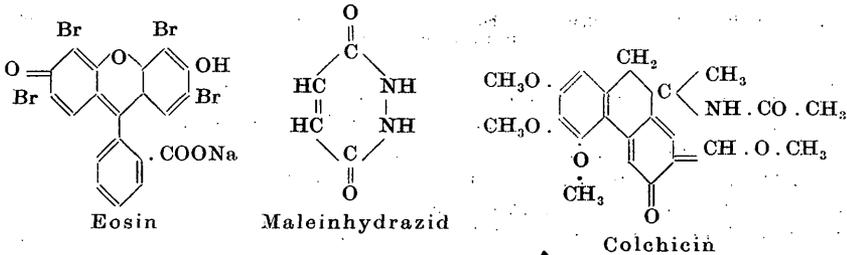


Abb. 8. Einfluß der Laktonbindung auf die Wirksamkeit.

Die Laktonisierung scheint überhaupt eine Hemmstoffwirkung bei sonst wuchsstoffwirksamen Körpern zu bedingen (Veldstra u. Havinga 1943/45). Cumarin erweist sich ebenso wie die Parasorbinsäure als Hemmstoff (Moewus 1948).

Hemmstoffeigenschaften besitzen ferner in sehr starkem Maße Eosin (Stahlberg 1938) sowie Maleinhydrazid (Schoene u. Hoffmann 1949) und in schwächerem Maße auch Colchicin.



Von Zimmermann und Hitchcock (1933) sowie ersterem und Wilcoxon (1935) wurde beobachtet, daß auch Äthylen und in geringerem Maße auch Acetylen, Propylen und Butylen bei Pflanzen Wuchsstoffwirkungen auslösen, doch nimmt man an, daß es sich hierbei um eine indirekte Wirkung auf die in der Pflanze selbst vorhandenen Wuchsstoffe handelt. So konnten Guttenberg und Steinmetz (1947) zeigen, daß Äthylen in der Pflanze bzw. in Diffusaten aus Pflanzen zwar die Auxine, nicht aber die Heteroauxine unwirksam machen bzw. in einer Bindung festlegen kann, aus der sie wieder befreit werden können und das Äthylen eine Transporthemmung der Auxine

in der Pflanze bewirken kann. Auch wurde angenommen, daß das Äthylen eine auxinaktivierende Wirkung auszuüben vermag.

Welche Wuchsstoffe liegen normalerweise in den Pflanzen vor?

In der Pflanze selbst können einige der eben genannten Körper, welche Wuchsstoffwirksamkeit ausüben neben den von F. Kögl aufgefundenen Auxinen a und b (deren Nachweis und Konstitutionsermittlung allerdings einer Wiederholung bedürfte) vorliegen. Indol-3-Acetaldehyd wie auch Indol-3-Essigsäure konnten in der grünen höheren Pflanze mehrfach nachgewiesen werden (Lefèvre 1938, Wildman u. Bonner 1948, Gordon u. Sanchez-Nieva 1949, Larsen 1949) und stammen offensichtlich aus dem Tryptophanstoffwechsel (vgl. Abb. 9), mit welchem auch die Nikotinsäure in Zusam-

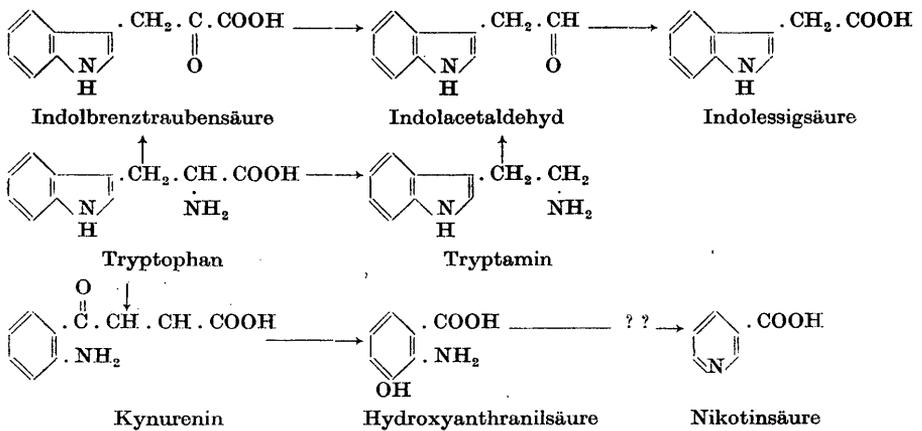
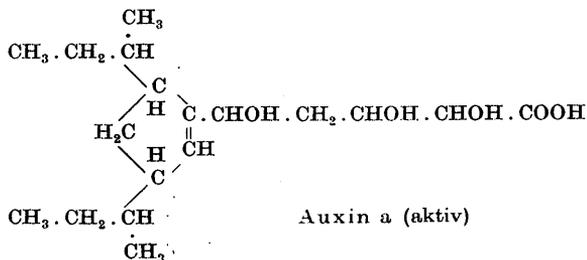


Abb. 9. Vermutlicher Zusammenhang zwischen Indolessigsäure und Nikotinsäure (Galston) im pflanzlichen Stoffwechsel.

menhang steht, die teilweise als Synergist, teilweise als Antagonist in Beziehung zu den Wuchsstoffen zu stehen scheint (Galston 1949). Man hat also mit Wahrscheinlichkeit damit zu rechnen, daß man in der Pflanze nicht nur die beiden Auxine a und b, sondern auch Indolkörper mit Wuchsstoffwirksamkeit vorliegen hat. Dazu kommt, daß man neben den Auxinen noch mit dem durch Lichteinwirkung entstehenden Lumiauxon (Abb. 10) rechnen



nis, welche wir bei künstlicher Anwendung von Wuchsstoffen erhalten haben, gewisse Berechtigung verleiht. Andererseits aber kann man, wie dies Went bei seinen grundlegenden Versuchen schon tat, Wuchsstoffe aus den Schnittflächen pflanzlicher Organe abfangen. Dies geschieht gewöhnlich, indem man die basalen Schnittflächen auf Agarplättchen aufstellt und 2—3 Stunden lang im feuchten Raum diffundieren läßt. Die im Agar vorgefundene Wuchsstoffmenge kennzeichnet die „Wuchsstoffabgabe“ eines Organs. Schließlich aber kann man das pflanzliche Material mit organischen Lösungsmitteln (bevorzugt sind Äther und Alkohol) extrahieren und so den „Wuchsstoffgehalt“ des Materials bestimmen. Über diesbezügliche Methoden haben Haagen-Smit, Leech und Bergren (1942) berichtet.

Bei der Untersuchung pflanzlicher Extrakte zeigte es sich, daß man bei verschiedenartigen Pflanzen ganz verschieden stark und sogar in verschiedenem Sinne wirksame Extrakte gewinnen kann und daß man (wie Tab. 1 erkennen läßt) von stark wuchsstoffwirksamen bis zu stark hemmstoffwirksamen Extrakten alle Übergänge beobachten kann (Linser 1940). So gibt beispielsweise *Syringa*-Extrakt an der *Avena*-Koleoptile auch bei Testung in mehreren Verdünnungen nur Hemmungseffekte und zwar muß es sich dabei um einen relativ niedrigmolekularen Stoff handeln, weil er durch dünne Gummimembranen diffundiert (Linser, unveröffentlicht).

Tabelle 1. Wirkungen der Extrakte verschiedener Pflanzen auf das Streckungswachstum der *Avena*-Koleoptile (im Pastentest). Anreicherung 1.0 besagt, daß der Extrakt in der Paste in gleicher Konzentration vorliegt wie in der Pflanzenfrischsubstanz.

Pflanze	Anreicherung	Hemmung
<i>Laurus nobilis</i>	2.5	67.1
<i>Helichrysum monstrosum</i>	5.0	76.6
<i>Syringa vulgaris</i>	5.0	67.6
<i>Rheum officinale</i>	5.0	49.2
<i>Citrus limonum</i>	5.0	38.0
<i>Hedera helix</i>	5.0	32.8
<i>Convallaria majalis</i>	5.0	22.8
<i>Scorzonera hisp.</i>	5.0	13.7
<i>Rhododendron</i>	2.5	3.1
<i>Cucumis sativus</i>	5.0	— 0.8
<i>Fagus silvatica</i>	5.0	— 5.7
<i>Brassica oleracea capitata</i>	5.0	— 50.0
<i>Brassica oleracea acephala</i>	5.0	— 73.0

Es kann also nicht an Eiweiß gebundener Wuchsstoff sein, welchem Funke und Söding (1948), entgegen der Ansicht von Pohl (1948), Hemmstoffeigenschaften zuschreiben möchten. Dagegen liefern die Extrakte der meisten *Brassicaceen*-Arten Extrakte mit das Zellstreckungswachstum der *Avena*-Koleoptile stark fördernden Eigenschaften. (Der Moewus-Test bringt diesen Unterschied nicht klar zum Ausdruck.) Versucht man aber die für solche Extrakte gefundenen Wirkungskurven mit denen der Indol-3-Essigsäure zur Deckung zu bringen, so gelingt dies nicht, was zeigt, daß man es mit einem oder einem Gemisch mehrerer, andersartiger Wuchsstoffe als mit

Indol-3-Essigsäure allein zu tun hat. Kramer und Went (1949), ermittelten das Molekulargewicht des aus Tomatensproßspitzen abdiffundierenden Wuchsstoffs mit 201 ± 6 und jenes des extrahierten Wuchsstoffes mit 203, während die Köglschen Auxine ein Molekulargewicht von etwa 330 und die Indol-3-Essigsäure ein solches von 175 aufweisen, so daß der Schluß nicht ungerechtfertigt erscheint, daß man es möglicherweise weder mit den Köglschen Auxinen noch mit Heteroauxin, sondern mit einem überhaupt noch unbekanntem Wuchsstoff zu tun haben kann. Der aus Kartoffeln extrahierbare Wuchsstoff weist eher die Eigenschaften der Indol-3-Essigsäure als jene der echten Auxine auf (Hemberg 1946), dagegen soll jener von *Chlorella* zu 74% aus echten Auxinen bestehen (Roborgh u. Thomas 1948), was allerdings nur aus dessen Beständigkeit in saurem und Unbeständigkeit im alkalischen Milieu geschlossen wurde, also nur mit einiger Wahrscheinlichkeit als richtig hingenommen werden darf. Der aus der *Avena*-Koleoptile diffundierende Wuchsstoff soll zu mehr als 30% aus Indol-3-Essigsäure (Wildman u. Bonner 1948) bestehen. In der Ananaspflanze wurde Indolacetaldehyd neben Indolelessigsäure gefunden (Gordon u. Sanchez-Nieva 1949) und auch für verschiedene Samen konnte die Gegenwart von Indol-3-Essigsäure neben anderen Wuchsstoffen wahrscheinlich gemacht werden (Guttenberg u. Lehle-Joerges 1947). Skoog und Thimann (1940) konnten nachweisen, daß die Wuchsstoffe bei *Lemna*, *Nicotiana tabacum* und bei *Solanum lycopersicum* in Bindung an Proteine vorliegen, Muir (1947) zeigte, daß gebundene Wuchsstoffe des Pollens bei der Keimung frei werden und durch Bebrütung ebenfalls in Freiheit gesetzt werden können, ferner stellte sich heraus, daß Trypsin aus Pflanzenmaterial Wuchsstoffe frei macht (Kulescha 1948), und daß Samenanlagen von Tabakpflanzen noch während der Extraktion mit Äther beträchtliche Wuchsstoffmengen aus Eiweiß fermentativ abspalten (Wildman u. Muir 1949), während Moewus (1948) fand, daß Indol-3-Essigsäure durch Gewebesäfte der Kartoffelknolle in gebundene (unwirksame) Form überführt durch proteolytische Fermente aber wieder in wirksame (freie) Form zurückgeführt werden kann. Aus Spinatblättern konnten Bonner und Wildman (1947), ein heteroauxinartiges Protein isolieren. Die Pflanze besitzt demnach ein im Tryptophanabbau wirksames Ferment-system, welches das Tryptophan über Indolbrenztraubensäure oder Tryptamin zu Indolacetaldehyd und weiter zu Indolelessigsäure abbaut (Gordon u. Sanchez-Nieva 1949), eine Umwandlung, welche auch die *Avena*-Koleoptile zuwege bringt (Larsen 1949). Aber auch ein, die Indol-3-Essigsäure weiter abbauendes, sie zerstörendes Ferment ist vor allem in etiolierten, weniger in grünen Organen der Pflanzen vorhanden (Tang u. Bonner 1948). Berücksichtigt man nun noch, daß ultraviolettes Licht aus Tryptophan Indol-3-Essigsäure abzuspalten vermag (Berthelot u. Amoureuse 1938), so sieht man sich bei diesem Versuch, einen Überblick über die Wuchsstoffsituation innerhalb eines pflanzlichen Organismus erhalten zu wollen, vor eine sehr schwierige, zur Zeit fast unlösbare Aufgabe gestellt. Wenn es auch für manche, von pflanzenphysiologischer Seite gestellten Fragen genügen mag, zu wissen, welche aktuelle Wuchsstoffwirksamkeit die Säfte innerhalb der Pflanze an einer bestimmten Stelle besitzen, ohne darüber Auskunft zu haben, welcherlei

Wuchsstoffe und Hemmstoffe an dieser Wirksamkeit beteiligt sind, so kann eine endgültige Kenntnis über die Wuchsstoffregulationen innerhalb der Pflanze doch erst dann erwartet werden, wenn es gelungen sein wird, die verschiedenen, innerhalb der Pflanze wirksamen Wuchs- und Hemmstoffe chemisch-analytisch zu trennen und nebeneinander quantitativ zu bestimmen. Hier steht die Wuchsstoffforschung abermals an einem Anfang, zu dem die grundlegenden Schritte noch nicht einmal getan sind und es bedarf hier — wie schon vorher so oft — neuerlich einer intensiven Zusammenarbeit chemischer und biologischer Methodik, um zu einem Ziel zu gelangen. Es ist möglich, daß sich in der chromatographischen Methodik ein Behelf für diese Arbeit bietet. Einige Vorversuche, welche die Möglichkeit einer Abtrennung der Indol-3-Essigsäure von andersartigen Wuchsstoffen durch Adsorption aus alkoholischer Lösung an Aluminiumoxyd ergeben haben und die Möglichkeit der Adsorption weiterer wirksamer Stoffe aus benzolischer Lösung erkennen lassen (Linser 1951 b), zeigen, daß eine Beschäftigung damit von Nutzen sein könnte.

Wie sehr es notwendig wäre, die wahrscheinliche Vielfalt von Wirkstoffen in der Pflanze analytisch erfassen und trennen zu können, zeigt die Geringfügigkeit unserer gegenwärtigen Kenntnis über die normalen, physiologischen Wuchsstoffregulationen der Pflanze neben der großen Bedeutung, welche diese Regulation aller Wahrscheinlichkeit nach bei der Formbildung wie bei der Ertragsbildung der Pflanzen besitzen.

Normale pflanzliche Wuchsstoffregulationen.

Wir wissen, daß aus den Kotyledonen keimender Pflanzen Wuchsstoff basalwärts abgegeben wird und zwar umso mehr, je schwächer die Kotyledonen beleuchtet werden (Laibach u. Kribben 1949), daß in dem Endosperm von *Avena*-Keimlingen bei der Quellung die Wuchsstoffmenge zuerst ansteigt, dann aber schnell wieder abfällt (Linser 1939 a) und daß die Wuchsstoffe in einer unwirksamen Form in der Koleoptile nach oben transportiert und in der Spitze erst in eine aktive Form umgewandelt und nach unten abgegeben werden. Dasselbe gilt für die Sproßspitzen dicotyler Pflanzen, welche inaktiven Wuchsstoff aus den Blättern geliefert erhalten, wo dieser in Abhängigkeit von der im Licht stattfindenden Assimilation erzeugt wird. Ein Teil des erzeugten Wuchsstoffes scheint aus den Blättern direkt basalwärts geleitet zu werden, während apikalwärts nur fast unwirksame Formen von Wuchsstoffen geleitet zu werden scheinen. Die Sproßspitze ist danach als ein Umschlagplatz für den Großteil des gesamten, in einer Pflanze zirkulierenden Wuchsstoffs zu betrachten (Linser 1939 b), dessen Menge mit der Massenproduktion der Pflanze (Linser 1940), und daher auch mit ihrem Alter (Kramer u. Went 1949) ansteigt. Nur zur Zeit der Blüte scheint, nach Cholodny, Wuchsstoffmangel zu bestehen. Je mehr Blattfläche bzw. je mehr Blätter sich unterhalb der Sproßspitze einer Pflanze befinden (beispielsweise bei *Helianthus*) desto mehr Wuchsstoff wird von der darüberliegenden Sproßspitze in aktiver Form basalwärts abgegeben. Zwischen der Wuchsstoffabgabe der Sproßspitze und der gesamten Massenproduktion der Pflanze besteht also eine Beziehung direkter Proportionalität (Linser 1940), wie auch

Versuche gezeigt haben, bei welchen die Massenproduktion gleich alter Pflanzen durch verschiedene Stickstoffdüngung verschieden hoch gehalten war. Bei verschiedenen Pflanzenarten dagegen besteht keinerlei Proportionalität zwischen Wuchsstoffabgabe der Sproßspitzen und dem durch Extraktion festgestellten Wuchsstoffgehalt, vielmehr zeigt sich an den in Tabelle 2 wieder-

Tabelle 2. Verhältnis zwischen Gesamtgehalt der Pflanzen an Wuchsstoff und der Wuchsstoffabgabe der Sproßspitzen.

Pflanzen nach ansteigendem Wuchsstoffgehalt geordnet	Verhältnis zwischen Wuchsstoffabgabe und -gehalt
1. Tabak (Sproßspitzen)	1 : 18
2. Spinat	1 : 500
3. Rapko	1 : 3300
4. Sellerie	1 : 10000
5. Kohlrabi	1 : 100000

gegebenen Werten, daß dieses Verhältnis um Größenordnungen verschiedene Werte anzunehmen vermag. Nur bei ein und der gleichen Pflanzenart kann man mit einiger Sicherheit aus der Größe der Wuchsstoffabgabe auf die Größe des Wuchsstoffgehaltes der Pflanze schließen, wobei allerdings alle eingangs erwähnten Bedenken bei der Anwendung der Bestimmungsmethoden berücksichtigt werden müssen.

Leider war dies nicht bei allen erschienenen Arbeiten der Fall, so daß die Ergebnisse mancher Autoren zum Teil einer kritischen Sichtung bedürfen.

Es ist von Interesse, daß gerade die Brassicaceen, welche, wie im Falle der gärtnerisch kultivierten Gemüsepflanzen, durch Kräuselung der Blätter, übergroßen Ansatz von Sprossen, Bildung knollenartiger Verdickungen, Stengelverkürzungen usw. auf Wuchsstoffanomalien schließen lassen, außerordentlich hohe Wuchsstoffgehalte aufweisen (vgl. Tab. 1).

Der von den Sproßspitzen basalwärts geleitete Strom aktiven Wuchsstoffs verhindert die von ihm getroffenen Seitensprossen daran, auszutreiben und übt auf diese Weise eine formregulierende Funktion während der Entwicklung und des Wachstums der Pflanze aus. Die Wirkung des Warmbades auf das Austreiben der Knospen scheint, wie Versuche an Zuckerrohr ergaben, auf eine durch das Bad herbeigeführte Verminderung des Auxingehaltes zurückzuführen zu sein (Brandes u. Overbeeck 1948).

Während ruhende Sprosse bzw. Knospen fast keinen Wuchsstoff produzieren bzw. basalwärts abgeben, steigt die Wuchsstoffabgabe in den ersten Stadien des Austreibens an, sinkt dann abermals ab und steigt erst dann mit der Entwicklung und dem Längenwachstum des Sprosses wieder an (Gunkel u. Thimann 1949). Bei holzigen Pflanzen scheinen Wuchsstoffe auch innerhalb des Stammes selbst entstehen zu können bzw. aktiviert zu werden und es scheint, daß man es überhaupt mit Wuchsstoffen von verschiedener Herkunft zu tun hat, mindestens aber mit solchen, die während der Eiweißsynthese oder im Zuge des Eiweißbaues in den wachsenden Geweben

selbst gebildet werden und mit solchen, welche von anderen Organen an das wachsende Gewebe herangebracht werden (Chao 1947).

Die Wirksamkeit der an die wachsenden Gewebe herangebrachten Wachstumsstoffe scheint vom Licht abhängig zu sein. Einerseits fehlt im Licht ein im Dunkeln vorhandenes, Indol-3-Essigsäure zerstörendes Ferment (Tang u. Bonner), andererseits vermindert Licht den Wachstoffsstoffgehalt eines von ihm getroffenen Pflanzenorgans und scheint außerdem durch eine photochemische Einwirkung auf ein nicht wachstoffsstoffartiges System, Wachstumshemmungen hervorrufen zu können (Galston u. Hand 1949). Indol-3-Essigsäure neigt dazu, das Wachstum abgeschnittener Spargelspitzen im Licht zu fördern, hemmt es jedoch im Dunkeln (Galston 1947), was vielleicht in Zusammenhang steht mit der Zerstörung von Heteroauxin durch das oben erwähnte, im Dunkeln vorhandene Fermentsystem.

Wir haben damit zu rechnen, daß die in der Pflanze produzierten und weitergeleiteten Wachstumsstoffe Bestandteile des pflanzlichen Stoffwechsels insofern darstellen, als sie überall leicht entstehen, gebunden, in Freiheit gesetzt oder zerstört werden können. Es erhebt sich besonders die Frage, was mit den von den Sproßspitzen in stetem Strom nach abwärts geschickten Wachstoffsstoffmengen in den basalen Teilen der Pflanze geschieht, ob sie auf diesem Wege gebunden und inaktiviert, zerstört oder aber uneingeschränkt wirksam bleiben. Bisherige experimentelle Arbeiten konnten diese Frage noch nicht befriedigend klären. Wäre letzteres der Fall, dann müßte man annehmen, daß die Wachstoffsstoffkonzentration der basalen Pflanzenteile eine relativ hohe wäre, was mit der Tatsache in Übereinstimmung stünde, daß durch relativ hohe Wachstoffsstoffkonzentration an Pflanzen Wurzelbildung veranlaßt werden kann und daß tatsächlich an Pflanzen bzw., Pflanzenteilen basal stets Wurzeln gebildet werden, was man durch eine Leitungspolarität für Wachstoffsstoff erklären könnte. Andererseits aber hemmen größere Wachstoffsstoffmengen das Längenwachstum der Wurzeln. Berücksichtigt man nun, daß den wachsenden Wurzeln von oben her immer wieder neuer Wachstoffsstoff zugeführt wird und sollte es so sein, daß auch auf physiologischem Wege von der Pflanze her zugeführter Wachstoffsstoff in gleicher Weise wie von außen her gebotener Wachstoffsstoff das Längenwachstum der Wurzeln hemmt, so müßte die Weiterentwicklung des Wurzelsystems einer Pflanze abhängig sein von der Wachstoffsstoffproduktion ihrer oberirdischen Organe. Andererseits ist diese abhängig von der Massenproduktion der oberirdischen Organe und diese wiederum ist eine Funktion der Entwicklung des Wurzelsystems, welches die oberirdischen Organe ja mit den nötigen Nährstoffen und mit Wasser versorgen muß. Es wäre also mit den Wachstoffsstoffen in der Pflanze ein hormoneller Regulationsmechanismus gegeben, welcher die erreichbare Größe einer Pflanze bestimmen könnte. Aus der Bedeutung eines solchen, zunächst freilich hypothetischen, aber nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse möglichen Regulationsmechanismus, welcher als bestimmender Faktor in der Ertragsbildung der Pflanzen wirksam sein müßte, möge erkannt werden, wie wichtig eine weitere Bearbeitung des Problems der pflanzlichen Wachstumsstoffe ist und daß eine Erweiterung unserer Kenntnisse auf diesem Gebiet uns noch zu ungeahnten praktischen Folgerungen führen kann.

Literatur.

- Bausor, S. C., 1939, Ein neuer Wuchsstoff: β -Naphthoxyessigsäure. *Amer. J. Bot.*, **26**, 415.
- Berger, J., Smith, G. und G. S. Avery, 1946, Der Einfluß von Auxin auf die Atmung von Avena-Koleoptilen. *Amer. J. Bot.*, **33**, 601.
- Berthelot, A. und G. Amoureuse, 1938, Die Bildung von Indol-3-Essigsäure bei Ultraviolettbestrahlung von Tryptophan. *C. R. hebdomadaire des Seances Acad. Sci.*, **206**, 699.
- Bonner, J. und S. G. Wildman, 1947, Beitrag zum Studium der Auxinphysiologie. *Growth Symposium*, **6**, 51.
- Booij, H. L. und H. Veldstra, 1949, Untersuchungen über pflanzliche Wachstumsregulatoren. XVI. Die Wirkung von Pflanzenwuchsstoffen auf Koazervate. *Biochim. et biophys. acta*, **3**, 260.
- Boysen-Jensen, P., 1948, Die Bildung von Gallen durch *Mikiola fagi*. *Physiologia plantarum*, **1**, 95, 1948.
- Brain, D. E., 1946, Die wachstumshemmende Wirkung von Urinextrakt auf Sämlinge. *Ann. of Bot.*, Oxford, N. S., **10**, 195.
- Brandes, E. W. und J. van Overbeeck, 1948, Auxinverhältnisse bei heißwasserbehandelten Zuckerrohrstengeln. *J. agric. Res.*, **77**, 223.
- Bulard, C., 1948, Umkehrung des Geotropismus durch Heteroauxin bei *Thuja orientalis*. *Compt. rend.*, **227**, 443.
- Chao, M. D., 1947, Das Wachstum von Löwenzahn. *Plant Physiol.*, **22**, 393.
- Chen-Kung-King, 1947, Änderungen der Kohlehydrate bei keimendem Weizen in $MnSO_4$ —, Indolelessigsäure und Colchicinmedien. *Bot. Bull. Akad. Sinica*, **1**, 9.
- Cholodny, N. G., 1940, *Herb. Rev.*, **7**, 223.
- Christiansen, G. S., Kunz, L. J., Bonner jr., W. D. und K. V. Thimann, 1949, Die Wirkung von Hemmstoffen auf den Kohlehydratstoffwechsel der Erbse. *Plant Physiol.*, **24**, 178.
- Currier, H. B., 1949, Die Reaktion von Pflanzenzellen gegenüber Herbiziden. *Plant Physiol.*, **24**, 601.
- Ferri, M. G. und A. Lex, 1948, Das Verhalten der Spaltöffnungen unter dem Einfluß der Behandlung mit β -Naphthoxyessigsäure. *Contr. Boyce Thompson Inst.*, **15**, 283, 1948.
- Freeland, R. C., 1949, Die Wirkung von Wuchsstoffen auf die Photosynthese. *Plant Physiol.*, **24**, 621.
- Frey-Wyßling, A., 1948, Über die Dehnungsarbeit beim Streckungswachstum pflanzlicher Zellen. *Vierteljahresschrift naturf. Ges. Zürich*, **93**, 24.
- 1948, Das Oberflächenwachstum der pflanzlichen Zellwand. *Growth*, **12** (suppl.), 151.
- Funke, H., 1939, Über den Nachweis kleiner Wuchsstoffmengen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **88**, 373.
- Funke, H. und H. Söding, 1948, Über das Wuchsstoff-Hemmstoff-System der Haferkoleoptile und der Kartoffelknolle. *Planta*, **36**, 341.
- Galston, A. W., 1947, Synergismus zwischen Indolelessigsäure und Nikotinsäure bei einer Pflanzenwachstumshemmung. *J. Biol. Chem.*, **169**, 465.
- 1949, Indolelessigsäure-Nikotinsäure-Wirkungen bei der etiolierten Erbsenpflanze. *Plant Physiol.*, **24**, 577.
- Galston, A. W. und M. E. Hand, 1949, Untersuchungen über die Physiologie der Lichtwirkung. I. Auxin und die Lichthemmung des Wachstums. *Amer. J. Bot.*, **36**, 85.
- Gandini, A., 1943, Pflanzliche Wuchshormone. Ihre Struktur und physiologische Aktivität. *Ber. dtsh. Chem. Ges.*, **76**, 399.
- Glover, J., 1949, Skatol als wachstumsfördernder Stoff. *Nature (London)*, **137**, 326.
- Gonzales da Cunha, A., 1936, Physiologische Untersuchungen über Phytohormone. *Arch. Port. Sci. Biol.*, **5**, 248.
- Gordon, S. A. und F. Sanchez-Nieva, 1949a, Die Biosynthese von Auxin in der vegetativen Ananas. I. Die Natur des aktiven Auxins. *Arch. Biochem.*, **20**, 356.
- 1949b, Die Biosynthese von Auxin in der vegetativen Ananas. II. Die Vorstufen der Indolelessigsäure. *Arch. Biochem.*, **20**, 367.

- Goris, A., 1948, Die Erschöpfung der Kohlehydratreserven in Fragmenten von Jerusalemartischockenknollen die *in vitro* in zuckerfreien Medien kultiviert wurden. Der Einfluß von Indol-3-Essigsäure. C. R. Acad. Sci. Paris, **226**, 742.
- Gray, R. und J. Bonner, 1948, Zur Aufklärung und Synthese eines Pflanzenwachstumshemmstoffes, 3-Acetyl-6-methoxybenzaldehyd, gefunden in den Blättern von *Encelia farinosa*. J. Amer. chem. Soc., **70**, 1249.
- Green, M. und H. J. Fuller, 1948, Indol-3-Essigsäure und das Blüten. Science, **108**, 415.
- Grock, E. M., Dowies, W. und N. E. Smith, 1937, Synthetische Pflanzenwachstumshormone. Nature (London), **139**, 154.
- Gunkel, J. E. und K. V. Thimann, 1949, Untersuchungen über die Entwicklung von Lang- und Kurztrieben bei *Ginkgo biloba* L. III. Die Auxinproduktion beim Triebwachstum. Amer. J. Bot., **36**, 145.
- Guttenberg, H. und E. Lehle-Joerges, 1947, Über das Vorkommen von Auxin und Heteroauxin in ruhenden und keimenden Samen. Planta, **35**, 281.
- Guttenberg, H. und E. Steinmetz, 1947, Der Einfluß des Äthylens auf Wuchsstoff und Wachstum. Pharmazie, **2**, 17.
- Haagen-Smit, A. J., Leech, W. und W. D. R. Bergren, 1942, Bestimmung, Isolierung und Identifizierung der Auxine aus Pflanzenmaterialien. Amer. J. Bot., **29**, 500.
- Havinga, E. und H. Veldstra, 1948, Untersuchungen über pflanzliche Wachstumsregulatoren. XIV. Der Einfluß synthetischer Pflanzenwachstumsstoffe auf monomolekulare Lipoidschichten. Rec. Trav. Chim. Pays-Bas, **87**, 855.
- Hemberg, T., 1946, Wachstumshemmende und -fördernde Stoffe bei der Kartoffel. Archiv Bot., **33** B(2), 1.
- Hoffmann-Ostenhof, O. und G. Reitmaier, 1948, Bakteriostatische Chinone und andere Antibiotica. VI. Hemmung des Keimlingswachstums von *Lepidium sativum* durch verschiedene Chinonderivate. S. Ber. Akad. Wiss. Wien, IIb, **157**, 277.
- Jost, L. und E. Reiß, 1936, Zur Physiologie der Wuchsstoffe. II. Einfluß des Heteroauxins auf Längen- und Dickenwachstum. Z. f. Bot., **30**, 335.
- Kaindl, K., 1951, Zur Wirkungsweise von Wuchs- und Hemmstoffen. II. Versuch einer trefferstatistischen Deutung der Wirkung von Wuchs- und Hemmstoffen. Biochim. et biophys. Acta, **6**, 395.
- Kalinowski, M. und L. W. Kalinowski, 1948, Zyklisierung von Phenoxxyessigsäure und einigen Chlorphenoxxyessigsäuren (Wirkung auf das Pflanzenwachstum). J. Amer. chem. Soc., **70**, 1970.
- Kögl, F. und H. Erxleben, 1934, Über die Konstitution der Auxine a und b. Z. f. physiol. Chem., **227**, 51.
- Kögl, F., Erxleben, H. und A. J. Haagen-Smit, 1933, Über ein Phytohormon der Zellstreckung. Zur Chemie des kristallisierten Auxins. Z. f. physiol. Chem., **216**, 31.
- 1934a, Über die Isolierung der Auxine a und b aus pflanzlichen Materialien. Z. f. physiol. Chem., **225**, 215.
- 1934b, Über ein neues Auxin Heteroauxin aus Harn. Z. f. physiol. Chem., **228**, 90.
- Kögl, F. und A. J. Haagen-Smit, 1931, Über die Chemie des Wuchsstoffs. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, **34**, 1411.
- Kögl, F., Haagen-Smit, A. J. und H. Erxleben, 1933, Über ein Phytohormon der Zellstreckung. Z. f. physiol. Chem., **214**, 241.
- Kögl, F., Haagen-Smit, A. J. und C. J. van Hulssen, 1936, Über den Einfluß unbekannter äußerer Faktoren bei Versuchen mit *Avena sativa*. Z. f. physiol. Chem., **241**, 17.
- Kramer, M. und F. Went, 1949, Die Natur des Auxins in Tomaten-Sproßspitzen. Plant Physiol., **24**, 207.
- Kruyt, W. und H. Veldstra, 1947, Untersuchungen über pflanzliche Wachstumsregulatoren. XII. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, **50** (8), 980.
- Kulescha, Z., 1948, Die Verwendung von Trypsin für die Extraktion von Pflanzenwachstumsstoffen aus pflanzlichen Geweben. C. R. Soc. Biol. **142**, 931.
- Laibach, F., 1933, Versuche mit Wuchsstoffpaste. Ber. dtsh. Bot. Ges., **51**, 386.
- Laibach, F. und F. Kribben, 1949, Photoperiodische Krümmungsbewegungen an Gurkenhypocotylen. Z. f. Naturforschg., **4b**, 298.
- Larsen, P., 1949, Umwandlung von Indolacetaldehyd zu Indolessigsäure in abgeschnittenen Koleoptilen und in Koleoptilsaft. Amer. J. Bot., **36**, 32.

- Lefèvre, J., 1938, Über das normale Vorhandensein von Indolelessigsäuren und besonders der Indol-3-Essigsäure in verschiedenen höheren Pflanzen. C. R. Acad. Sci. Paris, **206**, 1675.
- Leopold, A. C. und K. V. Thimann, 1949, Der Einfluß von Auxin auf die Blütenbildung. Amer. J. Bot., **36** (4), 342.
- Levitt, J., 1948, Die Rolle der aktiven Wasseraufnahme bei der auxininduzierten Wasserabsorption durch belüftete Kartoffelscheiben. Plant Physiol., **23**, 505.
- Linser, H., 1938, Zur Methodik der Wuchsstoffbestimmung. Planta, **28**, 227.
- 1939a, Zur Methodik der Wuchsstoffbestimmung. II. Die Extraktion von Pflanzenmaterial. Planta, **29**, 392.
- 1939b, Stickstoffernährung und Wuchsstoffhaushalt der Pflanze, Arb. d. landw. Vers.-Stat. Limburgerhof, S. 128.
- 1940, Über das Vorkommen von Hemmstoff in Pflanzenextrakten, sowie über das Verhältnis von Wuchsstoffgehalt und Wuchsstoffabgabe bei Pflanzen oder Pflanzenteilen. Planta, **31**, 32.
- 1943, Über den Einfluß von Pflanzenextrakten auf das Streckungswachstum, Wurzel- und Sproßbildung bei Pflanzen. Österr. Bot. Z., **95**, 95.
- 1949, Die Wuchsstoffwirksamkeit von 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure und Phenoxyessigsäure. Pflanzenschutzber., **3**, 131.
- 1950a, Beobachtungen zur Jahresperiodik der Wachstumskorrelationen bei Keimlingen von *Avena sativa*. Phytol., **2**, 92.
- 1950b, Die zellstreckende Wirkung einiger Phenoxyessigsäurederivate im Pastentest. Protoplasma, **39**, 358.
- 1951a, Zur Wirkungsweise von Wuchs- und Hemmstoffen. I. Wachstumswirkungen von Indol-3-Essigsäure und Eosin sowie pflanzlicher Wuchs- und Hemmstoffe im Gemisch an der *Avena*-Koleoptile. Biochim. et biophys. Acta, **6**, 384.
- 1951b, Versuche zur Chromatographie pflanzlicher Wuchsstoffe. Planta, im Druck.
- Moewus, F., 1948a, Gebundener und freier Wuchsstoff in der Kartoffelknolle. Z. f. Naturforsch., **3b**, 135.
- 1948b, Ein neuer quantitativer Test für pflanzliche Wuchsstoffe. Naturwiss., **35**, 124.
- Muhle-Larsen, C., 1948, Erbliche Veränderungen der Empfindlichkeit von *Avena*-Koleoptilen gegenüber Wuchsstoff. Physiologia plantarum, **1**, 165.
- Muir, R. M., 1947, Beziehungen zwischen Wachstumshormonen und Fruchtentwicklung. Proc. Nat. Akad. Sci., **303**.
- Nielsen, N., 1939, Jahrb. f. wiss. Bot., **88**, 373.
- Pohl, R., 1948, Ein Beitrag zur Analyse des Streckungswachstums der Pflanzen. Planta, **36**, 230.
- Raadts, E. und H. Söding, 1947, Über den Einfluß der Ascorbinsäure auf die Auxinaktivierung. Naturwiss., **34**, 344.
- Rasmussen, L. W., 1947, Die physiologische Wirkung von 2,4-D auf Löwenzahn *Taraxacum officinale*. Plant Physiol., **22**, 377.
- Roborgh, J. R. und J. B. Thomas, 1948, Studien über die Synthese von Wuchsstoffen. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, **51**, 87.
- Ruge, U., 1948, Aktivierung der Auxine durch die Atmung, Planta, **35**, 252.
- Schoene, D. L. und O. L. Hoffmann, 1949, Maleinhydrazid, ein einzigartiger Wachstumsregulator. Science, **109**, 588.
- Sell, H. M., Luecke, R. W., Taylor, B. M. und Ch. L. Hammer, 1949, Änderungen der chemischen Zusammensetzung der Stengel von Red-Kidney-Bohnen, welche mit 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure behandelt waren. Plant Physiol., **24**, 295.
- Sexton, W. A., 1949, Chemical constitution and biological activity, London. S. 347 ff.
- Skoog, F. und K. V. Thimann, 1940, Enzymatische Abspaltung von Auxin aus Pflanzengewebe. Science, **92**, 64.
- Snow, R., 1937, Zwei neue chemische Pflanzenwuchsstoffe. Nature (London), **139**, 27.
- Stahlberg, 1938, Vortrag über Eosinwirkungen auf *Avena*-Koleoptilen im Botan. Kolloqu. Frankfurt a. Main, 15. Jänner 1938.
- Steiner, M., 1947, Wachstumswirkung einiger synthetischer Verbindungen. Nachr. Göttingen, **1**, 11.

- Stevens, F. J., 1947, Substituierte Indol-3-Essigsäuren als Pflanzenwuchsstoffe. *J. Sci.*, **22**, 79.
- Strong, M. C., 1946, Verwendung von 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure für die Verbesserung von Glashaustomaten. *Michigan. Exp. Sta. Quart. Bull.*, **28**, 216.
- Swanson, C. P., 1946, Eine einfache biologische Testmethode für die Bestimmung kleiner Konzentrationen von 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure in wäßriger Lösung. *Bot. Gaz.*, **107**, 507.
- Tang, Y. W. und J. Bonner, 1948, Die enzymatische Inaktivierung von Indolessigsäure. II. Die Physiologie des Enzyms. *Amer. J. Bot.*, **35**, 570.
- Thimann, K. V. und J. Bonner, 1933, *Proc. Roy. Soc. B.*, **113**, 126.
- Thompson, H. E., Swanson, C. P. und A. G. Norman, 1946, Neue wachstumsregulierende Verbindungen. I. Zusammenfassung der wachstumshemmenden Aktivitäten einiger organischer Verbindungen bei Anwendung dreier Teste. *Bot. Gaz.*, **107**, 476.
- Titoff, Müller und Reichenstein, 1937, Synthese der Cumaron-3-Carbonsäure und der Cumaronyl-3-Essigsäure. *Helv. Chim. Acta*, **20**, 883.
- Veldstra, H. und H. Booij, 1949, Untersuchungen über Pflanzenwachstumsregulatoren. XVII. Struktur und Wirksamkeit. Über den Wirkungsmechanismus. *Biochim. et biophys. Acta*, **3**, 278.
- Veldstra, H. und E. Havinga, 1943, Untersuchungen über Pflanzenwachstumsregulatoren. VII. Über Struktur und Wirkungsmechanismus der Pflanzenwuchsstoffe. *Rec. Trav. Chim. Pays-Bas*, **62**, 841.
- 1943/45, Über die physiologische Wirkung von ungesättigten Laktonen. *Enzymologia*, **11**, 373.
- Wassink, E. C., 1946, *Rec. Trav. Chim. Pays-Bas*, **65**, 380.
- Weaver, R. J., 1946, Die Wirkung der Spritzung mit 2,4-D auf das spätere Wachstum verschiedener Teile der Red-Kidney-Bohnen und Sojabohnenpflanzen. *Bot. Gaz.*, **107**, 532.
- Went, F. W., 1929, Wuchsstoff und Wachstum. *Rec. trav. Bot. néerl.*, **25**, 1.
- 1934, Über die Erbsentestmethode für Auxin. *Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam*, **37**, 547.
- Went, F. W. und K. V. Thimann, 1936, *Phytohormones*. New York.
- Wildman, S. G. und J. Bonner, 1948, Beobachtungen zur chemischen Natur und Bildung von Auxin in der Avena-Koleoptile. *Amer. J. Bot.*, **35**, 740.
- Wildman, S. G. und R. M. Muir, 1949, Beobachtungen über den Mechanismus der Auxinbildung in Pflanzengewebe. *Plant Physiol.*, **24**, 84.
- Yakushkina, N. J., 1947, Der Wuchsstoff aus Pollen. *Dokl. Akad. Nauk. S. S. S. R.*, **56**, 549.
- Zimmermann, P. W. und A. E. Hitchcock, 1933, Bildung und Stimulation von Adventivwurzeln, hervorgerufen durch Gase ungesättigter Kohlenwasserstoffe. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **5**, 351.
- 1937, Wirkungsvergleiche von Säuren, Estern und Salzen von Wuchsstoffen und Methoden zu deren Ausarbeitung. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **8**, 337.
- 1942, Substituierte Phenoxy- und Benzoessäure-Wuchsstoffe und die Beziehung von Struktur und physiologischer Wirkung. *Contr. Boyce Thompson Inst.*, **12**, 321.
- Zimmermann, P. W. und F. W. Wilcoxon, 1935, Einige chemische Wuchsstoffe, welche Wurzelbildung und andere Erscheinungen bei Pflanzen hervorrufen. *Contr. Boyce Thompson Inst.*, **7**, 209.
- 1936, Einige Ester als Pflanzenhormone. *Contr. Boyce Thompson Inst.*, **8**, 105.

Eine sehr reichhaltige Literaturübersicht über das hier dargestellte Gebiet der pflanzlichen Wuchsstoffe findet sich bei Pierre Chouard, *Les progrès récents dans la connaissance et l'emploi des substances de croissance*. *Rev. internat. de Bot. appl. et d'Agriculture tropicale*, **28**, 189, 316, 427, 529 (1948) und **29**, 138, 252 (1949).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1951

Band/Volume: [92](#)

Autor(en)/Author(s): Linser Hans

Artikel/Article: [Ergebnisse und Probleme der pflanzlichen Wuchsstoff-Forschung 199-224](#)