

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser **XIII**, 1.

---

ÜBER DIE VERTEILUNG  
DES WUCHSSTOFFES IN KEIMSTENGELN  
UND WURZELN WÄHREND DER PHOTO-  
TROPISCHEN UND GEOTROPISCHEN  
KRÜMMUNG

VON

P. BOYSEN JENSEN



KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD

EJNAR MUNKSGAARD

1936



Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende  
Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes  
Selskabs Virksomhed,  
Historisk-filologiske Meddelelser,  
Filosofiske Meddelelser,  
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,  
Mathematisk-fysiske Meddelelser,  
Biologiske Meddelelser,  
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,  
Skrifter, naturvidenskabelig og matematisk Afdeling.

Selskabets Kommissionær er *Levin & Munksgaard*, Nørre-  
gade 6, København.

---

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser **XIII**, 1.

---

ÜBER DIE VERTEILUNG  
DES WUCHSSTOFFES IN KEIMSTENGELN  
UND WURZELN WÄHREND DER PHOTO-  
TROPISCHEN UND GEOTROPISCHEN  
KRÜMMUNG

VON

P. BOYSEN JENSEN



KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD

EJNAR MUNKSGAARD

1936

Printed in Denmark.  
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.



## 1. Einleitung.

Die Wuchsstofftheorie nimmt an, dass die phototropische und geotropische Krümmung der orthotropen Organe durch eine ungleiche Verteilung des zugeführten oder des in den betreffenden Organen vorhandenen oder neugebildeten Wuchsstoffes zu stande kommt. Die Grundlage dieser Theorie ist die Tatsache, dass der phototropische und geotropische Reiz in der Avenakoleoptile sich über einen Einschnitt fortpflanzen kann, woraus man schliessen musste, dass die Reizleitung mit einem Stofftransport verknüpft ist. Aus Einschnittversuchen wurde gefolgert, dass die Herabwanderung des Stoffes während der Krümmung vorzugsweise auf der Hinter- bzw. Unterseite stattfindet, und dass der betreffende Stoff eine Wachstumsbeschleunigung hervorruft. Später hat man versucht, die von der Vorder- und Hinterseite, bzw. Ober- und Unterseite der phototropisch oder geotropisch gereizten Organe abgegebene Wuchsstoffmenge separat zu bestimmen. Für die phototropische Reizung wurden derartige Versuche ausgeführt von WENT (1928, Koleoptilspitze von *Avena*) und VAN OVERBEEK (1933, Hypokotyle von *Raphanus*), für die geotropische Reizung von DOLK (1929, Koleoptilspitze von *Avena* und *Mais*), SCHMITZ (1933, Gramineenknoten), BOYSEN JENSEN (1933, Wurzelspitze von *Vicia faba*) DIJKMANN (1934, Hypokotyle von *Lupinus*) und VAN DER LAAN (1934, Epikotyle von *Vicia faba*). Bei diesen Versuchen wurde der Wuchsstoff der bei-

den Seiten nach dem Verfahren von WENT mit Agar oder Dextroseagar getrennt abgefangen. Eine Zusammenstellung der gewonnenen Ergebnisse findet sich in Tab. 1. Die Zahlen bedeuten die von den beiden Seiten abgegebene Wuchsstoffmenge in Prozenten der gesamten Wuchsstoffmenge.

Tab. 1.

	Phototropische Krümmung			Geotropische Krümmung					
	Koleoptilspitze von Avena (Went)	Hypokotyl von Raphanus (van Overbeek)		Koleoptilspitze (Dolk)		Wurzelspitze von Vicia faba (Boysen Jensen)	Hypokotyle von Lupinus (Dijkman)	Epikotyle von Vicia faba (van der Laan)	
				Avena	Mais				
Vorderseite .	32	37	Oberseite .	38	37.4	37	37.4	32.5	39—37
Hinterseite..	68	63	Unterseite.	62	62.6	63	62.6	67.5	61—63

Es ergibt sich, dass während der phototropischen und geotropischen Reizung tatsächlich mehr Wuchsstoff von der Hinter- bzw. Unterseite als von der Vorder-, bzw. Oberseite abgegeben wird. Die Übereinstimmung zwischen den verschiedenen Versuchsreihen ist sehr befriedigend.

Der Nachweis einer ungleichen Wuchsstoffverteilung während der tropistischen Krümmungen ist von fundamentaler Bedeutung für die Wuchsstofftheorie. Weil nun die obigen Versuche alle mit abgeschnittenen Pflanzenorganen ausgeführt sind, weil ferner die Abfangungsmethode sich nicht auf alle Pflanzen anwenden lässt, habe ich untersucht, ob es möglich ist auch in intakten Pflanzenorganen eine ungleiche Wuchsstoffverteilung während der phototropischen und geotropischen Krümmung durch Extraktion und quantitative Bestimmung des Wuchsstoffes nachzuweisen. Ich hätte gedacht, dass es ziemlich leicht gewesen wäre, diese



Frage zu lösen. Das war indessen nicht der Fall. Es musste erst die Methode zur Wuchsstoffbestimmung in Pflanzen wesentlich verfeinert werden.

Bei der Ausführung der Versuche hat mir Frl. BETTY DYHRE-POULSEN treue Hilfe geleistet, wofür ich ihr auch an dieser Stelle bestens danken möchte.

## 2. Methodik.

Wie es in meiner Monographie »Die Wuchsstofftheorie« S. 20 erwähnt ist, habe ich schon seit mehreren Jahren versucht, den Wuchsstoff in Pflanzenteilen zu extrahieren und quantitativ zu bestimmen. Als Extraktionsmittel verwendete ich ursprünglich Alkohol; die alkoholische Lösung wurde eingedampft, der Rückstand in Wasser gelöst, mit  $\text{NaHCO}_3$  zur alkalischen Reaktion versetzt und mit Äther ausgeschüttelt. Nachher wurde die wässrige Fraktion mit Essigsäure angesäuert und wieder mit der dreifachen Äthermenge ausgeschüttelt. Der letzte Ätherextrakt wurde eingedampft, der Rückstand in 0.3—1 ccm Wasser gelöst und mit der gleichen Menge 3 % iger Agar vermischt. Aus dieser Mischung wurden Würfelchen (Grösse  $2 \times 2 \times 1$  mm) herausgeschnitten und einseitig auf dekapitierte Avenakoleoptilen gesetzt.

Der Wuchsstoff lässt sich auch direkt mit Äther aus Pflanzenorganen extrahieren. Die nicht zerkleinerten Pflanzenteile können in einem Soxhletapparat mit 150 ccm Äther + 3 ccm 1 % iger Essigsäure (in ätherischer Lösung) in 3—5 Stunden extrahiert werden. Der Wuchsstoff geht dann in den Äther über und kann nach Abdampfen des Äthers bestimmt werden.

Bequemer ist es doch, wie THIMANN (1934) vorgeschlagen hat, Chloroform und Salzsäure zur Extraktion des Wuchs-

stoffes zu verwenden. Zwar könnte die Anwendung der Salzsäure, die eine Oxydation des Wuchsstoffes verhindern soll, Bedenken erwecken, weil einige Wuchsstoffe säureempfindlich sind. Ich habe aber bisher eine schädliche Wirkung der Säure nicht beobachtet. Das Pflanzenmaterial wird mit 60 g Chloroform + 1 ccm 2 n HCl in einem Mörter fein zerrieben, in einen Kolben übergeführt und die Nacht über hingestellt.

Es soll nun der Wuchsstoff aus der Chloroformlösung in eine genau feststellbare und möglichst kleine (um Pflanzenmaterial zu sparen) Agarmenge übergeführt werden. Ich gehe dabei in folgender Weise vor. 10 ccm von einem 1.5 % igem, schwach saurem Agar werden auf eine heisse Glassplatte (10×10 cm) ausgegossen; die Agarplatte wird dann 1 mm dick. Nach dem Erkalten des Agars werden kleine, zirkelrunde Plättchen mit einer Grösse von 1 qcm herausgestantzt; diese werden auf einem eingefetteten Objektträger in dampfgesättigter Luft aufgehoben.

Ein aliquoter Teil der filtrierten Chloroformlösung wird abgewogen und in einem Becherglas eingedampft, der Rückstand wird mit 0.5 ccm peroxydfreiem Äther aufgenommen. Durch Zurückdrehung des Spindels der Spritze (Abb. 1, a) wird die wuchsstoffhaltige Ätherlösung in die Pipette (b) hineingesaugt. Ein Objektträger mit einem Agarplättchen ( $c_1$ ) wird auf einem Wasserbad (Tp. 35—40°) gerade unter der Pipettenspitze angebracht. Durch Drehung des Spindels wird die Ätherlösung tropfenweise auf das Agarplättchen ausgepresst, indem gleichzeitig getrocknete Luft über das Plättchen durch d geblasen wird. Der Äther verdampft dann auf dem Plättchen. Nachher wird das Becherglas mit 0.3 ccm Äther gespült, und dieser in derselben Weise zum Verdampfen gebracht; die gesammte Wuchsstoffmenge, die



in der abgewogenen Chloroformlösung vorhanden war, ist nun in das Agarplättchen übergeführt worden; dieses wird mit einem kleinen Glase ( $c_2$ ) bedeckt und gewogen. Der Objekt-

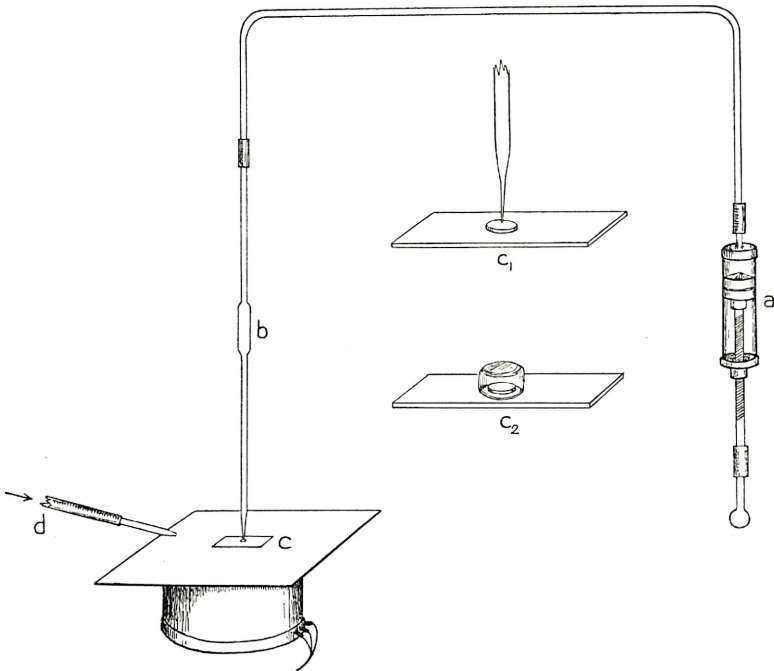


Abb. 1. Vorrichtung zur Überführung des Wuchsstoffes in eine genau feststellbare Agarmenge.

träger mit dem Plättchen wird die Nacht über in dampfgesättigter Luft hingestellt, damit der Wuchsstoff sich gleichmässig im Agar verteilen kann. Aus dem Agarplättchen werden dann mit planparallelen Messern Agarwürfelchen mit einer Grösse von  $2 \times 2 \times 1$  mm herausgeschnitten, und diese einseitig auf dekapitierte Avenakoleoptilen gesetzt. Mit Hilfe der in Abb. 2 dargestellten Schablone<sup>1</sup> bestimmt man den Krümmungsradius und die Länge des gekrümmten

<sup>1</sup> Solche Schablonen können vom pflanzenphysiologischen Laboratorium der Universität Kopenhagen erhalten werden.

Teiles der Koleoptile, und berechnet dann die Wachstumsdifferenz »d« zwischen der konvexen und konkaven Seite (vgl. BOYSEN JENSEN 1935 s. 21)<sup>1</sup>. Hieraus berechnet sich die Wuchsstoffmenge im Agarplättchen in WAE-Einheiten, indem man den d-Wert mit dem Gewicht des Agarplättchen multipliziert und durch 100 dividiert (1 WAE ist die Wuchsstoffmenge, die in 50 ccm Wasser + 50 ccm Agar gelöst, einen d-Wert von 1 hervorbringen kann). Weil man von der Extraktionsflüssigkeit nur einen aliquoten Teil benutzt, muss die gefundene Wuchsstoffmenge auf die gesamte Chloroformmenge umgerechnet werden. Wenn ferner das extrahierte Pflanzenmaterial getrocknet und gewogen wird, kann der Wuchsstoffgehalt in WAE-Einheiten pro 100 g Trockensubstanz berechnet werden<sup>2</sup>.

Beispiel.

An 6 *Vicia faba* Pflanzen, im Grünhaus kultiviert, wurden die oberen 6 cm abgeschnitten und mit 60 g Chloroform + 1 ccm 2n HCl zerquetzt. Trockengewicht der Pflanzenteile 0.3341 g. Am nächsten Tage wurden 22 g Chloroform eingedampft, und der Rückstand in ein Agarplättchen mit einem Gewicht von 0.1010 g übergeführt; bei der Untersuchung des Agar-

<sup>1</sup> Die Reaktion ist sehr fein. Es genügt eine Wuchsstoffmenge von etwa 0.000004 mg im Agarplättchen um einen d-Wert von 1 hervorzurufen.

<sup>2</sup> Es kann zweifelhaft sein, ob man bei Untersuchungen über Wuchsstoffverteilung die Wuchsstoffmenge auf Trockengewicht oder Wassergehalt der Pflanzenorgane beziehen soll. Untersuchungen über den Trockensubstanzgehalt der beiden Seiten von phototropisch und geotropisch gekrümmten Phaseolustengeln haben doch gezeigt, dass dieser in beiden Fällen ungefähr derselbe ist. Es wurde gefunden

Phaseolus, Trockensubstanz in Prozenten des Frischgewichtes  
 Phototropische Krümmung 6 Versuchsserien Vorderseite 7.13 Hinterseite 7.17  
 Geotropische — 11 — Oberseite 7.24 Unterseite 6.95  
 Es geht hieraus hervor, dass es für vergleichende Versuche ziemlich gleichgültig ist, ob man den Wuchsstoffgehalt auf Trockensubstanz oder Wassergehalt berechnet.



plättchens auf Wuchsstoff, ergab sich ein d-Wert von 1,36; die Berechnungen gestalten sich dann folgendermassen.

Trockensubstanz des extrahierten Pflanzenmaterials	d (gefunden)	WAE $\left(\frac{d \cdot 0.1010}{100}\right)$	WAE pro 60 g	WAE pro 100 g Trocken- substanz
0.3441	1.36	0.00137	0.00375	1.09

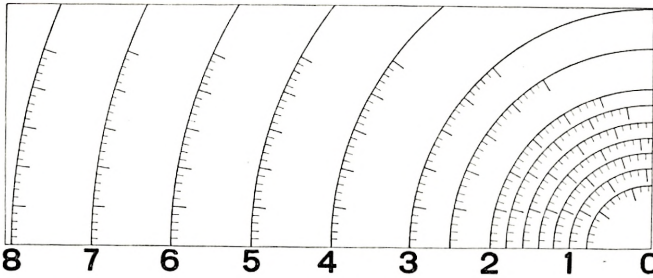


Abb. 2. Schablone zur Messung des Krümmungsradius und der Krümmungslänge.

Über die Genauigkeit der Bestimmung geben die folgende Versuche Aufschluss.

30 *Vicia faba* Stengel, 6 cm lang, wurden mit 80 ccm Chloroform + 2 ccm 2n HCl extrahiert; der Wuchsstoff in 8 ccm dieses Extraktes wurde in der oben beschriebenen Weise in ein Agarplättchen übergeführt. Es wurden 4 Versuche ausgeführt mit je zwei parallelen Bestimmungen; die erhaltenen d-Werte waren die folgenden

Tab. 2.

Vers.	1	2	3	4
d	{ 1.08	1.17	1.12	0.97
	{ 1.12	1.25	1.10	0.93

Übrigens lässt sich die Methode noch etwas weiter verfeinern, indem der Wuchsstoffgehalt eines Pflanzenteils in eine noch kleinere Agarmenge konzentriert werden kann.

Aus einem Agarplättchen werden 9 Würfelchen von der gewöhnlichen Grösse ( $2 \times 2 \times 1$  mm) ausgeschnitten und eng einander auf einen Objektträger gelegt. Auf dieses Agarplättchen wird dann die ätherische Wuchsstofflösung getropft. Das Gesamtgewicht dieser Würfelchen beträgt nur etwa 0.036 g. In diesem Falle soll man sich doch hüten, dass die Lösung sich nicht über den Kanten des Agarplättchens ausbreitet. Nachdem der Wuchsstoff sich gleichmässig in den 9 Würfelchen verteilt hat, werden diese alle auf Avenakoleoptilen gesetzt. Bei dieser Anordnung dürfte die Grenze der Wuchsstoffbestimmung erreicht sein.

Diese Methode genügt; die ungleiche Wuchsstoffverteilung in Pflanzenorganen, die sich schnell krümmen, nachzuweisen. Eine langsame Krümmung aber kann durch so kleine Unterschiede in der Wuchsstoffkonzentration der beiden Seiten hervorgerufen werden, dass diese sich kaum nachweisen lassen.

### 3. Ergebnisse.

#### a. *Phaseolus multiflorus*, geotropische Krümmung des epikotylen Stengels.

Lichtpflanzen. Die Pflanzen wurden im Grünhaus in Erde kultiviert; 24 Stunden vor dem Versuche wurden sie ins Dunkelzimmer gebracht, um eine möglicherweise vorhandene ungleiche Wuchsstoffverteilung auszugleichen. Die Länge der Versuchspflanzen betrug etwa 4—10 cm.

Durch Dekapitierungsversuche habe ich versucht zu entscheiden, an welcher Stelle der Wuchsstoff gebildet wird. Werden die zwei ersten Laubblätter, die Keimknospe und der obere Teil des epikotylen Stengels in einer Länge von 2—5 mm abgeschnitten, sinkt die Wachstumsgeschwindigkeit in wenigen Stunden fast bis auf Null, steigt dann wieder,



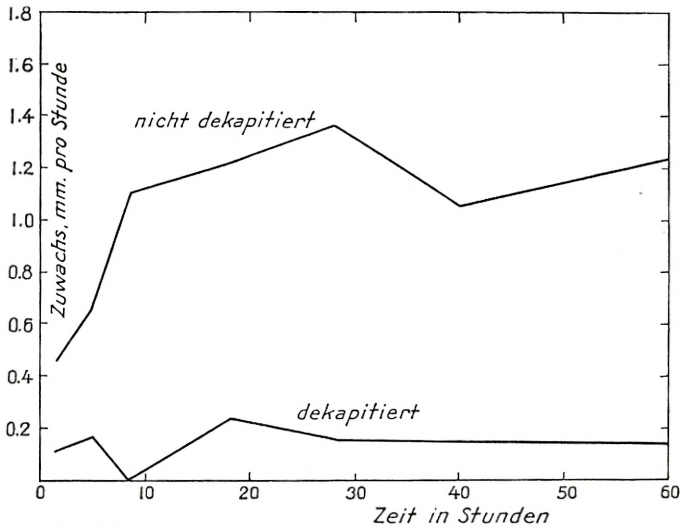


Abb. 3. Einwirkung der Dekapitierung auf die Wachstumsgeschwindigkeit bei Lichtpflanzen von Phaseolus, 40 mm. Die eine Hälfte der Versuchspflanzen wurde 1—2 mm unter der Insertionsstelle der beiden ersten Laubblätter dekapitiert, die andere Hälfte diente als Kontrolle.

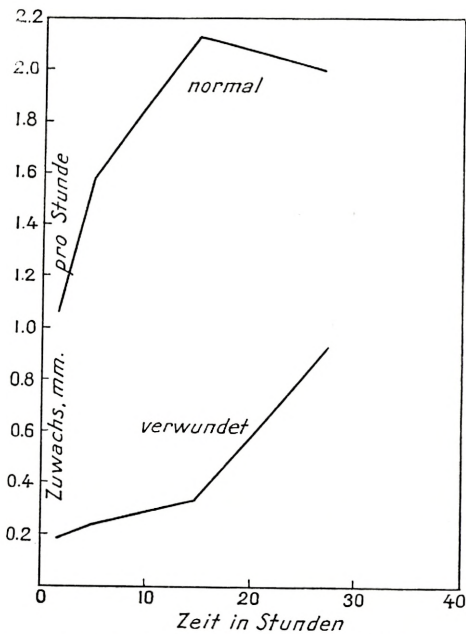


Abb. 4. Einwirkung eines Längsschnittes auf die Wachstumsgeschwindigkeit des epikotylen Stengels von Phaseolus, Lichtpflanzen, 40 mm lang. Die eine Hälfte der Versuchspflanzen wurde mit einem 2 mm langen medianen Längsschnitt versehen, die andere Hälfte diente als Kontrolle.

erreicht aber nur etwa den 10ten Teil des Wachstums einer nicht dekapitierten Pflanze (vgl. Abb. 3). Bei einzelnen Pflanzen kann doch der Anstieg der Wachstumsgeschwindigkeit bedeutend grösser sein. Das Ergebnis dieses Versuches ist doch nicht ganz leicht zu deuten. Es zeigt sich nämlich, dass ein medianer Längsschnitt von 2 cm, der den Wuchsstofftransport nicht beeinflussen kann, eine starke, aber vorübergehende Hemmung auf das Längenwachstum ausübt (vgl. Abb. 4). Diese Hemmung ist durch den Wundreiz verursacht. Man darf daher annehmen, dass die ursprüngliche Hemmung des Längenwachstums bei den dekapitierten Pflanzen durch den Wundreiz bedingt ist, die spätere Hemmung aber muss in anderer Weise erklärt werden.

Eine Untersuchung des Wuchsstoffgehaltes in dekapitierten Phaseolustengeln zeigt, dass dieser schnell sinkt.

Tab. 3.

## Wuchsstoffgehalt in dekapitierten Phaseoluspflanzen.

WAE pro 100 g	Sofort	nach 5 Stunden	nach 24 Stunden	nach 48 Stunden
Trockensubstanz . . . . .	1.76	1.72	0	0

(Tab. 3). Nach 24 Stunden war überhaupt kein Wuchsstoff mehr nachweisbar. Es scheint daher, dass der Wuchsstoff in dem ersten Laubblattpaare oder in dem oberen Teil des epikotylen Stengels gebildet wird, und dass die spätere Wachstumshemmung in den dekapitierten Phaseolustengeln durch Wuchsstoffmangel bedingt ist. Hierfür spricht auch, dass bei Zufuhr von Wuchsstoff die Wachstumsgeschwindigkeit bedeutend vergrössert wird (vgl. Tab. 4).

Gleichzeitig mit der Wachstumsabnahme in den dekapitierten Stengeln sinkt auch die geotropische Reaktionsfähig-

keit; auch diese kann durch Zufuhr von Wuchsstoff zu den dekapitierten Pflanzen vergrößert werden (vgl. Tab. 5).

Tab. 4.

Einwirkung des Wuchsstoffes auf die Wachstumsgeschwindigkeit der dekapitierten Phaseoluspflanzen.

Die Pflanzen wurden 5 mm unter der Insertionsstelle der Laubblätter dekapitiert und die Nacht über in trockener Luft belassen. Am nächsten Tage wurde eine frische Schnittfläche hergestellt und diese entweder mit Wasseragar oder Wuchsstoffagar (8 WAE in 100 ccm) bedeckt; die Pflanzen wurden in dampfgesättigter Luft hingestellt. Dauer des Versuches 24 Stunden.

		Wasseragar	Wuchsstoffagar
Zuwachs	7 Pflanzen . . . . .	0.04	0.57
mm pro Stunde	6 Pflanzen . . . . .	0.25*)	0.58

\*) zwei von sechs Pflanzen wuchsen trotz der Dekapitierung weiter.

Tab. 5.

Einwirkung des Wuchsstoffes auf die geotropische Reaktionsfähigkeit der dekapitierten Phaseoluspflanzen.

Die Pflanzen wurden 5 mm unter der Insertionsstelle der Laubblätter dekapitiert und die Nacht über in trockener Luft belassen. Am nächsten Tage wurde eine frische Schnittfläche hergestellt und diese mit Wasseragar oder Wuchsstoffagar (8 WAE in 100 ccm) bedeckt. Die Pflanzen wurden dann einige Stunden in waagerechter Lage in dampfgesättigter Luft belassen, und der d-Wert der geotropischen Krümmungen bestimmt. Die Zahlen bedeuten die d-Werte.

Anzahl Versuchspflanzen	Wasseragar	Wuchsstoffagar
je 8	0.83	2.2
»	0.97	2.17

Um die Wuchsstoffverteilung während der geotropischen Krümmung der Phaseolusstengeln zu untersuchen, ging ich in folgender Weise vor. Die Schale mit den Keimpflanzen wurde so gestellt, dass die Keimstengeln horizontal lagen. Die Reaktion fand im Dunkelzimmer statt und dauerte zwei Stunden. Die oberen 4 cm des Keimstengels wurden abge-



schnitten und durch zwei Längsschnitte in drei Teile zerlegt: einen oberen, mittleren und unteren Teil. Von diesen wurde die obersten und untersten Teile in der oben beschriebenen Weise mit Chloroform extrahiert und der Wuchsstoffgehalt bestimmt. Das Ergebnis findet sich in Tab. 6.

Tab. 6.

Wuchsstoffverteilung während der geotropischen Krümmung der Epikotylen von *Phaseolus multiflorus*, Lichtpflanzen.

In jedem Versuch wurden 20—30 Pflanzen 2 Stunden in waagerechter Lage belassen. Tp. 21—22°. Die oberen 4 cm des epikotylen Stengels wurden durch zwei Längsschnitte in 3 Teile zerlegt; die obersten und untersten Teile wurden zur Wuchsstoffbestimmung verwendet.

	Wuchsstoffgehalt (WAE pro 100 g Trockensubstanz)		Wuchsstoffgehalt in Proz. der gesamten Wuchsstoffmenge	
	Oberseite	Unterseite	Oberseite	Unterseite
$^{11}/_9$ 35 . . . . .	2.24	2.52	47	53
$^{12}/_9$ - . . . . .	4.05	3.90	51	49
$^{13}/_9$ - . . . . .	5.71	6.45	47	53
$^{16}/_9$ - . . . . .	3.71	11.20	25	75
$^{19}/_9$ - . . . . .	1.49	6.40	19	81
$^{20}/_9$ - . . . . .	4.25	5.61	43	57
$^{21}/_9$ - . . . . .	2.58	3.16	45	55
$^{24}/_9$ - . . . . .	1.48	1.62	48	52
$^{25}/_9$ - . . . . .	0.66	2.11	24	76
$^{26}/_9$ - . . . . .	1.67	2.89	37	63
$^{27}/_9$ - . . . . .	0.56	1.38	29	71
$^{28}/_9$ - . . . . .	1.24	2.76	31	69
$^1/_{10}$ - . . . . .	1.39	0.92	60	40
$^2/_{10}$ - . . . . .	1.53	1.53	50	50
$^3/_{10}$ - . . . . .	0.54	1.20	31	69
$^7/_{10}$ - . . . . .	0.76	1.24	38	62
Durchschnitt	2.77		39	61

Es geht aus der Tabelle hervor, dass der Wuchsstoffgehalt der Versuchspflanzen sehr schwankend ist; er variiert von 1—7.5 WAE pro 100 g Trockensubstanz.

Im ganzen wurden 16 Versuchsreihen angestellt; in 13 Fällen war der Wuchsstoffgehalt am grössten an der Unterseite, in 2 Fällen enthielten Ober- und Unterseite ungefähr die gleiche Wuchsstoffmenge, und im einen Fall war der Wuchsstoffgehalt am grössten an der Oberseite. Im Durchschnitt enthielt die Oberseite 39 und die Unterseite 61 % der gesammten Wuchsstoffmenge.

Dunkelpflanzen. Die Dunkelpflanzen wurden im Dunkelzimmer bei konstanter Temperatur (21°) in Sägemehl kultiviert. Auch bei den etiolierten Pflanzen ruft Dekapitierung Wachstumshemmung hervor; diese scheint im allgemeinen schwächer zu sein als bei den Lichtpflanzen.

Tab. 7.

Wuchsstoffverteilung während der geotropischen Krümmung der Epikotylen von *Phaseolus multiflorus*, Dunkelpflanzen.

In jedem Versuch wurden 20—30 Pflanzen 2 Stunden in waagerechter Lage belassen. Tp. 21—22°. Die oberen 4 cm des epikotylen Stengels wurden durch zwei Längsschnitte in 3 Teile zerlegt; die obersten und untersten Teile wurden zur Wuchsstoffbestimmung verwendet.

	Wuchsstoffgehalt (WAE pro 100 g Trockensubstanz)		Wuchsstoffgehalt in Proz. der gesammten Wuchsstoffmenge	
	Oberseite	Unterseite	Oberseite	Unterseite
<sup>8</sup> / <sub>10</sub> 35 . . . . .	0.56	0.67	46	54
<sup>9</sup> / <sub>10</sub> - . . . . .	0.75	1.49	34	66
<sup>10</sup> / <sub>10</sub> - . . . . .	0.85	0.76	53	47
<sup>11</sup> / <sub>10</sub> - . . . . .	0.79	1.10	43	57
<sup>12</sup> / <sub>10</sub> - . . . . .	1.00	1.12	47	53
<sup>13</sup> / <sub>10</sub> - . . . . .	0.78	0.85	48	52
<sup>16</sup> / <sub>10</sub> - . . . . .	0.76	1.24	38	62
<sup>17</sup> / <sub>10</sub> - . . . . .	1.14	1.30	47	53
<sup>18</sup> / <sub>10</sub> - . . . . .	1.62	1.74	48	52
<sup>19</sup> / <sub>10</sub> - . . . . .	1.91	2.35	45	55
<sup>22</sup> / <sub>10</sub> - . . . . .	2.74	3.56	43	57
<sup>23</sup> / <sub>10</sub> - . . . . .	3.47	3.56	50	50
<sup>25</sup> / <sub>10</sub> - . . . . .	3.9	5.3	43	57
<sup>26</sup> / <sub>10</sub> - . . . . .	1.98	4.1	33	67
Durchschnitt	1.84		44	56

Die Versuche über die Wuchsstoffverteilung während der geotropischen Krümmung wurden in derselben Weise ausgeführt wie mit den Lichtpflanzen. Das Ergebnis der Versuche findet sich in Tab. 7.

Obwohl auch hier die Zahlen etwas schwanken, ist die Übereinstimmung zwischen den einzelnen Versuchen doch weit besser als bei den Lichtpflanzen. Es wurden 14 Versuchsreihen angestellt; in einem Falle war die Wuchsstoffkonzentration am grössten auf der Oberseite, in einem Falle gleich und in den übrigen 12 Fällen am grössten auf der Unterseite. Im Durchschnitt enthielt die Oberseite 44, die Unterseite 56 % der gesamten Wuchsstoffmenge.

#### b. *Phaseolus multiflorus*, phototropische Krümmung des epikotylen Stengels.

Es wurde auch die Wuchsstoffverteilung während der phototropischen Krümmung bei *Phaseolus* untersucht. Die Pflanzen wurden in Präparatengläsern (40 × 100 mm) in Sägemehl kultiviert. Es kamen teils Lichtpflanzen, teils Dunkelpflanzen zu Verwendung. Wenn die Epikotyle eine Länge von 4—10 cm erreicht haben, wurden sie einseitig mit 60 Luxmeter  $2\frac{1}{2}$  bis 4 Stunden einseitig beleuchtet. Es wurde dann die Wuchsstoffkonzentration in der Vorder- und Hinterseite bestimmt.

Das Ergebnis findet sich in Tab. 8.

Bei den 4 letzten Versuchsreihen (vom 12—20 Dez.) wurde eine Samensorte, die Keimpflanzen mit einem abnorm hohen Wuchsstoffgehalt erzeugten, benutzt; diese sind daher nicht mitgerechnet worden. In den übrigen 12 Versuchen enthielt die Hinterseite in allen Fällen mehr Wuchsstoff als die Vorderseite, und zwar war der durchschnittliche Gehalt der Vorderseite 32 % und der der Hinterseite 68 %.



Der Unterschied zwischen den beiden Seiten schwankt doch beträchtlich.

Tab. 8.

Wuchsstoffverteilung während der phototropischen Krümmung der Epikotylen von *Phaseolus multiflorus*.

Lichtpflanzen. In jedem Versuch wurden 6—8 Pflanzen mit 60 Luxmeter 2½ Stunden einseitig beleuchtet. Die oberen 2 oder 4 cm des epikotylen Stengels wurden durch zwei Längsschnitte in 3 Teile zerlegt; die vordersten und hintersten Teile wurden zur Wuchsstoffbestimmung verwendet. Dunkelpflanzen. Diese wurden 4 Stunden einseitig beleuchtet. Nur die obersten 2 cm unterhalb des Knies wurden zur Wuchsstoffbestimmung verwendet.

	Wuchsstoffgehalt (WAE pro 100 g Trockensubstanz)		Wuchsstoffgehalt in Proz. der gesamten Wuchsstoffmenge	
	Vorderseite	Hinterseite	Vorderseite	Hinterseite
<b>Lichtpflanzen.</b>				
21/11 35.....	0	5.8	0	100
23/11 - .....	9.8	11.6	46	54
26/11 - .....	0	1.11	0	100
28/11 - .....	1.66	2.75	38	62
<b>Dunkelpflanzen.</b>				
7/9 34.....	1.44	1.8	44	56
15/9 - .....	1.5	2.4	38	62
21/9 - .....	2.4	4.3	36	64
5/10 - .....	2.4	2.6	48	52
20/10 - .....	0	2.8	0	100
3/12 35.....	3.6	4.5	44	56
4/12 - .....	3.5	4.6	43	57
6/12 - .....	4.9	5.8	46	54
12/12 - .....	14.5	57.5	—	—
16/12 - .....	22.9	23.4	—	—
17/12 - .....	16.8	13.4	—	—
20/12 - .....	15.6	25	—	—
Durchschnitt			32	68

c. *Vicia faba*, Windsor white, geotropische Krümmung des epikotylen Stengels.

Die Kulturmethode war dieselbe wie bei den Lichtpflanzen von *Phaseolus*. Wegen der eckigen Form der Stengel ist die Zerlegung des geotropisch gekrümmten Teils bedeutend

schwieriger als bei Phaseolus. Es wurden daher vor dem Versuch die Pflanzen aus der Erde herausgenommen und auf einer Korkplatte so befestigt, dass eine der flachen Seiten nach unten zeigte. Die Wurzeln wurden mit feuchtem Sägemehl bedeckt. Nach 4 Stunden wurden die oberen 4 cm des Stengels, wie oben beschrieben, in 3 Teile zerlegt, und die obersten und untersten Teile extrahiert. Das Ergebnis der Versuche ist in Tab. 9 zusammengestellt.

Tab. 9.

Die Wuchsstoffverteilung während der geotropischen Krümmung der Epikotylen von *Vicia faba*, Windsor white, Lichtpflanzen.

In jedem Versuch wurden 30 Stengel 4 Stunden in waagerechter Lage belassen, Tp. 18°. Nachdem die Endknospe abgeschnitten war, wurden die obersten 2 oder 4 cm des Stengels durch zwei Längsschnitte in 3 Teile zerlegt; die obersten und untersten Teile wurden zur Wuchsstoffbestimmung verwendet.

	Wuchsstoffgehalt (WAE pro 100 g Trockensubstanz)		Wuchsstoffgehalt in Proz. der gesamten Wuchsstoffmenge	
	Oberseite	Unterseite	Oberseite	Unterseite
<sup>30</sup> / <sub>1</sub> 35 . . . . .	0.29	0.32	47	53
<sup>8</sup> / <sub>3</sub> - . . . . .	0.24	0.33	42	58
<sup>9</sup> / <sub>3</sub> - . . . . .	0.14	0.21	40	60
<sup>11</sup> / <sub>3</sub> - . . . . .	0.18	0.20	47	53
<sup>12</sup> / <sub>4</sub> - . . . . .	0.75	0.80	48	52
<sup>13</sup> / <sub>4</sub> - . . . . .	0.34	0.44	44	56
<sup>29</sup> / <sub>4</sub> - . . . . .	0.90	1.10	45	55
<sup>14</sup> / <sub>5</sub> - . . . . .	1.83	1.90	49	51
<sup>15</sup> / <sub>5</sub> - . . . . .	2.29	3.85	37	63
<sup>16</sup> / <sub>5</sub> - . . . . .	2.95	3.80	44	56
<sup>20</sup> / <sub>5</sub> - . . . . .	2.83	3.15	49	51
<sup>21</sup> / <sub>5</sub> - . . . . .	3.28	4.27	43	57
<sup>22</sup> / <sub>5</sub> - . . . . .	2.72	3.14	47	53
<sup>23</sup> / <sub>5</sub> - . . . . .	4.71	4.00	54	46
<sup>24</sup> / <sub>5</sub> - . . . . .	1.18	4.55	21	79
<sup>25</sup> / <sub>5</sub> - . . . . .	2.34	2.65	47	53
<sup>27</sup> / <sub>5</sub> - . . . . .	3.41	3.29	51	49
Durchschnitt	2.01		44	56

Es wurden im ganzen 17 Versuchsreihen durchgeführt. In 15 Fällen war der Wuchsstoffgehalt am grössten auf der Unterseite, in zwei Fällen ein wenig grösser auf der Oberseite. Im Durchschnitt enthielt die Oberseite 44 ‰, die Unterseite 56 ‰ der gesamten Wuchsstoffmenge.

d. *Vicia faba*, Windsor white, geotropische Krümmung der Wurzeln.

Vor drei Jahren konnte ich zeigen, dass man aus Wurzelspitzen von Mais und *Vicia faba* Wuchsstoff mit Agar-Würfelchen, die 10 ‰ Dextrose enthalten, abfangen kann, und dass die Wuchsstoffkonzentration von der Spitze ab nach oben abnimmt. Dieses Ergebnis ist von THIMANN (1934) bestätigt worden; durch Extraktion der Avena-Wurzeln mit Chloroform konnte gleichfalls Wuchsstoff in diesen Wurzeln nachgewiesen werden. Ferner verglich er die Wuchsstoffmenge, die er mit Chloroform extrahieren konnte, mit derjenigen, die er mit Dextroseagar abfangen konnte, und fand, dass die erstere am grössten ist. Hieraus schliesst er, dass der Wuchsstoff nicht in der Wurzelspitze gebildet wird, sondern dass er durch polaren Transport von oben in die Wurzelspitze gelangt und dort angehäuft wird. Diese Anschauung stimmt zwar mit der Polaritätstheorie von WENT überein, steht aber sonst mit allem, was wir über die Bedeutung des Wuchsstoffes für die geotropische Krümmung der Wurzel wissen, im Widerspruch. Wir wissen, dass der geotropische Reiz in der Spitze perzipiert wird, dass man durch eine abgetrennte und wieder aufgesetzte Spitze eine geotropische Krümmung im oberen Teil der Wurzel hervorrufen kann, und dass man aus einer geotropisch induzierten Wurzelspitze mit Dextroseagar mehr Wuchsstoff von der unteren als von der oberen Hälfte abfangen kann.



Als Stütze für seine Anschauungen führt THIMANN an, dass Dextrose notwendig ist, um Wuchsstoff aus der Wurzel abzufangen. Es soll durch die Dextrosezugabe zum Agar ein osmotischer Gradient errichtet werden, wodurch eine Rückwärtsbewegung des Wuchsstoffes entstehen soll. THIMANN hat übersehen, dass es bei Wurzeln von *Vicia faba* möglich ist auch ohne Zusatz von Dextrose Wuchsstoff abzufangen; dies deutet darauf hin, dass auch unter normalen Bedingungen Wuchsstoff von der Wurzelspitze an die oberen Teile abgegeben wird.

Direkt lässt sich die Auffassung von THIMANN durch die folgenden Versuche widerlegen. Es wurde der Wuchsstoff der 4 äussersten mm von 40 *Vicia faba* Wurzeln mit Chloroform extrahiert, und der Wuchsstoff wurde in ein Dextroseagarplättchen mit einem Areal von 1 qcm übergeführt. Würfelchen von diesem Plättchen riefen eine Krümmung, dessen d-Wert gleich 0.59 und 1.04 war, hervor. Der Wuchsstoff von einer Wurzel erzeugt somit einen d-Wert, der 0.015 und 0.026, im Durchschnitt 0.02 beträgt. In einem anderen Versuch wurden die äussersten 4 mm von 2 *Vicia faba* Wurzeln, je in zwei Zylinder mit einer Länge von 2 mm zerlegt. Diese Zylinderchen wurden mit dem basalen Ende nach abwärts, auf ein Dextroseagarplättchen durch etwa 20 Stunden gestellt; Würfelchen von diesen Plättchen gaben eine Krümmung, deren d-Wert 0.79, 0.82 und 1.0 betrug. Der Wuchsstoff von einer Wurzel ruft somit in diesem Falle im Durchschnitt eine Krümmung, die 0.43 beträgt, hervor. Im ersten Fall bestimmt man den augenblicklichen Wuchsstoffgehalt der Wurzel, im zweiten die Wuchsstoffmenge, die in 20 Stunden abgegeben wird; weil die letztere 21 mal so gross ist wie die erstere, muss man schliessen, dass die Wurzelspitze von *Vicia faba* imstande ist Wuchsstoff zu bilden.

Wenn der Wuchsstoff der Wurzelspitze von oben her zugeführt wird, dürfte man erwarten, dass eine Dekapitierung eine Anhäufung von Wuchsstoff über der Wunde hervorrufen müsste. Dies ist jedoch nicht der Fall; es findet im Gegenteil eine Abnahme statt. Dies geht aus Tab. 10 hervor. Die Versuche wurden in der Weise angestellt, dass die zwei äussersten mm abgeschnitten wurden. Es wurde dann der Wuchsstoffgehalt der folgenden 4 mm bestimmt, teils sofort, teils 5, 19 und 49 Stunden nach der Dekapitierung.

Tab. 10.

Einwirkung der Dekapitierung auf den Wuchsstoffgehalt der Wurzel.

Die Zahlen bedeuten WAE pro 100 g Trockensubstanz.

Sofort nach der Dekapitierung	nach 5 Stunden	nach 19 Stunden	nach 49 Stunden
3.0	1.0	0.37	0.26
2.36	1.46	0.52	—

Aus den beiden letzten Versuchsreihen geht wohl mit Sicherheit hervor, dass der Wuchsstoff der Wurzel in der Spitze gebildet und von dort aus in basipetaler Richtung transportiert wird.

CZAIA (1935) nimmt an, dass in der Wurzel zwei Wuchsstoffströme vorhanden sind, teils ein basipetaler und teils ein akropetaler; die positiv geotropische Reaktion soll durch ein Gegenspiel dieser antagonistischen Wuchsstoffströme zustande kommen. Selbst wenn man annimmt, dass der Wuchsstoff für das Wachstum der Wurzel unentbehrlich ist, scheint es mir doch, dass es überflüssig ist einen akropetalen Wuchsstoffstrom zu postulieren, weil ja auch nach der Dekapitierung von der Spitze herrührender Wuchsstoff

in den oberen Teilen der Wurzel vorhanden ist. Es ist aber eine Frage, ob der Wuchsstoff für das Wurzelwachstum notwendig ist oder nicht. Es geht aus den in dieser Arbeit angeführten Wuchsstoffbestimmungen hervor, dass die Wuchsstoffkonzentration in der *Vicia faba* Wurzel und in epikotylen Stengeln von *Phaseolus* und *Vicia faba* in Prozenten der Trockensubstanz ausgedrückt sich innerhalb derselben Grenzen bewegt. Sicher ist es ferner, dass eine Vermehrung der Wuchsstoffkonzentration in der Wurzel eine Hemmung, in der Coleoptile und in dikotylen Stengeln dagegen eine Beschleunigung des Wachstums hervorruft. Die Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzeln und Stengeln von der Wuchsstoffkonzentration kann daher durch die Kurven c und d schematisch dargestellt werden (Abb. 5). Die Frage ist nun, ob die Kurve c sich in die Kurve a oder b fortsetzt. Im letzteren Fall ist der Wuchsstoff notwendig für das Wurzelwachstum, im ersteren dagegen nicht. Falls die letztere Auffassung, dass der Wuchsstoff auch für das Wachstum der Wurzel notwendig ist, die richtige ist, so erklärt sich die entgegengesetzte Reaktion der Wurzeln und Stengeln dem Wuchsstoff gegenüber dadurch, dass die Wurzel mehr empfindlich für Wuchsstoff ist, so dass die optimale Wachstumsgeschwindigkeit bei einer niedrigeren Wuchsstoffkonzentration erreicht wird als bei den Keimstengeln. Eine Konsequenz dieser Auffassung wäre es, dass bei Verminderung der Wuchsstoffkonzentration in der Wurzel, so dass dieselbe in dem Bereiche der b Kurve liegt, möglicherweise negativ geotropische Reaktionen entstehen könnten. CЗАІА hat tatsächlich solche Krümmungen bei dekapitierten Wurzeln von *Pisum*, *Lupinus*, *Phaseolus* und *Lepidium* beobachtet, dagegen nicht bei *Vicia faba* und *Zea* Mais. Ob diese Krümmungen wirklich



echt negativ geotropisch sind, ist schwer zu entscheiden; nach den Abbildungen zu urteilen, scheinen sie besonders bei *Pisum* hinter der Wachstumszone zu liegen. CZAIA betrachtet sie als Bestätigung seiner Hypothese über die Existenz eines akropetalen Wuchsstoffstromes; sie können aber

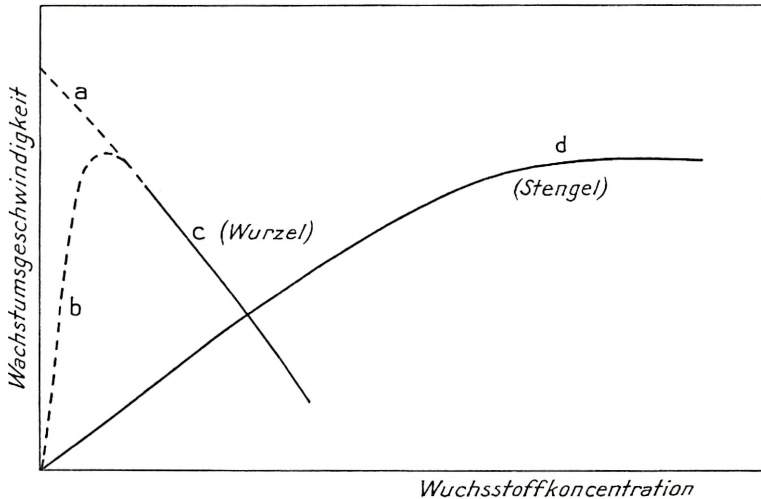


Abb. 5. Die Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeit von der Wuchsstoffkonzentration in Wurzeln und Stengeln (Schematisch).

nach Abb. 5 auch ohne diese Hypothese erklärt werden. Die Krümmungen der erythrosinbehandelten Wurzeln, die CZAIA abbildet, habe ich auch beobachtet, ja, man sieht sogar oft, wie CZAIA auch erwähnt, dass *Pisum* Wurzeln, selbst wenn die Samen nicht behandelt sind, sich sofort nach dem Austritt aus dem Samen zurückbeugen. Ich habe immer geglaubt, dass diese Krümmungen traumatotroper Natur sind, und ich möchte an dieser Auffassung festhalten.

Die Versuche über die Wuchsstoffverteilung in der Wurzel während der geotropischen Krümmung wurden in folgender Weise ausgeführt. Die Wurzel wurden in eine dünne Glasröhre hineingesteckt und 4 Stunden in waagerechter

Lage in feuchtem Sägemehl bei  $21^{\circ}$  belassen. Nachher wurden in den ersten Versuchen 10 mm, in den letzten Versuchen 4 mm abgeschnitten und diese in eine obere und untere Hälfte zerlegt, die je mit 60 g Chloroform und Salzsäure extrahiert wurden. Die Ergebnisse finden sich in Tab. 11.

Tab. 11.

Die Wuchsstoffverteilung während der geotropischen Krümmung der Wurzel von *Vicia faba*, Windsor white.

In jedem Versuch wurden die Spitzen von 30—60 Wurzeln in ein enges Glasrohr eingeführt und  $2\frac{1}{2}$  oder 4 Stunden in waagerechter Lage belassen. In den Versuchen vom  $\frac{26}{3}$  bis  $\frac{10}{4}$  wurden die äussersten 10 mm, in den übrigen Versuchen die äussersten 4 mm in eine obere und untere Hälfte zerlegt. Die beiden Hälften wurden zur Wuchsstoffbestimmung verwendet.

	Wuchsstoffgehalt (WAE pro 100 g Trockensubstanz)		Wuchsstoffgehalt in Proz. der gesamten Wuchsstoffmenge	
	Oberseite	Unterseite	Oberseite	Unterseite
$\frac{26}{3}$ 35 .....	2.1	3.6	37	63
$\frac{27}{3}$ - .....	1.9	2.6	42	58
$\frac{28}{3}$ - .....	2.0	2.7	43	57
$\frac{29}{3}$ - .....	2.4	2.0	54	46
$\frac{6}{4}$ - .....	2.38	2.67	47	53
$\frac{8}{4}$ - .....	2.55	2.74	48	52
$\frac{9}{4}$ - .....	3.85	5.11	43	57
$\frac{10}{4}$ - .....	2.96	2.47	55	45
Durchschnitt		2.8	46	54
$\frac{15}{4}$ 35 .....	2.74	4.11	40	60
$\frac{30}{4}$ - .....	1.50	2.41	38	62
$\frac{20}{5}$ - .....	3.74	4.60	45	55
$\frac{1}{6}$ - .....	4.25	5.55	43	57
$\frac{4}{6}$ - .....	5.85	7.20	45	55
$\frac{5}{6}$ - .....	7.40	9.10	45	55
$\frac{17}{6}$ - .....	3.65	4.97	42	58
$\frac{18}{6}$ - .....	4.15	4.95	46	54
$\frac{20}{6}$ - .....	4.46	5.36	45	55
$\frac{22}{6}$ - .....	2.54	3.84	40	60
$\frac{25}{6}$ - .....	1.85	3.21	37	63
$\frac{27}{8}$ - .....	2.84	6.80	29	71
Durchschnitt		4.5	41	59

In den Versuchen von 26. März bis 10. April wurden die äussersten 10 mm, in den übrigen Versuchen nur die äussersten 4 mm extrahiert. In beiden Fällen war die Wuchsstoffkonzentration am grössten auf der Unterseite, die Differenz zwischen Ober- und Unterseite war aber bedeutend grösser, wenn nur 4 mm zur Extraktion benutzt wurden. Mit dieser letzteren Versuchsanstellung wurden im ganzen 12 Versuchsreihen durchgeführt; in allen Fällen war die Wuchsstoffkonzentration am grössten auf der Unterseite. Durchschnittlich war auf der Oberseite 41 % und auf der Unterseite 59 % der gesamten Wuchsstoffmenge vorhanden.

#### 4. Vergleichung zwischen Wuchsstoffverteilung und Krümmungsgrösse.

Die Versuche über die Wuchsstoffverteilung während der geotropischen Krümmung sind in Tab. 12 zusammengestellt.

Tab. 12.

	Phaseolus, Stgl. Lichtpflanzen	Phaseolus, Stgl. Dunkelpflanzen	Vicia faba, Stgl. Lichtpflanzen	Vicia faba, Wurzeln
Oberseite ...	39	44	44	41
Unterseite ...	61	56	56	59

Es ergibt sich somit, dass während der geotropischen Krümmung tatsächlich mehr Wuchsstoff in der Unterseite als in der Oberseite vorhanden ist sowohl bei Stengeln als bei Wurzeln. Es entsteht nun die Frage, ob der gefundene Unterschied in der Wuchsstoffkonzentration gross genug ist um die Entstehung der geotropischen Krümmungen zu erklären. Um diese Frage zu beleuchten, muss man sowohl die Wachstumsgeschwindigkeit als die in der Versuchszeit entstehende Krümmungsgrösse für jedes einzelne Pflanzen-



organ messen. Aus der Krümmungsgrösse berechnet man die Längendifferenz zwischen Ober- und Unterseite des gekrümmten Organs (d. h. den »d« Wert der Krümmung). Unter der Annahme, dass die Wachstumsgeschwindigkeit (d. h. das Wachstum der Mittelzone) während der Krümmung nicht verändert wird, kann man annähernd berechnen, wie gross die Wachstumsgeschwindigkeit der Ober- und Unterseite in Prozenten der normalen ist. Diese Zahlen findet sich in Tab. 13, Kolonne 3 und 4. Nimmt man ferner an, dass die gesamte Wuchsstoffmenge sich während der Krümmung nicht ändert, kann man aus den Zahlen in Tab. 12 berechnen, wie gross die Wuchsstoffkonzentration der beiden Seiten in Prozenten der normalen ist. Falls nun die Wachstumsgeschwindigkeit der Wuchsstoffkonzentra-

Tab. 13.

Versuchszeit	Phaseolus, Epikotylen Lichtpfl.	Phaseolus, Epikotylen Dunkelpfl.	Vicia faba, Epikotylen Lichtpfl.	Vicia faba, Wurzel
	2 Stunden	2 Stunden	4 Stunden	4 Stunden
Zuwachs . . . . .	3.5	2.9	4.0	4.36
d . . . . .	2.7	2.1	1.8	0.72
Zuwachs, Oberseite . . .	61	64	77	109
Proz. des normalen Wachstums				
Zuwachs, Unterseite . . .	139	136	121	91
Proz. des normalen Wachstums				
Wuchsstoffkonzentration, Oberseite . . . . .	78	88	88	92 <sup>1</sup>
Proz. der normalen Wuchsstoffmenge				
Wuchsstoffkonzentration, Unterseite . . . . .	122	112	112	108 <sup>1</sup>
Proz. der normalen Wuchsstoffmenge				

<sup>1</sup> Es wird hier die Differenz der Wuchsstoffkonzentration für eine Spitzenlänge von 10 mm benutzt.

tion proportional ist, könnte man erwarten, dass die Zahlen der Kolonnen 3 bis 6 in Tab. 13 einander entsprechen würden. Man sieht bald, dass das nicht der Fall ist. Bei den Wurzeln von *Vicia faba* ist eine gute Übereinstimmung vorhanden, in den übrigen Fällen ist der Unterschied zwischen der Wuchsstoffkonzentration der Ober- und Unterseite weit kleiner als man aus den Änderungen der Wachstumsgeschwindigkeit erwarten sollte.

Zur Erklärung der Tatsache, dass die Differenz der Wuchsstoffkonzentration in den beiden Seiten zu klein gefunden wurde, könnte man verschiedene Möglichkeiten heranziehen. Man konnte sich erstens denken, dass die Wuchsstoffbestimmung ungenau war. Obwohl die Differenzen zwischen den beiden Seiten in den verschiedenen Versuchsreihen bedeutend schwanken, so ist es doch zweifellos, dass die Durchschnittswerte einigermaßen genau sind, was dadurch bestätigt wird, dass die Differenz der Wuchsstoffkonzentration bei allen drei Stengeln im grossen ganzen dieselbe und in allen drei Fällen zu klein gefunden wurde. Freilich könnten systematische Störungen vorhanden sein, die z. B. bewirken konnten, dass die Wuchsstoffkonzentration der Unterseite zu klein, oder die der Oberseite zu gross bestimmt wurde. Diese Störungen müssten dann aber unter dem Einfluss der Schwerkraft einseitig verteilt sein; vorläufig spricht nichts für eine solche Annahme. Zweitens könnte man sich denken, dass ausser dem Wuchsstoff auch andere Stoffe, die das Wachstum oder die Wuchsstoffwirkung beeinflussen könnten, unter der Einwirkung der Schwerkraft einseitig verteilt wurden. Man könnte z. B. an die Wasserstoffionenkonzentration denken. Ich habe den  $p_H$  Wert der Pressäfte von Ober- und Unterseite der *Phaseolusepikotyle* während der geotropischen Krümmung (d. h. etwa 2 Stun-

den nach der Horizontallegung) untersucht und keinen Unterschied gefunden (der  $p_H$  wert der Oberseite war 6.27, der der Unterseite 6.31). Wahrscheinlicher als die beiden ersten Annahmen ist wohl eine dritte, dass der Wuchsstoff innerhalb der Zelle verschieden verteilt und verschieden wirksam sein kann, so dass neben wirksamem, transversal verschiebbarem auch nicht wirksamer und nicht transversal verschiebbarer Wuchsstoff vorhanden ist. Hierauf hat schon vorher BONNER (1934) hingewiesen. Aus Versuchen über die Einwirkung von Säuren auf das Wachstum der Avenakoleoptile, schliesst er, dass der Wuchsstoff teils in aktiver, nicht dissoziierter Form, teils in nicht aktiver, dissoziierter Form vorkommt. Es ist doch auch möglich, dass die Verteilung der Wuchsstoffe innerhalb der Zelle der entscheidende Faktor für die Wirkung des Wuchsstoffes ist. Tatsächlich wissen wir über diese Verteilung nichts. Er kann in wässriger Lösung im Zellsaft und im Protoplasma oder in den Lipoiden der Protoplasmahäute gelöst vorkommen. Ferner ist auch die Möglichkeit vorhanden, dass ein Teil des Wuchsstoffes an verschiedene Stoffe der Zelle gebunden und in dieser Weise inaktiviert werden kann. Hierfür sprechen verschiedene, noch nicht veröffentlichte Untersuchungen des hiesigen Laboratoriums.

Wenn nun aber in einem Pflanzenteil nur ein Teil des Wuchsstoffes transversal verschiebbar und wirksam ist, erklärt es sich leicht, dass die Wuchsstoffdifferenz zwischen Ober- und Unterseite kleiner als die beobachtete Wachstumsdifferenz sein kann. In den Keimstengeln ist anscheinend relativ viel nicht wirksamer Wuchsstoff vorhanden.

In Tab. 1 sind die mit Hilfe der Abfangungsmethode gefundenen Werte bezüglich der Wuchsstoffverteilung während der tropistischen Krümmungen zusammengestellt. Es ergibt



sich, dass diese bei der Epikotyle von *Vicia faba* mit den zu erwartenden Werten besser übereinstimmen, als die Werte, die bei den Extraktionsversuchen gefunden wurden. Auch dieses spricht dafür, dass man zwischen einem wandernden, aktiven und einem nicht wandernden und auch nicht aktiven Wuchsstoff unterscheiden muss.

### 5. Zusammenfassung.

1. Es wird eine neue Methode zur Wuchsstoffbestimmung in Pflanzenteilen beschrieben. Der Wuchsstoff wird nach THIMANN mit Chloroform extrahiert und mit Hilfe einer speziellen Apparatur in eine genau feststellbare Agarmenge übergeführt und mit *Avena* als Testobjekt quantitativ bestimmt.

2. Mit Hilfe dieser Methode wurde die Wuchsstoffverteilung während der geotropischen Krümmung der Epikotyle von *Phaseolus* und *Vicia faba* untersucht. Es zeigte sich, dass die Wuchsstoffkonzentration grösser auf der Unterseite als auf der Oberseite ist.

3. In entsprechender Weise ist während der phototropischen Krümmung der Epikotyle von *Phaseolus* die Wuchsstoffkonzentration am grössten auf der Hinterseite.

4. Es konnte gezeigt werden, dass der Wuchsstoff der Wurzel nicht von oben zugeführt wird, sondern dass er in der Wurzelspitze gebildet wird. Die Wuchsstoffmenge, die sich mit Agar in 20 Stunden abfangen lässt, ist nämlich etwa 20 Mal so gross, wie die Wuchsstoffmenge, die augenblicklich in der Wurzel vorhanden ist. Abschneidung der Wurzelspitze ruft eine Wuchsstoffabnahme im oberen Teil der Wurzel hervor. Die Annahme eines akropetalen Wuchsstoffstromes ist nach der Meinung des Verfassers nicht genügend begründet.

5. Während der geotropischen Krümmung der Wurzel ist die Wuchsstoffkonzentration am grössten in der Unterseite.

6. Während die Differenz zwischen der Wuchsstoffkonzentration der Ober- und Unterseite bei *Vicia faba* Wurzeln genügend gross ist um den Wachstumsunterschied der beiden Seiten während der geotropischen Krümmung zu erklären, ist sie bei den Epikotylen von *Vicia faba* und namentlich von *Phaseolus* weit kleiner als man aus den Wachstumsänderungen erwarten sollte. Es wird daher wahrscheinlich, dass der Wuchsstoff, wie auch BONNER angenommen hat, teils als wandernd und aktiv und teils als nicht wandernd und nicht aktiv vorkommt. Die Aktivität des Wuchsstoffes könnte von der Verteilung zwischen den verschiedenen Phasen innerhalb der Zelle abhängig sein. Möglicherweise kann der Wuchsstoff auch durch Bindung an andere Stoffe inaktiviert werden.

(Aus dem pflanzenphysiologischen Laboratorium der  
Universität Kopenhagen.)

---

### Literaturverzeichnis.

- BONNER, J., The relation of hydrogen ions to the growth rate of the *Avena coleoptile*. *Protoplasma* 21, 406, 1934.
- BOYSEN JENSEN, P., Über den Nachweis von Wuchsstoff in Wurzeln. *Planta (Berl.)*, 19, 345, 1933.
- Die Bedeutung des Wuchsstoffes für das Wachstum und die geotropische Krümmung der Wurzeln von *Vicia faba*. *Planta (Berl.)* 20, 688, 1933.
- Die Wuchsstofftheorie. Jena 1935.
- CZAIA, A. TH., Wurzelwachstum, Wuchsstoff und die Theorie der Wuchsstoffwirkung. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* 53, 221, 1935.
- DIJKMAN, M. J., Wuchsstoff und geotropische Krümmung bei *Lupinus*. *Rec. trav. bot. néerl.* 31, 391, 1934.
- DOLK, H. E., Über die Wirkung der Schwerkraft auf Koleoptilen von *Avena sativa*. *Proc. Akad. Amsterdam* 32, 40, 1929.
- LAAN, P. A. VAN DER, Der Einfluss von Äthylen auf die Wuchsstoffbildung bei *Avena* und *Vicia*. *Rec. trav. bot. néerl.* 31, 691, 1934.
- OVERBEEK, J. VAN, Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei *Raphanus*. *Rec. trav. bot. néerl.* 30, 537, 1933.
- SCHMITZ, H., Über Wuchsstoff und Geotropismus bei Gräsern. *Planta (Berl.)* 19, 614, 1933.
- THIMANN, K. V., Studies on the growth hormone in plants VI. The distribution of the growth substance in plant tissues. *Journ. gener. Physiology* 18, 23, 1934.
- WENT, F. W., Wuchsstoff und Wachstum. *Rec. trav. bot. néerl.* 25, 1, 1928.





# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

## BIND IX (KR. 17,45):

	Kr. ø.
1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 .....	7.50
2. OSTENFELD, C. H. and SYRACH LARSEN, C.: The species of the Genus <i>Larix</i> and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 .....	5.00
3. SCHMIDT, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930 .....	5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkjær dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 .....	5.25

## BIND X (KR. 23,25) :

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 .....	1.00
2. KOLDERUP ROSENVINGE, L.: The Reproduction of <i>Ahnfeltia Plicata</i> . 1931 .....	1.75
3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an English Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsoles. Med 2 Tavler. 1932 .....	9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932 .....	2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over <i>Incurvaria Koernerii</i> Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932 .....	2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von <i>Caenolestes</i> . Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933 .....	1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. 1933 .....	3.20
8. BØRGESEN, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933 .....	0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, <i>cocomyxa astericola</i> , parasite dans une Astérie. 1933 .....	0.50

## BIND XI (KR. 23,50):

1. ASMUSSEN, ERLING und LINDHARD, J.: Potentialschwankungen bei direkter Reizung von motorischen Endplatten. 1933 .....	1.50
2. LIND, J. Studies on the geographical distribution of arctic circumpolar Micromycetes. 1934 .....	4.50



3. BOAS, J. E. V.: Über die verwandtschaftliche Stellung der Gattung <i>Antilocapra</i> und der Giraffiden zu den übrigen Wiederkäuern. Mit 3 Tafeln. 1934 .....	2.40
4. O. HAGERUP: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch <i>Gnetales</i> und <i>Coniferæ</i> . 1934 .....	3.20
5. JENSEN, AD. S.: The Sacred Animal of the God Set. 1934 .....	1.00
6. BØRGESEN, F.: Some Marine Algæ from the northern part of the Arabian Sea with remarks on their geographical distribution. With 2 Plates. 1934 .....	3.50
7. MORTENSEN, TH. et KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une Algue Cyanophycée, <i>Dactylococcopsis Echini</i> n. sp., parasite dans un Oursin. 1934 .....	0.70
8. GABRIELSEN, E. K. und LARSEN, POUL: Über den Kohlenstoffhaushalt der terrestrischen Halophyten. 1935 .....	2.20
9. HAGERUP, O.: Zur Periodizität im Laubwechsel der Moose. Mit 4 Tafeln. 1935 .....	4.50

#### Bind XII (KR. 23,55):

1. JESSEN, KNUD: The Composition of the Forests in Northern Europe in Epipalæolithic Time. With the assistance of H. JOHANSEN. With 3 Plates. 1935 .....	3.75
2. BØRGESEN, F.: A list of Marine Algæ from Bombay. With 10 Plates. 1935 .....	4.25
3. KRABBE, KNUD H.: Recherches embryologiques sur les organes pariétaux chez certains reptiles. Avec 19 planches. 1935 .....	7.00
4. NIELSEN, NIELS: Eine Methode zur exakten Sedimentationsmessung. Studien über die Marschbildung auf der Halbinsel Skalling. Mit 16 Tafeln. 1935 .....	5.50
5. BØRGESEN, F. and FRÉMY, P.: Marine Algæ from the Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaria. IV. Cyanophyceæ. 1936 .....	1.80
6. SCHMIDT, S., OERSKOV, J. et STEENBERG, ELSE: Immunisation active contre la peste aviaire. Avec 1 planche. 1936 .....	1.25

#### Bind XIII (under Pressen):

1. BOYSEN JENSEN, P.: Über die Verteilung des Wuchsstoffes in Keimstengeln und Wurzeln während der phototropischen und geotropischen Krümmung. 1936 .....	1.50
---	------