

# **DIE WUCHSSTOFFLEHRE**

**ERGEBNISSE UND PROBLEME DER  
WUCHSSTOFFFORSCHUNG**

**VON**

**HANS SÖDING**

# DIE WUCHSSTOFFLEHRE

ERGEBNISSE UND PROBLEME  
DER WUCHSSTOFFFORSCHUNG

VON

**HANS SÖDING**  
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT  
HAMBURG

MIT 76 ABBILDUNGEN

19



52

---

GEORG THIEME VERLAG · STUTTGART

Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten  
Copyright 1952 by Georg Thieme Verlag, Stuttgart. Printed in Germany  
Satz und Druck: Offizin Stuttgarter Vereinsbuchdruckerei Aktiengesellschaft, Stuttgart  
Einband: Großbuchbinderei Sigloch, Stuttgart

## Vorwort

Mit der Arbeit an diesem Buche habe ich bereits vor 10 Jahren begonnen, doch erzwangen die turbulenten Kriegs- und Nachkriegsjahre immer wieder Unterbrechungen von Monaten und selbst Jahren. Andererseits bot sich mir aber so auch Zeit zum Überdenken mancher Probleme.

Die Wuchsstoffliteratur ist inzwischen derart angeschwollen, daß die ursprünglich angestrebte Vollständigkeit in der Darstellung nicht mehr durchführbar war. Das Buch wäre so auch vielfach unlesbar geworden. Die Schwierigkeit der Literaturbeschaffung oder die mir nicht unbeschränkt zur Verfügung stehende Zeit machte auch die Durchsicht mancher wertvollen ausländischen Arbeit unmöglich. Arbeiten, die ich nicht selbst einsehen konnte und die ich nach Referaten oder Zitaten in anderen Arbeiten angeführt habe, sind mit einem Sternchen \* versehen. Die Literatur ist bis 1949 einschließlich, teilweise auch noch von 1950 und 1951, berücksichtigt. Der Versuch, die ständig neu erscheinende Literatur immer noch in die bereits abgeschlossene Darstellung einzuarbeiten, hätte den Abschluß des Buches unmöglich gemacht. Trotz aller Lücken hoffe ich aber, doch keinen allzu wesentlichen Gesichtspunkt übersehen zu haben.

Der Umfang der Wuchsstoffforschung zwang meist zu knapper Darstellung. Vorausgesetzt wurde das übliche Lehrbuchwissen. Da dieses vielfach aber nicht ausreicht, um alle Fragen der Wuchsstoffforschung klar herauszuarbeiten oder sie vor dem rechten Hintergrund erscheinen zu lassen, mußten öfters auch noch weitere Probleme der Physiologie gestreift werden.

Die Darstellung suchte ich so objektiv wie möglich zu halten, doch ist es wohl unvermeidlich, daß jemand, der sich bald 30 Jahre mit diesen Fragen beschäftigt hat, in manchen Dingen seine eigenen Ansichten hat und sich nicht immer einfach der Mehrzahl der Autoren anschließen kann. Unwillkürlich wurden auch einige mich besonders interessierende Fragen in der Darstellung etwas ausführlicher. Neben der Schilderung der Ergebnisse suchte ich überall auch auf die offenen Fragen hinzuweisen, um die Grenzen unseres Wissens klarer zu zeigen und so zu weiteren Arbeiten anzuregen. Zur Erleichterung hierbei sollen auch die ziemlich eingehenden Angaben über die Methodik dienen, die, obwohl an sich teilweise nicht schwierig, vielfach doch eine Art Geheimwissenschaft geworden zu sein scheint. Grundthema dieses Buches ist die wissenschaftliche Darstellung, doch habe ich vielfach auch Angaben über die wichtigsten praktischen Anwendungen eingestreut. Genauere Angaben findet der Praktiker in dem Buche von Avery und Johnson, „Hormones and Horticulture“, New York und London 1947, eine Zusammenstellung der wichtigsten Er-

gebnisse bei Laibach und Fischnich, Pflanzenwuchsstoffe, Ludwigsburg 1950 (Ulmer).

- Ich bin mir bewußt, daß die Lektüre dieses Buches nicht immer leicht sein wird, obwohl ich alles so einfach wie möglich darzustellen suchte. Aber diese Schwierigkeit hat ihren Grund in der Kompliziertheit der lebendigen Pflanze und der Vielzahl der offenen Fragen, wobei nur an die eine Tatsache erinnert werden möge, daß wir meist gar nicht einmal wissen, ob als „Wuchsstoff“ Auxin oder Heteroauxin vorliegt. Aber es ist wohl nicht möglich, mit diesem Buche erst eine weitere Entwicklung der Wuchsstoffforschung abzuwarten, zumal die letzte ausgezeichnete Darstellung von Went und Thimann (Phytohormones. New York 1937) schon 14 Jahre zurückliegt<sup>1</sup> und manches Neue seitdem hinzugekommen ist. In dem genannten Buche findet der Leser auch eine objektive Schilderung der historischen Entdeckung der Pflanzenhormone, während er in Boysen-Jensens „Wuchsstofftheorie“ (Jena 1935) erfahren kann, wie dieser Forscher vor 40 Jahren die entscheidenden ersten Versuche machte, auf denen sich die spätere Wuchsstoffforschung aufbauen sollte. Ich habe auf eine Darstellung der historischen Entwicklung der Wuchsstoffforschung daher verzichtet.

Die Wuchsstoffforschung ist vielfach von ganz einfachen Versuchen ausgegangen und fordert, verglichen mit anderen Forschungsrichtungen, auf manchen Gebieten auch jetzt nicht viel an Apparatur. Wohl aber verlangt sie gewissenhaftes und sorgfältiges Arbeiten. Einige Grundversuche aber, etwa über den Einfluß der Koleoptilenspitze auf das Koleoptilenwachstum, hätten schon zu Zeiten des Aristoteles ausgeführt werden können. Was fehlte, war nicht die Apparatur, sondern die Fragestellung. Auch jetzt noch fehlt m. E. in vielen Fällen mehr die Idee als die großen Mittel (ohne die es in bestimmten Fällen natürlich auch nicht geht). Auf manchen Teilgebieten sind aber auch jetzt noch mit verhältnismäßig geringen Mitteln wichtige Fortschritte möglich. Neue Entdeckungen auf diesem Gebiet scheinen aber vor allem vielfach eine mehr „geistige“ Arbeitsweise zu erfordern, allerdings verbunden mit vieler geduldiger Kleinarbeit. Aber dieselbe Entwicklung vollzieht sich ja auch in anderen Wissenschaften wie etwa der Physik.

Zum Abschluß möchte ich allen danken, die mich durch Zusendung ihrer Arbeiten unterstützt haben, vor allem auch den ausländischen Kollegen, die dadurch das Erscheinen dieses Buches überhaupt erst möglich gemacht haben.

<sup>1</sup> Inzwischen erschien als Sammelwerk zahlreicher Autoren Skoog, Plant growth substances. University of Wisconsin Press (U.S.A.), 1951. Es konnte von mir nirgends mehr berücksichtigt werden.

## Vorbemerkung

Unter „Wuchsstoffen“ werden in diesem Buche alle die Stoffe verstanden, die das Streckungswachstum höherer Pflanzen fördern, insbesondere das der Haferkoleoptile als das des Standardtestorgans. Bei einseitiger Zufuhr an die Schnittfläche einer geköpften Koleoptile rufen sie Krümmungen (Hafertest), bei allseitiger Zufuhr gesteigertes geradliniges Wachstum hervor. „Natürliche Wuchsstoffe“ dieser Art kommen in den höheren Pflanzen vor: Kögl's Auxin a und b sowie Heteroauxin ( $\beta$ -Indolessigsäure). Welcher dieser Stoffe im Einzelfalle vorliegt, ist meist noch nicht bekannt und kann nur durch eine besondere Untersuchung entschieden werden. Unter dem „Wuchsstoff“ einer Pflanze“ ist in diesem Buch in erster Linie das Auxin, sonst die noch nicht identifizierte, im Hafertest wirksame Substanz verstanden. Wahrscheinlich wirkt das Heteroauxin nur als Auxinaktivator. „Künstliche Wuchsstoffe“ haben dieselbe Wirkung auf das Wachstum des Haferkeimlings, kommen aber in höheren Pflanzen nicht vor. Sie werden synthetisch dargestellt und ähneln in ihrem Bau mehr oder minder dem Heteroauxin. Zum dauernden Wachstum zwar letzten Endes erforderliche Wirkstoffe wie die Vitamine des B-Komplexes, die Biosstoffe u. a. m., die bei der Kultur von Mikroorganismen zwar oft fördernd auf das Wachstum wirken, aber im Hafertest keine Krümmungen geben, sind hier nicht als Wuchsstoffe bezeichnet. Wollte man sie, wie oft geschehen, auch Wuchsstoffe („Plasmawuchsstoffe“, „Pilzwuchsstoffe“) nennen, so müßte konsequenterweise die Bezeichnung Wuchsstoff auf jede im Stoffwechsel bedeutungsvolle, schon in geringen Mengen wirkende Substanz ausgedehnt werden, auch wenn sie nichts mit dem eigentlichen Wachstumsvorgang zu tun hätte.

In der englischsprachigen Literatur bezeichnet der Ausdruck auxin nicht Auxin a oder b, sondern allgemein Wuchsstoff. Soll Auxin a gemeint sein, so steht auxin a. Steht einfach auxin, so muß der Zusammenhang ergeben, welcher natürliche oder künstliche Wuchsstoff gemeint ist. Meist ist Heteroauxin gemeint.

# INHALTSVERZEICHNIS

Vorwort .....	V
Vorbemerkung .....	XI
<b>I. Die Methodik des Wuchsstoffnachweises .....</b>	<b>1</b>
1. Der Hafertest .....	1
a) Die Anzucht der Testpflanzen .....	1
b) Die Ausführung des Testes .....	2
c) Die Messung der Wuchsstoffkrümmungen .....	4
d) Die Bewertung der Krümmungen .....	5
e) Quantitative Beziehungen zwischen Wuchsstoffkonzentration und Krümmungsgröße .....	6
f) Die Empfindlichkeitsschwankungen .....	7
g) Die Auswertung der Versuchsergebnisse .....	10
h) Wuchsstoffeinheiten .....	10
2. Der Ohnekornetest nach Skoog und der Koleoptilentest nach Funke .....	11
3. Krümmungsteste mit anderen Pflanzenarten .....	13
4. Wachstumsteste (Zylindertest und Kressewurzeltest) .....	14
5. Der Erbsentest .....	16
<b>ii. Die Herstellung natürlicher und künstlicher Wuchsstoffpräparate .....</b>	<b>17</b>
1. Die Agarabfangmethode .....	17
a) Praktische Ausführung .....	17
b) Theorie und Kritik der Abfangmethode .....	19
2. Die Extraktionsmethoden .....	21
a) Praktische Ausführung .....	21
b) Theorie und Kritik der Extraktionsmethoden .....	22
3. Anwendung der Abfang- und Extraktionsmethode .....	23
4. Die Herstellung und Aufbewahrung künstlicher Wuchsstoffpräparate .....	23
<b>III. Die Verteilung des Wuchsstoffes in der Pflanze im Laufe ihrer Entwicklung und der Wuchsstoffeinfluß auf das Wachstum der Pflanzenteile .....</b>	<b>24</b>
1. Keimpflanzen .....	24
2. Beblätterte Triebe .....	29
3. Ruhende und treibende Baumknospen .....	33
4. Blütenknospen und Blüten .....	36
5. Früchte und Samen .....	38
6. Wurzeln .....	43
<b>IV. Die Bildung des Wuchsstoffes in der Pflanze in Abhängigkeit von äußeren und inneren Faktoren .....</b>	<b>48</b>
1. Die aktiven und die „inaktiven“ Formen des Wuchsstoffes .....	48
2. Wuchsstoffbildung und Licht .....	48
3. Wuchsstoffbildung und Kohlenhydrate .....	49
4. Wuchsstoffbildung und Stickstoffversorgung .....	50
5. Wuchsstoffbildung und Wachstum .....	51

V. Der Wuchsstoffhaushalt in Abhängigkeit von Erbmasse und Gesundheitszustand der Pflanze .....	53
1. Der Wuchsstoffhaushalt in Abhängigkeit von der Erbmasse .....	53
2. Der Wuchsstoffhaushalt in Abhängigkeit vom Gesundheitszustand der Pflanze .....	56
VI. Die Leitung des Wuchsstoffes .....	59
1. Allgemeine Tatsachen .....	59
2. Die Wuchsstoffleitung im Parenchym der Pflanze .....	61
3. Der Mechanismus der parenchymatischen Wuchsstoffleitung .....	65
VII. Chemie der Wuchs- und Hemmstoffe .....	69
1. Auxin a und b .....	69
2. Das Heteroauxin ( $\beta$ -Indolessigsäure) und $\beta$ -Indolazetaldehyd .....	75
3. Mit dem Heteroauxin verwandte Stoffe .....	87
4. Hemmstoffe .....	98
a) Die Herbizide .....	98
b) Die Trijodbenzoesäure .....	101
c) Der Hemmstoff des Raphanuskeimlings .....	102
d) Das Antiauxin („Inaktiver Wuchsstoff“ der Haferkoleoptile) .....	102
e) Das Äthylen .....	104
f) Weitere Hemmstoffe – Allgemeine Bemerkungen .....	105
VIII. Wuchsstoff und Tropismen .....	109
1. Geotropismus .....	109
a) Stengel und Koleoptilen .....	109
b) Wurzeln .....	113
c) Umstimmungen im geotropischen Verhalten. Blütenbewegungen. Epinastie .....	115
d) Plagiotropismus .....	119
e) Die Wuchsstoffquerverschiebung .....	120
2. Phototropismus .....	123
a) Koleoptilen .....	123
b) Stengel .....	134
c) Wurzeln .....	136
d) Blätter .....	136
3. Elektrotropismus .....	138
4. Traumatotropismus .....	140
5. Haptotropismus .....	141
6. Anhang. Nastische Bewegungen .....	142
IX. Wuchsstoff und Zellteilungen .....	143
1. Wuchsstoff und Kambiumtätigkeit .....	143
2. Wuchsstoff und Organanschwellungen .....	154
3. Gallen. Gewebekulturen. Das Krebsproblem .....	157
4. Wuchsstoff, Zellteilung und Zellstreckung .....	162
X. Wuchsstoff und Wurzelbildung .....	163
1. Die Korrelation zwischen dem Wachstum des Sproß- und des Wurzelsystems .....	163
2. Der Wuchsstoff als wurzelbildender Faktor .....	164

3. Die Art der Wuchsstoffwirkung .....	167
4. Wurzelbildung und Licht .....	171
5. Die praktische Anwendung von Wuchsstoffen bei der Stecklingsbewurzelung .....	173
a) Die Tauchmethode .....	173
b) Die Ganzbademethode .....	176
c) Die Gießmethode .....	176
d) Die Pastenmethode .....	176
e) Die Pudermethode .....	176
f) Die Anwendung eines Getreidekorns .....	177
g) Weitere Anwendungen .....	177
6. Die Bildung von Nebenwurzeln .....	178
7. Die Rhizoidbildung niederer Pflanzen .....	182
<b>XI. Wuchsstoff und korrelative Hemmung .....</b>	<b>183</b>
1. Vorkommen und Bedeutung der korrelativen Hemmung .....	183
2. Die Beteiligung des Wuchsstoffes an der korrelativen Hemmung .....	192
3. Der Mechanismus der korrelativen Hemmung .....	194
a) Die Blockierungshypothese .....	195
b) Die Hypothese der direkten Hemmung .....	196
c) Die Ablenkungshypothesen .....	198
d) Die Hemmstoffhypothese .....	199
4. Einige Sonderfälle .....	202
a) Hemmung und Plagiotropismus .....	202
b) Hemmung und Anisophyllie .....	204
c) Hemmung und korrelatives Absterben. Der herbstliche Laubfall. Verkürzung und Verlängerung der Lebensdauer durch Wuchsstoff .....	205
<b>XII. Wuchsstoff und Regeneration .....</b>	<b>209</b>
1. Wuchsstoff und Polarität der Regeneration .....	209
2. Ist der Wuchsstoff ein Wurzel- und Sproßdeterminator? .....	214
3. Regeneration infolge Wegfalles korrelativer Hemmungen .....	215
<b>XIII. Wuchsstoff, ein Hormon für Knospentreiben und Keimung? .....</b>	<b>217</b>
<b>XIV. Die unmittelbare Wirkung des Wuchsstoffes .....</b>	<b>222</b>
1. Wuchsstoff und Wasserpermeabilität des Plasmas .....	222
2. Wuchsstoff und Atmung .....	223
3. Wuchsstoff und Plasmaströmung .....	226
4. Wuchsstoff und Wanddehnbarkeit .....	227
a) Der Feinbau der Zellwand .....	227
b) Die elastischen Eigenschaften der wachsenden Primärwand .....	231
c) Wuchsstoff und Wanddehnbarkeit .....	234
5. Wuchsstoff und Streckungswachstum .....	237
a) Das Streckungswachstum der Zellwand .....	237
b) Das Streckungswachstum des Protoplasten .....	239
c) Wuchsstoff und Streckungswachstum .....	240
$\alpha$ Quantitative Beziehungen zwischen Wuchsstoff und Streckungswachstum .....	240
$\beta$ Die Rolle des Wuchsstoffes beim Streckungswachstum .....	242
6. Wuchsstoff und „vorbereitende Reaktion“ für das Wachstum .....	245

7. Wuchsstoff und Zellteilung .....	246
8. Wuchsstoff und Wurzelbildung .....	246
9. Die allgemeine Wirkungsweise des Wuchsstoffes .....	248
<b>XV. Die Stellung des Wuchsstoffes im Gesamtsystem der Wirkstoffe .....</b>	<b>251</b>
1. Die pflanzlichen Wirkstoffe (außer Wuchsstoff) im einzelnen .....	251
a) Aneurin (Thiamin, Vitamin B 1) .....	251
b) l-Askorbinsäure (Vitamin C) .....	254
c) Biosstoffe .....	256
d) Nikotinsäure .....	258
e) Pyridoxin (Adermin, Vitamin B 6) .....	259
f) Östrogene Stoffe .....	259
g) Purinderivate .....	260
h) Wundhormone .....	260
i) Reizstoffe der Protoplasmaströmung .....	262
k) Reizstoffe der Sensitiven .....	262
2. Allgemeine Schlußfolgerungen .....	263
a) Der Vitamin- und Hormonbegriff .....	263
b) Die allgemeinen Plasmawirkstoffe .....	264
c) Die Sonderwirkstoffe für bestimmte Reaktionen .....	266
d) Die Stellung des Wuchsstoffes innerhalb der Sonderwirkstoffe .....	270
<b>XVI. Das Zusammenspiel der Wirkstoffe in der Pflanze .....</b>	<b>272</b>
1. Die Zusammenarbeit der Einzelwirkstoffe .....	272
a) Das Zusammenspiel der Wirkstoffe bei der Stecklingsbewurzelung .....	272
b) Die Wirkstoffe der Kambiumtätigkeit .....	274
c) Weitere Fälle. Gibt es Blühhormone? .....	275
d) Vergleich mit der Wirkungsweise der Mineralsalze .....	279
e) Physiologisch verschiedene Rassen derselben Art - Mehrfaktorenschema ..	280
f) Der Begriff der Reizbarkeit. „Auslösung“, „Regelung“ und „Vervollständigung der Reaktionsbedingungen“ .....	280
2. Plasma, Wirkstoffbildung und Wirkstoffwirkung .....	282
a) Die Bildung der Wirkstoffe .....	282
b) Plasma und Wirkstoffe .....	283
3. Die künstliche Beeinflussung der Pflanzenentwicklung .....	284
a) Die Wirkstoffaufnahme durch die Wurzel. Die Gießmethode .....	284
α. Die Wirkung einzelner Wirkstoffe .....	284
β. Die Wirkung von Wirkstoffgemischen .....	285
γ. Die Bedeutung der Wirkstoffe des natürlichen Düngers und des Bodens ..	287
b) Die Wirkstoffaufnahme durch die Samenschale .....	289
α. Allgemeine Bemerkungen .....	289
β. Die Samenbehandlung mit Heteroauxin oder entsprechend wirkenden Stoffen .....	290
γ. Die Samenbehandlung mit Wirkstoffgemischen .....	298
δ. Wie ist die nachhaltige Wirkung der Samenbehandlung verständlich? ..	295
ε. Zusammenfassung über die Wirkstoffbehandlung der Samen .....	297
<b>Ausblick .....</b>	<b>298</b>
<b>Sachverzeichnis .....</b>	<b>300</b>

## I. Die Methodik des Wuchsstoffnachweises

### 1. Der Hafertest

Die Ausführung des Hafertestes möge hier so geschildert werden, wie ich sie als „Tageslichttest“ mehr als zehn Jahre lang gehandhabt habe. Sie unterscheidet sich von der Originalmethodik Went's<sup>1</sup> durch einige Vereinfachungen, ohne dabei ihre Zuverlässigkeit einzubüßen, die sie immer wieder bewiesen hat. Andererseits macht aber die Einfachheit dieser Methodik die Anwendung des Hafertestes jedem möglich, der sich dafür interessiert, auch wenn keine besonderen Einrichtungen und kein Dunkelzimmer vorhanden sind. Weiter fällt, vor allem bei jahrelangen Arbeiten, sehr ins Gewicht, daß der Aufenthalt am Tageslicht gegenüber dem im Dunkelzimmer eine wesentliche Schonung der Nervenkraft und damit eine Steigerung der Arbeitskraft bedeutet.

#### a) Die Anzucht der Testpflanzen

Die Testpflanzen – meist benutzt man Siegeshafer der Utsädeförening, Svalöf, Schweden – werden in kleinen Blumentöpfchen von höchstens 9 cm im Durchmesser gezogen. In die Töpfe wird Sägemehl, das vorher mit Wasser gut vermischt werden muß, eingefüllt. Natürlich könnte man die Pflänzchen auch in Erde ziehen, doch würde bei Durchführung der Versuche in großen Serien und längeren Zeiträumen das Anmengen der Erde die Hände zu sehr angreifen. Vor dem Pflanzen quillt man die Körner drei Stunden lang am Licht in Wasser ein. Dann steckt man sie mit der Pinzette ziemlich dicht im Kreise in jeden Blumentopf, mit dem dickeren Ende senk-

<sup>1</sup> Nähere Angaben über die Originalmethodik s. Went und Thimann, 1937. Phytohormones, New York. Vgl. auch Thimann und Schneider (1938. Amer. Journ. Bot. 25, 270) und Schneider und Went (1938. Bot. Gaz. 99, 470). Die Methodik erfordert ein Dunkelzimmer mit konstanter Temperatur und Feuchtigkeit. Dasselbe gilt auch für die in Einzelheiten abweichende Methodik von Boysen-Jensen (1935. Die Wuchsstofftheorie. Jena). Über eine feuchte Kammer zur Ausführung des Testes vgl. Avery, Creighton und Hock (1939. Amer. Journ. Bot. 26, 360). Die Technik des Hafertestes unter Verwendung von Agarwürfeln stammt im wesentlichen von Stark (1921. Jahrb. f. wiss. Bot. 60, s. S. 109 und 1922, ebenda 62, s. S. 340), der damit aber keine Wuchsstoffe, sondern hemmende „Wundstoffe“ nachzuweisen suchte. Laibach (1933. Ber. deutsch. Bot. Gesellsch. 51, 386) verwendet statt des Wuchsstoffagars Wuchsstoffpasten und arbeitet ohne Dekapitation der Testpflanzen. Diese Methode wurde von Brecht (1936. Jahrb. f. wiss. Bot. 82, 581) und Linser (1938. Planta 28, 277) weiter ausgebaut. – Die hier im folgenden beschriebene Methodik verbindet Zuverlässigkeit mit größter Einfachheit.

recht nach unten gerichtet, so daß der Keimling gerade aufwärts wächst. Die Blumentöpfe stellt man sofort in Dunkelstürze, die, etwa 15 cm im Durchmesser und 30 cm hoch, am besten von einem Buchbinder angefertigt werden. Die Dunkelstürze stehen am offenen Tageslicht. Die Keimlinge erhalten so nur von oben Licht und wachsen daher annähernd gerade. Wenn sie etwa 1 cm groß geworden sind, stellt man die Töpfe in einen Dunkelschrank und deckt über jeden einen Dunkelsturz. Hier sollen sie wenigstens acht Stunden bleiben. In dieser Zeit gleichen sich die vorher vielleicht eingetretenen phototropischen Krümmungen weitgehend aus. Es sei noch bemerkt, daß die Testpflanzen nicht zu feucht gehalten<sup>2</sup> und am Tage vor dem Test nicht begossen werden sollen, da das ihre Empfindlichkeit herabsetzt.

Zur Anzucht der Pflanzen und zur Ausführung des Testes eignet sich nicht jeder Raum. Ein nach Norden gerichtetes Eckzimmer mit hohen Fenstern ist am passendsten. Im Versuchsraum soll ein möglichst diffuses, von oben kommendes Licht herrschen. Nach Süden liegende Räume sind ebenfalls brauchbar, wenn Bäume Schatten gegen die Mittagssonne geben. Einfensterige lange und schmale Räume sind dagegen ganz ungeeignet.

Vor Tabakrauch sind die Testpflanzen sorgfältig zu schützen. Wie es scheint, können ganze Serien von Versuchen dadurch unbrauchbar werden<sup>3</sup>.

#### b) Die Ausführung des Testes

Der Test wird am vollen Tageslicht ausgeführt. Man schneidet die krumm gewachsenen Keimlinge mit einer Schere heraus oder markiert an solchen, bei denen nur ganz unten an der Basis eine Krümmung vorhanden ist, das geradegewachsene Stück durch einen Tuschepunkt. Darauf nimmt man die Spitze der Koleoptile in einer Länge von etwa 3 mm ab, ohne dabei das in der Koleoptile eingeschlossene Primärblatt zu beschädigen. Am bequemsten arbeitet man dabei mit einer „Dekapitationspinzette“, d. h. mit einer Pinzette, an deren beiden Spitzen Stückchen von Rasierklingen so angelötet sind, daß die Schneiden höchstens 0,2 mm weit vorstehen (Abb. 1). Nun wird das Primärblatt mit einer nicht zu spitzen Pinzette ein Stückchen hochgezogen, damit es unten abreißt und nicht durch weiteres Wachstum den Test stört (Abb. 2). Mit einem spitzen Holzstäbchen gibt man ein wenig warme Gelatine (15 %) einseitig auf



Abb. 1. Dekapitationspinzette.  
Nach Jahnel

die Schnittfläche des Stumpfes und streicht mit einem Skalpell das Agarwürfelchen, das den Wuchsstoff enthält, so an dem Keimling ab, daß es in den Winkel zwischen Schnittfläche des Stumpfes und Primärblatt gerät. Die Koleoptile ist im Querschnitt elliptisch mit je einem Nerven an den Schmalseiten; der Würfel soll auf der Schmalseite sitzen und die Gelatine den Kontakt sichern. In längstens zehn Minuten soll ein

<sup>2</sup> Boysen-Jensen, 1935. Die Wuchsstofftheorie, S. 16.

<sup>3</sup> Als ich einmal längere Zeit ganz sinnlose Ergebnisse mit dem Test erhielt, stellte sich schließlich als Ursache heraus, daß ein Herr, der das Laboratorium mitbenutzt hatte, dabei stark geraucht hatte. Als unser Gast das Rauchen einstellte, reagierten die Pflanzen wieder normal.

Topf mit Keimlingen fertig sein. Man setzt ihn dann auf den eingeschliffenen Deckel eines zylindrischen Glasgefäßes (etwa 10–15 cm lichte Weite) oder auch unmittelbar auf einen Tisch, der mit einem dunklen Tuch belegt ist, und stellt ein kleines, bis oben mit abgestandenem Wasser gefülltes Becherglas dazu oder auch mitten auf den Topf zwischen die im Kreise stehenden Keimlinge zur Herstellung ausreichender Luftfeuchtigkeit<sup>4</sup>. Dann deckt man ein passendes Glasgefäß darüber und stülpt über das Ganze einen etwas größeren Dunkelsturz oder bedeckt auch statt dessen die Gläser sorgfältig mit einem dunklen Tuch, etwa in doppelter Lage (Abb. 3). Nach einiger Zeit tritt bei Wuchsstoffgegenwart im Agarwürfel durch stärkeres Wachstum der Kontaktseite eine Krümmung der Keimlinge ein.

Die Ausführung des Testes wird wesentlich erleichtert, wenn man zum Bereithal-

<sup>4</sup> Ich habe früher dazu 60° warmes Wasser empfohlen (1935. Ber. deutsch. Bot. Ges. 53, 331), mich aber inzwischen überzeugt, daß das warme Wasser die Empfindlichkeit der Pflanzen herabsetzt. Gibt man gar kein Wasser; so kann es vorkommen, daß die Gelatine an den Agarwürfeln eintrocknet. Abgestandenes Wasser von Zimmertemperatur ist daher am günstigsten.

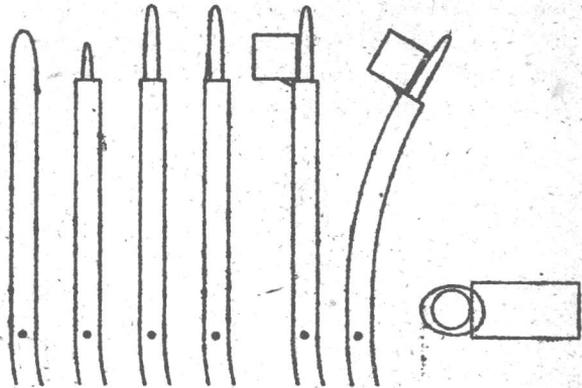


Abb. 2. Ausführung des Hafertestes

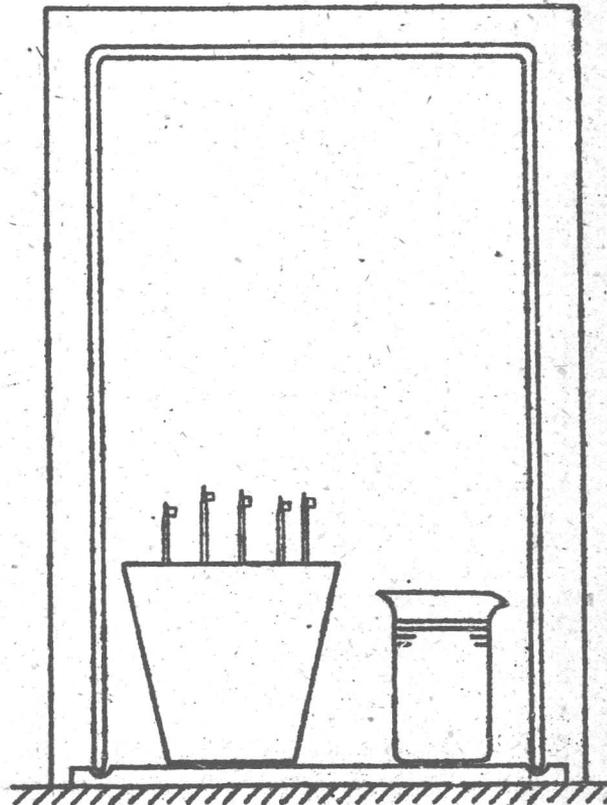


Abb. 3. Anordnung während des Testes

ten der warmen Gelatine einen selbsttätig arbeitenden Apparat mit Kontaktthermometer und elektrischer automatischer Heizung benützt (Abb. 4). Das Kontaktthermometer stellt man auf etwa  $60^{\circ}$ . Steigt die Temperatur im Wasserbade höher, so wird durch den Schaltapparat der Strom für die Heizplatte ausgeschaltet. Sinkt die Wassertemperatur tiefer, so wird durch Vermittlung des Kontaktthermometers und des Schaltapparates der Heizstrom wieder eingeschaltet. Die Wassertemperatur bleibt daher ständig nahe um  $60^{\circ}$ .

Bei bequemer Aufstellung aller Hilfsmittel (kürzeste Wege!) ist es einer einzelnen Person nach vollkommener Einarbeitung möglich, in zwei Stunden je nach Geschicklichkeit 120 bis 250 Haferkeimlinge zu verarbeiten. Im Anfang arbeitet man allerdings stets wesentlich langsamer, und es dauert oft eine geraume Zeit, bis die einzelnen, an sich ganz einfachen Griffe geläufig geworden sind und das Auge die notwendige Übung erlangt hat.

Bei bequemer Aufstellung aller Hilfsmittel (kürzeste Wege!) ist es einer einzelnen Person nach vollkommener Einarbeitung möglich, in zwei Stunden je nach Geschicklichkeit 120 bis 250 Haferkeimlinge zu verarbeiten. Im Anfang arbeitet man allerdings stets wesentlich langsamer, und es dauert oft eine geraume Zeit, bis die einzelnen, an sich ganz einfachen Griffe geläufig geworden sind und das Auge die notwendige Übung erlangt hat.

#### c) Die Messung der Wuchsstoffkrümmungen

$2\frac{1}{4}$  Stunden nach Ankleben der Agarwürfel werden die Töpfe mit den Keimlingen hervorgeholt und die Krümmungen der Keimlinge gemessen. Das geschieht am einfachsten mit dem in Abbildung 5 dargestellten Krümmungsmesser. Auf einen genau gearbeiteten Winkelmesser wird innerhalb der Teilung Millimeterpapier geklebt (in der Abbildung nur teilweise angedeutet); vor das genau markierte Zentrum wird ein kleines Stück Aluminiumblech gesetzt.

Eine Glasscheibe, am bequemsten von der abgebildeten Form, vervollständigt den ganzen Apparat. Zum Messen der Krümmung legt man den Keimling auf die Glasplatte und diese auf den Winkelmesser, wie die Abbildung das zeigt. Nun dreht man so lange, bis das eine Ende des Keimlings genau parallel ist den Strichen des Millimeterpapiers, und merkt sich die vom Rande der Glasscheibe angezeigte Winkelstellung. Darauf dreht man die Glasplatte,

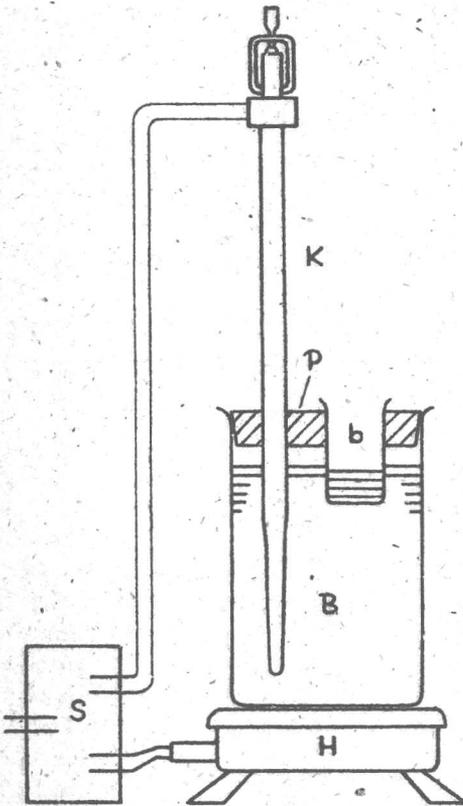


Abb. 4. Selbsttätig arbeitender Apparat zum Bereithalten der warmen Gelatine. H Elektrische Heizplatte, B ein großes Becherglas als Wasserbad für ein kleineres Becherglas b mit Gelatine, K Kontaktthermometer, S Schaltapparat, P Platte aus Kork zum Festhalten von Kontaktthermometer und kleinem Becherglas

bis das andere Ende den Strichen parallel ist, liest wieder die Winkelstellung ab und bildet die Differenz der beiden Werte. So erhält man die Krümmung des Keimlings in Winkelgraden bis auf etwa  $1^\circ$  genau.

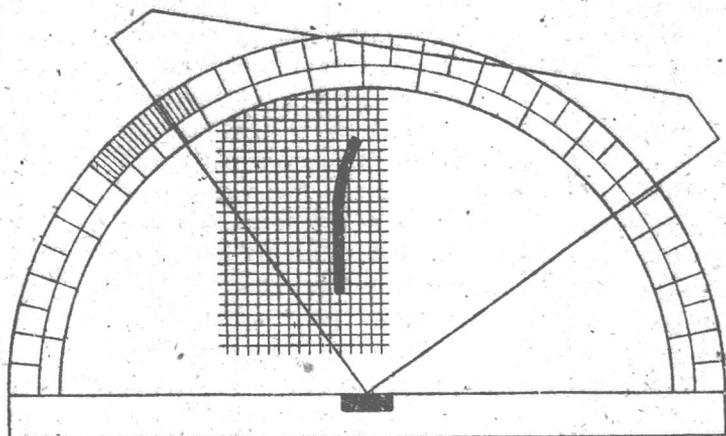


Abb. 5. Krümmungsmesser

#### d) Die Bewertung der Krümmungen

Um zuverlässige Ergebnisse zu erhalten, prüft man jedes Wuchsstoffpräparat am besten an etwa 12 Einzelpflanzen. Im Idealfall erhält man eine ziemlich gleichmäßige Verteilung der Krümmungswerte der Einzelpflanzen um den Mittelwert; der höchste Wert ist etwa das Doppelte oder Dreifache des niedrigsten<sup>4a</sup>. Je kleiner der Mittelwert, um so größer ist die Streuung; Wuchsstoffwerte unter oder um  $5^\circ$  sind also, wenn sie sich nicht auf sehr viele Einzelpflanzen stützen, mehr als Näherungswerte anzusehen. Es ist sehr wichtig, die Einzelwerte genau zu vergleichen und sich nicht etwa mit Mittelwert und mittleren Fehlern zufrieden zu geben. Eine große Streuung kann ganz verschiedene Ursachen haben. Es kommen dabei in Betracht:

1. Ungeschicklichkeit beim Arbeiten, namentlich im Anfang;
2. noch unbekannte Einflüsse, vielleicht meteorologischer Art, auf die die Testpflanzen reagieren;
3. Ungleiches Wuchsstoffgehalt der einzelnen Agarwürfel derselben Serie.

Das kommt z. B. vielfach vor, wenn der Wuchsstoffgehalt von Pflanzen mit Hilfe der Agarabfangmethode untersucht wird und einzelne „Individuen“ den Wuchsstoff schwer oder gar nicht abgeben. In solchen Fällen erhält man durch Betrachtung der

<sup>4a</sup> Die Ursache für die Variabilität in der Reaktion der Testpflanzen ist noch nicht klar. Auf verschiedene Größe, Alter, Stellung in der Rispe und Reifezeit der Körner scheinen sie nicht zurückzugehen (\*Judkins 1946. Amer. Journ. Bot. 33, 181). Nach Skoog (\*1947. Annual Rev. of Biochem. 529) kommt es für die gleichförmige Reaktion der Testpflanzen vor allem auf genaue Dekapitation, genaues Anbringen des Agarwürfels und den Feuchtigkeitsgehalt der Schnittfläche an.

Einzelwerte wichtige Hinweise, und es wäre nicht ausreichend, bei der Auswertung eines derartigen Versuches einfach des rechnerisch gefundene Mittel zugrunde zu legen.

Die Berechnung des mittleren Fehlers jedes Krümmungsmittelwertes kann in manchen Fällen zweifellos eine wertvolle Kontrolle für die Zuverlässigkeit des Arbeitens sein. Es muß aber bemerkt werden, daß manche systematischen Fehler und auch unvermeidbare Unregelmäßigkeiten bei der Arbeit so überhaupt nicht erfaßt und kontrolliert werden können. Würden etwa die zwölf Pflanzen einer Heteroauxinkontrolle alle in einem Topf stehen, der zufällig als einziger zu reichlich begossen worden wäre oder zu hell gestanden hätte, so könnte diese Serie als einzige des Versuches eine herabgesetzte Empfindlichkeit der Testpflanzen zeigen und ohne Beeinflussung des mittleren Fehlers im Vergleich zu den übrigen Serien einen zu kleinen Wert geben, mit den übrigen Serien also nicht vergleichbar sein. Die tatsächliche „Unsicherheit des Ergebnisses“ ist also größer, als der mittlere Fehler angibt. Das ist ein oft übersehener, aber bedeutungsvoller Sachverhalt. Da es weiter mitunter, wie im Beispiele des vorhergehenden Absatzes, notwendig ist, auch die Einzelwerte zur Beurteilung heranzuziehen, scheint in den weitaus meisten Fällen eine sorgfältige und kritische Durchsicht des Versuchsprotokolls ohne Berechnung des mittleren Fehlers erforderlich, aber auch ausreichend zu sein. Sie ist wichtiger als die Berechnung des mittleren Fehlers, der unter unglücklichen Bedingungen eine tatsächlich gar nicht vorhandene Exaktheit des Ergebnisses vortäuschen kann.

Die Fehlergrenze des Hafertestes (in der beschriebenen Ausführung und bei Verwendung von Leitungswasser-Agar) liegt jedenfalls unter  $1^\circ$  für den Einzelversuch. Auch Werte von etwa  $\frac{1}{2}^\circ$  sind, wenn sie sich regelmäßig wiederholen, als Nachweis einer sehr geringen Wuchsstoffmenge anzusehen. Bei vollkommener Abwesenheit von Wuchsstoff erhält man meist Werte von  $0-0,4^\circ$ .

Gelegentlich beobachtet man auch schwache „positive“ Krümmungen, das sind Krümmungen, die in Richtung auf den aufgesetzten Agarwürfel zu, also entgegengesetzt der Erwartung, eintreten. Ihre Ursache ist nicht restlos klar. Kommen sie nur ausnahmsweise, etwa bei einem Keimling, vor, so kann es sich dabei um eine zufällige Nutation handeln. Mitunter erhält man aber bei Prüfung natürlicher Wuchsstoffpräparate ganze Versuchsserien, die zum großen oder größten Teil positive Krümmungen etwa zwischen  $1-3^\circ$  aufweisen. Vielleicht nehmen bei längerer Dauer des Testes (etwa 3-4 Stunden) diese Werte noch etwas zu. Hierbei handelt es sich vielleicht um wachstumshemmende Stoffe, mitunter etwa Antiauxin. Kommt es nur auf aktiven Wuchsstoff an, so wird man die positiven Krümmungen am besten ganz vernachlässigen. In anderen Fällen mögen sie aber dazu anregen, nach den fraglichen Stoffen mit Hilfe besonderer Testverfahren zu suchen.

#### e) Quantitative Beziehungen zwischen Wuchsstoffkonzentration und Krümmungsgröße

Prüft man in einem Versuch verschiedene Konzentrationen etwa des synthetischen Wuchsstoffes Heteroauxin und trägt die erhaltenen Werte in ein Koordinatensystem ein, so erhält man eine „Wirkungskurve“. Sie kann ganz verschiedene Gestalt ha-

ben, und von den einzelnen Autoren sind die verschiedensten Wirkungskurven für den Hafertest veröffentlicht worden. Das hat seinen Grund nicht nur darin, daß die Wirkungskurve von den Einzelheiten der Versuchsmethodik abhängig ist, z. B. auch von der Agarkonzentration der verwendeten Würfel<sup>5</sup>, sondern die Gestalt der Wirkungskurve ist auch bei genau gleicher Ausführung des Testes im selben Laboratorium Schwankungen von unbekannter (meteorologischer?) Ursache unterworfen (Abb. 6). Mitunter beobachtet man innerhalb gewisser Grenzen, etwa 5° und 20°, Proportionalität zwischen Wuchsstoffmenge und Krümmungsgröße, mitunter auch nicht. Vielfach findet man auch einen ausgesprochenen S-förmigen Anstieg der Wirkungskurve, vor allem eine deutliche „Delle“ in der Nähe des Nullpunktes. Der maximale Krümmungswert, der „Grenzwinkel“, schwankt in seiner Höhe ebenfalls von Tag zu Tag. Je mehr Eigenwuchsstoff bereits in der Koleoptile vorhanden ist, um so höher ist der Grenzwinkel, während die Empfindlichkeit des Testes gegen Schwellenkonzentrationen dadurch aber nicht gesteigert wird<sup>6a</sup>. (Vgl. auch S. 246.) Bei sehr hohen Wuchsstoffkonzentrationen nimmt die Krümmung wieder ab, weil nun auch eine nachweisbare Wuchsstoffmenge auf die „leere“ Seite des Testkeimlings gelangt<sup>6</sup>. Bei anderen Keimlingen, z. B. *Cephalaria*, aber nicht im Hafertest, kann es bei Anwendung sehr hoher Wuchsstoffkonzentrationen sogar zu positiven Krümmungen kommen, offenbar weil die übergroße Wuchsstoffmenge auf der „Kontaktseite“ weniger günstig auf das Wachstum einwirkt.

Einen wesentlichen Einfluß auf die Größe der Krümmungen und somit die Empfindlichkeit des Testes hat übrigens auch der  $pH$  der Agarwürfel, wenigstens bei Verwendung gepufferter Lösungen. Bei saurem  $pH$  sind die Krümmungen größer als bei neutralem, doch erhöht dann Zugabe von 0,01 mol  $CaCl_2$  die Krümmung wesentlich, während etwa bei  $pH$  2,7 ein solcher Zusatz entbehrlich ist. Leitungswasser, mit dem der Verf. immer gearbeitet hat, wirkt jedenfalls durch seinen Kalkgehalt günstig bei gleichzeitiger niedriger Lage der Fehlergrenze<sup>6a</sup>.

#### f) Die Empfindlichkeitsschwankungen

Die Empfindlichkeit des Hafertestes ist auch bei Ausführung im temperaturkonstanten Raum großen Schwankungen unterworfen. Sie kann von Tag zu Tag und selbst von Stunde zu Stunde anders sein. Im Maximum können die Empfindlichkeitsschwankungen das Verhältnis 1 : 10 noch weit übersteigen. Andererseits kann man gelegentlich auch, wenigstens wenn man den Test regelmäßig zu annähernd gleicher Tageszeit ausführt, längere „Konstanzperioden“ der Empfindlichkeit beobachten.

<sup>5</sup> Vgl. Thimann und Schneider, 1938. Amer. Journ. Bot. 25, 270, sowie Schneider und Went, 1938. Bot. Gaz. 99, 470. Thimann und Schneider beobachteten bei Anwendung von 4 % Agar eine S-förmige, bei Anwendung von 2 oder 1 % Agar dagegen eine gestreckte bzw. abgerundete Wirkungskurve.

<sup>6a</sup> Schneider, 1940. Amer. Journ. Bot. 27, 711.

<sup>6</sup> Avery, Burkholder und Creighton, 1937. Amer. Journ. Bot. 24, 226.

<sup>6a</sup> Vgl. darüber Went und Thimann<sup>1</sup>, S. 40, sowie Hemberg, 1947. Acta horti Bergiani 14, vgl. S. 151.