Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 61 (1951)

Artikel: Über den Einfluss der Belichtung auf die Wuchsstoffempfindlichkeit der Keimstengel von Cucumis sativus L.

Autor: Huber, Hans

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-43021

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 15.08.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Über den Einfluß der Belichtung auf die Wuchsstoffempfindlichkeit der Keimstengel von Cucumis sativus L.

Von *Hans Huber*

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Basel)

Eingegangen am 22. Juli 1951

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Einleitung	499
Einfluß der Belichtung auf die Wuchsstoffempfindlichkeit	502
1. Methode	502
a) Prinzip der Methode	502
b) Aufzucht der Versuchspflanzen	505
c) Belichtung	507
d) Bestimmung der Umschlagskonzentration	508
2. Die Abhängigkeit der Wuchsstoffempfindlichkeit von Belichtungszeit und Beleuchtungsstärke	512
3. Reaktion dekapitierter Keimlinge auf Belichtung	514
4. Einfluß der Wellenlänge des Lichts	516
5. Einfluß der während der Belichtung herrschenden Temperatur	517
6. Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration der Wuchsstofflösungen	519
7. Einfluß des Alters der Keimlinge	524
Quantitative Bestimmung der aufgenommenen Mengen IES	525
1. Kolorimetrische Bestimmung der IES	525
2. Versuch zur direkten Bestimmung der aufgenommenen IES	527
3. Vergleich der von belichteten und unbelichteten Stengeln aufgenommenen Mengen IES	528
Schlußbetrachtungen	530
Zusammenfassung	535
Literaturverzeichnis	537

Einleitung

Die Tatsache, daß das Streckungswachstum der Stengel höherer Pflanzen im allgemeinen durch das Licht gehemmt wird, ist schon seit langem bekannt. Obwohl verschiedene Forscher diese Erscheinung studiert haben, ist eigentlich erst wenig über ihre Ursachen bekannt. Kraus (1870) konnte zeigen, daß die Hemmung zum größten Teil auf Kosten der Zellstreckung, zu einem weit geringeren aber auch auf

Kosten der Zellteilung zustande kommt. Er glaubte ihre Ursache darin gefunden zu haben, daß infolge der Bildung von Assimilaten die Zellwände im Stengel belichteter Pflanzen verdickt würden und infolgedessen eine weitere Streckung dieser Zellen verunmöglicht würde. Blaauw (1915) stellte jedoch fest, daß die Hemmung schon wenige Minuten nach dem Beginn der Belichtung eintreten kann. Dauert die Belichtung nur kurze Zeit, so wird schon bald nachher wieder dieselbe Zuwachsgeschwindigkeit erreicht wie vor der Belichtung. Bei Dauerbelichtung ist die Hemmung am Anfang am stärksten und nimmt dann wieder ab, unter Umständen können sogar Förderungen auftreten. Trumpf (1924) belichtete Bohnenkeimlinge täglich eine halbe Stunde mit sehr hohen Lichtintensitäten (40 000 Meterkerzen); unter diesen Bedingungen wuchsen die Pflanzen gleich wie solche, die normal belichtet wurden, doch wurde kein Chlorophyll gebildet. Diese Tatsachen widersprechen den Anschauungen von Kraus und zeigen, daß Wachstumsreaktion und Kohlensäureassimilation weitgehend voneinander unabhängige Reaktionen sind.

Nach der Entdeckung der Streckungswuchsstoffe mußte man sich die Frage stellen, ob nicht die Wachstumshemmung durch das Licht mit der Wirkung dieser Stoffe in Beziehung zu bringen sei. Van Overbeek (1933) versuchte diese Frage abzuklären. Er schloß aus seinen Versuchen, daß belichtete Pflanzen mehr Wuchsstoff [1] enthalten als unbelichtete, obschon ihr Wachstum stark gehemmt wird. Diese Hemmung kann also nicht von einer Inaktivierung des Wuchsstoffes durch das Licht herrühren. Trotzdem wird in den meisten neueren Arbeiten versucht, eine solche Inaktivierung in der Pflanze nachzuweisen (Koningsberger und Verkaaik, 1938; Oppenoorth, 1941; Kögl, 1942; Kögl und Schuringa, 1944). Der Grund dafür liegt darin, daß es allen diesen Forschern im Grunde genommen darum geht, die Erscheinungen des Phototropismus zu erklären, die Licht-Wachstumsreaktion ist für sie nur insofern von Interesse, als sie zu dieser Erklärung dienen kann.

Die Ergebnisse von Van Overbeek (1933) lassen sich auf verschiedene Weise interpretieren: 1. Die Wuchsstoffempfindlichkeit wird durch die Belichtung vermindert, d. h. es muß mehr Wuchsstoff in der Pflanze vorhanden sein, um dieselbe Wirkung hervorzurufen. 2. Die Hemmung hat gar nichts mit dem Wuchsstoffmechanismus zu tun, sondern setzt an einer ganz andern Stelle an (bekanntlich hängt ja das Wachstum von sehr verschiedenen Faktoren ab).

Van Overbeek selbst schließt aus seinen Versuchen, «daß das

---

[1] In vorliegender Arbeit wird der Ausdruck «Wuchsstoff» immer im Sinne von Streckungswuchsstoff vom Typus der Auxine und des Heteroauxins (= Indol-3-essigsäure, IES) verwendet.

Reaktionsvermögen der Pflanzen für Wuchsstoff im Lichte geringer ist als im Dunkeln... Mit einer bestimmten Wuchsstoffmenge vermag also eine Zellwand sich während einer bestimmten Zeit im Dunkeln mehr zu verlängern als im Lichte. Die Pflanzen sind demnach im Dunkeln auf Wuchsstoff reaktionsfähiger als im Lichte.» (S. 595.) Diese Aussage scheint auf den ersten Blick identisch zu sein mit der Aussage, die Wuchsstoffempfindlichkeit sei im Lichte geringer als im Dunkeln. Man muß aber bedenken, daß jeder Faktor, der die Wachstumsgeschwindigkeit beeinflußt, auch das Reaktionsvermögen gegen Wuchsstoff beeinflußt, während die Empfindlichkeit nicht verändert zu sein braucht. Zum Beispiel hat eine Senkung der Temperatur meist eine Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit zur Folge. Ein Pflanzenorgan wird infolgedessen bei niedrigerer Temperatur auf eine bestimmte Menge Wuchsstoff mit einem geringeren Zuwachs reagieren als bei höherer Temperatur, d. h. sein Reaktionsvermögen für Wuchsstoff ist herabgesetzt; hingegen ist nicht gesagt, daß auch die Empfindlichkeit für Wuchsstoff herabgesetzt ist. Es ist sehr wohl möglich, daß dieselbe Dosis Wuchsstoff bei tiefer Temperatur dieselbe Steigerung des Wachstums (verglichen mit der unbehandelten Kontrolle) hervorruft wie bei höherer Temperatur, nur dauert es eben länger, bis diese Reaktion beendigt ist.

Von einer Verminderung der Wuchsstoffempfindlichkeit durch das Licht berichten Zimmermann und Hitchcock (1936). Diese Forscher stellten fest, daß bei einseitig mit wuchsstoffhaltigen Lanolinpasten bestrichene Tomatenpflanzen höhere Wuchsstoffkonzentrationen notwendig sind, um positive (Hemmungs-) Krümmungen zu erhalten, wenn die Versuchspflanzen dem Tageslicht ausgesetzt waren, als wenn die Pflanzen einige Tage vor Beginn des Versuchs ins Dunkle gestellt wurden. Leider hat man aber bei solchen Versuchen gar keinen Anhaltspunkt dafür, daß die Wuchsstoffkonzentration im Innern der behandelten Organe wirklich bei Licht- und Dunkelpflanzen gleich hoch war. Wuchsstoffaufnahme, Inaktivierung und Transport des Wuchsstoffes aus der behandelten Zone könnten in Licht und Dunkelheit wesentlich verschieden sein und bewirken, daß die Konzentration dieser Stoffe im belichteten Organ wesentlich geringer ist als im verdunkelten.

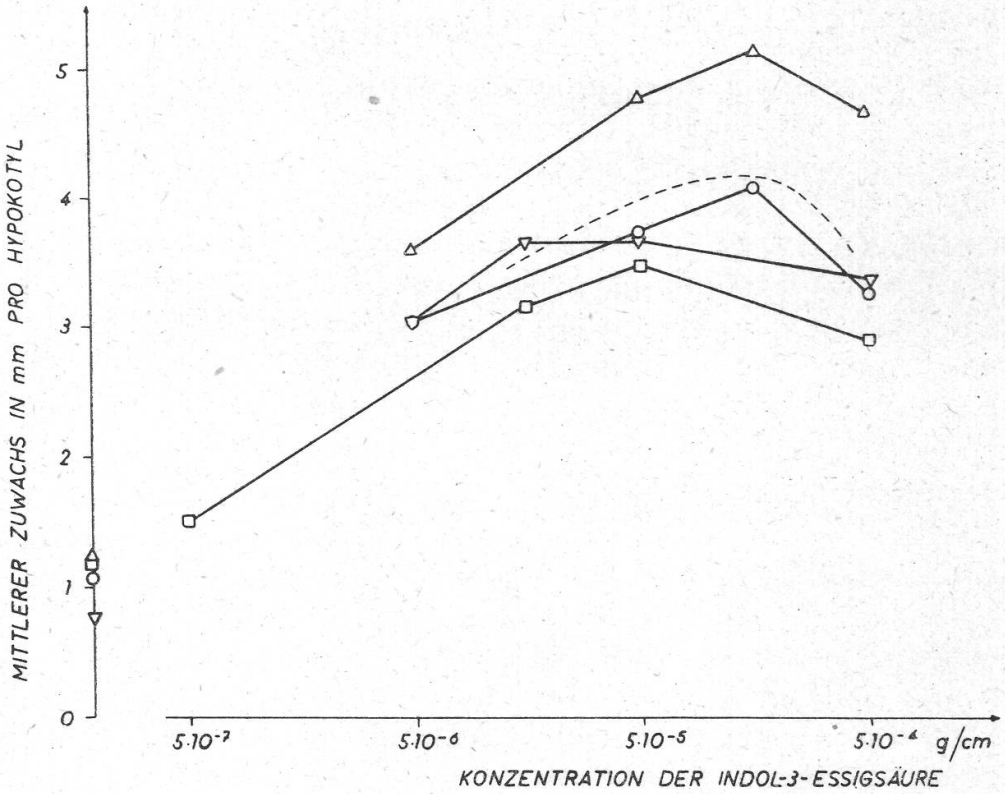
Es ist deshalb notwendig, zu untersuchen, ob wirklich die Wuchsstoffempfindlichkeit durch das Licht verändert wird, wobei besonders darauf geachtet werden soll, daß die oben erwähnten Fehlermöglichkeiten möglichst eliminiert werden. Dies ist das Ziel der vorliegenden Arbeit.

Einfluß der Belichtung auf die Wuchsstoffempfindlichkeit

1. Methode

a) Prinzip der Methode

Im allgemeinen wird als Maß für die Empfindlichkeit eines Organs auf bestimmte Einflüsse die geringste Dosis gewählt, welche gerade noch eine meßbare Reaktion im Organ hervorruft (Schwellenwert).

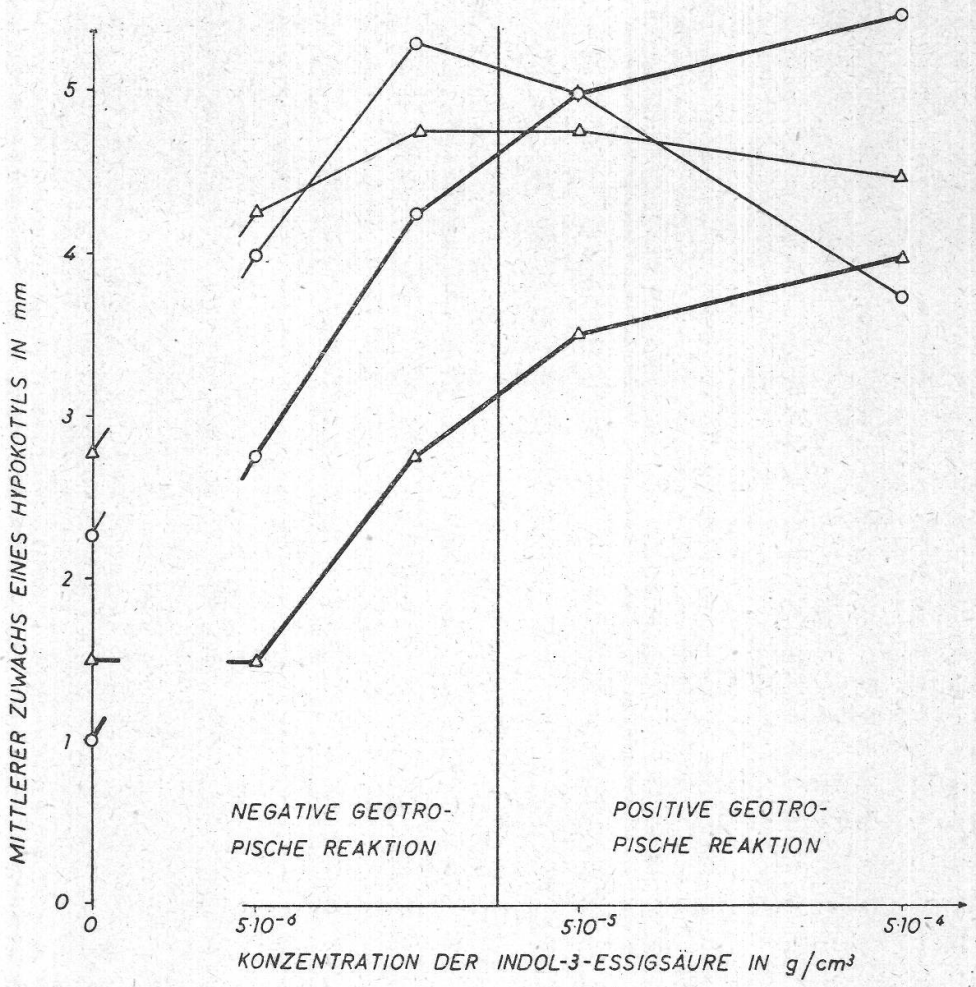


Figur 1
Abhängigkeit des Zuwachses von der Wuchsstoffkonzentration.
Behandlung: 3 Stunden in eisgekühlten Lösungen von Indol-3-Essigsäure.
Wachstum: 6 Stunden in der auf Figur 4 dargestellten Küvette bei 20° C
(Hypokotyle horizontal).

○——○ Versuch 76 □——□ Versuch 81
△——△ Versuch 78 – – – – – Erklärung im Text.
▽——▽ Versuch 79

Zur Bestimmung der Wuchsstoffempfindlichkeit müßte also nach der geringsten Menge Wuchsstoff gesucht werden, welche gerade noch eine meßbare Wachstumssteigerung bewirkt. Dieses Verfahren wird aber nur unter der Voraussetzung richtige Resultate geben, daß die Organe, welche mit Wuchsstoff behandelt werden sollen, selbst wuchsstofffrei sind. Wenn dies nicht der Fall ist, wird die kleinste wirksame Dosis abhängig sein vom Wuchsstoffgehalt des Organs, weil nämlich die

Abhängigkeit der Wuchsstoffwirkung von der Konzentration nicht linear ist, und zwar ist zu erwarten, daß bei höherem Wuchsstoffgehalt der Schwellenwert größer ist als bei geringerem, unabhängig von der Empfindlichkeit des Organs. Da es nun praktisch unmöglich ist, Pflanzenorgane völlig wuchsstofffrei zu machen, ist diese Methode zur Be-



Figur 2

Beziehung zwischen Wachstumsoptimum, Meßintervall und geotropischer Reaktion. Behandlung: Drei Stunden in eisgekühlten Lösungen von Indol-3-Essigsäure. Wachstum in der auf Figur 4 dargestellten Küvette (Hypokotyle horizontal), bei 21° C, ——— erste zwei Stunden, ——— zweite zwei Stunden nach der Behandlung. ○———○ Versuch 109 △———△ Versuch 110 a

Die geotropische Reaktion wurde in einem Parallelversuch (110 b) festgestellt, sie war nach vier Stunden gleich wie nach zwei Stunden.

stimmung der Empfindlichkeit in unserem Falle nicht zu gebrauchen. Es erscheint daher zweckmäßig, statt der Wachstumssteigerung eine Reaktion zu wählen, welche erst bei so hohen Wuchsstoffdosen eintritt, daß der Eigenwuchsstoffgehalt im Vergleich dazu klein ist und vernachlässigt werden darf.

Bekanntlich wird die Abhängigkeit des Wachstums von der Wuchsstoffkonzentration im allgemeinen durch eine Optimumkurve wiedergegeben (Geiger-Huber und Burlet, 1936; Würgler, 1942). Dies trifft auch für die Hypokotyle der in dieser Arbeit verwendeten Versuchspflanze, *Cucumis sativus L.*, zu (Figur 1). Man könnte nun daran denken, die Lage dieses Optimums als Maß für die Wuchsstoffempfindlichkeit zu verwenden. Leider läßt sich aber der Ort des Optimums mit Hilfe von Wachstumsmessungen kaum genau bestimmen. Großen Änderungen der Wuchsstoffkonzentration entsprechen in der Nähe des Optimums nur so kleine Änderungen der Wachstumsgeschwindigkeit, daß die Streuung der Mittelwerte im Vergleich dazu groß ist. So scheint zum Beispiel bei dem in Figur 1 dargestellten Versuch 79 die Lage des Optimums im Vergleich mit den andern Versuchen nach links verschoben zu sein. Wenn man aber die Streuung der einzelnen Messungen berücksichtigt, so sieht man, daß diese Verschiebung keineswegs signifikant ist. Die wahre Abhängigkeit könnte gerade so gut der in Figur 1 gestrichelten Kurve entsprechen.

Werden die Stengelstücke mit noch höheren Wuchsstoffkonzentrationen behandelt, als in Figur 1 dargestellt ist (5 g/l), so ist die Wachstumsgeschwindigkeit nur noch etwa so groß wie diejenige der Kontrollen, die Hypokotyle krümmen sich dann eigenartig wellig, so daß vermutet werden kann, daß sie bereits geschädigt sind.

Die Lage des Wachstumsoptimums hängt auch vom Zeitintervall zwischen den Messungen ab (Figur 2). Es scheint, daß der Wuchsstoff im Laufe der Zeit inaktiviert wird, ähnlich, wie dies Geiger-Huber und Burlet (1936) und Gast (1942) für Maiswurzeln festgestellt haben.

Glücklicherweise gibt uns aber die geotropische Reaktion eines Organs recht zuverlässige Auskunft darüber, ob die Wuchsstoffkonzentration im Innern des Organs optimal, unter- oder überoptimal ist. Geotropisch reaktionsfähige Organe mit unteroptimalem Wuchsstoffgehalt krümmen sich nämlich aufwärts, solche mit überoptimalem Gehalt abwärts; bei einer bestimmten Konzentration, welche ungefähr der optimalen Wuchsstoffkonzentration entspricht, wachsen die Organe waagrecht weiter (Geiger-Huber und Huber, 1945). Dieses Verhalten läßt sich leicht verstehen: Unter dem Einfluß der Schwerkraft wird der Wuchsstoff in einem horizontal gelegten Organ so verteilt, daß die Unterseite davon mehr enthält als die Oberseite (Dolk, 1930). Bei unteroptimalem Gehalt führt dies zu einer Förderung des Wachstums der Unterseite und zu einer Hemmung des Wachstums der Oberseite; durch dieses ungleiche Wachstum kommt die bekannte geotropische Krümmung zustande. Bei überoptimalem Wuchsstoffgehalt sind die Verhältnisse gerade umgekehrt. Eine Erhöhung des Wuchsstoffgehaltes der Unterseite hemmt das Wachstum, während die Verminderung des Wuchsstoffgehalts der Oberseite das Wachstum fördert. Daß diese Beziehung zwischen dem Wachstumsoptimum und der

geotropischen Reaktion tatsächlich nachgewiesen werden kann, ist aus Figur 2 ersichtlich. Eigenartigerweise macht aber die geotropische Reaktion die auf dieser Figur dargestellte Verschiebung des Optimums mit der Zeit nicht mit, was zwar schwer zu interpretieren ist, aber einen weiteren Vorteil der unten beschriebenen Methode ausmacht.

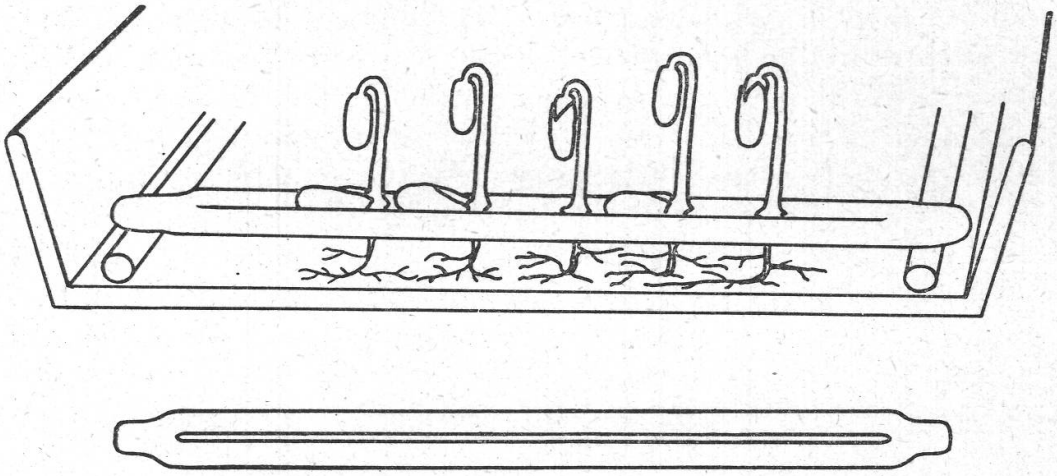
Die eben geschilderten Verhältnisse ermöglichen es, eine Methode auszuarbeiten, mit deren Hilfe die optimale Wuchsstoffkonzentration recht genau bestimmt werden kann. Wachstumsfähige Stengelstücke werden abgeschnitten und während zweier Stunden in verschieden konzentrierte Lösungen von Indol-3-Essigsäure (IES) gelegt. Die Stengel werden darauf in horizontaler Lage (Reizlage) montiert und in eine feuchte Kammer gebracht. Nach weiteren zwei Stunden werden die Krümmungswinkel gemessen. Aus diesen Daten wird diejenige Wuchsstoffkonzentration berechnet, nach deren Anwendung die Stengelstücke im Mittel horizontal weiter wachsen würden. Diese Konzentration soll im Folgenden «Umschlagskonzentration» genannt werden, weil bei dieser Konzentration die negative in die positive Krümmung umschlägt.

Sutter (1944, S. 226) konnte zeigen, daß die aufgenommene Wuchsstoffmenge der Konzentration in der Außenlösung direkt proportional ist. Infolgedessen darf die Wuchsstoffkonzentration im Innern der Stengelstücke nach gleich langer Behandlung als proportional zur Konzentration der Außenlösung betrachtet werden, sofern 1. der autochthone Wuchsstoffgehalt im Vergleich zur aufgenommenen Menge vernachlässigt werden darf und 2. die Permeabilität für Wuchsstoff in allen Fällen gleich groß ist. Die erste Forderung ist, soweit man dies überhaupt abschätzen kann, in den folgenden Versuchen annähernd erfüllt (vgl. S. 535); daß auch die zweite Forderung wenigstens für den Lichtfaktor weitgehend erfüllt ist, wird im Abschnitt über die Wuchsstoffaufnahme (S. 528) nachgewiesen werden. Es darf nun angenommen werden, daß zur Erzielung des Umschlags der geotropischen Reaktion im Innern des Organs eine ganz bestimmte Wuchsstoffkonzentration erreicht werden muß, welche von der Empfindlichkeit des Organs gegenüber Wuchsstoff abhängig ist. Da diese Konzentration, wie eben festgestellt wurde, in erster Annäherung der Umschlagskonzentration proportional ist, kann die Wuchsstoffempfindlichkeit durch die Messung der Umschlagskonzentration bestimmt werden. Der negative Logarithmus der Umschlagskonzentration ist um so größer, je höher die Wuchsstoffempfindlichkeit in bezug auf die hier untersuchte Reaktion ist; dieser Logarithmus soll deshalb im folgenden als Maß für die Wuchsstoffempfindlichkeit dienen.

b) Aufzucht der Versuchspflanzen

Zu den Versuchen diente *Cucumis sativus* L. «Landgurken, grüne, lange, verbesserte Schlangen» der Firma F. Haubensak Söhne AG in

Basel. Ich wählte dieselbe Versuchspflanze, welche schon Sutter (1944) für ihre Untersuchungen verwendet hatte, weil ich mich auf einige ihrer Resultate stützen werde. Anfänglich wurden die Keimlinge in Eternit-Saatschalen in einer Mischung von Torf und Sand aufgezogen. Da man aber auf diese Weise kein gleichmäßiges Versuchsmaterial erhält und außerdem die Aufzuchten oft von Schimmelpilzen befallen werden, wurden die Versuchspflanzen für die Hauptversuche nur noch in Wasserkulturen aufgezogen. Diese Änderung hatte keinen Einfluß auf den Ausfall der Versuche, doch konnten auf diese Weise die obenerwähnten Schwierigkeiten völlig überwunden werden.



Figur 3
Aufzucht der Keimpflanzen mit Hilfe von Glashaltern.
Oben: Schematische Darstellung der Anordnung. Zwischen Glashalter und Schalenboden befindet sich Leitungswasser.
Unten: Ein Glashalter von oben gesehen.

Die in Leitungswasser vorgequollenen Samen werden auf feuchtem Filtrierpapier 1 bis $1^1/_2$ Tage im Dunkeln bei zirka 25° C keimen gelassen. Das Filtrierpapier muß den richtigen Feuchtigkeitsgrad haben. Dies wird am sichersten folgendermaßen erreicht: In eine Glasschale wird zirka $^1/_2$ cm hoch Wasser eingefüllt, eine umgekehrte Petrischale hineingelegt und darauf ein Streifen Filtrierpapier gelegt, der mit den beiden Enden in das Wasser taucht. Die Samen werden auf dem Filtrierpapier ausgebreitet, und das Ganze wird zum Schluß mit einer Glasplatte zugedeckt. Wenn die Keimwurzeln eine Länge von etwa 1 cm erreicht haben, werden die Keimlinge mit ihrer Wurzel in den Spalt eines Glashalters gesteckt (Figur 3). Schlecht gekeimte Samen werden verworfen. Die Glashalter ruhen auf zwei Glasstäben in einer rechteckigen Glasschale vom Format 14 × 19 cm. Der Raum zwischen dem Boden der Schale und den Haltern wird mit Leitungswasser ge-

füllt. In jedem Halter haben acht Keimlinge Platz, in einer Schale 12—14 Halter.

Die Schalen mit den Keimpflanzen werden nun in einen Dunkelkasten gestellt. Die Heizung, welche diesen Kasten auf konstanter Temperatur hält (25° C, Zwischenschaltung eines Kontaktthermometers), ist in einem Becken mit Wasser eingebaut. Auf diese Weise wird die Luft mit Feuchtigkeit gesättigt. Nach Ablauf von $2^1/_2$ Tagen haben die Keimstengel eine Länge von 5—7 cm erreicht. In diesem Zustand können die Pflanzen für den Versuch verwendet werden.

c) Belichtung

Zur Belichtung werden zwei Quecksilberdampflampen verwendet, welche in einem Gehäuse montiert sind. Im selben Gehäuse sind auch Neonröhren montiert, diese wurden jedoch nur bei einigen wenigen Versuchen angewendet. Eine Milchglasscheibe bewirkt eine gleichmäßige Verteilung des Lichts. Die Beleuchtungsstärke kann durch Schablonen, welche in regelmäßiger Anordnung Löcher von gleicher Größe besitzen, zwischen etwa 440 Lux und 2 Lux variiert werden. Auf diese Weise wird die qualitative Zusammensetzung des Lichts nicht verändert. Die Beleuchtungsstärke wurde mit einem elektrischen Beleuchtungsmesser (Tavolux der Firma Metrawatt AG, Nürnberg), dessen Skala in Hefnerlux (gültig für Tageslichtbeleuchtung) geeicht ist, gemessen. Die erhaltenen Zahlen sind nur bei Verwendung ein und derselben Lichtquelle der eingestrahlten Lichtenergie proportional, da ja die Photozelle (Selenphotoelement) für Licht verschiedener Wellenlängen verschieden empfindlich ist. Deshalb sind die angegebenen Zahlen nur als relatives Maß für die Lichtintensität zu betrachten.

Eine der größten Schwierigkeiten bei Belichtungsversuchen besteht darin, daß die verwendeten Lichtquellen gewöhnlich viel Wärmestrahlen aussenden. Die Pflanzen reagieren dann nicht nur auf die Belichtung, sondern auch auf die Erwärmung, und die Resultate sind in solchen Fällen sehr schwer zu interpretieren. Bei der Verwendung von Quecksilberdampflampen ist jedoch die Erwärmung nur gering. Bei einer Beleuchtungsstärke von 440 Lux beträgt z. B. der Unterschied zwischen einem Schwarzkugelthermometer und einem Thermometer mit blanker Kugel 0,2° C, bei 80 Lux 0,1° C. Eine gewöhnliche Glühlampe von 60 W ergibt hingegen bei einem Abstand von 45 cm eine Temperaturdifferenz von 1,0° C.

Zur Belichtung werden die Pflanzen in einen Kasten mit möglichst konstanten Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen gestellt. Als Belichtungskasten dient ein Aquarium, das oben mit einer Glasplatte zugedeckt wird. Der Boden ist etwa 5 cm hoch mit Wasser bedeckt. Eine elektrische Heizung, bestehend aus Glasröhren, die mit einem Elek-

trolyt (KOH) gefüllt sind und in welche der Strom mit Kohleelektroden eingeleitet wird, sowie ein Bimetallthermoregulator sorgen für ein genügende Temperaturkonstanz (Schwankungen von höchstens 1—2° C). Die Heizkörper befinden sich im Wasser, so daß der Luftraum ständig mit Feuchtigkeit gesättigt ist. Das Licht der Quecksilberdampflampen fällt von oben her in den Kasten. Um den störenden Einfluß des Tageslichts auszuschalten, wurde anfangs die Belichtung nachts vorgenommen, später konnte die ganze Einrichtung in neu erstellten Dunkelkabinen untergebracht werden, doch waren zu diesem Zeitpunkt die meisten Versuche schon abgeschlossen.

Meistens wird gleichzeitig mit der Umschlagskonzentration der belichteten Pflanzen auch diejenige von unbelichteten Pflanzen bestimmt. Um die zu belichtenden Pflanzen und die Dunkelkontrollen unter möglichst denselben Bedingungen zu halten, werden die Glashalter mit den Keimlingen abwechslungsweise auf zwei Glasschalen vom Format 10×13 cm verteilt. Diese Arbeit wird bei orangerotem Licht (Wellenlänge $>$ 580 mμ) vorgenommen. Jede der Glasschalen wird in eine Eternitschale gestellt, welche mit einem passenden Holzrahmen, der bei den Lichtpflanzen eine Glasplatte, bei den Dunkelpflanzen aber eine (undurchsichtige) Lignatplatte trägt, zugedeckt wird. Die Pflanzen werden gewöhnlich einige Stunden vor Beginn der Belichtung in den Kasten gestellt, das Licht wird dann im entsprechenden Zeitpunkt durch eine Schaltuhr eingeschaltet.

Beim Studium des Einflusses der Beleuchtungsstärke wurde die Umschlagskonzentration der unbelichteten Pflanzen in besonderen Versuchen bestimmt, weil es hier ganz besonders wichtig war, daß diese Keimlinge sicher kein Licht erhielten.

d) Bestimmung der Umschlagskonzentration

Die folgenden Manipulationen werden wieder alle bei orangerotem Licht ausgeführt, und zwar nur diejenigen, welche gute Beleuchtung erfordern, im direkten Licht der Lampe, die übrigen hingegen im Schatten. Unmittelbar nach der Belichtung werden die Keimstengel an ihrer Basis mit einer Rasierklinge abgeschnitten, und zwar die Lichtpflanzen zur Kennzeichnung mit einer schiefen Schnittfläche an der von den Kotyledonen abgewendeten Seite des Stengels, die Dunkelpflanzen an der den Kotyledonen zugewendeten Seite. Die Kotyledonen werden hierauf unmittelbar hinter ihrer Ansatzstelle abgeschnitten. Der oberste, hakig gekrümmte Teil der Hypokotyle wird also nicht weggeschnitten und gestattet später die Unterscheidung von Licht- und Dunkelpflanzen an Hand der schiefen Schnittfläche an der Basis der Stengelstücke.

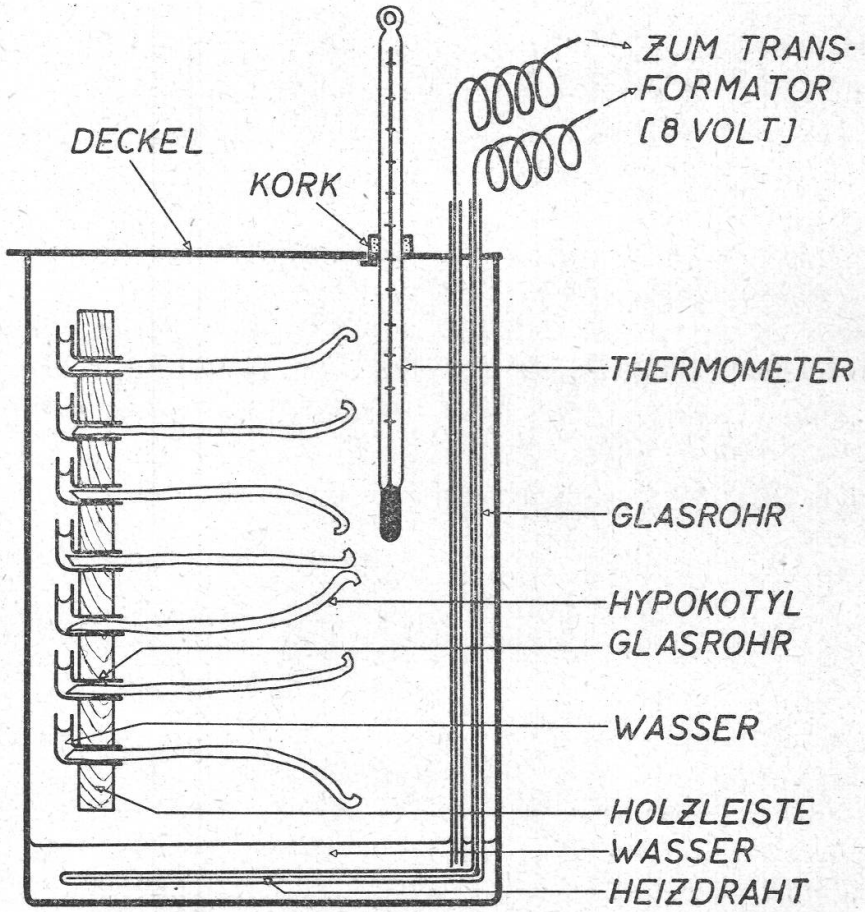
Für einen Versuch werden je 24 Hypokotyle der Licht- resp. Dunkelpflanzen benötigt. Es werden möglichst gerade gewachsene Stengel

ausgesucht. Diese werden so bald als möglich in die Wuchsstofflösungen gelegt, welche sich in vier Kristallisierschalen von 10 cm Durchmesser befinden. Im allgemeinen werden vier verschiedene Konzentrationen verwendet, welche so gewählt werden, daß die Behandlung mit der schwächsten Konzentration negative, mit der stärksten hingegen positive geotropische Krümmungen ergibt. Als Wuchsstoff wird Indol-3-essigsäure (IES) der Firma F. Hoffmann-La Roche & Co. in Basel verwendet. Das Verhältnis zweier aufeinanderfolgender Konzentrationen beträgt meist 2 : 1. Als Lösungsmittel dient Leitungswasser. Da es sich im Laufe der Untersuchung gezeigt hat, daß die Umschlagskonzentration vom *p*H der Wuchsstofflösungen abhängig ist (s. S. 519), wurden bei den späteren Untersuchungen immer noch in jede Schale 5 cm^3 eines geeigneten Puffers zugesetzt (1 g Zitronensäure, 15 cm^3 NaOH, 185 cm^3 Leitungswasser). Die Gesamtmenge der Versuchslösung beträgt in jeder Schale 50 cm^3. Das *p*H der so gepufferten Lösungen liegt zwischen 7,1 und 7,4. Da in diesem Bereich die Umschlagskonzentration von *p*H-Schwankungen sehr wenig beeinflußt wird, ist eine genauere Einstellung der Wasserstoffionenkonzentration unnötig.

Die Temperatur der Lösungen darf während der Wuchsstoffaufnahme nicht über 5° C steigen, da sich sonst die Stengelstücke krümmen. Zudem würden sie in den verschiedenen Wuchsstofflösungen verschieden schnell wachsen und wären daher nach der Aufnahme nicht mehr vergleichbar. Die Schalen mit den Lösungen werden deshalb in ein großes Gefäß mit einer Mischung von Eis und Wasser gestellt. Die verwendete Eismenge ist so groß, daß sie am Schluß der zwei Stunden dauernden Wuchsstoffaufnahme noch nicht vollständig geschmolzen ist. Die Temperatur der Lösungen ist zu Beginn der Aufnahme 3—4° C, am Ende 1—2° C. Um die Bedingungen während der Aufnahme gleichmäßiger zu gestalten, wurden in einigen späteren Versuchen die Schalen mit den Versuchslösungen während der Wuchsstoffaufnahme mit einer geeigneten Maschine geschüttelt. Der Einfluß dieser Maßnahme war nicht groß: die Umschlagskonzentration blieb praktisch unverändert, die Temperatur der Lösungen war ungefähr ein Grad niedriger, wodurch die Reaktionsfähigkeit der Stengel manchmal beeinträchtigt schien. Die Hauptversuche dieser Arbeit wurden alle mit ruhenden Wuchsstofflösungen ausgeführt.

Belichtete und unbelichtete Stengelstücke werden zusammen in denselben Schalen mit IES behandelt. Es muß nämlich mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß von den Stengeln Stoffe in die Lösungen abgegeben werden, welche diese verändern. Diese Veränderungen könnten bei belichteten und unbelichteten Stengelstücken verschieden sein und die Ursache eines späteren verschiedenen Verhaltens dieser Stengelstücke sein. Durch Behandlung in denselben Schalen wird diese Fehlerquelle ausgeschaltet.

Nach Beendigung der Wuchsstoffaufnahme müssen die Stengelstücke montiert werden. Zu diesem Zwecke werden sie mit ihrer Basis in rechtwinklig abgebogene Glasröhrchen gesteckt, deren innerer Durchmesser der Dicke der Hypokotyle entspricht. Diese Röhrchen sind in Holzleistchen befestigt, welche zusammengesteckt und so in eine Küvette geklemmt werden können, daß die Stengel waagrecht in



Figur 4
Schematischer Längsschnitt durch die Küvette, in welcher die geotropische Reaktion der Hypokotyle geprüft wird. Durch das schwach erwärmte Wasser am Boden der Küvette wird die Luft mit Feuchtigkeit gesättigt.

den Raum der Küvette hineinragen (Figur 4). Vor dem Montieren werden die Glasröhrchen mit Leitungswasser gefüllt. Dann wird der Reihe nach aus jeder der vier Schalen je ein Stengel herausgenommen, rasch in einer Schale mit Wasser abgespült, mit einem Stück Filtrierpapier leicht abgetrocknet und in das Glasröhrchen gesteckt.

Belichtete und unbelichtete Stengel werden durcheinander gesetzt. Außerdem sind die Stengel, welche mit derselben IES-Konzentration behandelt worden sind, in gleichmäßigen Abständen auf die Holzleistchen verteilt. Dadurch wird erreicht, daß Ungleichmäßigkeiten der

Außenbedingungen die verschieden vorbehandelten Stengelstücke mit gleicher Wahrscheinlichkeit beeinflussen. Außerdem ist im Augenblick der Messung noch nicht bekannt, wie das betreffende Hypokotyl vorbehandelt worden ist, eine unbewußte subjektive Beeinflussung des Meßresultats ist infolgedessen ausgeschlossen.

Die Küvette, in welcher die geotropische Reaktion geprüft wird, befindet sich in einem Dunkelzimmer, ihre Konstruktion ist aus Figur 4 ersichtlich. Die Heizung kann durch einen Regulierwiderstand so eingestellt werden, daß die Temperatur der Luft im Innern 22 bis 24° C beträgt. Die Temperaturschwankungen sind während eines Versuches geringer als ein Grad Celsius. Das Wasser am Boden der Küvette ist um etwa 2—3° C wärmer als die darüberstehende Luft, so daß die letztere ständig mit Feuchtigkeit gesättigt wird. Die Hypokotylstücke bleiben zwei Stunden in dieser Küvette und führen während dieser Zeit die geotropischen Krümmungen aus.

Am Schlusse des Versuchs werden die Krümmungswinkel auf 5° genau gemessen. Nachträglich erst wird dann an Hand der schiefen Schnittflächen festgestellt, welche Stengel belichtet worden sind und welche nicht.

Die Umschlagskonzentration wird nach folgender Formel berechnet:

$$\log c_U = \log c_m + \frac{(a + b + c + d) \log q}{0{,}4\ (3a + b - c - 3d)}$$

Es bedeuten:

a, b, c, d mittlere Krümmungswinkel der Hypokotyle aus den vier aufeinanderfolgenden IES-Konzentrationen.

c_U Umschlagskonzentration.

c_m geometrisches Mittel der IES-Konzentrationen.

q Verhältnis zweier aufeinanderfolgender IES-Konzentrationen.

Alle Konzentrationen werden durch den Quotienten der gelösten Menge IES zur Menge der Lösung ausgedrückt (z. B.: 1 mg IES/l; $c = 10^{-6}$, $\log c = -6$).

Die Formel wurde auf folgendem Wege abgeleitet: Für jede IES-Konzentration wird der mittlere Krümmungswinkel der Hypokotyle berechnet. Die Logarithmen der IES-Konzentrationen werden als Abszissen, die mittleren Krümmungswinkel als Ordinaten in ein rechtwinkliges Koordinatensystem eingetragen. Durch die erhaltenen Punkte wird eine Regressionsgerade gezogen (Fisher, §§ 25 und 26). Der Schnittpunkt dieser Geraden mit der Abszisse ergibt den Logarithmus derjenigen IES-Konzentration, bei welcher der mittlere Krümmungswinkel null ist, also der Umschlagskonzentration. Bei Verwendung von 4 verschiedenen IES-Konzentrationen mit konstantem q wird die Lage dieses Schnittpunktes durch die oben angegebene Formel bestimmt.

Genau genommen dürfte eine Regressionsgerade nur dann durch eine Anzahl Punkte gelegt werden, wenn eine lineare Abhängigkeit der Variabeln zu erwarten wäre.

Dies ist aber hier nicht der Fall. Die positive geotropische Krümmung erreicht bei einer bestimmten IES-Konzentration ein Maximum, um dann wieder abzunehmen. Dies ist durchaus verständlich, da bei stark überoptimalen Konzentrationen das Wachstum gehemmt wird, wodurch die Krümmung, welche ja eine Wachstumserscheinung ist, auch kleiner wird. Es treten zwar bei sehr hohen IES-Konzentrationen wieder oft negative geotropische Krümmungen auf, eine Erscheinung, welche vorderhand noch nicht erklärt werden kann. Als erste Annäherung ist die Regressionsgerade aber dennoch die beste Lösung, sofern keine zu hohen IES-Konzentrationen angewendet werden. Für die Berechnung gekrümmter Regressionslinien ist die Zahl der bestimmten Punkte viel zu gering, und eine Berechnung der Umschlagskonzentration durch Interpolation zwischen den beiden der Umschlagskonzentration am nächsten liegenden Punkten wäre nur dann genauer, wenn diese Punkte mit ziemlicher Genauigkeit bestimmt werden könnten, was leider nicht der Fall ist.

2. Die Abhängigkeit der Wuchsstoffempfindlichkeit von Belichtungszeit und Beleuchtungsstärke

Nachdem zahlreiche Vorversuche gezeigt hatten, daß bei belichteten Stengeln regelmäßig höhere IES-Konzentrationen notwendig sind als bei unbelichteten Stengeln, um positiv geotropische Reaktionen hervorzurufen, war es von Interesse, die Abhängigkeit dieser Erscheinung von Beleuchtungsstärke und Belichtungsdauer zu untersuchen. Besonders sollte die Frage abgeklärt werden, ob gleiche Lichtmengen auch gleiche Wirkungen hervorrufen. Die Untersuchung wurde folgendermaßen durchgeführt: Jede Kombination von Belichtungszeit und Beleuchtungsstärke wurde mindestens zweimal geprüft. Stimmten die Werte gut überein, wurden keine weiteren Versuche mehr mit derselben Kombination ausgeführt, bei größeren Abweichungen wurde hingegen der Versuch so oft wiederholt, bis ein einigermaßen zuverlässiger Mittelwert berechnet werden konnte. In Tabelle 1 sind die Ergebnisse der einzelnen Versuche sowie die daraus berechneten Mittelwerte zusammengestellt, Figur 5 zeigt eine graphische Darstellung der Resultate.

Ich habe darauf verzichtet, die mittleren Abweichungen der Mittelwerte anzugeben, da sich die Streuung aus so wenigen Messungen doch nicht zuverlässig berechnen läßt. Die Tatsache, daß sich aus den bestimmten Punkten zwanglos eine gleichmäßig gekrümmte Fläche konstruieren läßt (Figur 5) und daß die Abweichungen von dieser Fläche nur gering sind, spricht dafür, daß die Werte mit genügender Genauigkeit bestimmt worden sind. Jedenfalls ist es sehr unwahrscheinlich, daß diese gesetzmäßige Anordnung der Mittelwerte nur eine zufällige Folge der Streuung der einzelnen Bestimmungen ist. Leider läßt sich aber der Grad dieser Unwahrscheinlichkeit mit statistischen Methoden nicht berechnen. Übrigens wurden dieselben Gesetzmäßigkeiten der Abhängigkeit der Wuchsstoffempfindlichkeit von Belichtungsdauer und Beleuchtungsstärke in groben Zügen schon in einer früheren Versuchsreihe mit einer weniger vollkommenen Methode gefunden.

Tabelle 1

Wuchsstoffempfindlichkeit in Abhängigkeit von Belichtungsstärke und Belichtungszeit

Temperatur während der Belichtung: 23–26° C

Vers.-Nr.	Belichtung		Wuchsstoffempfindlichkeit (neg. log der Umschlagskonz.	
	Dauer (Std.)	Stärke (Lux)	Einzelwert	Mittelwert (Kursiv: Umschlagskonzentration in mg/l)
300	0	0	4,78	4,70 *20*
307			4,95	
308			4,72	
325			4,58	
328			4,59	
331			4,63	
334			4,67	
339			4,69	
312	0,5	80	4,93	4,87 *14*
315			4,79	
318			4,90	
341	0,5	440	4,77	4,73 *19*
342			4,70	
338	1	6,5	4,94	4,85 *14*
340			4,76	
310	1	80	4,65	4,64 *23*
320			4,64	
326	1,5	6,5	4,47	4,62 *24*
329			4,53	
333			4,66	
335			4,80	
322	1,5	80	4,52	4,57 *27*
323			4,57	
330			4,63	
324	1,5	440	4,35	4,32 *48*
327			4,23	
332			4,37	
302	2	80	4,25	4,26 *54*
309			4,26	
336	3	6,5	4,48	4,44 *36*
337			4,41	
311	4	80	4,16	4,22 *60*
313			4,21	
319			4,30	

Tabelle 1 (Fortsetzung)

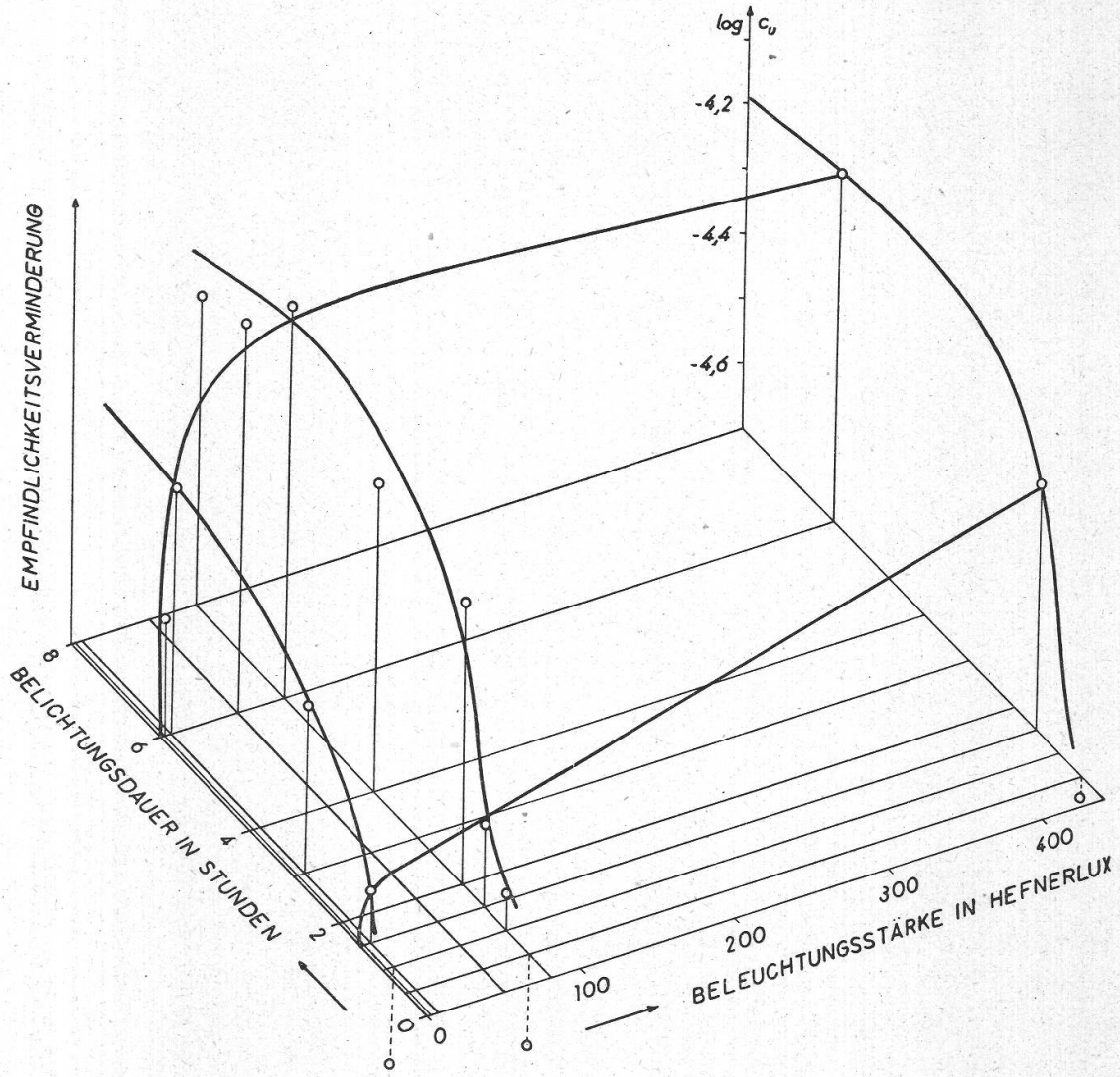
Vers.-Nr.	Belichtung		Wuchsstoffempfindlichkeit (neg. log der Umschlagskonz.)	
	Dauer (Std.)	Stärke (Lux)	Einzelwert	Mittelwert (Kursiv: Umschlagskonzentration in mg/l)
292	6	2	4,54	4,52
293			4,62	*30*
298			4,40	
289	6	6,5	4,41	4,32
290			4,23	*48*
303			4,07	
305			4,59	
287	6	50	4,08	4,10
288			4,11	*79*
285	6	440	4,16	4,16
286			4,15	*69*
291			4,16	
314	8	80	4,19	4,22
316			4,26	*60*

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß bei langen Belichtungszeiten die Wuchsstoffempfindlichkeit schon durch sehr geringe Lichtintensitäten deutlich vermindert wird. Diese Wirkung kann jedoch auch bei hohen Lichtintensitäten erst nach ziemlich langen Belichtungszeiten (etwa $1^1/_2$ Stunden) erreicht werden, ja es hat sogar den Anschein, daß ganz kurze Belichtungszeiten entgegengesetzt wirken. Das vorhandene Zahlenmaterial genügt jedoch nicht, um dies letztere sicherzustellen. Für ein bestimmtes Produkt Lichtintensität $\times$ Belichtungsdauer ist also die Wirkung nicht konstant. Das sogenannte Reizmengengesetz, das bekanntlich für die beginnende phototropische Krümmung annähernd gilt, wird also von der hier untersuchten Reaktion nicht befolgt.

3. Reaktion dekapitierter Keimlinge auf Belichtung

Die bisherigen Ergebnisse sprechen dafür, daß sich in den Hypokotylen unter dem Einfluß der Belichtung zunächst gewisse Prozesse abspielen, für welche die Zeit den begrenzenden Faktor darstellt und welche die Vorbedingung für die Veränderung der Wuchsstoffempfindlichkeit sind. Man kann z. B. an die Bildung von Farbstoffen (Chlorophyll, Carotinoide) oder an die Wanderung von Stoffen aus den Kotyledonen in das Hypokotyl denken. L a i b a c h (1936) glaubte aus seinen

Versuchen den Schluß ziehen zu dürfen, daß Stoffe aus verdunkelten Kotyledonen von *Cucumis sativus* die Reaktionsfähigkeit des Hypokotyls auf Wuchsstoff steigern, doch scheint dieser Forscher später (1941) wieder zu einer andern Anschauung gekommen zu sein. Wenn die Wirkung des Lichts aber tatsächlich durch solche Stoffe aus den



Figur 5
Abhängigkeit der Wuchsstoffempfindlichkeit von Belichtungszeit und Beleuchtungsstärke. Temperatur während der Belichtung: 25° C. c_U = Umschlagskonzentration.

Kotyledonen verursacht wird, so muß sie ausbleiben, wenn die Kotyledonen vor der Belichtung abgeschnitten werden. Wie Tabelle 2 zeigt, werden aber Keimlinge, denen die Kotyledonen abgeschnitten wurden, in derselben Weise durch das Licht verändert wie intakte Pflanzen.

Damit ist allerdings noch nicht einwandfrei bewiesen, daß ein Stofftransport als Ursache für die veränderte Reaktion der Stengelstücke nicht in Frage kommt. Es ist möglich, daß die obersten Hypo-

kotylabschnitte, welche am Licht ergrünen und nicht weggeschnitten wurden, physiologisch gleich wirken wie die Kotyledonen.

Tabelle 2

Einfluß der Belichtung auf Keimlinge, deren Kotyledonen entfernt wurden
Belichtungsdauer: 5 Stunden. Beleuchtungsstärke: 100 Lux. Temperatur: 25° C

Vers.-Nr.	Wuchsstoffempfindlichkeit (neg. log der Umschlagskonzentration)		
	Belichtet	Dunkelkontrolle	Differenz
395	4,42	4,62	0,20
396	4,05	4,53	0,48
398	4,37	4,75	0,38

4. Einfluß der Wellenlänge des Lichts

Bekanntlich kann nur solches Licht physiologisch wirken, welches im Organismus absorbiert wird. Die Absorption des physiologisch wirksamen Lichts geschieht gewöhnlich durch bestimmte Farbstoffe, welche die aufgenommene Energie auf die lebende Zellsubstanz übertragen können. In neuerer Zeit wurde wiederholt auf Carotinoide als Energieübermittler bei den Erscheinungen des Phototropismus hingewiesen (Bünning, 1937, *a* und *b;* Kögl und Schuringa, 1944; Karrer, Krause-Voith und Steinlin, 1948). Vielleicht spielen Carotinoide auch bei der Verschiebung der Umschlagskonzentration diese Rolle. Da gelbe und rote Strahlen durch Carotinoide praktisch nicht absorbiert werden, muß dann die Wirkung ausbleiben, wenn die Keimpflanzen mit solchem Licht bestrahlt werden. Es wurden deshalb Versuche mit Neonröhren als Lichtquellen ausgeführt. Das Neonspektrum enthält hauptsächlich Licht mit Wellenlängen von über 580 mμ, die kurzwelligen Linien sind dagegen nur sehr lichtschwach. Im selben Abstand, in welchem bei den verwendeten Quecksilberdampflampen eine Beleuchtungsstärke von 100 Lux gemessen wird, zeigt das Instrument bei den Neonröhren 37 Lux an. Die Intensität der auf eine unsensibilisierte photographische Schicht (Gaslichtpapier «Ridax» der Firma Gevaert) wirksamen Strahlen ist hingegen beim Neonlicht nur 0,19 % des Quecksilberlichts (bestimmt mit Eder-Hechtschem Graukeil).

Die Resultate der Versuche mit Neonlicht sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Aus diesen Versuchen geht hervor, daß Neonlicht (d. h. hauptsächlich langwelliges Licht) dieselben Veränderungen in den belichteten Hypokotylen hervorruft wie Quecksilberdampflicht (d. h. hauptsächlich kurzwelliges Licht). Selbst die geringsten verwendeten Beleuchtungsstärken wirken noch deutlich, obwohl die Intensität der kurzwelligen Strahlen dann nur noch außerordentlich gering ist. Es muß also angenommen werden, daß auch langwelliges Licht denselben

Einfluß auf das Verhalten der Hypokotyle gegen IES hat wie kurzwelliges. Damit wird aber die Auffassung unwahrscheinlich, daß bei dieser Reaktion Carotinoide als Energieübermittler funktionieren. Als Energieüberträger kommt eher Chlorophyll in Betracht. Dieses muß allerdings zuerst in den Pflanzen gebildet werden, da ja im Dunkeln aufgewachsene Keimlinge chlorophyllfrei sind. Damit stimmt aber das Verhalten der Stengel überein, deren Wuchsstoffempfindlichkeit ja erst nach längeren Belichtungszeiten herabgesetzt wird.

Tabelle 3

Einfluß der Belichtung mit Neonlicht (orange-rot)
Belichtungszeit: 6 Stunden. Temperatur: 25° C

Vers.-Nr.	Beleuchtungsstärke (Lux) *	Wuchsstoffempfindlichkeit (— log Umschlagskonzentration)		
		Belichtet	Dunkel	Differenz
294	150	4,16	4,56	0,40
295	18	4,34	4,48	0,14
296	18	4,02	4,54	0,52
301	2,5	4,18	4,45	0,27
297	0,7	4,24	4,43	0,19
298	0,7	4,40	4,56	0,16
299	0,7	4,64	4,75	0,11

* Siehe die Ausführungen auf Seite 507.

5. Einfluß der während der Belichtung herrschenden Temperatur

Da beinahe alle Lebensvorgänge von der Temperatur entscheidend beeinflußt werden, wäre es interessant, zu wissen, ob auch die Wuchsstoffempfindlichkeit von der Temperatur abhängig ist. In dieser Richtung ausgeführte Versuche zeigten denn auch bald, daß die Umschlagskonzentration von der Temperatur, welcher die Pflanzen vor der Wuchsstoffaufnahme ausgesetzt waren, beeinflußt wird (Tabelle 4 und Figur 6). Bringt man nämlich bei 25° C im Dunkeln aufgezogene Gurkenkeimlinge mehrere Stunden auf höhere Temperaturen (zirka 40° C) und untersucht man dann in der bekannten Weise das Verhalten der Hypokotyle nach Behandlung mit IES, so zeigt sich, daß der Umschlag der geotropischen Reaktion schon bei wesentlich schwächeren IES-Konzentrationen eintritt als bei nicht erwärmten Kontrollpflanzen. Erwärmung auf bloß etwa 35° C erzeugt diese Wirkung noch nicht, wie ein Vergleich von Figur 7 mit Figur 8 zeigt. Abkühlung unter die Aufzuchttemperatur hat hingegen eine Erhöhung der Umschlagskonzentration zur Folge. Anders verhalten sich Keimpflanzen, die während der Temperaturbehandlung zugleich belichtet werden. Bei diesen bleibt die Umschlagskonzentration zwischen 13 und 25° C konstant, nimmt

Tabelle 4

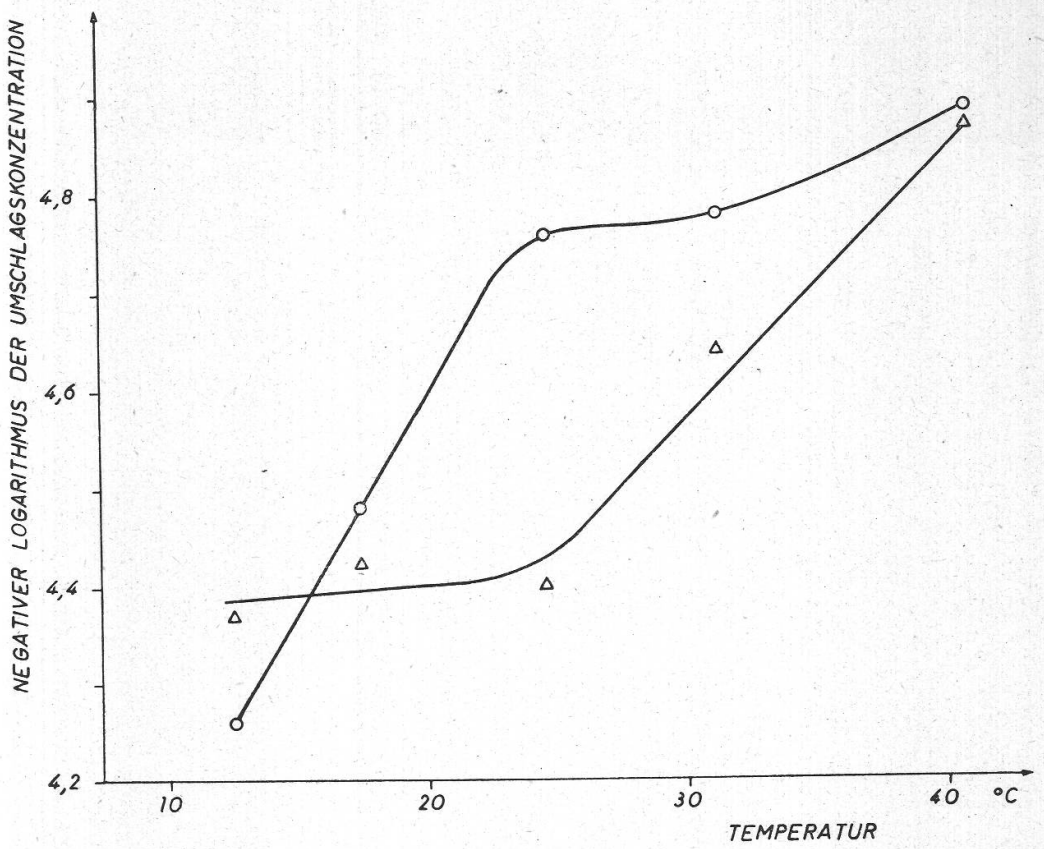
Abhängigkeit der Umschlagskonzentration von der Temperatur während der Belichtung
Belichtungsdauer: 6 Stunden. Beleuchtungsstärke: 80 Lux. IES-Lösungen nicht gepuffert

c_L = Umschlagskonzentration der belichteten Pflanzen
c_D = Umschlagskonzentration der Dunkelkontrollen

Vers.-Nr.	Temp. ° C	$-\log c_L$	$-\log c_D$	$\log c_L/c_D$
207	13	4,49	4,42	— 0,07
208	14	4,14	4,11	— 0,03
209	13	4,30	4,22	— 0,08
211	11	4,43	4,20	— 0,13
222	13	4,43	4,32	— 0,11
Mittel:	12,5	4,37	4,26	— 0,11
215	17	4,13	4,42	0,29
216	17	4,71	4,73	0,02
218	16,5	4,79	4,60	— 0,19
221	19	4,06	4,20	0,14
Mittel:	17,4	4,42	4,48	0,06
195	25	4,61	4,77	0,16
198	22	4,72	4,74	0,02
199	25	4,33	4,59	0,26
201	25	4,50	4,66	0,16
204	25	4,10	4,97	0,87
225	23	4,35	4,86	0,51
231	24–26	4,36	4,85	0,49
232	24–26	4,33	4,80	0,47
235	25–26	4,18	4,76	0,58
237	25	4,64	4,73	0,09
239	25	4,25	4,72	0,47
Mittel:	24,6	4,40	4,76	0,37
241	31–32	4,65	4,55	— 0,10
242	32	4,61	4,89	0,28
243	28–31	4,62	4,72	0,10
244	32	4,66	4,97	0,31
Mittel:	31,2	4,64	4,78	0,15
227	42	5,10	5,12	0,02
228	39–40	4,42	4,84	0,42
229	40–41	4,75	4,65	— 0,10
236	40–43	5,03	5,07	0,04
238	40–41	5,05	4,76	— 0,29
Mittel:	40,8	4,87	4,89	0,02

bei höheren Temperaturen rasch zu, um bei 40° C ungefähr denselben Wert wie die entsprechend erwärmten Dunkelkontrollen anzunehmen.

Es wäre nun naheliegend, die eben beschriebenen Änderungen der Umschlagskonzentration als Empfindlichkeitsveränderungen zu interpretieren. Ergebnisse, über die im folgenden Abschnitt berichtet wird, weisen aber darauf hin, daß durch die Temperaturbehandlung auch die Permeabilitätsverhältnisse wesentlich verändert werden. Es ist

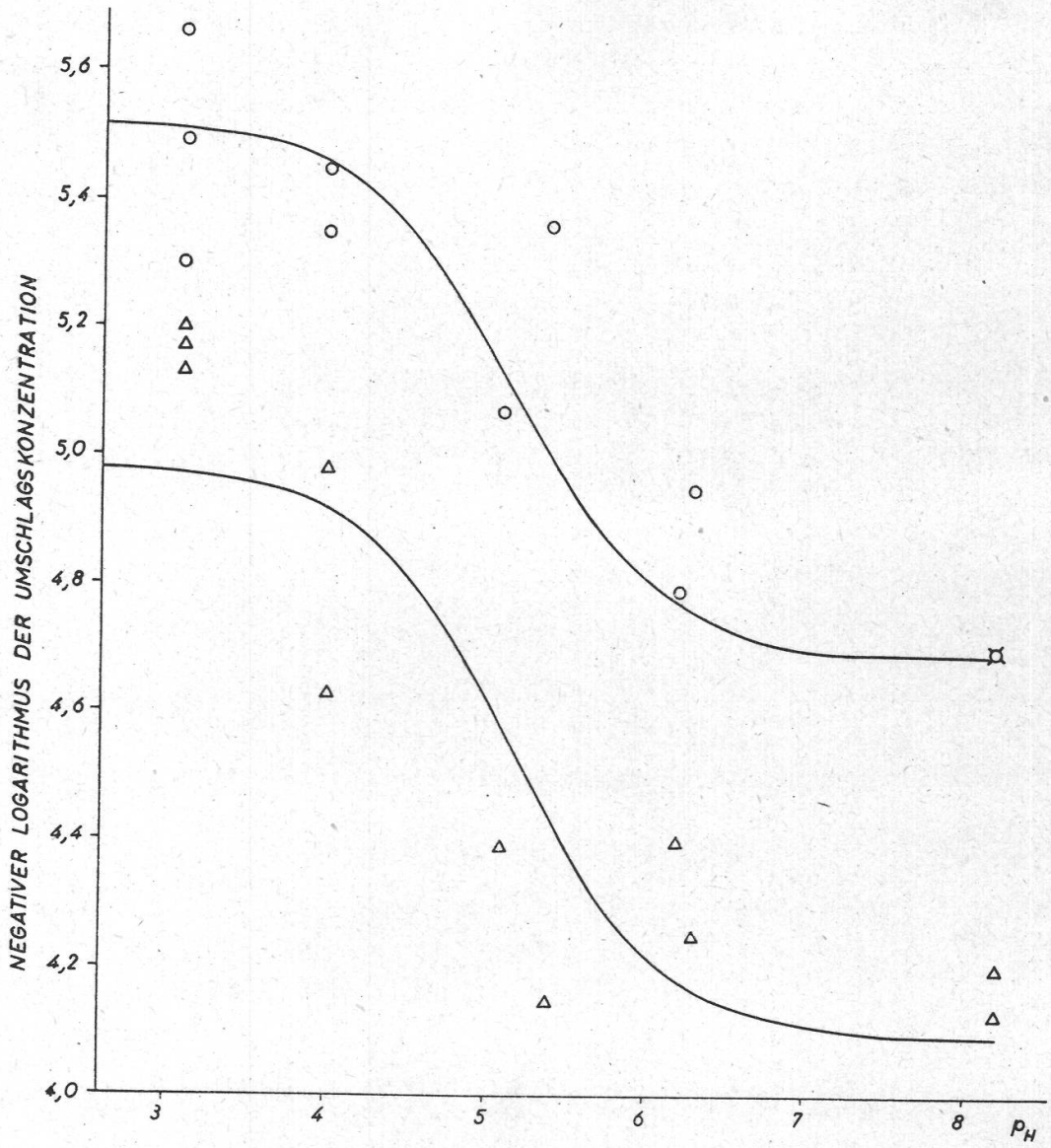


Figur 6
Abhängigkeit der Umschlagskonzentration von der während der Belichtung herrschenden Temperatur.
Dauer der Belichtung: 6 Stunden.
Beleuchtungsstärke: 80 Lux.
○——○ unbelichtet △——△ belichtet

infolgedessen noch nicht möglich, anzugeben, wie weit die erwähnten Veränderungen der Umschlagskonzentration auf Empfindlichkeitsveränderungen und wie weit sie auf Permeabilitätsänderungen zurückzuführen sind.

6. Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration der Wuchsstofflösungen

Einen weiteren Einblick geben uns Versuche, in denen die Wasserstoffionenkonzentration der IES-Lösungen mit Hilfe von Natronlauge-



Figur 7

Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration der Indol-3-Essigsäurelösungen auf die Umschlagskonzentration.

Temperatur während der Belichtung: 25° C.

Dauer der Belichtung: 6 Stunden.

Beleuchtungsstärke: 80 Lux.

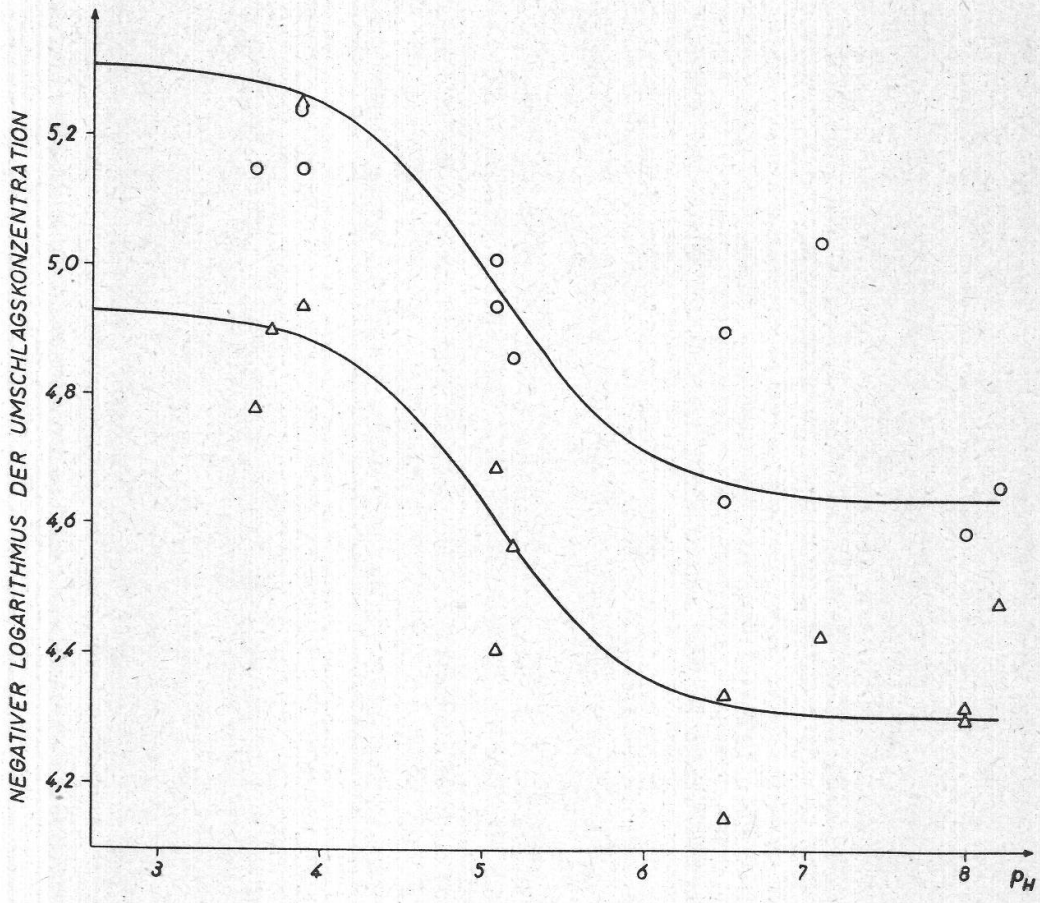
○ unbelichtet △ belichtet

Die Punkte stellen die experimentellen Werte dar; die Kurven wurden auf Grund der Annahme berechnet, daß die Moleküle schneller eindringen als die Ionen und daß die Wasserstoffionenkonzentration einzig dadurch die Versuche beeinflußt, daß sie den Dissoziationsgrad der Indolylessigsäure bestimmt

Zitronensäure-Puffern variiert wurde. Figuren 7 und 8 geben die Resultate dieser Versuche wieder. Es zeigt sich, daß saure IES-Lösungen viel wirksamer sind als alkalische. Ein ähnliches Verhalten kann bei vielen schwachen Säuren beobachtet werden und beruht darauf, daß Moleküle rascher eindringen können als Ionen und daß in sauren Lösungen diese

Säuren wenig dissoziiert sind. Albaum, Kaiser und Nestler (1937) konnten zeigen, daß diese allgemeine Gesetzmäßigkeit auch für das Eindringen von IES in *Nitella*-Zellen gilt. Es soll deshalb geprüft werden, ob auch im vorliegenden Falle die Abhängigkeit der Wirksamkeit vom *p*H nur eine Folge der Veränderung des Dissoziationsgrades ist.

Wenn man annimmt, daß die IES-Moleküle v mal schneller eindringen als die Ionen, kann man für die Abhängigkeit der aufgenom-



Figur 8
Wie Figur 7, doch Temperatur während der Belichtung 35° C

menen Menge IES (A) vom Dissoziationsgrad q und der Konzentration c der IES folgende Beziehung schreiben:

$$k \cdot A = (q + [1 - q]\, v)\, c \qquad (1)$$

da nach Sutter (1944, S. 226) A proportional c ist. k ist ein Proportionalitätsfaktor, welcher konstant ist, wenn die Wasserstoffionenkonzentration nicht noch in anderer Weise die Versuche beeinflußt. q kann nach dem Massenwirkungsgesetz aus dem *p*H der Lösung berechnet werden:

$$q = \frac{K}{K + [H^{\cdot}]} = \frac{1}{1 + 10^{pK-pH}} \qquad (2)$$

(K = Säuredissoziationskonstante, $p_K = -\log_{10} K$)

p_K beträgt für die hier verwendeten hohen Verdünnungen der IES etwa 4,7 (Albaum und Kaiser, 1937 [1]).

Zur Erreichung des Umschlags der geotropischen Reaktion muß nun eine ganz bestimmte Menge Wuchsstoff, welche mit A_U bezeichnet werden soll, aufgenommen werden. Damit gerade diese Menge innerhalb der konstanten Aufnahmezeit aufgenommen wird, ist bei jedem pH eine bestimmte IES-Konzentration c_U notwendig. Durch Umformung der Gleichung 1 erhält man folgende Beziehung:

$$q \cdot c_U = \frac{k \cdot A_U}{1 - v} + \frac{v}{v - 1} c_U \qquad (3)$$

d. h. wenn für die verschiedenen Umschlagskonzentrationen, welche verschiedenen Wasserstoffionenkonzentrationen entsprechen, die Konzentration der IES-Ionen ($q \cdot c_U$) als Ordinate und die Gesamtkonzentration der IES (c_U) als Abszisse aufgetragen wird, so muß eine Gerade entstehen. In Wirklichkeit werden die einzelnen Punkte aber wegen der unvermeidlichen Streuung der Resultate von der Geraden etwas abweichen, doch kann die wahrscheinlichste Lage der Geraden mit Hilfe des Regressionskoeffizienten berechnet werden (Fisher, §§ 25 und 26). Streng genommen ist zwar dieses Vorgehen nicht korrekt, weil sowohl $q \cdot c_U$ als auch c_U nicht genau bestimmt sind, bei der Berechnung der Regressionskoeffizienten aber angenommen wird, nur *eine* der Variablen sei der Streuung unterworfen. Da aber der Korrelationskoeffizient in diesem Falle nahe bei 1 liegt, kann der gemachte Fehler vernachlässigt werden.

Aus den Regressionsgeraden lassen sich umgekehrt wieder Kurven berechnen, welche den wahrscheinlichsten Verlauf der Abhängigkeit der Umschlagskonzentration vom pH der IES-Lösung darstellen, unter der Voraussetzung, daß die bei der Berechnung gemachten Annahmen richtig sind. In Figuren 7 und 8 sind diese Kurven eingezeichnet, die Übereinstimmung mit den experimentell bestimmten Punkten ist befriedigend. Die Versuchsresultate stimmen also mit der Hypothese überein, daß die größere Wirksamkeit der sauren IES-Lösungen durch die Veränderung der Dissoziation der IES verursacht wird. So weit geben also die Versuche nichts weiteres als eine Bestätigung von längst

[1] Aus Titrationskurven, welche Frl. Uehlinger im hiesigen botanischen Institut aufgenommen hat, geht hervor, daß die IES bei 20° C und bei 3° C denselben p_K-Wert besitzt.

bekannten Gesetzmäßigkeiten. Aus den Koeffizienten der Regressionsgeraden kann aber die Größe v berechnet werden, welche angibt, wievielmal schneller die Moleküle im Vergleich mit den Ionen aufgenommen werden (Tabelle 5).

Tabelle 5

Verhältnis der Aufnahmegeschwindigkeit der Moleküle zur Aufnahmegeschwindigkeit der Ionen von IES

Temperatur bei der Belichtung	25° C	35° C
Belichtete Pflanzen	7,7	4,2
Dunkelkontrollen	6,6	4,6

Die Belichtung hat also kaum einen Einfluß auf dieses Verhältnis (die gefundenen Unterschiede dürfen nicht als signifikant betrachtet werden), hingegen scheint es, daß nach Erhöhung der Temperatur der Anteil der aufgenommenen Ionen größer sei. Diese Erscheinung könnte auf einer Änderung der Permeabilitätsverhältnisse beruhen. Da die Wuchsstoffaufnahme immer bei derselben niedrigen Temperatur durchgeführt wurde, muß es sich dabei um eine *Nachwirkung* der vor der Aufnahme auf die Pflanze einwirkenden Temperatur handeln. Wartiovaara (1942) konnte zwar bei seinen sehr sorgfältigen Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf die Permeabilität keine solche Nachwirkung feststellen. Allerdings hat dieser Forscher sich eines ganz andern Versuchsobjektes bedient (ausgewachsener Zellen von *Tolypellopsis stelligera,* einer Characee) und nur die Permeabilität von Nichtelektrolyten bestimmt. Man könnte sich auch denken, daß die Änderung des Verhältnisses der aufgenommenen Ionen und Moleküle nicht eine Folge veränderter Permeabilitätsverhältnisse ist, sondern durch eine Beeinflussung der Wanderungsgeschwindigkeit in den Zellwänden bedingt ist (etwa durch Änderung des Ladungszustandes der Wände oder durch Änderung der Menge eingelagerter lipophiler Stoffe). Untersuchungen mit fluoreszierenden Substanzen haben ja gezeigt, daß manche Stoffe unter Umgehung der Protoplasten in den Zellmembranen wandern können (Strugger, 1940).

Natürlich müssen die Resultate von Tabelle 5 noch durch direkte Bestimmungen der aufgenommenen IES-Mengen bestätigt werden. Dies ist besonders deshalb wichtig, weil erst dann die in Figur 6 dargestellte Beziehung zwischen Temperatur und Umschlagskonzentration richtig interpretiert werden kann. Leider war es im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht mehr möglich, auch diese Messungen durchzuführen.

7. Einfluß des Alters der Keimlinge

In Tabelle 6 sind die Resultate einiger Versuche über den Einfluß des Entwicklungszustandes der Keimpflanzen auf die Umschlagskonzentration wiedergegeben. Als Maß für den Entwicklungszustand wurde die Länge der Keimlinge verwendet.

Wie die Angaben dieser Tabelle zeigen, nimmt die Umschlagskonzentration im Laufe der Entwicklung ab, und zwar ist die Abnahme zwischen 3 bis 4 cm und 5 bis 6 cm langen Pflanzen bedeutend, zwischen 5 bis 6 cm langen und 8 cm langen Keimlingen hingegen kann kein signifikanter Unterschied mehr festgestellt werden.

Tabelle 6

Abhängigkeit der Umschlagskonzentration (c_U) von der Länge der Keimlinge (Dunkelversuche)

Länge der Pflanzen vor dem Abschneiden					
3–4 cm		5–6 cm		ca. 8 cm	
Vers.-Nr.	$-\log c_U$	Vers.-Nr.	$-\log c_U$	Vers.-Nr.	$-\log c_U$
127	4,55	130	4,98	131	4,80
128	4,63	132	4,80	136	4,94
129	4,38	140	4,99	137	4,93
138	4,70	141	4,68	144	5,01
142	4,51	143	4,86		
		145	4,95		
		146	4,97		
		148	4,90		
Mittel:	4,56		4,89		4,92
$\sqrt{\frac{s^2}{n}}$	0,06		0,04		0,04

$\sqrt{\frac{s^2}{n}}$ = Mittlere Abweichung des Mittelwertes.

Wenn junge und ältere Hypokotyle gleich viel IES aufnehmen, so kann aus den Resultaten von Tabelle 6 geschlossen werden, daß die Wuchsstoffempfindlichkeit in den ersten Phasen der Keimung zunimmt. Es liegen allerdings noch keine Bestimmungen der Aufnahme von IES durch jüngere und ältere Hypokotyle vor. Hingegen hat Sutter (1944, S. 232—234) nachgewiesen, daß jüngere (wachsende) und ältere (ausgewachsene) Zonen desselben Hypokotyls gleich viel IES aufnehmen. Es ist infolgedessen ziemlich wahrscheinlich, daß auch jüngere und ältere Hypokotyle gleich viel IES aufnehmen und daß also tatsächlich die Wuchsstoffempfindlickeit während der ersten Keimungstage zunimmt.

Die Pflanzen der Hauptversuche hatten bei Beginn der Belichtung eine Länge von 5 bis 7 cm, am Schlusse der Belichtung waren sie gewöhnlich etwa 8 bis 10 cm lang. Wie Tabelle 6 zeigt, bleibt während dieser Entwicklungsphase die Umschlagskonzentration der Dunkelkontrollen konstant. Die Wirkung des Lichts muß also auf einer *Änderung* des physiologischen Zustandes der Hypokotyle beruhen und nicht auf der *Blockierung* eines normalerweise im Dunkeln fortschreitenden Vorganges.

Quantitative Bestimmung der aufgenommenen Mengen IES

Die bisherigen Ergebnisse können verschieden interpretiert werden. Die nächstliegende Erklärung ist die, daß die Wuchsstoff*empfindlichkeit* durch die Belichtung vermindert wird. Die beschriebenen Erscheinungen könnten jedoch auch durch eine Veränderung der *Permeabilität* für IES hervorgerufen worden sein. Änderungen der Permeabilität durch Belichtung sind schon wiederholt beschrieben worden (zum Beispiel Järvenkylä, 1937; Lepeschkin, 1909 und 1930; Tröndle, 1918), allerdings scheint im allgemeinen die Permeabilität durch das Licht erhöht zu werden, während sie in unserem Falle erniedrigt sein müßte. Die Frage kann entschieden werden durch die quantitative Bestimmung der von belichteten und unbelichteten Stengelstücken aufgenommenen IES.

1. Kolorimetrische Bestimmung des IES

Zur genauen quantitativen Bestimmung der IES kommen eigentlich nur kolorimetrische Methoden in Frage, da biologische Testmethoden viel zu ungenau sind und andere genügend empfindliche Reaktionen auf IES nicht bekannt sind. In der Literatur sind verschiedene geeignete Farbreaktionen beschrieben worden (Albaum, Kaiser und Nestler, 1937; Mitchell und Brunstetter, 1939; Salkowski, 1885; Sutter, 1944; Winkler und Petersen, 1935). Von diesen wählte ich die Reaktion mit Eisenchlorid und Salzsäure (Salkowski). Sie hat folgende Vorteile: 1. Die Farbreaktion wird durch die Bestandteile einer normalen Nährlösung nicht gestört. 2. Die Farbintensität ist verhältnismäßig hoch. 3. Die Ausführung der Bestimmung ist sehr einfach.

Die in der Literatur angegebenen Vorschriften zur Ausführung dieser Reaktion haben sich für meine Zwecke als ungeeignet erwiesen. Albaum, Kaiser und Nestler bestimmten die IES in verhältnismäßig hohen Konzentrationen, das von ihnen angegebene Reagens ist für geringere IES-Konzentrationen viel zu konzentriert. Die von Mitchell und Brunstetter an Stelle der Salzsäure empfohlene konzentrierte Schwefelsäure gibt weniger haltbare Färbungen, zudem ist die beim Mischen mit den wässerigen IES-Lösungen kaum zu ver-

meidende Erwärmung nur schwer zu kontrollieren, verschieden starke Erwärmung gibt aber verschiedene Farbintensitäten; schließlich ist konzentrierte Schwefelsäure nur schwer genau abzumessen. Es war infolgedessen nötig, die Reaktion genau zu studieren, um eine geeignete Arbeitsvorschrift zu finden.

Dabei ergaben sich folgende Eigenschaften dieser Reaktion: Es gibt sowohl eine bestimmte Salzsäurekonzentration als auch eine bestimmte Eisenchloridkonzentration, bei welcher die Farbintensität ein Maximum besitzt. Es ist aber nicht vorteilhaft, die Bestimmung bei diesen Konzentrationen auszuführen, weil bei geringeren Konzentrationen der Reagentien die Streuung kleiner ist und infolgedessen die Genauigkeit der Messungen trotz geringerer Farbintensität größer wird. Die Farbreaktion wird bei höheren Temperaturen stark beschleunigt (bei 100° C tritt sie fast momentan ein), auch erhält man höhere Farbintensitäten als bei Zimmertemperatur. Die Anwendung zu hoher Temperaturen (über 50° C) ist jedoch nicht günstig, weil dann der Farbstoff nach Überschreiten der maximalen Farbintensität zerstört wird, und zwar um so rascher, je höher die Temperatur ist. Bei Zimmertemperatur ist der Farbstoff im Dunkeln monatelang haltbar. Am Licht (zerstreutes Tageslicht) wird er schon innerhalb weniger Stunden zerstört. Die kurze Belichtung während des Photometrierens hat aber noch keine merkliche Abnahme der Farbintensität zur Folge.

Die Farbreaktion wird von den meisten untersuchten Stoffen nicht beeinflußt. Reduzierende Substanzen (Natriumsulfit, Ascorbinsäure) zerstören den Farbstoff; Tannin stört die Reaktion ebenfalls. Alkohole steigern die Farbintensität, ohne im übrigen die Reaktion zu stören, und zwar nimmt die Wirkung in folgender Reihenfolge zu: Methanol, Aethanol, Isopropanol, Isobutanol. Bei der Bestimmung sehr niedriger IES-Konzentrationen wird deshalb mit Vorteil 1 cm^3 Isobutanol zum unten angegebenen Bestimmungsgemisch zugefügt.

Der Farbstoff besitzt bei etwa 520 mμ ein Absorptionsmaximum, bei größeren Wellenlängen nimmt die Absorption des Lichts rasch ab und ist über 600 mμ nur noch ganz gering.

Die Abhängigkeit der Farbintensität (Extinktion) von der IES-Konzentration ist innerhalb weiter Grenzen praktisch linear. Erst bei ganz geringen IES-Konzentrationen (unter 1 mg/l) ergibt sich eine Abweichung von der Linearität, indem die Abnahme der Extinktion für eine bestimmte Abnahme der Konzentration um so geringer wird, je geringer die Konzentration ist.

Auf Grund dieser Tatsachen wurde folgende Arbeitsvorschrift ausgearbeitet:

Zu 15 cm^3 Bestimmungslösung werden 1,5 cm^3 Reagens (siehe unten) zugesetzt, die Lösungen geschüttelt und 2 Stunden in den Wärmeschrank bei 35 bis 40° C gestellt. Dann läßt man im Dunkeln bei Zimmertemperatur abkühlen. Nach 1/2 bis 1 Stunde

kann die Farbintensität gemessen werden. Das Reagens besteht aus 100 cm^3 konzentrierter Salzsäure ($d = 1{,}19$), 50 cm^3 Wasser und 0,5 cm^3 gesättigter wässeriger Eisenchloridlösung (Ferrichlorid). Zum Messen der Extinktion wurde das Stufenphotometer nach Pulfrich (C. Zeiß, Jena) verwendet, und zwar mit Filter S 53 (Filterschwerpunkt 530 mμ) und mit Mikroküvetten von 15 cm Schichtdicke. Bei jeder Bestimmung werden zwei Vergleichslösungen von bekanntem IES-Gehalt hergestellt, eine dieser Lösungen mit höherem, die zweite mit niedrigerem Gehalt an IES, als in der Versuchslösung vermutet wird. Die Konzentration der Versuchslösung wird dann durch Interpolation zwischen den Vergleichswerten berechnet, weil nämlich die Aufstellung einer Eichkurve nicht möglich ist, da die Farbreaktion von Versuch zu Versuch schwankt. Zur Erhöhung der Genauigkeit der Bestimmungen werden von jeder Lösung 2 bis 4 Proben untersucht.

Von den *Cucumis*-Hypokotylen werden Stoffe an die Lösungen abgegeben, welche die Farbintensität erhöhen, ähnlich, wie dies bei Alkoholzusatz der Fall ist. Leider bleibt diese Erscheinung auch bestehen, wenn allen Lösungen Isobutanol zugesetzt wird. Zur Bestimmung der IES-Konzentration von solchen Lösungen müssen daher Vergleichslösungen benützt werden, in welche vor der Zugabe der IES eine gleiche Menge Stengelstücke während derselben Zeit wie bei der Bestimmungslösung gelegt wurden.

2. Versuch zur direkten Bestimmung der aufgenommenen IES

Die Bestimmung der aufgenommenen IES kann prinzipiell auf zwei Wegen geschehen: 1. Extraktion des eingedrungenen Wuchsstoffs aus den Pflanzenteilen und Bestimmung im Extrakt. 2. Bestimmung der in der Außenlösung zurückgebliebenen IES und Berechnung der aufgenommenen Menge. Da jede dieser Methoden Vor- und Nachteile besitzt, habe ich beide ausprobiert. Die Extraktion wurde in Anlehnung an die Angaben von Boysen-Jensen (1937) ausgeführt. Die mit IES behandelten Stengelstücke wurden im Kühlschrank mit peroxydfreiem Äther extrahiert. Die Extraktion dauerte 44 Stunden, der Äther wurde zweimal gewechselt; er enthielt einen Zusatz von 1,2 cm^3 Eisessig pro Liter. Die Ätherextrakte wurden vereinigt, mit $n/20$ HCl gewaschen und dann dreimal mit 1 % K_2HPO_4 ausgeschüttelt. Dabei ging die IES vollständig in die Phosphatlösung und hätte nun nach der auf S. 526 angegebenen Vorschrift bestimmt werden können, nachdem der im Wasser gelöste Äther durch Kochen vertrieben worden war. Es zeigte sich aber, daß die nach Zugabe der Reagentien entstandene rote Farbe das charakteristische Maximum der Absorption bei 520 mμ nicht besaß. Die Farbreaktion muß also durch Begleitstoffe im Extrakt gestört worden sein. Extrakte aus Stengeln, welche nicht mit IES behandelt worden waren, ergaben überhaupt keine Rotfärbung.

Infolge dieser Umstände ist es nun zwar nicht möglich, die eingedrungene IES direkt quantitativ zu bestimmen. Immerhin kann folgendes festgestellt werden: 1. Es ist tatsächlich so viel IES in die Pflanze eingedrungen, als nötig ist, um mit der verwendeten Reaktion eine Rot-

färbung zu geben. 2. In unbehandelten Keimstengeln ist weniger IES vorhanden, als mit dieser Reaktion nachgewiesen werden kann.

Dies stellt eine Bestätigung der von Sutter (1944, S. 232) mit einer andern Methode (Tryptophanreaktion nach Adamkiewicz-Hopkins) erhaltenen Ergebnisse dar. Es sei dies besonders deshalb hervorgehoben, weil neuerdings behauptet wird, nach Behandlung mit IES lasse sich dieser Stoff nicht im pflanzlichen Gewebe nachweisen (Dettweiler, 1942; v. Guttenberg, 1949, S. 330). Eine Kritik der Arbeit Dettweilers wird später (S. 533) gegeben.

3. Vergleich der von belichteten und unbelichteten Stengeln aufgenommenen Mengen IES

Da es nicht gelungen ist, die aufgenommene IES direkt quantitativ zu bestimmen, muß diese Menge als Differenz zwischen der am Anfang und am Ende der Wuchsstoffaufnahme in der Außenlösung vorhandenen IES berechnet werden.

In Übereinstimmung mit den Ergebnissen von S. 519—523 haben Vorversuche gezeigt, daß aus sauren Lösungen mehr IES aufgenommen wird als aus neutralen. Aus letzteren wird innerhalb von zwei Stunden sogar nur so wenig IES aufgenommen, daß diese nicht mehr genau bestimmt werden kann. Da eine Verlängerung der Aufnahmezeit nicht ratsam ist, weil sonst die Ergebnisse nicht mehr mit den Versuchen zur Bestimmung der Umschlagskonzentration vergleichbar sind, konnten nur die aus sauren IES-Lösungen aufgenommenen Wuchsstoffmengen bestimmt werden. Dies ist aber kein Nachteil, da ja der Unterschied der Umschlagskonzentrationen von Licht- und Dunkelpflanzen erhalten bleibt, wenn die Hypokotyle in saure IES-Lösungen gelegt werden (Figuren 7 und 8). Die geringe Aufnahme aus neutralen IES-Lösungen erscheint zunächst erstaunlich, da ja Sutter (1944) ihre Lösungen nicht angesäuert hatte und doch selbst nach kürzeren Behandlungszeiten eine gut meßbare Abnahme der Konzentration dieser Lösungen erhielt. Sutter hat aber bei 24° C gearbeitet, während im vorliegenden Falle die IES-Lösungen mit Eiswasser gekühlt wurden. Es scheint also, daß der Temperaturkoeffizient für die Aufnahme von IES ziemlich hoch liegt, was nach den Befunden von Wartiovaara (1942) durchaus möglich ist; dieser Forscher hat nämlich nachgewiesen, daß für die Permeabilität recht hohe Temperaturkoeffizienten gefunden werden können, auch wenn man sich die Aufnahme als reinen Diffusionsvorgang vorstellen muß.

Die Bestimmung der von den Hypokotylen aufgenommenen IES-Mengen wurde folgendermaßen durchgeführt: Keimlinge von *Cucumis sativus* wurden fünf Stunden mit 90 Lux bei 25° C belichtet, während eine entsprechende Anzahl Keimlinge im Dunkeln gehalten wurden. Nach der Belichtung wurden die Hypokotyle dieser Keimlinge alle auf dieselbe Länge zugeschnitten (8 oder 10 cm). Sodann wurden sie zu je

20 Stück in abgewinkelte Reagensgläser (Burlet, 1942, S. 530) eingefüllt, welche in ihrem waagrecht liegenden unteren Teil 10 cm³ IES-Lösung resp. Vergleichslösung enthielten (je zwei Gläser mit IES für belichtete und unbelichtete Hypokotyle sowie zwei Gläser mit Vergleichslösung, in welche belichtete und unbelichtete Stengel gemischt eingefüllt wurden). Die IES-Lösung wurde folgendermaßen hergestellt: 25 cm³ IES-Stammlösung (50 mg IES/l, für jeden Versuch frisch hergestellt) und 20 cm³ Pufferlösung (1 g Zitronensäure + 0,05 g saures Natriumzitrat in 200 cm³ Lösung) wurden mit Leitungswasser auf 100 cm³ aufgefüllt. In den Vergleichslösungen fehlte die IES, im übrigen war die Zusammensetzung dieselbe. Die Lösungen hatten einen *p*H-Wert zwischen 2,9 und 3,2 [1]. Während der Wuchsstoffaufnahme wurden sie mit einer Mischung von Eis und Wasser gekühlt und mit einer geeigneten Einrichtung geschüttelt. Die Aufnahme dauerte zwei Stunden und fand in einem dunkeln Raum statt. Nach Beendigung der Wuchsstoffeinwirkung wurden die Lösungen von den Stengeln abgegossen und die Reagensgläser dreimal mit Leitungswasser nachgespült. Darauf wurden Lösungen und Spülwasser aus den beiden zusammengehörenden Reagensgläsern filtriert und in einem 100 cm³ fassenden Maßkolben vereinigt. Das Filtrierpapier wurde gründlich mit Wasser gespült, dann wurde mit Leitungswasser bis zur Marke aufgefüllt. Die Vergleichslösung wurde entsprechend behandelt, sie wurde aber zu gleichen Teilen auf zwei kleinere Maßkolben verteilt, vor dem Auffüllen bis zur Marke wurden passende Mengen IES zugesetzt (vgl. S. 527). Die Bestimmung der IES geschah nach der bereits angegebenen Arbeitsvorschrift. Die Resultate dieser Versuche sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt:

Tabelle 7

Wuchsstoffaufnahme belichteter und unbelichteter Hypokotyle
Belichtung: 5 Stunden, 90 Lux, 25° C. Aufnahme: 2 Stunden, 0° C

Vers.-Nr.	Von 40 Stengelstücken aufgenommene IES in γ		Länge	Gesamtvolumen
	belichtet	unbelichtet	der Stengelstücke	
466	8,9	7,6	8 cm	7,0 cm³
471	8,4	11,0	10 cm	8,8 cm³
472	12,6	12,6	10 cm	8,8 cm³
Mittel:	10,0	10,4		

[1] Die Wuchsstofflösungen enthalten also 12,5 mg IES/l (—log $c = 4{,}9$), dies entspricht etwa der Umschlagskonzentration der belichteten Keimstengel bei *p*H = 3 (vgl. Figur 7). Bei 2—3° C werden so stark saure Lösungen ohne weiteres vertragen, Hypokotyle, welche 2 Stunden in Pufferlösungen ohne IES eingelegt werden, wachsen nachher mit der gleichen Geschwindigkeit weiter, gleichgültig, ob die Puffer einen *p*H-Wert von 3 oder 7 gehabt haben. Bei Zimmertemperatur hingegen wirken Lösungen mit *p*H = 3 stark toxisch.

Wenn die durch das Licht hervorgerufene Erhöhung der Umschlagskonzentration eine Folge von Permeabilitätsänderungen wäre, so müßten unbelichtete Stengel etwa dreimal soviel IES aufnehmen wie die belichteten. Dies ist offensichtlich nicht der Fall. *Die Wirkung des Lichts muß also auf einer Änderung der Wuchsstoffempfindlichkeit beruhen*[1].

Gegen diese Beweisführung können einige Einwände erhoben werden:

1. Es könnte sein, daß die belichteten Stengelstücke Stoffe an die IES-Lösungen abgeben, welche einen Teil der IES zerstören. Es würde dann scheinbar eine beträchtliche Menge IES aufgenommen, während die wirklich aufgenommene Menge viel kleiner ist. Läßt man jedoch belichtete Stengelstücke während mehrerer Stunden in einer sauren Pufferlösung liegen und gibt man nach dem Abfiltrieren zu dieser Lösung eine bekannte Menge IES, so kann kolorimetrisch kein Unterschied zwischen solchen Lösungen, in welchen sich diese Menge IES schon seit 4 Stunden befunden hat, und solchen, in welche die IES erst unmittelbar vor der Bestimmung zugesetzt wurde, nachgewiesen werden.

2. Wie bereits erwähnt, werden von den Hypokotylen Stoffe in die Lösungen abgegeben, welche die Farbintensität steigern. Die Menge dieser Stoffe könnte allenfalls bei belichteten und bei unbelichteten Stengeln verschieden sein, wodurch die Bestimmung der aufgenommenen IES-Menge ebenfalls falsch würde. Vergleichslösungen, in denen belichtete, und solche, in denen unbelichtete Stengel gelegen hatten, geben aber mit einer bestimmten Menge nachträglich zugesetzter IES die gleiche Farbintensität.

3. Schließlich könnten mit Wuchsstoff behandelte Stengel nicht gleich viel solcher Stoffe abgeben wie unbehandelte. Koningsberger (1947) nimmt ja neuerdings an, daß die Wirkung der Streckungswuchsstoffe auf einer Permeabilitätsänderung beruhe. Dies würde bedeuten, daß die Farbintensität der Vergleichslösungen falsch wäre. Wenn man die IES durch eine entsprechende Menge α-Naphtylessigsäure ersetzt, gibt diese Lösung allein mit Eisenchlorid und Salzsäure keine Farbreaktion. α-Naphtylessigsäure hat aber, soviel wir heute wissen, dieselben physiologischen Wirkungen wie IES. Man kann also Stengelstücke für eine bestimmte Zeit in diese Lösung legen, dann eine bekannte Menge IES zusetzen und letztere kolorimetrisch bestimmen. Vergleicht man die erhaltene Farbintensität mit der von Vergleichslösungen ohne α-Naphtylessigsäure, so erhält man beide Male denselben Wert. Macht man diesen Versuch mit belichteten und unbelichteten Stengelstücken, so erhält man ebenfalls gleiche Farbintensitäten.

Schlußbetrachtungen

Die vorliegende Untersuchung ist von der Arbeitshypothese ausgegangen, daß die Hemmung des Streckungswachstums durch das Licht von einer Verminderung der Wuchsstoffempfindlichkeit herrührt. Eine solche Empfindlichkeitsänderung konnte wirklich nachgewiesen werden; es muß nun aber noch untersucht werden, ob diese tatsächlich

[1] Es soll damit nicht behauptet werden, daß das Licht überhaupt keinen Einfluß auf die Permeabilität habe. Wesentlich ist aber, daß dieser Einfluß im vorliegenden Fall nur klein sein kann und nicht als Ursache der Veränderung der Umschlagskonzentration in Frage kommt.

als Ursache für die Wachstumshemmung in Frage kommt. Dies ist aus zwei Gründen notwendig:

1. Zum Nachweis der Empfindlichkeitsänderung wurde eine spezielle Reaktion verwendet, welche erst bei hohen Wuchsstoffdosen auftritt. Es ist nicht selbstverständlich, daß sich die so gefundenen Änderungen der Empfindlichkeit bei den normalerweise in der Pflanze herrschenden Bedingungen in gleicher Weise auswirken.
2. Die Änderung der Wuchsstoffempfindlichkeit könnte auch nur eine ganz untergeordnete Rolle bei der Regulation der Wachstumsgeschwindigkeit spielen, da ja das Wachstum von sehr vielen verschiedenen Faktoren abhängt.

Diese Fragen können durch einen Vergleich zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Wuchsstoffempfindlichkeit abgeklärt werden. In Anbetracht der Kompliziertheit der Wachstumsvorgänge wären dazu eingehende Untersuchungen über die Photowachstumsreaktionen nach verschieden langen Belichtungen mit verschiedenen Beleuchtungsstärken notwendig. Dies konnte im Rahmen dieser Arbeit nicht ausgeführt werden; ich muß mich daher darauf beschränken, nur einige ganz grobe Messungen mitzuteilen. Für diese Messungen wurden die Stengel mit Marken versehen (Ruß in Paraffinöl), welche die Wachstumszone einschlossen (eine Marke in der hakigen Krümmung der Hypokotylspitze, die zweite 3 cm weiter unten). Die Länge der markierten Zonen wurde mit einem in Millimeter geteilten Maßstab gemessen.

In Tabelle 8 ist das Ergebnis eines Versuchs mit Dauerlicht von verschiedener Beleuchtungsstärke dargestellt. Der Wachstumsverlauf stimmt nur in sehr groben Zügen mit der Veränderung der Wuchsstoffempfindlichkeit überein, wie sie in Figur 1 dargestellt wurde. Während nämlich die Wuchsstoffempfindlichkeit nach einer gewissen Belichtungszeit konstant bleibt, nimmt die Wachstumshemmung wenigstens bei Beleuchtungsstärken von 26 Lux und 100 Lux nach Erreichung eines Maximums wieder ab. Vielleicht wird die Wirkung der niedrigen Wuchsstoffempfindlichkeit durch eine erhöhte Wuchsstoffproduktion

Tabelle 8

Zuwachs von *Cucumis*-Keimlingen bei verschiedenen Beleuchtungsstärken in Millimetern pro Zeitintervall (Mittel aus 8—14 Keimlingen). Temperatur: 24—26° C

Zeitintervall in Std. seit Beginn der Belichtung	Beleuchtungsstärke in Lux			
	0	6	26	100
0–2	1,15	0,96	0,82	0,54
2–4	1,16	0,86	0,97	0,42
4–6	1,19	0,90	0,53	0,50
6–8	—	0,46	0,68	0,72

kompensiert. Ob die übrigen Unterschiede zwischen dem Verhalten der Wuchsstoffempfindlichkeit und der Wachstumshemmung wirklich reell sind, kann erst eine genauere Untersuchung zeigen.

Bei den Versuchen, welche in Tabelle 4 zusammengestellt sind (Abhängigkeit der Umschlagskonzentration von der Temperatur während der Belichtung), wurden zugleich auch Wachstumsmessungen ausgeführt (Tabelle 9). Die angegebenen Werte stellen das Mittel aus mindestens 30 Messungen dar. Die Hemmung wurde nach der Formel

$$\text{Hemmung} = \frac{D - L}{D} \cdot 100\,\% \qquad \text{berechnet.}$$

(D = Zuwachs der Dunkelpflanzen, L = Zuwachs der Lichtpflanzen)

Tabelle 9

Zuwachsgeschwindigkeit (mm/h) in Abhängigkeit von Temperatur und Belichtung
1. Versuchsphase (6 Stunden): Wachstum bei der angegebenen Temperatur, «Lichtpfl.» im Licht (80 Lux), «Dunkelpfl.» im Dunkeln
2. Versuchsphase (4 Stunden): Alle Pflanzen im Dunkeln bei 25° C

Temperatur	1. Versuchsphase			2. Versuchsphase		
	Zuwachsgeschwindigkeit			Zuwachsgeschwindigkeit		
	Lichtpfl.	Dunkelpfl.	Hemmung	Lichtpfl.	Dunkelpfl.	Hemmung
11–13° C	0,20	0,37	44 %	0,92	1,00	8 %
17–19° C	0,44	0,70	38 %	0,93	1,20	22 %
23–26° C	0,45	1,00	55 %	1,10	1,32	16 %
31–32° C	1,03	2,02	49 %	0,36	0,58	38 %
39–42° C	0,77	0,92	17 %	0,56	0,55	– 2 %

Es zeigt sich, daß bei den Temperaturen, bei welchen die Hemmung des Wachstums gut ausgeprägt ist, auch die Wuchsstoffempfindlichkeit vermindert wird. Wichtig ist, das bei 39 bis 42° C, wo keine Empfindlichkeitsverminderung nachzuweisen ist, auch das Wachstum nach der Belichtung nicht gehemmt ist.

Schließlich sei noch erwähnt, daß auch nach Belichtung mit orangerotem Licht (Neon) das Wachstum langsamer ist als bei Dunkelkontrollen, und zwar auch dann, wenn die Lichtintensität nur sehr gering war [1]. Durch dasselbe Licht wird ja auch die Wuchsstoffempfindlichkeit verringert.

Diese Angaben zeigen, daß *tatsächlich Parallelen zwischen der Wirkung des Lichts auf die Wuchsstoffempfindlichkeit und derjenigen auf das Wachstum bestehen.* Die auch vorhandenen Abweichungen

[1] Neuerdings wird auch von Parker et al. (1949) angegeben, daß langwelliges Licht (6000—7000 AE) das Streckungswachstum etiolierter *Pisum*-Keimlinge stark hemmt. Es deutet dies auf eine Beziehung zum Photoperiodismus hin (auch dort sind dieselben Wellenlängen stark wirksam).

weisen aber darauf hin, daß die Wuchsstoffempfindlichkeit nicht der *einzige* Faktor ist, welcher die Wachstumsgeschwindigkeit belichteter Pflanzen reguliert.

Man kann sich noch fragen, durch welche Prozesse denn die Veränderung der Wuchsstoffempfindlichkeit zustande kommt. Grundsätzlich kann entweder an eine Änderung der Molekülanordnung oder an eine Änderung der chemischen Zusammensetzung gedacht werden. Es bestehen zum Beispiel Indizien dafür, daß die Wuchsstoffempfindlichkeit vielleicht durch in der Pflanze gebildetes Äthylen reguliert werden kann. Oortwijn Botjes (1942) hat festgestellt, daß durch Äthylen die Umschlagskonzentration der geotropischen Reaktion von Erbsen und Tomaten erniedrigt wird. Verschiedene Untersuchungen (zum Beispiel Denny und Miller, 1935) machen es außerdem wahrscheinlich, daß Äthylen normalerweise in den Pflanzen gebildet wird. Schließlich ist es im Laufe meiner Untersuchung vorgekommen, daß die geotropische Reaktion eine Zeitlang in einem Raum geprüft wurde, dessen Luft durch Leuchtgas sowie durch Abgase der Heizung verunreinigt war. In diesem Raume konnte *kein* Unterschied zwischen der Reaktion belichteter und unbelichteter Stengel gefunden werden, die Unterschiede wurden aber sofort wieder beobachtet, sobald die Reaktion in einem andern, nicht verunreinigten Raum geprüft wurde. Dies kann so interpretiert werden, daß durch die Belichtung in den Stengeln Äthylen zerstört wird; wenn nun in der Luft Äthylen vorhanden ist (Leuchtgas und Verbrennungsgase enthalten ja bekanntlich diesen Stoff), kann dieser Verlust ersetzt werden, und belichtete Stengel reagieren wieder wie unbelichtete. Leider ist es mir technischer Schwierigkeiten wegen nicht gelungen, die Richtigkeit dieser Hypothese durch Versuche mit reinem Äthylen nachzuprüfen.

In der vorliegenden Arbeit wurde als Wuchsstoff ausschließlich IES verwendet. Es wird nun neuerdings behauptet, daß diese selbst gar kein Wuchsstoff sei, sondern nur indirekt auf das Wachstum wirke, indem sie die Pflanze zur Auxinausschüttung stimuliere (Dettweiler, 1942; v. Guttenberg und Büchsel, 1944). Diese Auffassung ist zwar weder einwandfrei bewiesen worden, noch stimmt sie gut mit den allgemeinen Erfahrungen über die Wirkung von IES auf wachsende Pflanzenorgane überein, doch kann sie auch nicht als eindeutig widerlegt gelten.

Dettweiler (1942) behauptet, daß es sich bei den in der Pflanze nach Behandlung mit IES vorhandenen Wuchsstoffen fast ausschließlich um Auxin handle. Zum Beweis untersuchte er die verschiedene Empfindlichkeit dieser Wuchsstoffe gegen Säuren und Laugen. Nach der Laugenbehandlung, welche Auxin zerstören soll, nicht aber IES, brachte er seinen Extrakt auf *p*H 8 und schüttelte dann mit Chloroform aus (Planta **33**, S. 260/261). Der Wuchsstoffgehalt des Chloroforms wurde darauf mit dem *Avena*-Test bestimmt. Wie man nun aber auf Grund der Dissoziationsverhältnisse erwarten und mit der Eisenchlorid-Salzsäure-Reaktion leicht nachweisen kann, geht

IES aus schwach alkalischen wässerigen Lösungen höchstens in Spuren in Chloroform über, die Hauptmenge bleibt in der wässerigen Phase zurück und wird infolgedessen durch die von Dettweiler angewandte Bestimmungsmethode gar nicht erfaßt.

Außerdem hat Dettweiler nicht berücksichtigt, daß beim *Avena*-Test von einer bestimmten Wuchsstoffmenge an die Krümmungswinkel wieder abnehmen und man daher nicht ohne weiteres aus kleineren Krümmungswinkeln auch auf kleinere Wuchsstoffmengen schließen darf. Auf S. 269 schreibt Dettweiler sogar, daß in einem Falle positive Krümmungswinkel auftraten, da die Wuchsstoffkonzentration der Extrakte zu hoch gewesen sei; die betreffenden Extrakte seien dann vor dem Testen 10mal verdünnt worden. Da aber mehr als 200fache Verdünnung notwendig ist, um aus dem Gebiet der beginnenden positiven Krümmungen zum Maximum der Krümmungswinkel zu gelangen (Went und Thimann, 1937, S. 48), ist sicher, daß Dettweiler mindestens einen Teil seiner Extrakte in überoptimalen Konzentrationen getestet hat. Da man nicht mehr feststellen kann, welche Extrakte unteroptimal und welche überoptimal waren, ist es unmöglich, quantitative Aussagen über die in den Extrakten vorhandenen Wuchsstoffmengen zu machen.

v. Guttenberg und Büchsel (1944) vergleichen die Wirkung von Agardiffusaten aus Koleoptilspitzen, welche natürlich eine Menge verschiedener Stoffe enthalten, mit der Wirkung der reinen IES; die Unterschiede der Wirkung werden ohne weitere Beweise einfach als Unterschiede zwischen der Wirkung des Auxins und der IES interpretiert.

Die Auffassung, daß die IES *nicht* auf dem Umweg über eine Auxinausschüttung auf das Wachstum einwirkt, wird besonders durch Versuche von van Overbeek (1936) sowie von Koningsberger und Verkaaik (1938) gestützt. Diese Forscher fanden übereinstimmend, daß die durch reines Auxin-a im *Avena*-Test hervorgerufene Krümmung erheblich vermindert wird, wenn man die Koleoptile während des Testens allseitig belichtet, daß hingegen die von IES ausgelöste Krümmung von der Belichtung unabhängig ist. Die Verminderung der Auxinkrümmung beruht offenbar auf der bekannten Inaktivierung des Auxin-a-Laktons durch das Licht. Würde die IES auf dem Umweg über eine Auxinausschüttung auf das Wachstum einwirken, so müßte auch dieses Auxin durch das Licht teilweise inaktiviert werden, es sei denn, daß unter dem Einfluß von IES nur das nicht lichtempfindliche Auxin-b ausgeschüttet wird, was nicht gerade wahrscheinlich sein dürfte.

In neuerer Zeit konnte IES wiederholt in Pflanzenorganen nachgewiesen werden (siehe Sammelreferat von van Overbeek, 1944). Sie muß infolgedessen als ein wachstumsregulierender Faktor betrachtet werden, der auch im normalen Leben der Pflanze eine Rolle spielt. Eine Veränderung der Empfindlichkeit gegenüber IES würde daher auch dann seine Bedeutung behalten, wenn es sich doch herausstellen sollte, daß dieser Stoff nur auf dem Umweg über Auxine auf das Wachstum einwirkt.

Es wurde in dieser Arbeit bisher stillschweigend angenommen, daß die bei der Umschlagskonzentration aufgenommene Wuchsstoffmenge groß sei im Vergleich mit der schon in den Hypokotylen vorhandenen. Leider bin ich nicht in der Lage, diese Annahme einwandfrei zu beweisen. Tatsächlich ist es schwer, Aussagen über die in der Pflanze normalerweise vorhandenen Wuchsstoffmengen zu machen. Die meistens verwendeten biologischen Testmethoden ergeben nur unzuverlässige Werte, besonders deshalb, weil die Resultate nicht nur von der

Wuchsstoffmenge abhängig sind, sondern auch von einer Reihe anderer Stoffe beeinflußt werden, zum Beispiel von sog. Hemmstoffen (siehe zum Beispiel Boysen Jensen, 1940; Larsen, 1947). Außerdem ist man bei Verwendung dieser Methoden nicht sicher, ob es gelungen ist, den Wuchsstoff vollständig zu extrahieren und ob nicht außerdem ein Teil des bestimmten Wuchsstoffes erst während der Extraktion aus Vorstufen gebildet wurde. Ich habe deshalb gar nicht versucht, den Wuchsstoffgehalt der *Cucumis*-Hypokotyle mittels biologischer Testmethoden zu bestimmen. Um doch wenigstens einen Anhaltspunkt zu erhalten, versuchte ich hingegen, festzustellen, wieviel IES den Stengeln geboten werden muß, damit ihr Wachstum 100 % gefördert wird. Wenn die Abhängigkeit der Zuwachsgeschwindigkeit vom Wuchsstoffgehalt linear wäre, müßte die dann aufgenommene Menge der schon in der Pflanze vorhandenen äquivalent sein. Da aber die Steigerung des Wachstums immer geringer wird, je höher die Wuchsstoffdosis wird, stellt diese Menge eher eine Abschätzung für die obere Schranke der in der Pflanze vorhandenen Wuchsstoffmenge dar. Entsprechende Messungen haben nun gezeigt, daß belichtete und unbelichtete Pflanzen mit ungefähr derselben Wuchsstoffkonzentration behandelt werden müssen, damit ein doppelt so großer Zuwachs erzielt wird wie zuvor. Diese Konzentration ist etwa $^1/_4$ der Umschlagskonzentration der Dunkelpflanzen und etwa $^1/_{15}$ bis $^1/_{20}$ der Umschlagskonzentration der Lichtpflanzen. Dies entspricht einer Aufnahme von etwa 0,1 γ IES pro Kubikzentimeter Hypokotyl. Wenn die oben gemachten Überlegungen richtig sind, ist tatsächlich der autochthone Wuchsstoffgehalt *beträchtlich kleiner* als die Wuchsstoffmenge, welche zum Umschlag der geotropischen Reaktion erforderlich ist.

Zusammenfassung

Experimentelle Ergebnisse

1. Legt man Hypokotyle von *Cucumis sativus* L. eine bestimmte Zeit in Lösungen mit verschiedenen Konzentrationen von β-Indolylessigsäure (IES), so reagieren die Stengel aus den niedrigen IES-Konzentrationen negativ geotropisch, diejenigen aus den hohen Konzentrationen hingegen positiv geotropisch. Dazwischen liegt die sogenannte Umschlagskonzentration; Stengel, welche mit dieser Konzentration behandelt worden sind, wachsen im Mittel waagrecht weiter.
2. Auf Grund dieser Tatsachen wurde eine Methode entwickelt, mit deren Hilfe die Umschlagskonzentration bestimmt werden kann.
3. Hypokotyle belichteter Gurkenkeimlinge haben eine höhere Umschlagskonzentration als solche unbelichteter Kontrollpflanzen.
4. Zur Erreichung dieser Wirkung ist eine bestimmte minimale Be-

lichtungszeit notwendig (zirka 1 bis $1^1/_2$ Stunde), bei längerer Belichtung strebt die Wirkung bald einem bestimmten Grenzwert zu.

5. Bei langen Belichtungszeiten genügen schon verhältnismäßig geringe Beleuchtungsstärken, um die volle Wirkung zu erzielen.
6. Neonlicht (langwellig) hat dieselbe Wirkung wie Quecksilberdampflicht (kurzwellig).
7. Werden dunkel gehaltene Gurkenkeimlinge während mehrerer Stunden auf höhere Temperaturen gebracht (zirka 40° C), so wird die Umschlagskonzentration erniedrigt, Abkühlung (10 bis 20° C) hingegen erhöht die Umschlagskonzentration.
8. Werden Gurkenkeimlinge bei verschiedenen Temperaturen belichtet, so bleibt die Umschlagskonzentration zwischen 13 und 25° C konstant, bei höheren Temperaturen nimmt sie rasch zu, um bei 40° C ungefähr denselben Wert wie bei entsprechend erwärmten Dunkelkontrollen anzunehmen.
9. Es wird eine kolorimetrische Methode zur quantitativen Bestimmung der IES auf Grund der von Salkowski angegebenen Farbreaktion mit Eisenchlorid und Salzsäure beschrieben.
10. Mit Hilfe dieser Methode läßt sich zeigen, daß belichtete und unbelichtete Hypokotyle von *Cucumis sativus* unter den in dieser Untersuchung angewendeten Bedingungen etwa gleich viel IES aufnehmen.
11. Veränderung von Umschlagskonzentration und Wachstumsgeschwindigkeit gehen bei Gurkenkeimlingen mehr oder weniger parallel.

Schlußfolgerungen

12. Aus diesen Resultaten wird der Schluß gezogen, daß durch die Belichtung die Empfindlichkeit der *Cucumis*-Hypokotyle für Wuchsstoff vermindert wird.
13. Diese Verminderung der Wuchsstoffempfindlichkeit ist wahrscheinlich einer der Faktoren, durch welche die vom Licht hervorgerufene Hemmung des Streckungswachstums zustande kommt. Abweichungen im Verhalten von Wuchsstoffempfindlichkeit und Streckungswachstum gegenüber Außenfaktoren deuten aber daraufhin, daß noch weitere, unbekannte Faktoren bei der Regulation des Streckungswachstums beteiligt sind.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Basel unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. M. Geiger-Huber durchgeführt. Ich möchte an dieser Stelle Herrn Prof. Geiger-Huber für die Überlassung der Mittel des Instituts sowie für seine wohlwollende Unterstützung herzlich danken.

Ein Teil der Resultate dieser Arbeit wurde der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel als Antwort auf eine Preisfrage vorgelegt und

von ihr mit einem Preis bedacht. Ich möchte der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät für die dadurch gewährte Unterstützung meiner Arbeit ebenfalls meinen Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis

Albaum, H. G., and Kaiser, S., 1937. The titration curves of 3-indole acetic, 3-indole propionic, and 3-indole butyric acids. Amer. Journ. Bot. **24,** 420—422.

— Kaiser, S., and Nestler, H. A., 1937. The relation of hydrogen-ion concentration to the penetration of 3-indole acetic acid into *Nitella* cells. Amer. Journ. Bot. **24,** 513—518.

Blaauw, A. H., 1915. Licht und Wachstum II. Ztschr. f. Botanik **7,** 465—532.

Boysen Jensen, P., 1937. Über eine Mikromethode zur quantitativen Bestimmung der Wuchsstoffe der A-Gruppe. Planta **26,** 584—594.

— 1940. Quantitative Bestimmung der beschleunigenden Streckungswuchsstoffe in der sauren Fraktion der Ätherextrakte aus höheren Pflanzen. Planta **31,** 653—669.

Bünning, E., 1937. *a)* Phototropismus und Carotinoide I. Phototropische Wirksamkeit von Strahlen verschiedener Wellenlänge und Strahlungsabsorption im Pigment bei *Pilobolus.* Planta **26,** 719—737.

— 1937. *b)* Phototropismus und Carotinoide II. Das Carotin der Reizaufnahmezonen von *Pilobolus, Phycomyces* und *Avena.* Planta **27,** 148—158.

Burlet, E., 1940. Über die pflanzliche Organkultur und ihre Anwendung bei physiologischen Untersuchungen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **50,** 519—544.

Denny, F. E., and Miller, L. P., 1935. Production of ethylene by plant tissue as indicated by the epinastic response of leaves. Contr. from Boyce Thompson Inst. **7,** 97—102.

Dettweiler, Chr., 1942. Über den Einfluß des Heteroauxins auf die Wuchsstoffbildung in höheren Pflanzen. Planta **33,** 258—277.

Dolk, H. E., 1930. Geotropie en groeistof. Diss. Utrecht.

Fisher, R. A., 1946. Statistical methods for research workers. 10th ed. London and Edinburgh.

Gast, A., 1942. Über den Einfluß der Dauer der Wuchsstoffeinwirkung auf das Wurzelwachstum. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **52,** 441—475 (Diss. Basel).

Geiger-Huber, M., und Burlet, E., 1936. Über den hormonalen Einfluß der β-Indolyl-Essigsäure auf des Wachstum isolierter Wurzeln in Organkultur. Jb. f. wiss. Bot. **84,** 233—253.

— und Huber, H., 1945. Über die Ursache des gegensätzlichen geotropischen Verhaltens von Sproß und Wurzel. Experientia **1,** 26—28.

v. Guttenberg, H., 1949. Wachstum und Bewegung. Fortschritte der Botanik **12,** 323—339 (Sammelreferat).

— und Büchsel, R., 1944. Über die Wirkung des Heteroauxins auf isolierte, wuchstofffreie Pflanzenteile. Planta **34,** 49—66.

Järvenkylä, Y. T., 1937. Über den Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo **9,** Nr. 3, 1—99.

Karrer, P., Krause-Voith, E., und Steinlin, K., 1948. Ein neuer Blattfarbstoff: Xanthophyllepoxyd. Helv. Chim. Acta **31,** 113—120.

Kögl, F., 1942. Chemische, physikalische und pflanzenphysiologische Untersuchungen über Lumi-auxon. Naturwissenschaften **30,** 392—398.

— und Schuringa, G. J., 1944. Über die Inaktivierung von Auxin-a-Lakton bei verschiedenen Wellenlängen und den Einfluß von Carotinoiden auf die Lichtreaktion. Ztschr. f. physiol. Chemie **280,** 148—161.

Koningsberger, V. J., 1947. Over de primaire werking van groeistoffen van het auxine-type. Meded. Koninkl. Vlaamse Akad. voor Wetensch., Lett. en schone Kunst. van België **9,** n° 13.

— and Verkaaik, B., 1938. On phototropic curvatures in *Avena,* caused by

photochemical inactivation of auxin-a via its lactone. Rec. trav. bot. néerl. **35,** 1—13.

Kraus, G., 1870. Über die Ursachen der Formänderungen etiolierender Pflanzen. Jb. wiss. Bot. **7,** 209—260.

Laibach, F., 1936. Über den Einfluß des Lichtes auf das Reaktionsvermögen der Pflanzen gegenüber Wuchsstoff. Jb. wiss. Bot. **83,** 324—339.

— 1941. Wuchsstoffbildung mit Kohlehydratstoffwechsel (nach Versuchen mit Gurkenkeimlingen). Ber. Dtsch. Bot. Ges. **59,** 257—271.

Larsen, P., 1947. *Avena* curvatures produced by mixtures of growth promoting and growth retarding substances. Amer. Journ. Bot. **34,** 349—356.

Lepeschkin, W. W., 1909. Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegung und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran. Beih. Bot. Zbl. **24,** Abt. 1, 308—356.

— 1930. Light and permeability of protoplasm. Amer. Journ. Bot. **17,** 953—970.

Mitchell, J. W., and Brunstetter, B. C., 1939. Colorimetric methods for the quantitative estimation of indole-(3)-acetic acid. Bot. Gazette **100,** 802—816.

Oortwijn Botjes, J., 1942. Aethyleen als stimulans bij het auxineverbruik bij erwten en tomaten. Proc. Ned. Acad. v. Wetensch. **45,** 999—1002.

Oppenoorth, W. F. F., 1941. On the role of auxin in phototropism and light-growth reactions of *Avena* coleoptiles. Rec. trav. bot. néerl. **38,** 287—372.

van Overbeek, J., 1933. Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei *Raphanus*. Rec. trav. bot. néerl. **30,** 537—626.

— 1936. Different action of auxin-a and of hetero-auxin. Proc. Nat. Acad. Sci. **22,** 187—190.

— 1944. Growth regulating substances in plants. Ann. Rev. Biochemistry **13,** 631—666 (Sammelreferat).

Parker, M. W., Hendricks, S. B., Borthwick, H. A., and Went, F. W., 1949. Spectral sensitivities for leaf and Stem growth of etiolated pea seedlings and their similarity to action spectra for photoperiodism. Amer. Journ. Bot. **36,** 194—204.

Salkowski, E., 1885. Über das Verhalten der Skatolkarbonsäure im Organismus. Ztschr. f. physiol. Chemie **9,** 23—33.

Strugger, S., 1940. Studien über den Transpirationsstrom im Blatt von *Secale cereale* und *Triticum vulgare*. Ztschr. f. Bot. **35,** 97—113.

Sutter, E., 1944. Die chemische Bestimmung des Heteroauxins und Versuche über seine Aufnahme durch die Pflanze. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **54,** 197—244 (Diss. Basel).

Tröndle, A., 1918. Der Einfluß des Lichts auf die Permeabilität der Plasmahaut und die Methode der Permeabilitätskoeffizienten. Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich **63,** 187—213.

Trumpf, Chr., 1924. Über den Einfluß intermittierender Belichtung auf das Etiolement der Pflanzen. Bot. Archiv **5,** 381—410.

Wartiovaara, V., 1942. Über die Temperaturabhängigkeit der Protoplasmapermeabilität. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo **16,** Nr. 1, 1—113.

Went, F. W., and Thimann, K. V., 1937. Phytohormones. New York, MacMillan.

Winkler, S., und Petersen, S., 1935. Tryptophanreaktion und Nachweis des Heteroauxins. Ztschr. f. physiol. Chem. **231,** 210—212.

Würgler, W., 1942. Über das Wachstum isolierter Wurzeln und seine Beeinflussung durch Wirkstoffe. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **52,** 239—272 (Diss. Basel).

Zimmermann, P. W., and Hitchcock, A. E., 1936. Effect of light and dark on responses of plants to growth substances. Contr. from Boyce Thompson Inst. **8,** 217—231.