

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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 61 (1951)

Artikel: Über das Wurzelwachstum und eine Methode zur quantitativen Untersuchung des Einflusses von Wirkstoffen

Autor: Seiler, Louis

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-43023>

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: 28.04.2026

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

Über das Wurzelwachstum und eine Methode zur quantitativen Untersuchung des Einflusses von Wirkstoffen

Von *Louis Seiler*

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Basel)

Eingegangen am 9. August 1951

Inhaltsverzeichnis		Seite
Einleitung		622
Methode		623
1. Versuchsmaterial		623
2. Versuchsapparatur		625
3. Meßverfahren und Darstellung der Resultate		635
Wachstum unbehandelter Wurzeln		637
1. Wachstumskurve		638
2. Erscheinen der Seitenwurzeln		639
3. Wachstumsgeschwindigkeit		639
4. Kardinalpunkte		640
5. Temperaturänderung		641
6. Temperaturkoeffizient		642
7. Periodische Hemmung des Wachstums		643
8. Belichtung		643
Einfluß von Wirkstoffen auf das Wachstum		644
1. Streckungswuchsstoffe		644
2. Antibiotica		653
3. Verschiedene Stoffe		655
Zusammenfassung		659
Zitierte Literatur		661

Einleitung

Mannigfaltig und größtenteils noch ungeklärt sind die Wechselwirkungen und Beziehungen, die in der *Rhizosphäre* zwischen den Wurzeln der höhern Pflanzen und den Mikroorganismen des Bodens bestehen. Dabei kann sowohl Förderung als auch Hemmung des Wachstums der einen Organismen durch Stoffwechselprodukte der andern auftreten, zum Beispiel durch Vitamine, Wuchsstoffe oder Antibiotica. Die Aufklärung solcher Wechselwirkungen hat nicht nur theoretisches, sondern auch praktisches Interesse, da die Fertilität des Bodens damit zusammenhängt. Die gegenseitige Beeinflussung der Organismen in der Rhizosphäre findet sicherlich auch ihren Ausdruck in der verschiedenen

floristischen Zusammensetzung der Pflanzengesellschaften; kann man sie untersuchen, so würde auch für die Pflanzensoziologie eine experimentelle Forschungsmöglichkeit geschaffen, die bisher ungeklärte Fragen der Lösung näherbringen kann.

Die Untersuchung dieser Beziehungen erfordert aber vor allem eine Methode, die gestattet, das Wachstum von Wurzeln unter *wählbaren* physiologischen Bedingungen und unter dem Einfluß von Stoffwechselprodukten *anderer* Organismen zu untersuchen.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war die Ausarbeitung einer solchen Methode, in teilweiser Weiterführung von Untersuchungen am hiesigen Institut über das Wurzelwachstum (Geiger-Huber und Burlet, 1936; Burlet, 1940; Würgler, 1942, und Gast, 1942).

Die gleiche Methode läßt sich aber zudem auch zu einer *Testmethode* auf Wirkstoffe oder Pharmazeutica verschiedener Art ausbauen, falls eine entsprechende Wachstumsreaktion der Wurzeln auf diese Stoffe eintritt; damit würde sie sich speziellen Testmethoden anreihen, wie zum Beispiel dem *Phycomyces-Test* für Aneurin (Schopfer, 1935), den Testmethoden von Macht und Livingstone (1922) für *Cocainlösungen*, von Macht (1931) für organische *Quecksilberverbindungen*, von Hitchcock (1935) und vielen andern Autoren für *Wachsstoffe*, den Arbeiten von Brown und Sutcliffe (1950) über den Einfluß von *Salz- und Zuckerlösungen* und von Hasmann (1951) über spezielle *organische Verbindungen*.

Voraussetzung für die Brauchbarkeit und Anwendungsmöglichkeit einer solchen Methode ist die Entwicklung einer geeigneten, den empfindlichen Wurzeln angepaßten *Versuchsapparatur zur Wachstumsmessung*, sowie die möglichst genaue Kenntnis des *normalen* Wachstums solcher Wurzeln.

Im folgenden wird über den Aufbau einer geeigneten Apparatur berichtet, ebenso über das Normalwachstum der Wurzeln von *Zea Mays* L. und über Veränderungen, die dieses durch den Einfluß verschiedener Wirkstoffe erleidet.

Methode

1. Versuchsmaterial

Wahl des Objektes: Es wurde die *Keimwurzel* von *Zea Mays* gewählt, weil ihr Längenwachstum auch einer mikroskopischen Messung leicht zugänglich ist. Eine solche laufende Messung an einem im Wachstum nicht behinderten Organ besitzt gewisse Vorteile gegenüber andern Methoden, wie zum Beispiel der sonst vielgeübten Bestimmung des Trockengewichtes.

Die Keimwurzel von *Mais* hat sich für solche Versuche als besonders günstig erwiesen: Sie weist eine für die Messung günstige Größe

auf und besitzt ein während mehrerer Tage gleichmäßiges Wachstum; auch machen sich in diesem frühen Stadium individuelle Verschiedenheiten nicht so bemerkbar, da offenbar die während längerer Zeit gleichmäßige Ernährung durch das Scutellum und das Endosperm einen ausgleichenden Einfluß auf das Wachstum ausübt.

Herkunft des Saatgutes: Für meine Versuche wurde Saatmais, teils in ganzen Kolben, teils in losen Körnern, folgender Herkunft verwendet:

Gelber Rheintaler, VSG Buchs	(Kolben)	Ernte 1947
Gelber Rheintaler, VSG Buchs	(Kolben)	Ernte 1948
Elsässer Mais, Haubensak, Basel	(lose)	Ernte 1948
Gelber Rheintaler, ACV Basel	(lose)	Ernte 1949

Saatmais auch verschiedener Herkunft kann mit Erfolg verwendet werden, wenn der ungleichen Keimfähigkeit durch größere Aussaat und Auswahl Rechnung getragen wird.

Quellung: Da bei der Quellung der Körner auf eine genügende Sauerstoffversorgung geachtet werden muß, wie schon Geiger (1928) und Bulet (1940) zeigten, gelangte die im hiesigen Institut übliche Methode mit leichter Abänderung zur Anwendung.

Vor der Quellung wurden die Körner mit warmem Seifenwasser gewaschen, um Pilzsporen und Schmutz möglichst zu entfernen und hierauf in ein spezielles Quellrohr gebracht. Dieses besteht aus einem 20 cm langen Rohr aus Pyrexglas von 4 cm Durchmesser, dessen beide Enden mit einem durchbohrten, an der Innenseite kegelförmig ausgehöhlten Korkstopfen verschlossen sind, während das Rohr selbst durch einen ebenfalls durchbohrten und ausgehöhlten Stopfen, der in die Mitte des Rohrs geschoben wird, in zwei gesonderte Quellräume unterteilt wird. Das Quellrohr wird in senkrechter Lage so angebracht, daß ein von unten her eingeleiteter Strom von Wasser und Luft die beiden Kammern durchperlt. Dadurch werden die in die Kammern eingebrachten Maiskörner ständig mit frischer Luft und Wasser versorgt; die nach innen geneigten Flächen der Korkstopfen verhindern, daß die Körner, die sich nicht gerade über der Einströmöffnung befinden, seitlich liegen bleiben und damit nicht gleichmäßig quellen können (vgl. S. 631).

Die beiden getrennten Quellräume ermöglichen gleichzeitiges Quellen von verschieden altem Keimgut.

Die Quellung ist bei 14° bis 17° C nach 48 Stunden beendet. Diese niedrige Temperatur des Wassers und seine ständige Erneuerung verhindern praktisch die Entwicklung von Pilzen und Bakterien während dieser Zeit.

Keimung: Als Keimgefäße kommen dickwandige Reagenzgläser von geeignetem Durchmesser zur Anwendung, die im oberen Drittel bis auf eine der Korngröße angepaßte Öffnung ausgezogen werden. In

diese Gläser werden zwei schmale, saugfähige Papierstreifen gebracht, das Glas bis zu einem Drittel mit lauwarmem Wasser gefüllt und je ein Korn in richtiger Orientierung auf die verengte Stelle des Glases aufgesetzt. In einem warmen (28° C) und feuchten Dunkelkasten beginnen in diesen Keimgläsern die Wurzeln beim Mais schon nach zehn bis zwölf Stunden hervorzubrechen und wachsen dann meist ziemlich gerade in den untern, feuchtigkeitsgesättigten Raum des Glases hinein.

Die *Keimzeit* wurde so bemessen, daß die bestgewachsenen Wurzeln eine Länge von 30 bis 40 mm aufwiesen, d. h. zu 36 bis 48 Stunden. Diese Ausgangslänge ist am günstigsten für den Einsatz in die Meßröhrchen (siehe S. 634). Kürzere Wurzeln trocknen leicht aus, längere werden gern gebogen oder beschädigt. Auch sollte die Wurzel, um gut gemessen werden zu können, einen scharf begrenzten Vegetationspunkt aufweisen, der meist erst bei einer Länge von 60 bis 70 mm auftritt.

Die beschriebene Art der Keimung verhindert, daß Wassertropfen an der Spitze der Wurzeln die Atmung behindern können, wodurch diese verschleimt und das Wachstum gehemmt wird (P e d e r s e n , 1874; C h o l o d n y , 1932).

Die verschiedene Ausgangslänge spielt, wenigstens innerhalb gewisser Grenzen, keine entscheidende Rolle für die spätere Wachstumsgeschwindigkeit. Wie Vorversuche ergaben, können Wurzeln gleicher Länge später verschiedenen Zuwachs zeigen und umgekehrt, was auch K e l l i c o t t (1904) und T a l m a (1918) fanden.

Die Temperatur von 28° C während der Keimung erwies sich als am besten, da sie in der kürzesten Zeit die längsten Wurzeln liefert; bei 20° C dagegen benötigt die Keimung mindestens 72 Stunden. Keimen die Körner bei 32° C und mehr, so ertragen nicht alle Wurzeln die nachherige Abkühlung auf die Versuchstemperatur von 28° C und gehen daher zugrunde.

Die Temperatur während der Keimung spielt nach unserer Erfahrung für die Geschwindigkeit des Wachstums im späteren Versuch keine wesentliche Rolle, da außer der vorher erwähnten Einschränkung (Temperaturen über 32° C) offenbar keine Nachwirkung der Keimungstemperatur stattfindet; die meisten Versuche wurden daher mit Körnern vorgenommen, die bei 28° C gekeimt hatten.

2. Versuchsapparatur

Die Versuchsapparatur wurde aus den im Institut schon vorhandenen Anfängen entwickelt. So hatte G a s t (1942) eine Einrichtung benutzt, die laufende Messung und Behandlung mit Wuchsstoffen einer Maiswurzel unter bestimmten konstanten Außenbedingungen ermöglichte.

Die Bedingungen, die an eine verbesserte Apparatur gestellt werden müssen, um eine brauchbare Methode zum Testen von Wirkstoffen zu finden, lassen sich in zwei Gruppen zusammenfassen: solche, die zu einem guten und möglichst störungsfreien Wachstum der Keimpflanzen führen (Wachstumsbedingungen), und solche, die den eigentlichen Test erst ermöglichen (Versuchsbedingungen).

Wachstumsbedingungen: Alle Forscher, die sich mit dem Wachstum, besonders auch dem Wurzelwachstum, befaßten, mußten der Konstanz der äußern Bedingungen die nötige Beachtung schenken. So ließ *Sachs* (1873), und nach ihm zahlreiche andere Forscher, Wurzeln im «Wurzelkasten» wachsen, der aber nur schwer auf gleichmäßige Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse zu bringen ist. *Blauw* (1914) baute einen höchst empfindlichen Thermostaten, der zugleich als Versuchsraum diente, aber nur eine Pflanze aufnehmen konnte. *Talma* (1918) benützte für ihre umfangreichen Wachstumsmessungen Wurzeln, die auf schräggestellten, mit Filtrierpapier feucht gehaltenen Glasplatten wuchsen, wobei sie aber nur den Totalzuwachs bestimmte. Ähnliche Wege wurden auch von andern Autoren beschritten, um die zarten Keimwurzeln vor äußern Einflüssen zu schützen. Aber erst die Einrichtung von *Gast* (1942) ermöglichte es, die Wurzeln unter einem stetigen Nährstoffzufluß konstant feucht zu halten, ohne sie deswegen von der Luft abschließen zu müssen. Und trotzdem erlaubte sie laufende Messungen am wachsenden Objekt. Vorversuche zeigten, daß zur Versorgung der Wurzel auch Leitungswasser genügt, statt einer Nährlösung, wie sie *Gast* (1942) verwendete, wenigstens wenn das Wasser einen ziemlich hohen Kalkgehalt aufweist, so daß die von *Hibbard* (1915) und andern nachgewiesene Giftigkeit reinen Wassers nicht auftreten kann. Das Basler Leitungswasser enthält im Durchschnitt zirka 200 mg Kalk im Liter.

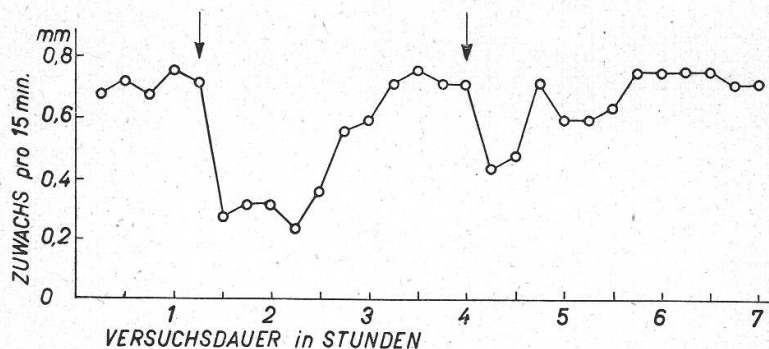
Das Wasser darf aber an der Wurzel nicht stehen bleiben, sondern muß, mit Luft vermischt, vorbeiströmen, wodurch Sauerstoff zugeführt, Kohlensäure und Stoffwechselprodukte entfernt werden. Wird die Luftzufuhr nur kurze Zeit unterbrochen, so tritt eine Wachstumshemmung auf (siehe Figur 1). *Palladin* (1886) fand eine ähnliche Hemmung auch bei eingetauchten Wurzeln, *Cholodny* (1932) konnte eine solche sogar an Wurzeln nachweisen, bei denen ein an der Wurzelspitze hängender Wassertropfen offenbar schon die Atmung und den Austausch erschwert (vgl. auch *Pedersen*, 1874).

Das Wasser muß aber so reichlich fließen, daß keine Störung durch ungleiche oder zu schwache Versorgung auftreten kann, weshalb ich gegenüber *Gast* (1942) stets stärker strömen ließ. Nach *Amlog* (1936) und *Regnier* (1937) soll ein pH-Bereich von rund 4 bis 7,5 in einer Nährlösung für das Wurzelwachstum günstig sein. Das Basler Leitungswasser ist schwach gepuffert, sein pH-Wert schwankt um 7,5.

Die Temperatur wurde oft gleichzeitig mit der Feuchtigkeit in einem großen Versuchsraume konstant gehalten, wie zum Beispiel bei *Vogt* (1915) und *Talma* (1918), oder in einem kleinen Thermostaten, wie bei *Blaauw* (1914), *Lehenbauer* (1914) und andern.

Dadurch, daß in meinen Versuchen das Wasser zum «Temperaturträger» wurde, genügte es, dieses auf konstanter Temperatur zu halten. Zudem erwies sich dies auch günstig für rasche Temperaturänderungen innerhalb des gleichen Versuches, da die Wurzel die Temperatur des sie umspülenden Wassers in kürzester Zeit annimmt. Dadurch fällt eine Fehlerquelle bei Temperaturversuchen weg, die *Talma* (1918) noch Schwierigkeiten machte.

Das Versuchszimmer wurde durch einen kleinen elektrischen Ofen auf etwa 22° C geheizt, was ein gegenüber der Versuchstemperatur klei-



Figur 1

Starke Wachstumshemmung bei Unterbruch der Luftzufuhr (↓) während 10—15 Minuten
 Mais: Buchs, 1947 — Vers.-Temp. 28° C — Vers.-Nr. 0—195

neres Temperaturgefälle zur Folge hatte. Das Licht wurde auf das zur Ablesung notwendige Maß beschränkt. Rotes Meßlicht wirkte bei *Blaauw* (1918) weniger stark, wenn es intermittierend auftrat, während *Vogt* (1915) Dauerlicht für unschädlicher hielt. *Zollikoffer* (1920) fand eine Anpassung des Wachstums an das rote Licht, die auch in meinen Versuchen auftrat. Gewöhnlich tritt nach der ersten Messung eine leichte Hemmung des Wachstums ein, die sich im Verlauf von ein bis zwei Stunden wieder ausgleicht (siehe Figur 2). Durch Vorbelichtung (zum Beispiel periodische Beleuchtung während der Vorperiode) kann diese Hemmung weitgehend vermieden werden.

Die Einwirkung von Laboratoriumsluft, Rauch oder auch Spuren von Leuchtgas ist unbedingt zu vermeiden, wenn nicht das Wachstum gestört, die Messung erschwert oder gar verunmöglicht werden soll.

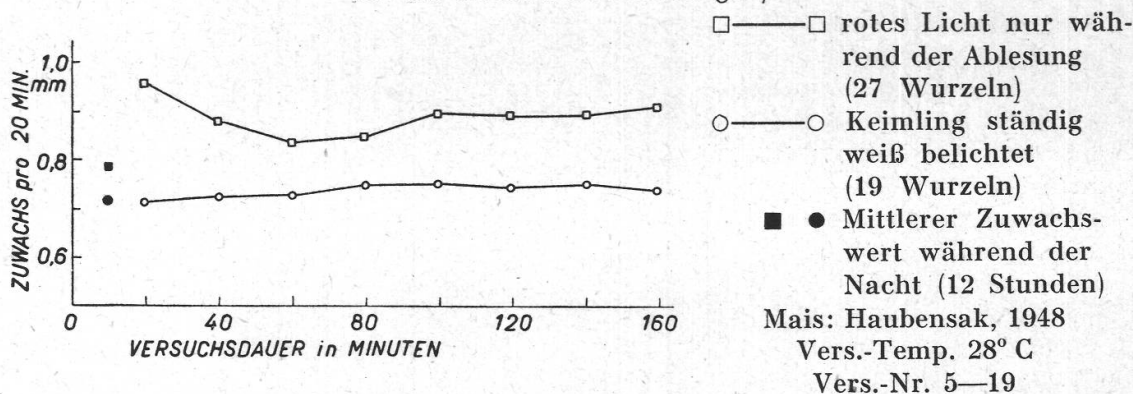
Versuchsbedingungen: Waren bis jetzt die Bedingungen erwähnt worden, die sich für ein gutes Wachstum der Wurzeln als unerlässlich zeigen, so soll jetzt untersucht werden, welche Ansprüche an eine solche

Apparatur gestellt werden müssen, damit mit ihrer Hilfe Wirkstoffe getestet werden können.

Durch geeignete Steigerung der Zahl der Versuchspflanzen wird die Genauigkeit des Resultates erhöht, und es können mehr Vergleichsversuche ausgeführt werden. Die Apparatur wurde daher so erweitert, daß sie neun Versuchspflanzen aufnehmen konnte. Um diese Pflanzen noch gut messen zu können, ist ein Meßintervall von 20 Minuten ausreichend. Die Vergrößerung der Wurzelzahl wirkt sich gegenüber der meist verwendeten Einpflanzenmethode sehr günstig aus; die Sicherheit des Ergebnisses wird erhöht, was wohl v a n O v e r b e c k (1933), allerdings als Ausnahme, veranlaßte, auch bei mikroskopischer Messung des Wachstums zwölf Pflanzen zu gleicher Zeit zu verwenden.

Figur 2

Zuwachswerte bei Versuchsbeginn unter verschiedenem Lichtklima. (Mittelwerte für die ersten acht Ablesungen)



Die Zugabe von Wirkstoffen soll ohne Störung des Wachstums vor sich gehen, denn schon das Übertragen der Wurzeln in einen andern Behälter oder der Wechsel von Lösungen bedeutet immer eine Störung des Wachstums, selbst wenn die Beeinflussung nur kurze Zeit dauert (Strugger, 1932; Gorter, 1932, und andere) und die Wurzeln nicht wochenlang (Ber, 1949) in den Lösungen schwimmen gelassen werden.

Sowohl Temperatur, Wasser- und Luftzufuhr, Beleuchtung wie besonders auch die Behandlung mit Wirkstoffen müssen möglichst variierbar sein. Es muß auch die Möglichkeit bestehen, im gleichen Versuch Dauerbehandlung und kurzfristige Behandlung abwechselnd oder parallel vorzunehmen und auch verschiedene Wirkstoffe gleichzeitig oder verschieden lang einwirken zu lassen (zum Beispiel zum Studium antagonistischer Wirkungen). Durch Verwendung einer größeren Zahl von Wurzeln wird es möglich, verschiedene Wirkstoffe gleichzeitig oder auch Konzentrationsreihen eines einzelnen Wirkstoffes anzuwenden, wobei zum Vergleich entweder die Versuchswurzeln selbst

in ihrer unbehandelten Vorperiode benützt werden (Geiger-Huber und Bulet, 1936; Gast, 1942) oder eine unbehandelte Wurzelgruppe als Kontrolle parallel mit den Versuchswurzeln gemessen wird. Die Behandlung soll zwischen den Messungen vorgenommen werden können, ohne diese zu stören, so daß dann eine Wirkung unmittelbar verfolgt werden kann.

Die Messungen müssen laufend vorgenommen werden können und zwar möglichst genau und unter Schonung des Objektes. Dabei soll die Länge des Meßintervalls dem Versuchszweck oder dem Wachstum der Wurzel angepaßt werden können. Die mikroskopische Zuwachsmessung ist dafür unumgänglich. Sie wurde schon von Müller (1869) und Askensy (1873) geübt, wobei dieser die Wurzeln bereits in engen Glasröhren wachsen ließ.

Die Einzelablesungen müssen rasch erfolgen, um die für eine mikroskopische Messung des Zuwachses aller Wurzeln benötigte Zeit nicht zu lang werden zu lassen. Van Overbeck (1933) war genötigt, um zwölf Keimpflanzen messen zu können, das auf eine Marke am Organ eingestellte Kathetometer jedesmal parallel bis zu einer seitlich angebrachten Ableseskala zu verschieben. Dies erfordert für zwölf Organe viel Zeit und eine sehr genau gearbeitete Apparatur, um die unvermeidlichen Fehler nicht zu groß werden zu lassen. Besitzt aber jede Wurzel ihre eigene Skala wie in der jetzt verwendeten Apparatur, so kann mit einer Hilfsskala (Okularmikrometer), die mit dem Mikroskop selbst von Wurzel zu Wurzel verschoben wird, in einer Einstellung und Ablesung der Abstand der Wurzel von einem bestimmten Skalenstrich festgehalten werden.

Die Ablesung geschieht durch den Experimentator selbst; eine automatische Registriereinrichtung könnte zwar grundsätzlich angebracht werden, sie wird aber den Apparat nur komplizieren.

Die Meßintervalle müssen genau eingehalten werden, und zwar um so genauer, je kleiner sie sind; große Intervalle lassen die Wachstumsvorgänge zeitlich nicht genau erfassen und sind daher zu vermeiden.

Nutationen, die schon Müller (1869) durch Ausmessen der Krümmung zu eliminieren suchte, verursachen gerne große Schwankungen; sie können hier durch die Wahl eines entsprechend engen Glasröhrchens fast vollständig vermieden werden.

Die Versuchseinrichtung muß, soll sie nicht nur die Untersuchung eines Objektes erlauben, erweiterungsfähig sein. Durch Einsatz anders gestalteter Glasröhren (siehe S. 632) könnten auch andere Keimwurzeln untersucht werden, sofern sich deren Vegetationspunkt scharf genug abzeichnet, was nach meinen Erfahrungen allerdings nicht immer der Fall ist.

Beschreibung der Versuchsanordnung: Die hier verwendete Apparatur ermöglicht es, gleichzeitig neun Wurzeln unter definierten Bedin-

gungen wachsen zu lassen und ihr Wachstum in kurzen Zeitabschnitten mikroskopisch zu messen. Dabei ist es möglich:

1. die Temperatur des die Wurzel umspülenden Wassers und damit auch der Wurzel konstant zu halten, und zwar bei Temperaturen zwischen 5° bis 45° C, oder aber während des Versuchs beliebig zu ändern;
2. Wurzeln und Sprosse getrennt zu belichten oder auch zu verdunkeln;
3. Wirkstoffe kurz (bis 5 Minuten) mittels Tropftrichters, mittels Zugabe aus Thermosflasche oder auch dauernd mittels speziellen Kreislaufs einwirken zu lassen;
4. das Wachstum während zweier Tage oder bis zu einer Wurzellänge von 20 cm dauernd zu verfolgen.

Die wesentlichen Teile des Apparates sind: die «Glastrichter» (Meßröhrchen) zur Aufnahme der Wurzeln mit Skalen und verstellbarem Zulauf, die regulierbare Wasserheizung, die Beleuchtungseinrichtung, sowie die für Dauerbehandlung vorgesehene Kreislaufvorrichtung.

An Hand einer schematischen Figur (Figur 3) sollen der Aufbau und die Wirkungsweise kurz erläutert werden: Von Hahn und *Wasserstrahlpumpe* (1) fließt Wasser und Luft in das *Trenngefäß* (3). Von hier strömt die Luft mit etwas Wasser zusammen durch die Leitung (4) mit Regulierhahn zu dem *Quellrohr* (5) und von da zum Ablauf (6). (Die Wirkungsweise des Quellrohrs [5] wurde auf S. 624 erklärt.)

Das Wasser fließt nun aus dem *Trenngefäß* (3) durch die Leitung (7), die einen regulierbaren Auslauf (8) besitzt, zu dem *Ausgleichsgefäß* (9). Das für den Apparat benötigte Wasser verläßt dieses Ausgleichsgefäß (9) durch den regulierbaren *Ausfluß* (12) und gelangt in das *Hauptreservoir* (13), während der Überschuß an Wasser durch die Leitung (10) abläuft. Um einen gleichmäßigen Zufluß in das Reservoir (13) zu gewähren, muß immer mehr Wasser in das Ausgleichsgefäß (9) geleitet werden, als durch den Ausfluß (12) wieder austritt.

Im Reservoir, das zugleich als *Heizgefäß* (13) dient, fließt das eintretende kalte Wasser durch ein weites Glasrohr auf den Grund eines kleinen Glasgefäßes (37), wird beim Aufsteigen durch den *Tauchsieder* (14) (550 W) erwärmt und strömt nun in das eigentliche Reservoir (13), wo es in den kürzeren Schenkel des *U-Rohres* (18) eintritt. Hier bespült es den Fühler des *Thermoregulators* (16), der bei zu kaltem Wasser die *Zusatzheizung* (17) (Kohlenfadenlampe, 100 W) einschaltet. Durch Veränderung des Kaltwasserzuflusses (12) kann die Heizleistung des Tauchsieders so eingestellt werden, daß die Zusatzheizung immer nur Schwankungen bis zu 1 Celsiusgrad ausgleichen muß. Dadurch kann die Temperaturschwankung auf $\pm 0,3$ Celsiusgrade verringert werden. Da dieser Tauchsieder mehr Wasser zu heizen vermag, als bei gewöhnlichen Versuchstemperaturen um 28° C gebraucht wird, so fließt immer zuviel Wasser durch die Leitung (12) in das Reservoir (13). Der *Überlauf* (15) führt dieses Wasser in den Ablauf.

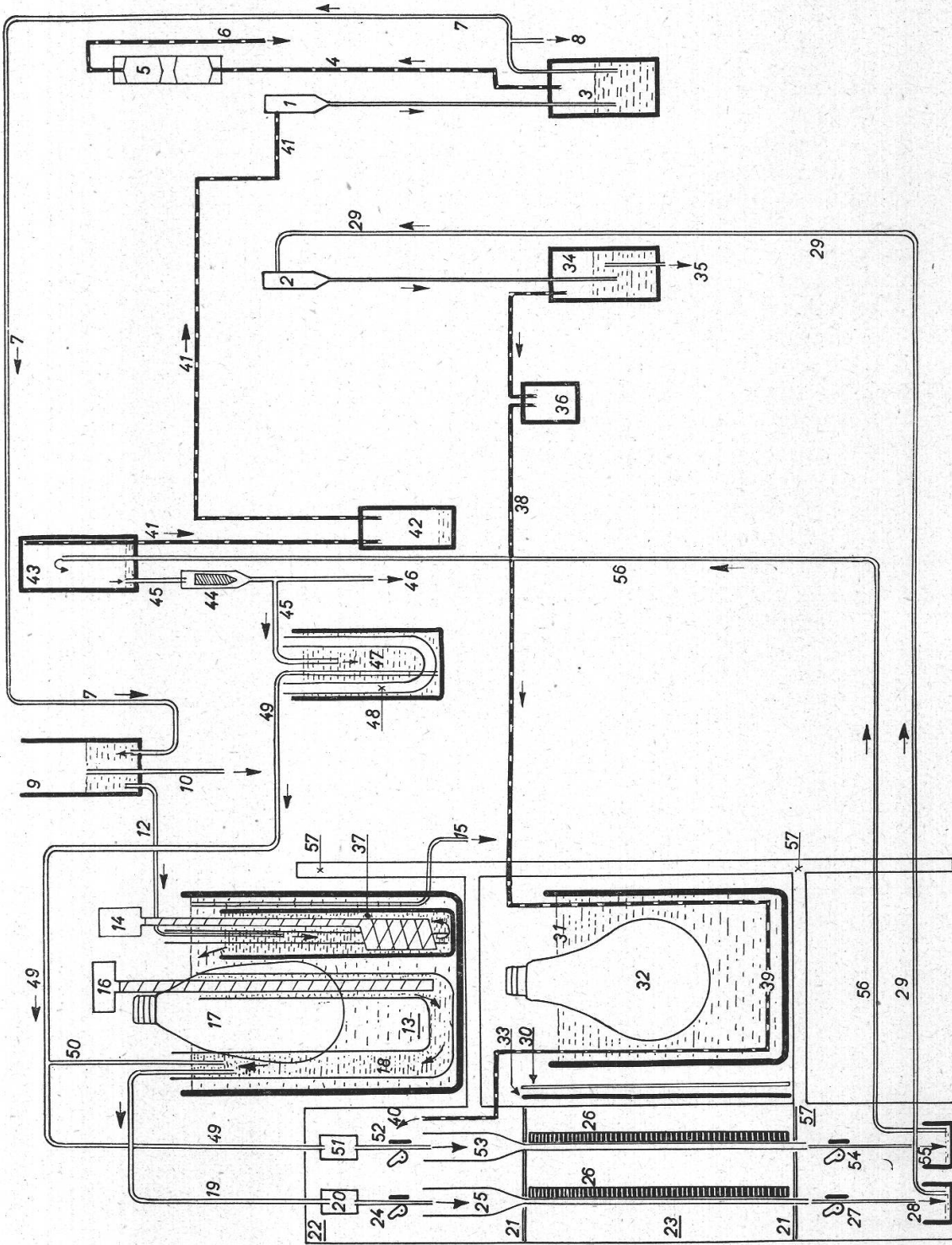
In den die Wasseroberfläche überragenden, längeren Schenkel des U-Rohres (18) tauchen zwei *Heberrohre* (19 und 50), die das warme Wasser zu den *Verteilern* (20 und 51) führen. Durch diese Anordnung muß alles Wasser, das zu den Wurzeln fließen kann, an der Heizlampe (17) und an dem Regulatorfühler (16) vorbeiströmen, was die Temperaturkonstanz wesentlich erhöht.

Aus dem Verteiler (20) fließt das Wasser durch sechs *Regulierhahnen* (24) (exzentrisch gelagerte, hölzerne Hebelhahnen) in die *Glastrichter* (25), die den von G a s t

Figur 3
 Schematische Darstellung der zu den Versuchen benutzten Versuchsanordnung. — Beschreibung u. Erklärung der Ziffern im Text (Seite 630 ff.). — Elektrische Leitungen und Schaltungen sind in der Zeichnung weglassen, ebenso alle Quetsch- und Glasschläuche.

Weg des Wassers

Weg der Luft



(1942) verwendeten entsprechen; sie werden in dem lichtdichten Teil des *Holzkastens* (57) von zwei *Haltern* (21), in zwei Reihen gestaffelt, in senkrechter Lage festgehalten.

In dem *obern lichtdichten Raum* (22) des Holzkastens (57), in dem eine eigene Beleuchtung eingebaut ist, sind die *Glastrichter* (25) mit dem weiten Teile, der den Keimling aufnimmt, befestigt, während der ausgezogene untere Teil, das eigentliche Meßröhrchen, in den die Keimwurzel eingebracht wird und der auch die *Glas-skalen* (26) trägt, sich in dem *untern Raume* (23) befindet. Die schwarzen *Skalen* (26) tragen Querstriche im Abstand von 2 mm.

In der schematischen Skizze (siehe Figur 3) ist der Holzkasten (57) im Schnitt von der Seite dargestellt; von den neun Glastrichtern können alle auf die eben beschriebene Weise an die Wasserversorgung angeschlossen werden; sie sind durch den vordern Glastrichter (25) angedeutet. Drei beliebige Trichter aber, in der Skizze durch den hintern Trichter (53) angedeutet, können an den später noch zu besprechenden «Kreislauf» angeschlossen werden. Die Skalen an den Trichtern sind in Figur 3 um 90° gedreht gezeichnet.

In den Glastrichtern (25) berieselt das Wasser die Keimlinge, die mit dem Korn in dem weiten obern Teile festgehalten werden (vgl. *Gast*, 1942). Nach Passieren der untern *Abstellhahnen* (27) tropft das Wasser in das *Sammelgefäß* (28), von wo es durch die *Saugleitung* (29) zur *Wasserstrahlpumpe* (2) gelangt, die an einen weitem Wasserhahn angeschlossen wurde.

Der Strahl dieser Pumpe (2) wird nun ähnlich wie bei Pumpe (1) in den *Zylinder* (34) geleitet; das Wasser sammelt sich im untern Teile dieses Zylinders und strömt durch den verstellbaren *Auslauf* (35) in den Ablauf. Die Luft wird aus dem obern Teil des Zylinders (34) durch die *Luftleitung* (38) und die Waschflasche (36) in die *Glas-spirale* (39) (in der Zeichnung weggelassen) geführt, die in einem *Zylindergefäß* (31) die *150-W-Lampe* (32) umgibt. Diese dient zur Beleuchtung der Wurzeln und Skalen während der Ablesung. Der Zylinder (31) ist zur bessern Lichtverteilung und zur Kühlung mit destilliertem Wasser gefüllt, das durch die in der Spirale kreisende Luft gekühlt wird. Die Luft wird dabei leicht erwärmt und tritt durch die *Leitung* (40) in den obern Teil (22) des Holzkastens ein, so daß bei geschlossenem Kasten dennoch die Wurzeln mit genügend frischer Luft versorgt werden können.

Der Zylinder (31) ist auf drei Seiten abgeschirmt, während die gegen die Wurzeln hin freie Seite mit einer *Rubinglas-Scheibe* (30) abgedeckt wird. Zwischen den Wurzeln und dieser Scheibe (30), die auch durch eine solche anderer Farbe ersetzt werden kann, gleitet ein *Schieber* (33) mit einer Spaltblende, die gestattet, während der Ablesung gerade nur *eine* Wurzel allein zu beleuchten. So konnte der Lichteinfluß stark beschränkt werden. Der Holzkasten (57) trägt auf der hinteren Seite zwei Böden, auf denen die beiden Glaszylinder (31) und (13) ruhen.

Den eben beschriebenen Weg nimmt das Wasser bei den Versuchen, in denen die Wurzeln ständig mit *frischem* Wasser versorgt wurden. Sollen hingegen drei Wurzeln im «Kreislauf» behandelt werden, dann läuft das Wasser aus den *Glastrichtern* (53) über die *Abstellhahnen* (54) in ein besonderes *Sammelgefäß* (55).

Durch die Wasserstrahlpumpe (1) wird es über die *Leitung* (56) nach dem *Trenn-gefäß* (43) gehoben. Die dabei angesogene Luft strömt über *Luftleitung* (41) ab, während das Wasser durch die Leitung (45) bei geöffnetem *Ventil* (44) nach dem *Kreislauf-Reservoir* (47) gelangt.

Im Reservoir (47) ist, um Wärmeverluste auf dem langen Weg auszugleichen, eine kleine *Heizung* (48) eingebaut: In ein *U-Rohr* mit Kalilauge wird über einen regulierbaren Vorschaltwiderstand der Wechselstrom des Lichtnetzes (220 V) geleitet, der die Kalilauge erwärmt.

Das Kreislaufreservoir (47) kann durch eine Zweigleitung (46) entleert werden.

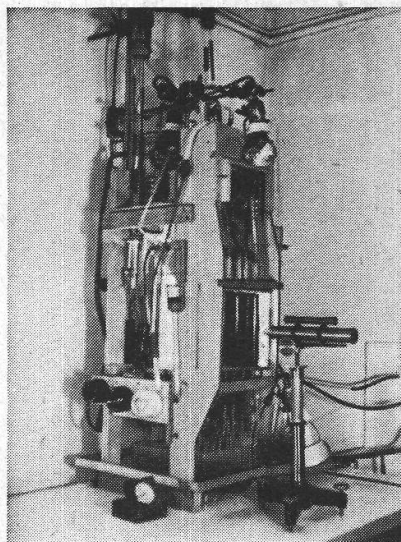
Eine *Heberleitung* (49) saugt das Wasser aus dem Kreislaufreservoir (47) zum *Verteiler* (51), von wo es über den *Regulierhahn* (52) wieder zu den Wurzeln gelangt,

worauf der Kreislauf von neuem beginnen kann. Eine *Zweigleitung* (50) mit Hahn führt in das U-Rohr (18) des Hauptreservoirs. Soll der Kreislauf ausgeschaltet werden, so kann den Wurzeln aus dem Reservoir (13) wieder frisches Wasser zugeführt werden.

Um einen möglichen Einfluß des Lichtes auf die Wurzeln einzuschränken, kann

Figur 4

Ansicht des Apparates. — Der Holzkasten ist geöffnet, die Spaltblende entfernt. Vor dem Apparat das zur Zuwachsmessung benützte Horizontalmikroskop; am rechten Bildrand die Zuleitungen zu den (nicht mehr sichtbaren) Wasserhähnen

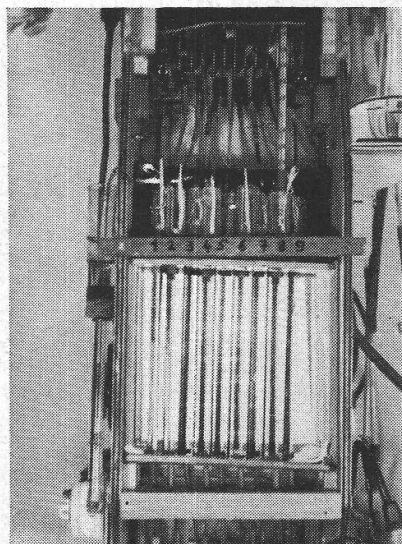


das *Meßlicht* (32) durch entsprechende Schalter gerade nur während der Ablesung eingeschaltet werden, während das Aufschreiben der Werte bei einem abgeschirmten schwachen Licht vorgenommen wird.

Für Lichtversuche kann das Meßlicht dauernd oder durch eine Schaltuhr periodisch eingeschaltet werden. Eine solche für diesen Zweck eigens hergerichtete Uhr

Figur 5

Ansicht des Apparates von vorn (Mittelteil). — In den Glastrichtern sind Mais-Keimlinge eingesetzt, deren Sproßteile (oberhalb der Zahlenleiste) sichtbar sind. — Das eingeschaltete Meßlicht beleuchtet die Glasskalen von hinten



schaltet das Meßlicht während der Vorperiode alle 20 Minuten kurz ein, um die Wurzeln an die spätere Belichtung zu gewöhnen.

Zur Kontrolle und Behandlung der Wurzeln waren, den Versuchsbedingungen entsprechend, rote oder helle Lampen am Apparat so angebracht und eingeschaltet, daß ein rasches Arbeiten ohne Störung durch Licht ermöglicht wurde.

Einsetzen der Wurzeln in den Versuchsapparat: Mit einer flachen Pinzette werden die tauglichen Pflänzchen aus den Keimgläsern geholt und, mit der Keimwurzel nach unten, vorsichtig in die vorher mit Wasser gefüllten Glastrichter eingesetzt; nach Öffnen des untern Abstellhahns sinken die Keimlinge mit dem abfließenden Wasser nach unten, und die Wurzel wird sanft und stoßfrei in das Meßröhrchen eingeführt (vgl. G a s t , 1942). Keimlinge mit zu langen oder zu dicken Wurzeln können in kleine Glasbügel eingesetzt werden, die am oberen Rand der Glastrichter aufgehängt werden.

Es wird eine Vorperiode eingeschaltet, damit sich die Wurzeln an die neue Umgebung gewöhnen und sich der trotz schonendster Behandlung immer auftretende Rückschlag im Wachstum wieder ausgleichen kann (G a s t , 1942). Dazu genügen schon vier bis fünf Stunden, aus praktischen Gründen wurde jedoch meist die ganze Nacht dazu verwendet (Versuchsbeginn am Morgen).

Versuchsordnung:

a) *Temperaturversuche:* Zur Änderung der Versuchstemperatur wird der Kaltwasserzufluß entsprechend verändert, bis die gewünschte Temperatur erreicht ist, worauf der Thermoregulator neu eingestellt wird. Mittels «Kreislaufs» und eines zusätzlichen Wasserbehälters können im gleichen Versuch einzelne Wurzelgruppen nebeneinander bei verschiedenen Temperaturen untersucht werden. Die Temperatur wurde bei allen Versuchen an einem Thermometer abgelesen, das über einem Keimling so befestigt war, daß seine Kugel gleich wie das Mais Korn von Wasser und Luft umspült wurde.

b) *Lichtversuche:* Die verschiedenen Belichtungsmöglichkeiten wurden bei der Beschreibung des Apparates erwähnt. Die Wurzel konnte nur auf der Vorder- und Rückseite direkt belichtet werden, die Flanken erhielten diffuses Licht. Durch Einsatz entsprechender Blenden oder farbiger Glasscheiben konnte auch nur die halbe Anzahl Wurzeln in einem andern Lichtklima gehalten werden.

c) *Zugabe von Wirkstoffen:* Die Wirkstofflösungen wurden immer mit dem gleichen Leitungswasser angesetzt, das auch für die Versorgung der Wurzeln verwendet wurde. Dadurch können störende Einflüsse, die durch nicht ausbalancierte Lösungen entstehen, weitgehend vermieden werden. Die Lösungen müssen vor Zugabe sorgfältig auf die Versuchstemperatur gebracht werden, damit nicht durch eine Temperaturänderung eine Wachstumsstörung hervorgerufen wird.

Für kurze Einwirkung (bis 5 Minuten) wird die Wirkstofflösung aus einem Tropftrichter mit der gleichen Tropfgeschwindigkeit über die Wurzel gegeben, während der Wasserzufluß so lange unterbrochen bleibt.

Bei längerer Einwirkung wird die Lösung aus einem zusätzlichen Reservoir (Thermosflasche oder mit Heizung versehenes Gefäß) mit

einer besonderen Verteilung während beliebig langer Zeit über die entsprechenden Wurzeln geleitet, was bei solchen Versuchen in Frage kommt, bei denen genügend Lösung zur Verfügung steht.

Die Dauerbehandlung mit wenig Lösung (200 bis 500 cm³) erfolgt mit der «Kreislauf»-Einrichtung. Um den Einfluß einer Dauerbehandlung im Kreislauf für sich allein berücksichtigen zu können, wurden die für die Behandlung vorgesehenen Wurzeln schon einige Zeit vor der Wirkstoffzugabe in die Kreislaufeinrichtung eingeschaltet, was durch Umstellen der Wasserversorgung aus dem «Großen Reservoir» zu dem Kreislaufreservoir erfolgte (vgl. S. 632).

Es zeigte sich, daß Wurzeln, die während längerer Zeit immer wieder mit dem gleichen Wasser versorgt wurden, eine verminderte Wachstumsgeschwindigkeit aufwiesen. Eine Anreicherung des Wassers an Kohlensäure kann nicht die Ursache dieser Erscheinung sein, da der pH-Wert des Wassers von 7,5 bei frischem Wasser bald auf 7,8 und später bis auf 8,2 steigt, was auch A u d u s (1948 b) bei einer diesem Kreislauf ähnlichen Einrichtung feststellte. Die Versorgung mit frischer Luft bleibt auch im Kreislauf dieselbe. Es scheint vielmehr, als ob die Anreicherung des Wassers an Stoffwechselprodukten der Wurzel die Ursache dieser Wachstumshemmung sei, was auch H i b b a r d (1915) und W a n n e r und S c h m u c k i (1950) feststellen konnten.

Trotz dieser leichten Hemmung sind solche Versuche gut brauchbar, da der Gasaustausch wesentlich besser ist, als wenn die Wurzeln tage- und wochenlang in der gleichen Lösung belassen werden, was bei vielen Wirkstoffversuchen der Literatur der Fall ist (vgl. auch A u d u s, 1948 a, b). Die Vorperiode der Wurzel im «Kreislauf» mit Wasser ohne Wirkstoff ergibt einen Zuwachswert, der dann als Bezugsgröße für die Berechnung der Wirkstoffwirkung dienen kann.

3. Meßverfahren und Darstellung der Resultate

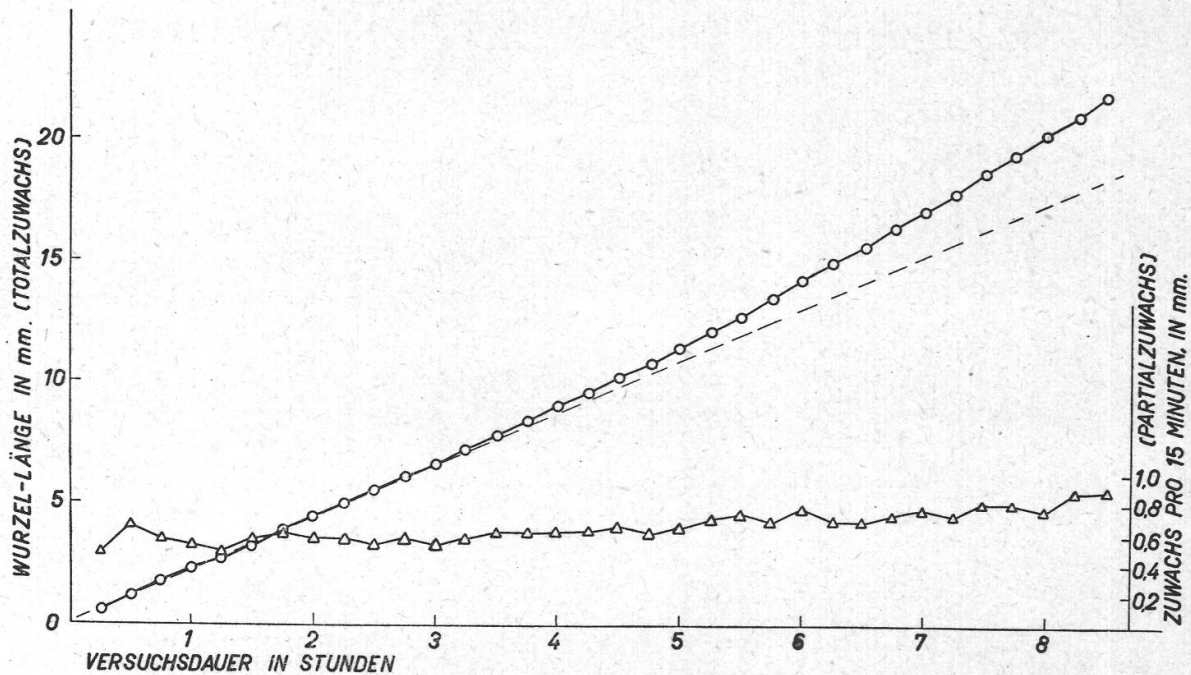
Die *Ablesung der Zuwachswerte* geschieht mit einem Horizontalmikroskop und den Skalenstreifen, die am ausgezogenen Teile der «Glastrichter», an den Meßröhrchen (vgl. S. 632), befestigt sind. Bei der Messung wird der Zuwachs der Wurzel festgestellt als Differenz zweier Abstände der Wurzelspitze vom gleichen Fixpunkt, nämlich von dem zunächst der Wurzelspitze gelegenen Skalenstrich; mit fortschreitendem Wachstum werden auf der Skala neue Fixpunkte gewählt.

Der Abstand vom zunächstgelegenen Strich wird mit einem Okularmikrometer bestimmt, wobei der Abstand der Skalenstriche 10 Okulareinheiten (= 2 mm in Wirklichkeit) entspricht. Die Okulareinheit kann von Auge noch in Fünftel unterteilt werden, so daß Zuwachswerte von 0,04 mm eben geschätzt werden können.

Als Fixpunkt an der Wurzelspitze diente der Scheitel des Vegetationspunktes, der sich schärfer abzeichnete als die Spitze der Wurzelhaube.

Die *Dauer des Meßintervalls* läßt sich weitgehend variieren, doch richtet sie sich nach der Wachstumsgeschwindigkeit. Bei optimalem Wachstum betrug der Zuwachs in 20 Minuten 1,2 bis 1,5 mm.

Die *Streuung der Einzelmessung* wird außer durch Wachstumsschwankungen infolge von Temperaturänderung usw. auch durch die relative Größe der Okulareinheit (Auf- und Abrunden), durch Fehler



Figur 6

Wachstumsverlauf einer unbehandelten Maiswurzel

- Totalzuwachs
- △—△ Partialzuwachs (Zuwachs pro 15 Minuten)
- Linie des linearen Wachstumsverlaufs

Mais: Buchs, 1948 — Vers.-Nr. 0—33/34

in der Ablesung und durch ungleich lange Zeitintervalle bedingt. Sie wurde nach B u r n (1937) bestimmt und betrug im Mittel $\pm 0,05$ mm oder je nach dem Zuwachswert 8 bis 10 % des mittleren Wachstums in einer Meßperiode.

Die *Wachstumskurve* kann als Kurve des Total- oder des Partialzuwachses aufgezeichnet werden (Figur 6). Die Partialzuwachskurve ist zugleich ein Ausdruck für die *Wachstumsgeschwindigkeit* der Wurzel. Bei gleichbleibender Wachstumsgeschwindigkeit kann als Linie mittleren Wachstums die Mittelwertlinie der abgelesenen Werte verwendet werden, während bei Veränderung (Zu- oder Abnahme) der Wachstumsgeschwindigkeit die Linie als Regressionslinie berechnet oder gezeichnet werden muß (Berechnung nach B u r n , 1937).

Die Wachstumswerte von Wurzeln, die unter gleichen Versuchsbedingungen wuchsen, können, sofern sie nicht allzu große Abweichungen vom Mittelwerte zeigen, in der Darstellung zu einer «mittleren Kurve» zusammengefaßt werden durch Bildung von Mittelwerten aus zeitlich einander entsprechenden Ablesungen der einzelnen Wurzeln.

Die Darstellung des Wachstums einer Wurzel, die mit einem Wirkstoff behandelt worden war, geschieht in einer *Wirkungskurve*, wie sie schon Geiger-Huber und Burlet (1936) und Gast (1942) angaben: Alle Zuwachswerte nach der Behandlung werden umgerechnet in Prozente des mittleren Zuwachses vor der Behandlung; zur Berechnung dienen eigene Tabellen.

Ändert sich jedoch die Wachstumsgeschwindigkeit, so muß bei der Berechnung der Wirkung auf die aufgetretene Steigung Rücksicht genommen werden:

Berechnung der Wirkung in Prozenten bei

gleichbleibender
Wachstumsgeschwindigkeit:

$$P = \frac{W - K}{K} \cdot 100$$

veränderter
Wachstumsgeschwindigkeit:

$$P = \frac{W - (bx + K)}{(bx + K)} \cdot 100$$

P = Wirkung in Prozenten des Mittelwerts der Vorperiode.

W = Zuwachs mit Wirkstoff.

K = Zuwachs ohne Wirkstoff (Kontrolle).

b = Steigung der Linie mittleren Wachstums.

x = Zeiteinheit (Meßintervall).

Für die Berechnung der Wirkstoffwirkung bei veränderter Wachstumsgeschwindigkeit wurden die Werte eigens hergestellten Nomoogrammen entnommen.

Weist eine Wurzel nur eine kleine Wachstumssteigerung auf und erfolgt die Wirkung kurz nach der Behandlung, so darf die Berechnung dieser Wirkung doch auf Grund einer Mittelwertslinie erfolgen. Mittlere Wirkungskurven weisen nie die Höchstwerte der erreichten Wirkung auf, sie geben aber ein gutes Bild von der Wirkung eines Stoffes¹.

Wachstum unbehandelter Wurzeln

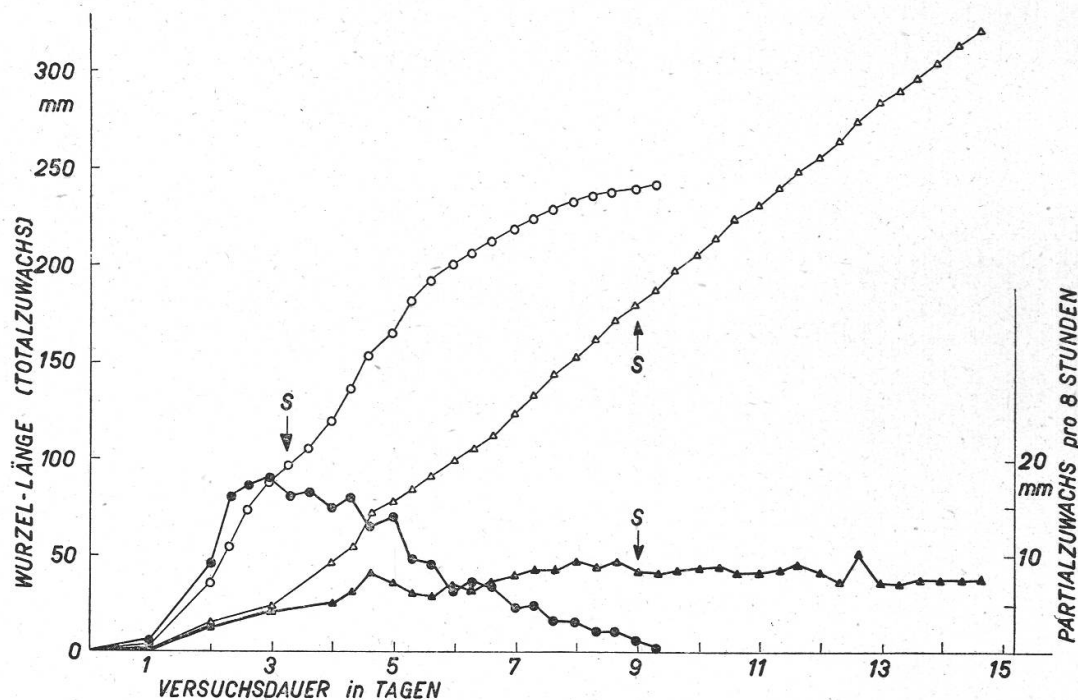
Das Wachstum von Keimwurzeln wurde schon von Sachs (1860) untersucht, wobei er für verschiedene Keimpflanzen ein langsames Ansteigen der Wachstumsgeschwindigkeit feststellte, die dann allmählich ihren Höhepunkt erreicht (Große Periode) und nach Erscheinen der Seitenwurzeln wieder zurückgeht. Damit decken sich auch die

¹ Es kam gelegentlich vor, daß einzelne eingesetzte Wurzeln ein außergewöhnlich geringes Wachstum zeigten, das ich Verletzungen zuschrieb. Solche Wurzeln wurden deshalb bei der Berechnung der Werte außer Betracht gelassen.

Beobachtungen von Müller (1869) und Askenasy (1890) an Maiskeimlingen.

1. Wachstumskurve

In Vorversuchen nach der «Ziegelmethode» von Gast (1942) wurde der Verlauf der ganzen Wachstumsperiode bei 30° C (optimal) und 20° C (unteroptimal) festgehalten (Figur 7). Wohl infolge unteroptimaler Feuchtigkeitsverhältnisse stellte sich bei 30° C nicht der



Figur 7

Darstellung der ganzen Wachstumsperiode während 14 Tagen
(Mittelwerte aus 24 Wurzeln)

△—△ Totalzuwachs, ▲—▲ Partialzuwachs bei 20° C
○—○ Totalzuwachs, ●—● Partialzuwachs bei 30° C
S Ausbruch der Seitenwurzeln.

(Im Versuchsapparat können die Wurzeln vom 2. bis zum 4. Tag gemessen werden, je nach der Versuchstemperatur.)

Mais: ACV, 1949 — Vers.-Nr. 2—51

gleich gute Zuwachs ein wie im eigentlichen Versuchsapparat. Es zeigte sich dennoch, daß der Höhepunkt des Wachstums am vierten Tage überschritten wird, was auch bei entsprechender Versuchsdauer im Apparat festgestellt werden konnte.

Auffallend ist die Tatsache, daß bei 30° C das Wachstum früher zum Stillstand kam als bei 20° C, obschon dort eine kleinere Endlänge erreicht wurde. Bei der niedern Temperatur zeigten die Wurzeln nach der gleichen Zeit überhaupt noch keine Verminderung der Wachstumsgeschwindigkeit, was sich mit der Feststellung von Vogt (1915) deckt,

wonach bei niedern Temperaturen größere Endlängen erreicht werden als bei höhern.

Für die Phase des Wachstums, die im Apparat gemessen werden kann, läßt sich festhalten, daß sie bei unteroptimalen Temperaturen eine mehr oder weniger gleichbleibende Wachstumsgeschwindigkeit aufweist (G a s t, 1942), während sie bei optimaler Temperatur auf dem stark aufsteigenden Ast der Großen Periode liegt, bei längerer Versuchsdauer sogar den Höhepunkt überschreiten kann. Ein Stillstand des Wachstums konnte, außer bei schädlichen Temperaturen, im Versuchsapparat nie festgestellt werden.

Es war deshalb nicht möglich, den Ablauf der Großen Periode im Apparat festzuhalten, obschon sie nach A s k e n a s y (1890) beim *Badischen Landmais* bei einer Wurzellänge von 30 bis 40 mm eintreten sollte, nach andern Autoren aber (S t r e h l, 1874; L e i t c h, 1916) zwischen dem zweiten und vierten Tage ihren Höhepunkt erreicht.

2. Erscheinen der Seitenwurzeln

Bei länger dauernden Versuchen traten gewöhnlich gegen Ende des ersten Versuchstages Seitenwurzeln hervor. Diese Erscheinung wurde meist gar nicht besonders beachtet, weil sie sich im Wachstum der Hauptwurzel auch kaum bemerkbar macht (Figur 7), wenn nicht das Abflauen der Wachstumsgeschwindigkeit, das zum schließlichen Stillstand des Wachstums der Hauptwurzel führt, damit zusammenhängt. A u d u s (1948 a) findet, daß die Seitenwurzeln bei den von ihm untersuchten Arten bald vor, bald nach dem größten Zuwachs auftreten können. Die ursächlichen Zusammenhänge dieser zwei Erscheinungen gibt genannter Autor nicht an.

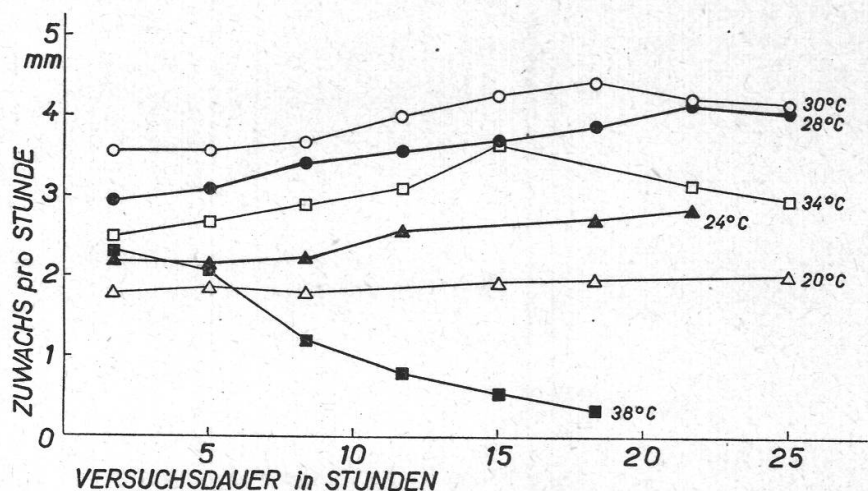
3. Wachstumsgeschwindigkeit

Die Wachstumsgeschwindigkeit kann je nach Rasse, Herkunft und Jahrgang des Maises verschieden sein, doch treten die gleichen Gesetzmäßigkeiten in ihrer Abhängigkeit von der Temperatur auf. Diese verändert nicht nur die Größe des Zuwachswertes in der Zeiteinheit, sondern auch das Maß einer Zuwachssteigerung oder -verminderung mit fortschreitender Versuchsdauer. Bei 20° bis 22° C erhielten B ü n n i n g (1928), N a v e z (1933) und G a s t (1942) ein ziemlich gleichmäßiges Wachstum. T a l m a (1918) und andere fanden eine Temperaturabhängigkeit in obigem Sinne, die auch in Figur 8 zum Ausdruck kommt: Unteroptimale Temperaturen erlauben nur eine geringe Zuwachssteigerung bei kleinen Zuwachswerten, optimale hingegen zeigen eine deutliche Zuwachssteigerung, während sie bei überoptimalen Temperaturen verschwindet oder sogar in eine Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit umschlagen kann.

4. Kardinalpunkte

Die Definition der Kardinalpunkte von Sachs (1860) bezog sich auf die Keimungstemperaturen, die nicht mit der Wachstumstemperatur von Keimwurzeln zusammenfallen müssen. (Eine ausführliche Darstellung mit Literaturübersicht gibt Talma, 1918.)

In eigenen Versuchen wurde die Lage des Wachstumsoptimums zwischen 28° und 32° C, des Minimums unter 5° C, des Maximums über 36° C festgestellt, wobei allerdings weniger von Punkten als von Temperaturbereichen gesprochen werden kann. Als optimale Temperatur wurde jene angenommen, bei der eine Temperaturänderung keine Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit mehr bewirkt; unterhalb des



Figur 8

Wachstumsgeschwindigkeit bei unteroptimalen (▲ △), optimalen (● ○) und überoptimalen (■ □) Versuchstemperaturen. Mittelwerte aus je 10—15 Wurzeln

Mais: ACV, 1949 — Vers.-Nr. 2—40

Minimums ist noch kein Wachstum feststellbar, während oberhalb des Maximums die Wurzel durch die Temperatureinwirkung zum Wachstumsstillstand und eventuell Tod gebracht wird (Figur 8).

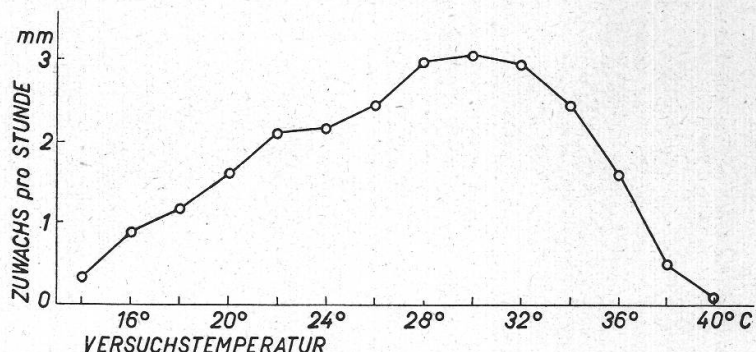
Eine Verschiebung des Optimums in dem von Talma (1918) angegebenen Sinne konnte nicht eindeutig nachgewiesen werden. Die Tatsache jedoch, daß die Linien mittleren Wachstums bei optimalen Temperaturen nicht völlig parallel laufen, sondern sich zum Teil überschneiden, läßt die von Talma (1918) erwähnte Verschiebung des Optimums auch in diesen Versuchen mit *Zea Mays* andeutungsweise erkennen.

Die Erträglichkeit überoptimaler Temperaturen sinkt mit der Dauer der Einwirkung, so daß sich das Maximum verschiebt. Das Minimum liegt wohl tiefer, als meist angenommen wird. Zwar ist schon bei 10° C nur noch ein kaum merkliches Wachstum feststellbar, es hört

aber dennoch nicht ganz auf, wie Uloth (1871, 1875) und Kirchner (1890) feststellten.

Die Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeit von der Temperatur ergibt eine Kurve, die von minimalen Temperaturen bis zum

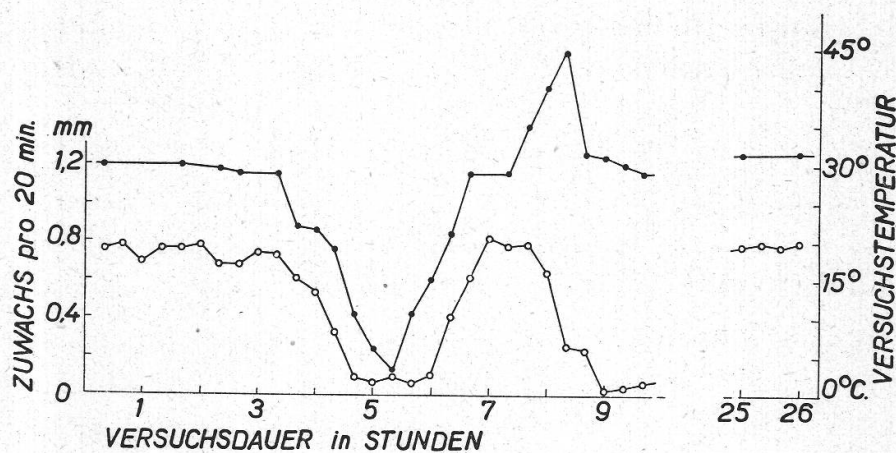
Figur 9
Wachstumsgeschwindigkeit und Versuchstemperatur. Mittelwerte aus 10—15 Wurzeln
Mais: Haubensak, 1948
Vers.-Nr. 5—15



Optimum langsam ansteigt, dann aber ziemlich rasch zum Maximum absinkt (Figur 9).

5. Temperaturänderung

Die Temperaturänderung innerhalb des Versuchs zeigt, daß zwischen Minimum und Optimum jeder Temperatur eine Zuwachsgröße entspricht, die auftritt, sobald die Wurzel die entsprechende Tempe-



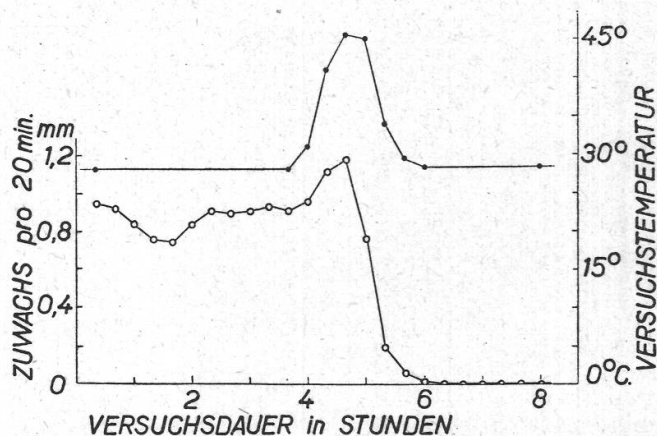
Figur 10

Wirkung kurzfristiger Abkühlung und Erwärmung
○ — ○ Wachstumskurve (Mittelwert aus fünf Wurzeln)
● — ● Temperaturkurve
Mais: Haubensak, 1948 — Vers.-Nr. 0—214

ratur angenommen hat. Eine Hemmung durch Temperaturänderung, wie sie Köppen (1870) fand, wie sie aber von Pedersen (1874) nicht bestätigt werden konnte, trat auch in diesen Versuchen nicht auf, sofern die Temperatur nicht unter 0° C sank oder das Optimum merklich überschritt. Eine kurze Abkühlung bis unter 10° C, sogar bis zum

Nullpunkt, schadet der Wurzel im allgemeinen nicht so, daß sie sich bei erhöhter Temperatur nicht wieder erholen könnte. Sogar eine große Temperaturdifferenz von 40 Celsiusgraden übersteht die Wurzel (Figur 10).

Anders verhält es sich bei der Erwärmung über das Optimum hinaus. Wie die Temperaturkurve (Figur 11) zeigt, sinkt bei längerer



Figur 11
Wirkung kurzfristiger Erwärmung, die das Wachstum zum Stillstand bringt. — Mittelwerte aus sechs Wurzeln
Zeichenerklärung vgl. Fig. 10
Mais: Haubensak, 1948
Vers.-Nr. 0—198

Einwirkung hoher, überoptimaler Temperaturen der Zuwachswert rasch auf Null. Dauert die Einwirkung zu lange, so tritt bei nachfolgender optimaler Temperatur keine Erholung mehr ein, wobei aber eine individuell ziemlich verschiedene Erträglichkeit gegenüber schädlichen Temperaturen beobachtet werden kann.

6. Temperaturkoeffizient

Der Temperaturkoeffizient Q_{10} von Van't Hoff-Arrhenius wurde nach Bělehrádek (1935) berechnet. Die Werte der Tabelle 1 sind auf den Zuwachs zu verschiedenen Stunden des dritten Keimungstages bezogen.

Tabelle 1
Temperaturkoeffizient Q_{10}
Mais: Haubensak, 1948 — Nr. 1-57a

Temperaturbereich	1.	4.	7.	10. Stunde
14°/24° C	5,7	5,0	3,6	—
16°/26° C	2,8	3,0	3,2	3,3
18°/28° C	2,5	2,6	2,8	2,9
20°/30° C	2,1	2,0	2,3	2,3
22°/32° C	1,4	1,5	1,6	1,8
24°/34° C	1,1	1,2	1,2	—
26°/36° C	0,72	0,76	0,67	0,74
28°/38° C	0,2	0,23	0,13	0,08
30°/40° C	0,05	0,04	0,06	0,005

Wie es T a l m a (1918) für die *Lepidium*-Wurzel nachwies, zeigt Tabelle 1, daß sich der Wert für Q_{10} auch für die Keimwurzel von *Zea Mays* nur zwischen 20° und 30° C im Bereiche von 2 bewegt. Mit sinkender Temperatur wird der Koeffizient immer größer, er strebt nach ∞ , während er umgekehrt bei höherer Temperatur nach Null strebt; diese Werte werden dann erreicht, wenn das Wachstum der Wurzel an der einen oder andern Grenze des Temperaturbereichs nicht mehr möglich ist.

Innerhalb der Versuchsdauer nimmt der Koeffizient Q_{10} zu, sobald bei der oberen Grenztemperatur des Bereichs von 10 Celsiusgraden eine stärkere Wachstumssteigerung auftritt als bei der untern; er bleibt gleich, wenn bei beiden Grenztemperaturen das Wachstum gleich schnell verläuft; er nimmt aber ab, wenn die obere Grenztemperatur des Bereiches schon eine hemmende Wirkung auf das Wachstum ausübt oder aber das Wachstum bei der untern Grenztemperatur erst während der Versuchsdauer beginnt (verzögerte Keimung bei niedern Temperaturen).

7. Periodische Hemmung des Wachstums

Bei unbehandelten Wurzeln trat zwischen 9 Uhr und 11 Uhr eine regelmäßige Wachstumshemmung auf, die nicht an den Versuchsbeginn, sondern an die Tageszeit gebunden scheint; der Wechsel von Tag und Nacht kann keine unmittelbare Rolle spielen, da die Versuche in einer Dunkelkammer vorgenommen wurden. Diese Hemmung ist auch nicht von der Temperatur abhängig.

Die Kernteilungsperiodizität, die von K e l l i c o t t (1904), S t ä l f e l t (1920) und andern (Übersicht bei A b e l e , 1925) in wachsenden Organen gefunden wurde, kann damit im Zusammenhang stehen, indem ein Maximum der Kernteilung ein Minimum des Längenwachstums bedingt und umgekehrt, was auch S a a r n i j o c k i (1933) und F o x (1937) fanden.

8. Belichtung

Weißes und auch rotes Licht hatten auf das Wurzelwachstum meistens eine leicht hemmende Wirkung. Dunkelwurzeln, die plötzlich mit weißem Licht bestrahlt wurden (von vorn und hinten zirka je 400 Lux), weisen stärkere Wachstumsschwankungen auf.

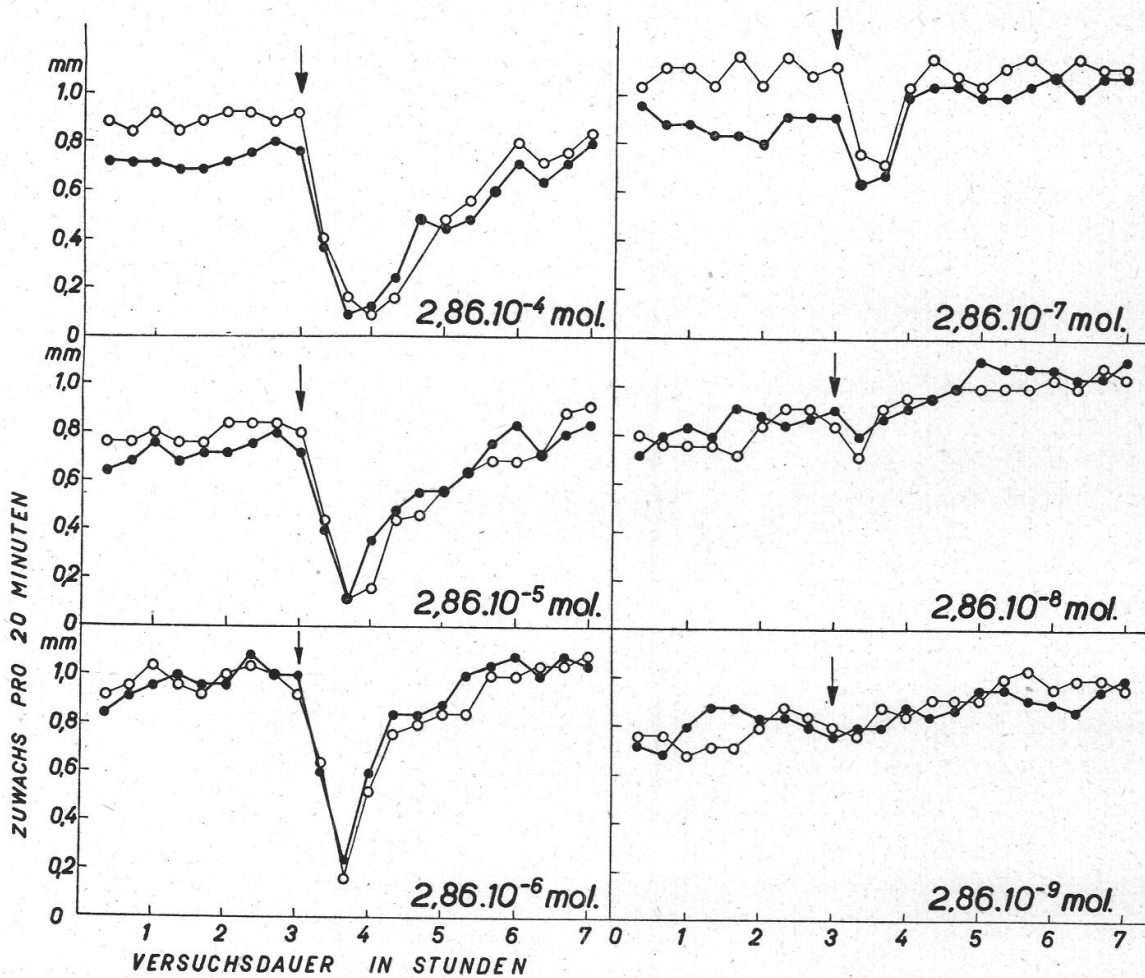
Die Verdunkelung eines vorher belichteten Sprosses zeigt keine deutliche Reaktion der Wurzel (vgl. P r o b s t , 1927) ¹.

¹Eine allgemeine Wurzelbelichtung soll nach T e o d o r e s c o (1899) und B l a a u w (1918) je nach Pflanzenart hemmend, fördernd oder indifferent wirken, während K n y (1903), D a r w i n (1880) und C h o l o d n y (1933) diese Meinung nicht bestätigen.

Einfluß von Wirkstoffen auf das Wurzelwachstum

1. Streckungswachsstoffe

Heteroauxin: Die Abhängigkeit der Heteroauxinwirkung auf das Wurzelwachstum intakter Maiskeimlinge von der Behandlungsdauer ist von Gast (1942) unter ähnlichen Versuchsbedingungen ausführlich



Figur 12

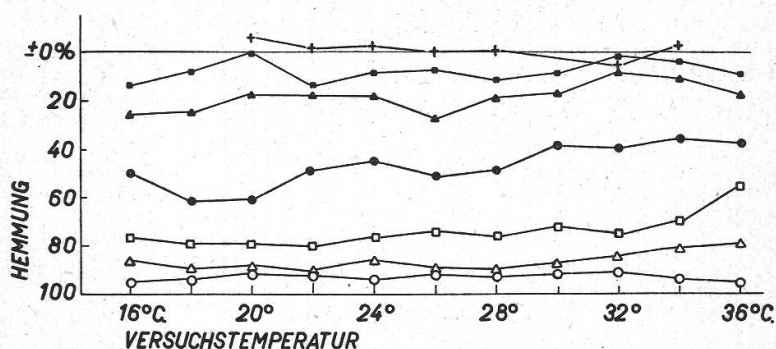
Wachstumsverlauf nach Zugabe von Heteroauxin (\downarrow) in Konzentrationen von $2,86 \cdot 10^{-4}$ bis $2,86 \cdot 10^{-9}$ mol. — Behandlungsdauer: 30 Sekunden. — Für jede Konzentration sind zwei Wurzeln (in verschiedener Signatur) zur Darstellung gebracht
 Mais: Buchs, 1948 — Vers.-Temp. 28° C — Vers.-Nr. 0—108/—110

untersucht und dargestellt worden. Es sollen deshalb hier nur Versuche mitgeteilt werden, die dank der erweiterten Apparatur möglich wurden.

Da uns immer noch ein Verständnis für die Wachstumshemmung durch Wuchsstoffe fehlt, wurde versucht, wenigstens die Hemmungsreaktion genauer zu beschreiben. Zu diesem Zwecke und um den zeitlichen Ablauf der Reaktion besser verfolgen zu können, wurde die charakteristische Wirkungskurve (Figur 12) in drei einzelne Abschnitte eingeteilt:

1. Als *maximale Wirkung* wurde die immer deutlich auftretende maximale Hemmung des Wachstums bezeichnet und in Prozenten des mittleren Zuwachses der Vorperiode ausgedrückt.
2. Als *Eintritt der maximalen Hemmung* wurde der zeitliche Abstand des Hemmungsmaximums von der Behandlung angenommen und in Minuten ausgedrückt. (Die Methode erlaubte nicht, eine Reaktionszeit festzustellen.)
3. Als *Halbzeit der Inaktivierung* (Eintritt der halben Inaktivierung) wurde der zeitliche Abstand des Hemmungsmaximums von jenem Punkte der Inaktivierungskurve gewählt, an dem der Hemmungsgrad nur noch die Hälfte der maximalen Hemmung beträgt. Da diese Kurve des Hemmungsrückganges meist flach ausläuft, kann der vollständige Rückgang nicht gut abgelesen werden, während die Halbzeit der Inaktivierung deutlich erkannt wird.

Ein *Einfluß der Temperatur* auf den Grad der maximalen Hemmung kann, wie Figur 13 zeigt, nicht erkannt werden; die auftretenden



Figur 13

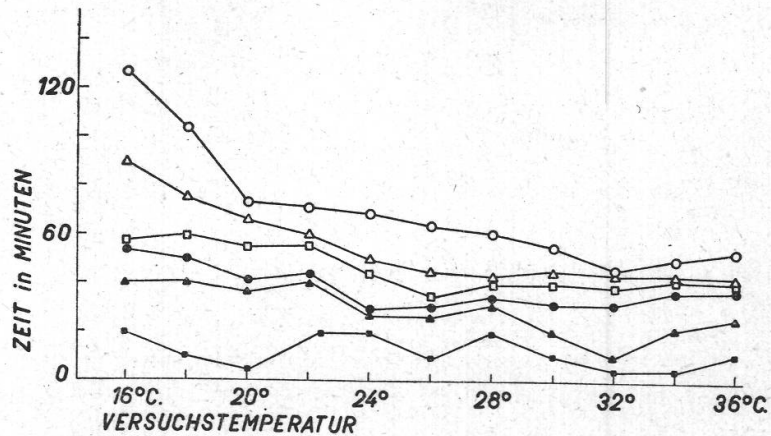
Hemmung des Wurzelwachstums durch Heteroauxin bei verschiedener Temperatur. — Maximum der Hemmung in Prozenten der mittleren Zuwachsgeschwindigkeit der Vorperiode. — Behandlungsdauer: 30 Sekunden

Konzentrationen:

- | | | | |
|-----|---------------------------|-----|----------------------------|
| ○—○ | 2,86.10 ⁻⁴ mol | ▲—▲ | 2,86.10 ⁻⁸ mol |
| △—△ | 2,86.10 ⁻⁵ mol | ■—■ | 2,86.10 ⁻⁹ mol |
| □—□ | 2,86.10 ⁻⁶ mol | +—+ | 2,86.10 ⁻¹⁰ mol |
| ●—● | 2,86.10 ⁻⁷ mol | | |

Mais: Haubensak, 1948 — Vers.-Nr. 2—27 a

Schwankungen entsprechen der normalen Streuung. Hingegen zeigt der Verlauf der Hemmung, der zeitliche Ablauf der Reaktion, eine deutliche Abhängigkeit von der Temperatur; dabei ist der Eintritt des Hemmungsmaximums (Figur 14) noch stärker temperaturabhängig als die Inaktivierung (Figur 15). Die tiefere Temperatur wirkt verzögernd auf den Ablauf der Reaktion, was in einer allgemeinen Verlangsamung der

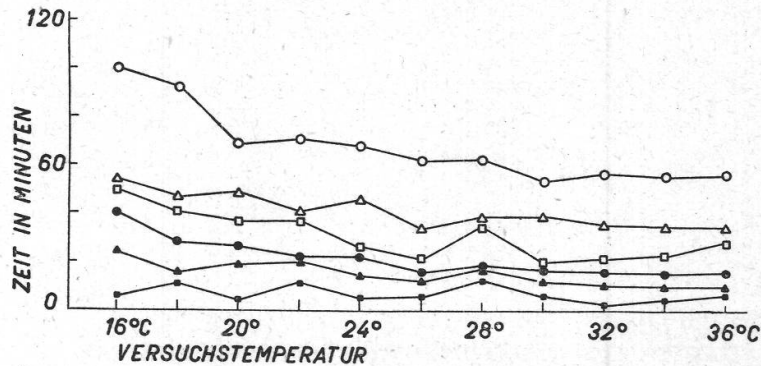


Figur 14

Einfluß der Versuchstemperatur auf den zeitlichen Reaktionsverlauf: Eintritt der maximalen Hemmung. — Gleiche Versuchsreihe wie in Figur 13. — Zeichenerklärung vgl. Fig. 13

Lebensprozesse bei niedriger Temperatur seine Erklärung finden kann (vgl. auch die verminderte Wachstumsgeschwindigkeit).

Die Abhängigkeit der maximalen Wachstumshemmung von der Konzentration des Wuchsstoffes ist aus Figur 13 ersichtlich. In Figur 16



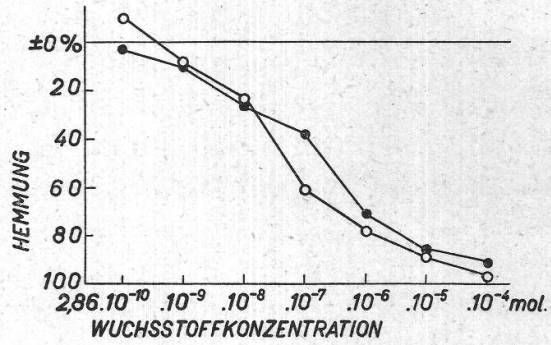
Figur 15

Einfluß der Temperatur auf den zeitlichen Reaktionsverlauf: Rückgang der Hemmung bis zum Halbwert der mittl. Wachstumsgeschwindigkeit der Vorperiode (Halbzeit der Inaktivierung). — Gleiche Versuchsreihe wie Figur 13/14. — Zeichenerklärung vgl. Figur 13

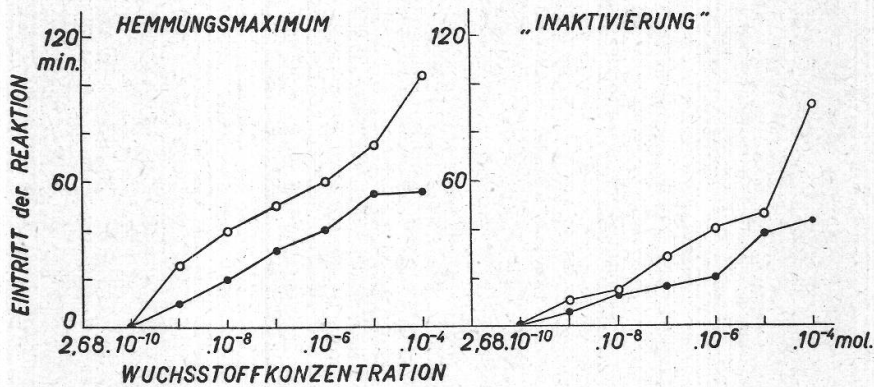
ist sie als Abhängigkeitskurve für zwei verschiedene Temperaturen dargestellt, während die Abhängigkeit des Reaktionsverlaufs in Figur 17 zeigt, daß mit abnehmender Konzentration der Reaktionsverlauf verkürzt wird. In dieser Figur (17) tritt auch die Abhängigkeit des Reaktionsverlaufs von der Temperatur hervor.

Figur 16
 Abhängigkeit des Reaktionsgrades (maximale Hemmung) von der Konzentration des Wuchsstoffes (Heteroauxin). — Gleiche Versuchsreihe wie Figur 13—15

○—○ Versuchstemperatur 18° C
 ●—● Versuchstemperatur 30° C



Eine Förderung, wie sie Gast (1942) erhielt, konnte nicht festgestellt werden. Kleine Wachstumssteigerungen traten wohl hie und da einmal auf, aber meist nur bei solchen Wurzeln, die schon eine große



Figur 17
 Abhängigkeit des zeitlichen Reaktionsverlaufes von der Konzentration des Wuchsstoffes

Links: Eintritt des Hemmungsmaximums
 Rechts: Eintritt der halben Inaktivierung

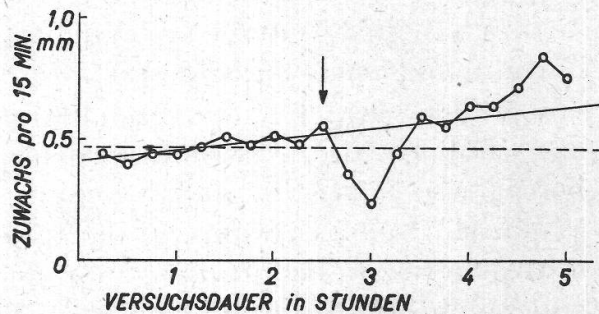
Gleiche Versuchsreihe wie Fig. 13—16. — Zeichenerkl. vgl. Fig. 16

Zuwachssteigerung aufwiesen (Figur 18). Nach Ablauf der Hemmungsreaktion tritt diese natürliche Wachstumssteigerung erneut hervor und kann so eine Förderung vortäuschen.

Figur 18
 Wachstumsverlauf nach Zugabe (↓) von $2,86 \cdot 10^{-6}$ mol Heteroauxin während 10 Sekunden

— Linie der mittl. Wachstumssteigerung der Vorperiode (Steigungslinie)
 - - - Linie des mittl. Wachstums der Vorperiode

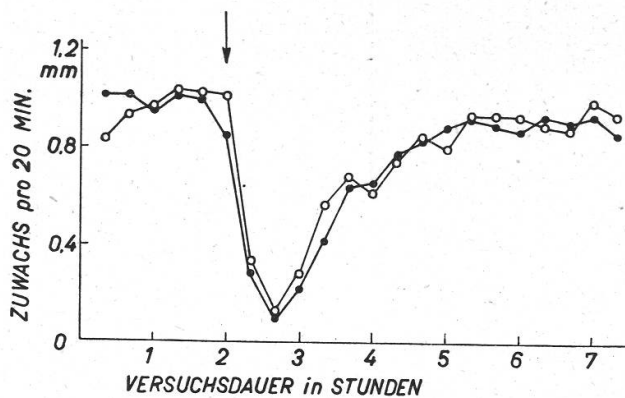
Mais: Buchs, 1947 — Vers.-Temp. 29° C
 Vers.-Nr. 0—13



Eine Belichtung der Wurzeln blieb auf den Reaktionsverlauf nach Heteroauxinbehandlung ohne Wirkung (Figur 19).

In einigen Versuchen wurde statt des Leitungswassers eine Nährlösung nach Pfeffer-Robbins (Salzgehalt 0,5 Promille) vor und nach der Behandlung mit Heteroauxin zugegeben, ohne daß sich dadurch die Wirkungskurve geändert hätte. Auch eine Verminderung der Tropfgeschwindigkeit auf das Maß, wie es G a s t (1942) anwendete, brachte keine Änderung des normalen Wirkungsverlaufs.

Die *Keimungstemperatur* war bei den meisten Versuchen 28° C. Wurden nun Wurzeln, die bei 20° C gekeimt hatten, mit Heteroauxin behandelt, so ergab sich kein Unterschied in der Wirkung gegenüber den bei 28° C gekeimten Kontrollen, weder im Hemmungsgrad noch im Reaktionsverlauf.



Figur 19

Wachstumsverlauf nach Zugabe (↓) von $2,86 \cdot 10^{-5}$ mol Heteroauxin unter verschiedenen Lichtbedingungen. — Behandlungsdauer: 30 Sek. — Mittelwerte aus je zwei Wurzeln

- — Wurzeln ständig weiß belichtet
- — Wurzeln im Dunkeln gehalten, nur zur Ablesung rot belichtet

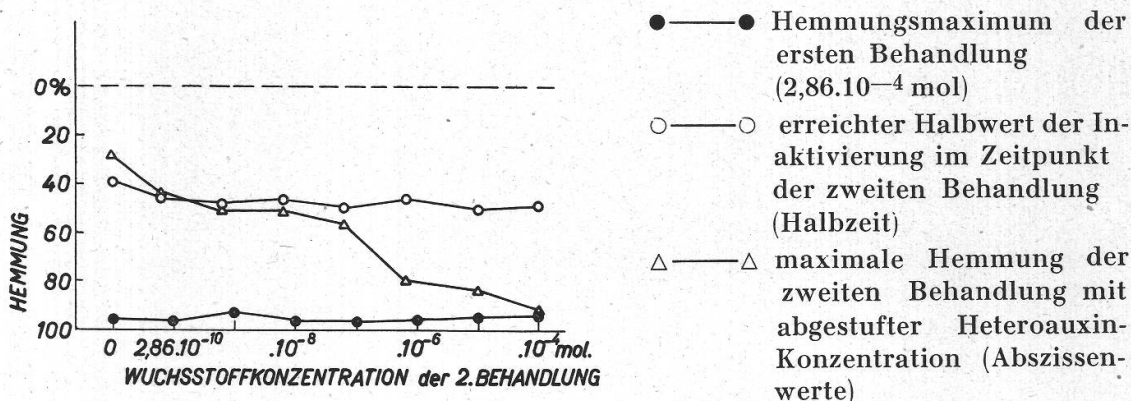
Mais: ACV, 1949
Vers.-Temp. 28° C
Vers.-Nr. 0—300

G a s t (1942) hatte zur Erklärung der Wirkungskurve des Heteroauxins angenommen, der zugeführte Wuchsstoff würde im Verlauf des weiteren Wachstums verbraucht oder inaktiviert, wodurch die Hemmung zurückgehe und schließlich in eine Förderung umschlage. Im weiteren hatte er festgestellt, daß, nachdem die Heteroauxinwirkung abgeklungen war, bei nochmaliger Zugabe von Heteroauxin die Reaktion gleich verlief wie das erstemal, so daß also angenommen werden muß, der Wuchsstoffgehalt sei in der Wurzel nach der Reaktion gleich hoch wie vor der Zugabe. Von diesen Überlegungen ausgehend, wurde versucht, den Gehalt der Wurzel an Wuchsstoff während der Inaktivierung zu bestimmen. Darf vorausgesetzt werden, daß nur dann die Wurzel auf von außen dargebotenen Wuchsstoff reagieren wird, wenn dieser in einer höhern Konzentration vorliegt, als die «Innenkonzentration» selbst beträgt, so sollte es auch möglich sein, durch Zuführen abgestufter Wuchsstoffmengen während der Inaktivierung oder durch Zugabe einer schwächeren Konzentration zu verschiedenen Zeiten der Inaktivierung eine solche Bestimmung durchzuführen.

Wurde die Behandlung im Zeitpunkt der halben Inaktivierung der ersten Heteroauxinbehandlung vorgenommen (Figur 20), so kann die zweite Behandlung schon bei einer Konzentration von $2,86 \cdot 10^{-7}$ mol Heteroauxin nicht mehr wirken, da die noch bestehende Hemmung der ersten Behandlung mit $2,86 \cdot 10^{-4}$ mol zu stark ist. Wird in zweiter Be-

Figur 20

Konzentrationsabhängigkeit der Wuchsstoffwirkung in zweiter Behandlung zum Zeitpunkt der halben Inaktivierung, nach einer ersten Behandlung mit $2,86 \cdot 10^{-4}$ mol Heteroauxin



Behandlungsdauer: 30 Sekunden — Mittelwerte aus je zwei Wurzeln
 Mais: ACV, 1949 — Vers.-Temp. 26° C — Vers.-Nr. 0—293/—294

handlung Wuchsstoff gleicher Konzentration ($2,86 \cdot 10^{-8}$ mol), aber zu verschiedenen Zeitpunkten der Inaktivierungskurve zugegeben, so ergibt sich ein ähnliches Resultat. Folgende Tabelle gibt die erreichten Werte für vier behandelte Wurzeln:

Tabelle 2

Werte der max. Hemmung bei Doppelbehandlung mit Heteroauxin

	T = 28° C			
Hemmungsmaximum bei $2,86 \cdot 10^{-4}$ mol, in % des Mittelwertes der Vorperiode	95	91	84	90
Erreichte Inaktivierung in %	76	48	37	10
Nach einer Dauer von min	60	100	120	140
Hemmungsmaximum der zweiten Behandlung: $2,86 \cdot 10^{-8}$ mol	0	0	45 %	25 %

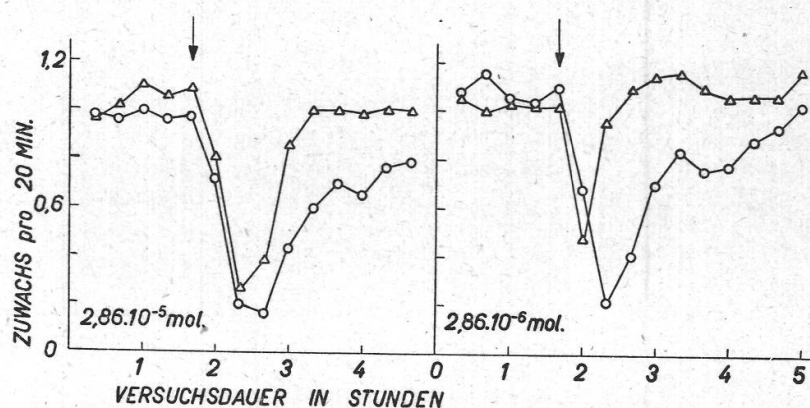
Diese Zahlen lassen ersehen, daß zu einem Zeitpunkte, da die Hemmung aus erster Behandlung noch rund 50 Prozent betrug, die zweite Behandlung ohne Wirkung blieb; sie trat erst dann ein, als die Hemmung schon auf 37 Prozent zurückgegangen war. Diese Hemmung wirkt aber noch nicht so stark wie bei der folgenden Wurzel, die in einem Zustand schon stärkerer Inaktivierung getroffen wurde.

Aus diesen Versuchen kann zur Halbzeit der Reaktion die der

Innenkonzentration an Wuchsstoff entsprechende Konzentration von Heteroauxin zu rund $3 \cdot 10^{-7}$ bis $3 \cdot 10^{-8}$ mol angenommen werden.

Einige Versuche mit Dauerbehandlung durch schwache Heteroauxinkonzentrationen ($2,86 \cdot 10^{-10}$ bis 10^{-12} mol) zeigten auch nach mehreren Stunden weder Hemmung noch Förderung: die Zufuhr von Wuchsstoff, die offenbar geringer ist als die in der Wurzel vorhandene Menge, blieb ohne Wirkung.

Ohne die Wuchstoffaufnahme quantitativ bestimmen und untersuchen zu wollen (vgl. Sutter, 1944; Huber, 1951), wieviel Wuchsstoff die Wurzel aus der durchfließenden Lösung aufnehmen kann, wurden doch einige Versuche unternommen, die eine Lösung des Problems auf physiologischem Wege bringen könnten: Nach Behandlung



Figur 21

Vergleich der Wirkung molargleicher Lösungen von Heteroauxin (○—○) und α -Naphthyl-Essigsäure (Δ — Δ). Zugabe bei (\downarrow). — Behandlungsdauer: 30 Sekunden. — Mittelwerte aus je zwei Wurzeln

Mais: ACV, 1949 — Vers.-Temp. 28° C — Vers.-Nr. 0—291

einer Wurzel mit Heteroauxinlösung wurde die abfließende Lösung aufgefangen und der nächsten Wurzel verabreicht, bis so eine ganze Reihe von Wurzeln mit ein und derselben Wuchsstofflösung behandelt worden waren. Erst bei einer anfänglichen Außenkonzentration von $2,86 \cdot 10^{-8}$ mol ist ein Nachlassen der Wirkung von der dritten Wurzel an festzustellen; offenbar ist erst dann die Lösung merkbar verarmt.

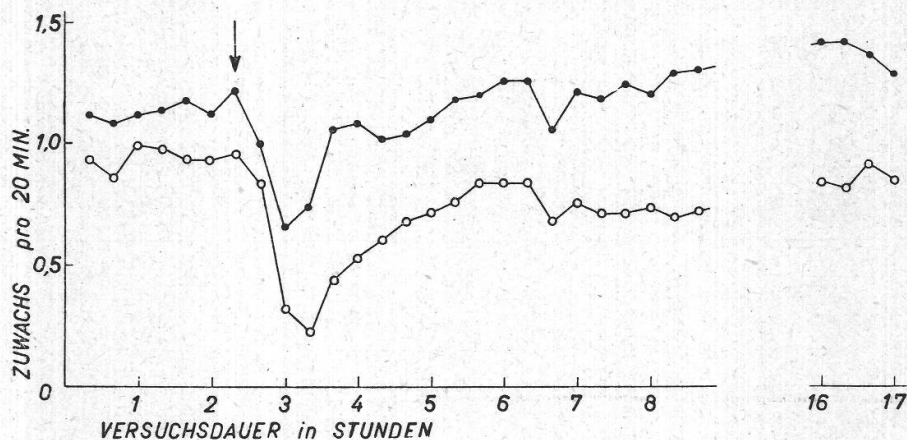
Die Menge der Lösung betrug bei diesen Versuchen etwa 20 cm^3 ; in dieser Menge waren anfangs 0,1 resp. 0,001 und 0,0001 mg Heteroauxin vorhanden.

α -Naphthyl-Essigsäure: Eine ähnliche, wenn auch nicht so ausgeprägte Gesetzmäßigkeit der Wachstumshemmung konnte Gast (1942) auch für andere Wuchsstoffe nachweisen. Zwei davon wurden auch hier untersucht, und zwar im Vergleich zu Heteroauxin. In molargleicher Lösung (Figur 21) ist die Wirkung von α -Naphthyl-Essigsäure

etwas schwächer als die von Heteroauxin; bei sinkender Konzentration nimmt sie auch viel rascher ab (vgl. Tabelle 3).

β-Indol-Propionsäure: Auch hier tritt eine schwächere Wirkung bei molargleicher Lösung mit Heteroauxin auf; auch ist, wie das schon Gast (1942) und Würzler (1942) feststellten, die Wirkung viel unregelmäßiger (vgl. Tabelle 3).

2,4-Dichlorphenoxy-Essigsäure: Als weiterer Wirkstoff mit Wachstumswirkung wurde ein Präparat von 2,4-D («Gesin», Geigy) untersucht. Bein und Schöpfer (1948) erhielten bei aseptisch gezogenen isolierten Maiswurzeln eine ähnliche Abhängigkeit von der Konzentration wie für Heteroauxin, nur mit einer Verschiebung zu einer zehnmal



Figur 22

Wachstumsverlauf nach Zugabe (↓) von 2,4-Dichlorphenoxy-Essigsäure. Wirkstoffmenge: 10 cm³. Behandlungsdauer: 30 Sekunden. —

Mittelwerte aus je zwei Wurzeln

● — ● 1.10⁻⁴ mol 2,4-D

○ — ○ 1.10⁻³ mol 2,4-D

Mais: ACV, 1949 — Vers.-Temp. 28° C — Vers.-Nr. 0—282

stärkeren Lösung von 2,4-D. Carroll (1949) fand bei der Keimung von Mais eine Hemmung, während Audus (1948 a) in dieser Hemmung eher ein Hinausschieben des Wachstumsvorganges sieht; er spricht von «phytostatic action» des 2,4-D.

Die Hemmung verlief in eigenen Versuchen ähnlich wie bei Heteroauxin (Figur 22), nur erholen sich bei stärkerer Konzentration offenbar einige Wurzeln nicht oder nur schwer.

Wirkungsvergleich verschiedener Wuchsstoffe

In vergleichenden Versuchen wurde die Wirkung (maximale Hemmung) von Heteroauxin, *α*-Naphthyl-Essigsäure, *β*-Indol-Propionsäure und 2,4-Dichlorphenoxy-Essigsäure untersucht und zwar in einer starken und einer mittleren Konzentration, sowie im optimalen und unteroptimalen Temperaturbereich des Wachstums.

- Aus der Zusammenstellung in Tabelle 3 läßt sich ersehen, daß
1. die Streuung der Werte aller andern Stoffe gegenüber Heteroauxin viel stärker ist,
 2. die Wirkung aller andern Stoffe kleiner ist im Vergleich zu Heteroauxin in gleicher Konzentration (Tabelle 4),
 3. bei allen untersuchten Stoffen mit sinkender Konzentration die Wirkung abnimmt,
 4. die Temperatur bei keinem dieser Stoffe einen Einfluß auf den Wirkungsgrad ausübt und
 5. der Wirkungsabfall mit sinkender Konzentration bei den andern Wuchsstoffen viel stärker ist als bei Heteroauxin.

Diese Tabellen zeigen auch gut, welche Möglichkeiten vergleichender Untersuchungen mit dieser Methode gegeben sind, besonders auch für die physiologische Forschung.

Tabelle 3
Höchstwerte der Hemmung für verschiedene Wuchsstoffe

Temperatur	20° C		30° C	
Konz. $2,86 \cdot 10^{-x}$ molar	10^{-4}	10^{-6}	10^{-4}	10^{-6}
Heteroauxin	0/0	0/0	0/0	0/0
	93	82	91	79
	94	78	94	73
	100	70	91	77
	100	68	96	75
	97	75	93	76
<i>a</i> -Naphthyl-Essigsäure (NES)	87	26	83	25
	89	22	87	38
	82	27	85	21
	83	21	85	29
	85	24	85	28
<i>β</i> -Indol-Propionsäure (IPS)	68	6	52	10
	35	2	73	4
	77	4	58	9
	72	9	56	9
	61	11	48	5
	63	6	57	7
2,4-Dichlorphenoxy-Essigsäure (2,4-D)	35	15	57	3
	54	8	62	6
	63	11	54	3
	70	7	61	7
	71	8	42	5
	59	10	55	5

Tabelle 4

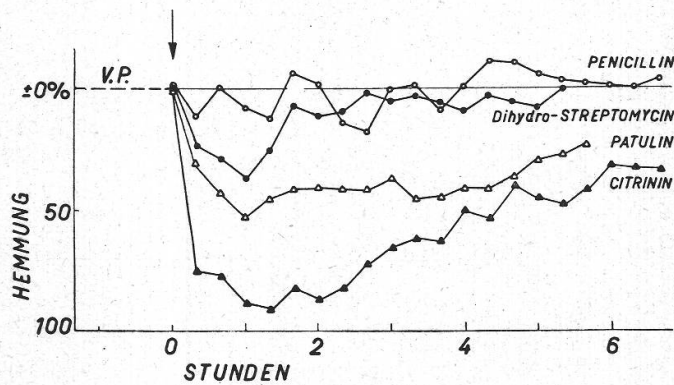
Werden die Mittelwerte für den maximalen Wirkungsgrad von Heteroauxin = 100 gesetzt, so ergeben sich folgende Hemmungswerte für die andern Stoffe (s. Tab. 3)

Heteroauxin	100	100	100	100
NES	88	32	91	37
IPS	65	7	61	9
2,4-D	61	14	59	7

2. Antibiotica

In verschiedenen Versuchen wurden auch Antibiotica auf ihre wachstumshemmende Wirkung untersucht.

Citrinin: Durch die Freundlichkeit von Frl. Z ü r c h e r in unserem Institut erhielt ich Citrinin, das sie aus Nährlösung von *Penicillium*



Figur 23

Einfluß verschiedener Antibiotica in einpromilliger Lösung auf das Wurzelwachstum. — Behandlung (↓): 30 Sekunden. — Mittelwerte aus je drei bis fünf Wurzeln. V.P.: unbehandelte Vorperiode
 Mais: Haubensak, 1948; Buchs, 1948; ACV, 1949
 Vers.-Temp. 28/30° C — Vers.-Nrn. 0—84, 0—197, 0—284, 0—315

citrinum Thom. isoliert hatte. Der Schmelzpunkt der gelblichen Substanz war 164° C, die Formel wird angegeben zu $C_{13}H_{14}O_5$ und das Molekulargewicht ist dementsprechend 250¹. In Äther löst sich die Substanz leicht, in Wasser zu 1 Promille mit leichtem Rückstand.

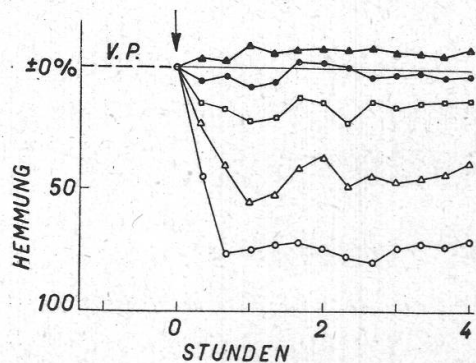
Die Wirkung ist im untersuchten Bereiche abhängig von der Konzentration. Im Vergleich zu Heteroauxin ist die Wirkung viel stärker und nachhaltiger (Figur 23).

Patulin: Reine Substanz dieses Antibioticums erhielt ich ebenfalls von Frl. Z ü r c h e r. Das Patulin wird von *Penicillium patulum* Bai-

¹ Formel aus Ann. Rev. of Biochem. 14, 1945, 749—772 und The Bot. Rev. 17, 1951, 390 und 415.

nier gebildet, hat die Formel $C_7H_6O_4$ mit dem Molekulargewicht 154. In Wasser ist es zu $\frac{1}{10}$ mol löslich, ebenso in Äther. Eine $\frac{1}{100}$ -mol-Lösung hat einen pH-Wert von 6,5 bis 6,8.

Die Wirkung ist ähnlich der des Citrinins (Figur 23), die Abhän-



Figur 24

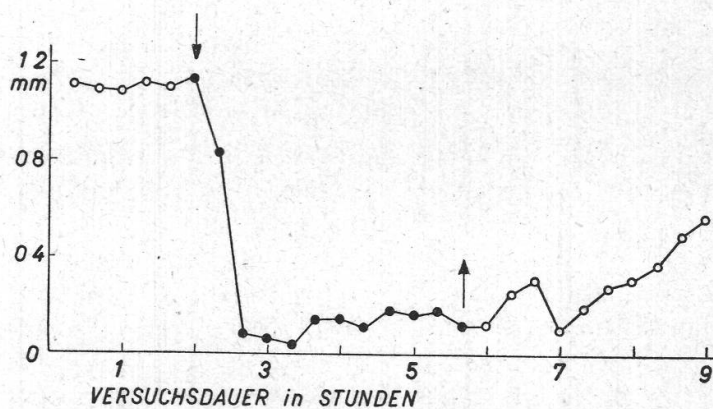
Einfluß von Patulin in verschiedenen Konzentrationen. — Behandlung (↓): 30 Sekunden. — Mittelwerte aus je drei bis fünf Wurzeln. V.-P.: unbehandelte Vorperiode

- ▲ — 1.10⁻⁶ mol
- — 1.10⁻³ mol
- — 1.10^{-2,67} mol
- △ — 1.10^{-2,33} mol
- — 1.10⁻² mol

Mais: Haubensak, 1948 — Vers.-Temp. 28° C
Vers.-Nr. 0—197/200/204

gigkeit der Wirkung von der Konzentration kommt auch in den Wirkungskurven (Figur 24) gut zum Ausdruck.

Penicillin: Penicillin G (Na-Salz) der Firma Merck wurde in wenigen Versuchen auf seine Wirksamkeit geprüft (Figur 23). Der Gegensatz zu den auch in der Medizin als giftig erkannten Citrinin und Patulin ist auffallend. Schwächere Konzentrationen haben überhaupt



Figur 25

Einfluß von Aspergillus-Kulturlösung in Dauerbehandlung (von ↓ bis ↑) im Kreislauf (150 cm³ Lösung während 220 Minuten). Mittelwerte aus zwei Wurzeln

Mais: Haubensak, 1948 — Vers.-Temp. 28° C
Vers.-Nr. 0—240

keine Wirkung mehr, erst bei Dauerbehandlung im Kreislauf tritt eine leichte Hemmung auf.

Streptomycin: Dihydro-Streptomycin (Sulfat) der Firma Merck zeigt, in ungefähr gleich starker Konzentration angewendet wie Penicillin, eine stärkere Wirkung auf das Wachstum (Figur 23), was auch

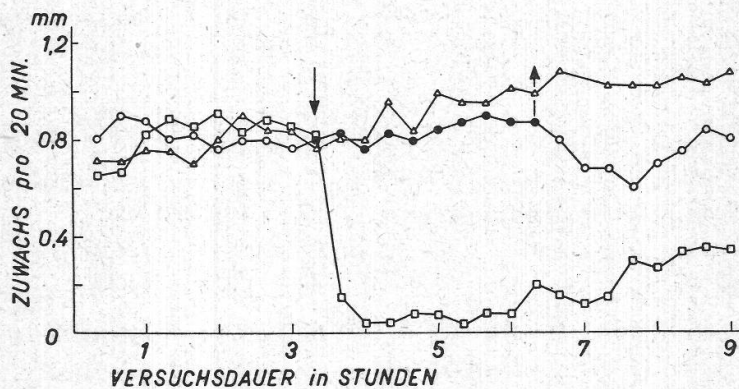
parallel mit der medizinisch größeren Giftigkeit gehen dürfte. Es handelt sich bei dem vorliegenden Präparat um die weniger schädliche Verbindung dieses Antibioticums.

Pilznährlösung: Dieser Versuch zeigt Möglichkeiten, welche diese Methode bietet: eine Pilznährlösung, auf der *Aspergillus niger* gewachsen war, erwies sich für Maiskeimlinge als stark wachstumshemmend. Daß die Hemmung auch nach Versorgung mit frischem Wasser noch andauert, zeigt Figur 25.

Daneben aber kann diese Methode noch weiteren praktischen Zwecken dienen. Es sei hier nur auf die Möglichkeit verwiesen, die in einer raschen Prüfung von Nährlösungen für mikrobiologische und auch allgemein physiologische Zwecke besteht. Auch bei der Aufarbeitung von Pilznährlösungen mit antibiotischen Stoffwechselprodukten dürfte diese Methode für orientierende Versuche brauchbar und rascher sein als der Test mit Bakterien.

3. Verschiedene Stoffe

Digitalisglukoside: Durch die Freundlichkeit von Herrn Prof. Dr. A. Stoll, Basel, erhielt ich vier reine Digitalis-Glukoside, die zum Teil zusammen mit den im Handel befindlichen Tropflösungen und



Figur 26

Wachstumsverlauf nach Zugabe (\downarrow) von Cedilanid

- — □ Tropflösung 1 : 1000, während 10 Sekunden
- △ — △ Tropflösung 1 : 10 000, während 10 Sekunden
- — ○ Substanz, gelöst 1 : 200 000, in Dauerbehandlung (von \downarrow bis \uparrow) während 180 Minuten (Kreislauf)

Mais: Buchs, 1948; Haubensak, 1948 — Vers.-Temp. 28° C — Vers.-Nrn. 0—109, 0—110, 0—242

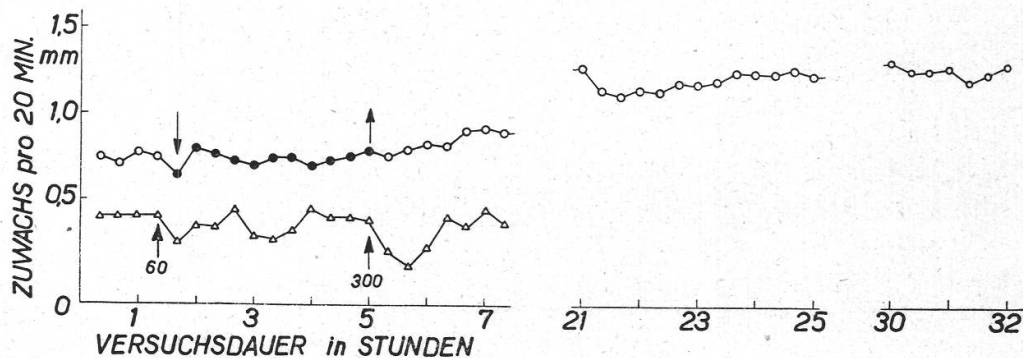
einem weiteren Digitalispräparat auf ihre Wirksamkeit untersucht wurden. Die reinen Stoffe sind meist schlecht wasserlöslich, woraus sich ihre schwache Wirkung erklären mag. In den Tropflösungen sind sie gewöhnlich stärker konzentriert, weshalb auch diese Lösungen viel

stärker hemmend wirkten. Ob daran auch die beigefügten Lösungsmittel schuld sind, konnte nicht festgestellt werden. Es könnte aber auch in der gelösten Form die Wirksamkeit erhöht worden sein.

In den folgenden Wirkungskurven sind möglichst die Wirkung der reinen Stoffe und die der Tropflösung miteinander verglichen worden.

Reines *Cedilanid* (4712 U) ist im Wasser 1 : 20 000 löslich, die Tropflösung *Cedilanid* (*Lanatosid C*) Sandoz besitzt eine Konzentration von 1 : 1000. Der rasche Wirkungsabfall bei Verdünnung der Tropflösung (Figur 26) scheint darauf hinzudeuten, daß es die stärkere Konzentration ist, die in der Tropflösung gegenüber der äußerst schwachen Lösung reiner Substanz die viel stärkere Wirkung verursacht.

Reines *Digilanid A* (3—4) ist in Wasser 1 : 16 000 löslich. In kurzer Behandlung kann eine leichte Hemmung auftreten (Figur 27), die von



Figur 27

Wachstumsverlauf nach Zugabe von *Digilanid A*, 1 : 100 000

○—○ Dauerbehandlung von ↓ bis ↑ während 220 Minuten

△—△ kurze Behandlung während 60 (↑) resp. 300 (↑) Sekunden

Mais: Haba, 1948; ACV, 1949 — Vers.-Temp. 28° C — Vers.-Nrn. 1—37, 0—302

der Behandlungsdauer abzuhängen scheint. Die schwächere Konzentration zeigt auch in Dauerbehandlung keine Wirkung mehr.

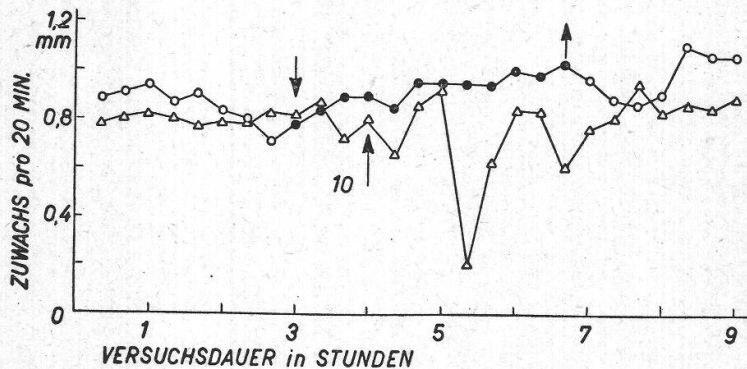
Reines *Scillaren A* (2. 1. 45) ist im Wasser 1 : 3000 löslich, die Tropflösung (*Scillaren* Sandoz) besitzt einen Gehalt von 0,8 Promille. Die zehnmal stärkere Tropflösung hemmt das Wachstum stark, während die schwächere Lösung der reinen Substanz auch im Kreislauf keine Wirkung mehr ausübt (Figur 28).

Reines *k-Strophanthosid* (4460-1) ist in Wasser leicht löslich, aber wie die übrigen Digitalis-Glukoside kaum in Äther. Eine Wirkung tritt kaum auf, auch nicht bei Dauerbehandlung.

Als weiteres Präparat wurde *Cardilana Hommel* (*Infusum stabile concentratum Digitalis lanatae*) untersucht. Mit der Verdünnung nimmt die Wirkung rasch ab (Figur 29).

Colchicin: Dieses Alkaloid der *Herbstzeitlose* von der Formel $C_{22}H_{25}NO_6$ (Molekulargewicht 399) übt insofern einen gut bekannten

Einfluß auf das Wachstum von Pflanzenorganen aus, als es den Ablauf der Mitose verändert (vgl. A very, 1947). Levan und Thoraya (1949) finden eine antagonistische Wirkung zum Wuchsstoff, die auch von Duhamet (1939) untersucht wurde. Jaretzky und Schenk



Figur 28

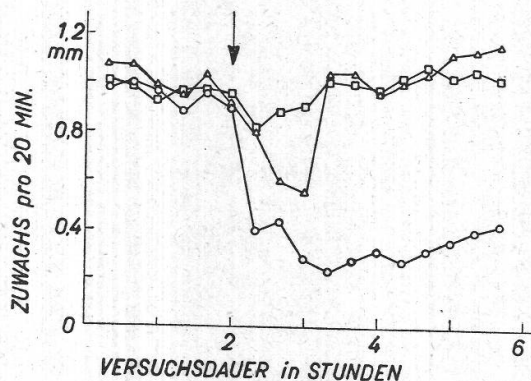
Wachstumsverlauf nach Zugabe von Scillaren

- △—△ Tropflösung 1 : 8.10⁻⁴, während 10 Sekunden (10 ↑)
- Substanz, gelöst 1 : 5.10⁻⁵, in Dauerbehandlung von ↓ bis ↑, während 220 Minuten (Kreislauf)

Mais: Buchs, 1948; ACV, 1949 — Vers.-Temp. 26/28° C
Vers.-Nrn. 0—111, 0—299

(1941), Schmuck (1938) und andere finden zum Teil eine Hemmung des Längenwachstums von Keimwurzeln.

In eigenen Versuchen wurde eine Lösung von *Colchicin puriss. cryst.* DAB 6 (Sandoz, Basel) verwendet. Kurze Behandlung hatte kei-



Figur 29

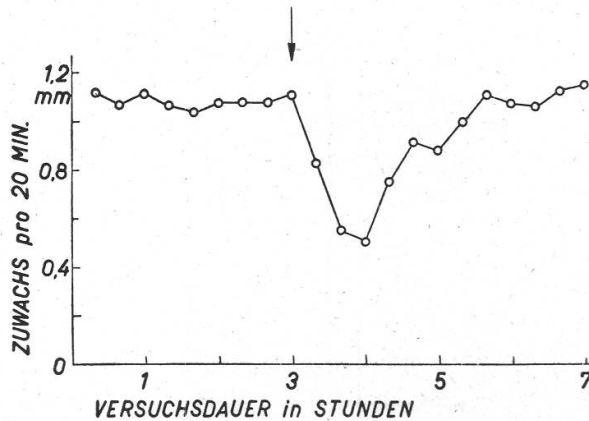
Wachstumsverlauf nach Zugabe (↓) von « Cardilana Hommel » in Tropflösung, während 50 Sekunden

- 1 : 10
- △—△ 1 : 5
- 1 : 2

Mais: Buchs, 1948 — Vers.-Temp. 29,5° C
Vers.-Nr. 0—64

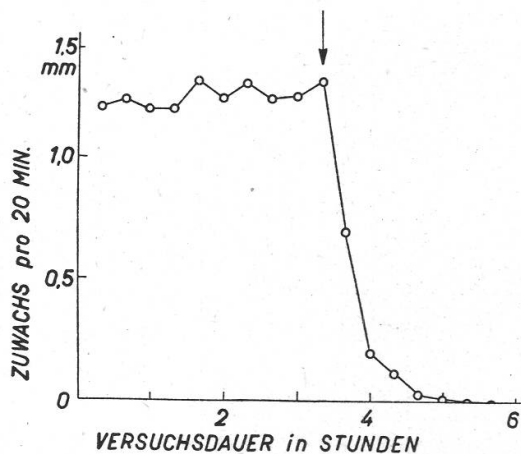
nen Einfluß auf das Wachstum, auch nicht in der stärksten Konzentration, die noch ohne Rückstand hergestellt werden konnte. In längerer Behandlung im Kreislauf kann nur eine leichte, allerdings auch nach der Behandlung anhaltende Hemmung des Wachstums festgestellt werden.

Uracil: Das 2,6-Dioxy-Pyrimidin von der Formel $C_4H_4O_2N_2$ wurde, veranlaßt durch die Untersuchungen von Ber (1949) über Thiouracil, in einigen Versuchen auf seine Wirksamkeit geprüft. Eine Behandlung von kurzer Dauer blieb ohne Wirkung; im Kreislauf zeigte sich eine leichte Hemmung, die länger andauerte.



Figur 30
Wachstumsverlauf nach Zugabe (↓) von Barbitursäure (Lösung von ein Promille), während 30 Minuten
Mais: Buchs, 1948 — Vers.-Temp. 28,5° C — Vers.-Nr. 0—77

Barbitursäure: Diese Säure von der Formel $C_4H_4O_3N_2$ soll nach Ber (1949) als Antagonist zum Uracil diese aus der Nucleinsäure verdrängen und seinen Platz einnehmen. Eine solchermaßen veränderte Nucleinsäure würde dann, nach Ber (1949), die Auxine in ihrer Wirkung hemmen, wodurch letzten Endes auch das Wachstum beeinflusst werden müßte.



Figur 31
Wachstumsverlauf nach Zugaben von 3,5-prozentiger NaCl-Lösung (entsprechend dem mittleren Salzgehalt des Meerwassers) während fünf Minuten (↓)
Mais: ACV, 1949 — Vers.-Temp. 30° C
Vers.-Nr. 0—323

Barbitursäure in einer Konzentration von 1 Promille zeigte eine nach der Behandlungsdauer abgestufte Hemmung des Wachstums. Eine Förderung des Wachstums konnte nicht erzwungen werden, so daß offenbar die Auxine in der Wurzel durch die Barbitursäure nicht blockiert worden sind, denn eine Wachstumsförderung der Wurzel

müßte ja auftreten, falls eine Blockierung der stets im Überschuß vorhandenen Wuchsstoffe durch irgendwelchen Einfluß (Figur 30) stattgehabt hätte.

Kochsalzlösung: Versuche mit Kochsalzlösung in der Konzentration des Meerwassers (3,5 % NaCl) wurden zu dem Zweck unternommen, um die Möglichkeit einer Prüfung von Keimlingen auf Salzfestigkeit zu zeigen; diese Prüfung kann natürlich auch auf andere Bodenbeimischungen, auf die Erträglichkeit von Düngern oder Nährsalzlösungen, ausgedehnt werden.

Nach kurzer Einwirkung der Salzlösung gehen die Wurzeln zugrunde; frisches Wasser bewirkt keine Erholung mehr, auch nicht am nächsten Tage (Figur 31).

Zusammenfassung

A. Methode

1. Es wurde eine Methode ausgearbeitet, die es ermöglicht, fortlaufend das Längenwachstum von ein bis neun Keimwurzeln (*Zea Mays* oder andere geeignete Pflanzen) mikroskopisch zu messen und den Einfluß verschiedener Wirkstoffe auf ihr Längenwachstum zu untersuchen.
2. Feuchtigkeit und Temperatur können dabei auf beliebiger Höhe konstant gehalten oder auch während des Versuchs geändert werden; ebenso kann die Belichtung verändert werden. Die Durchlüftung bleibt praktisch stets optimal.
3. Die Zugabe von Wirkstoffen kann zu einem beliebigen Zeitpunkt und in beliebig langer Dauer erfolgen.

B. Ergebnisse

a) Wachstum ohne Wirkstoffbehandlung

1. Der Einfluß der Temperatur, der Sauerstoffversorgung und der Aufzuchtbedingungen auf das Wurzelwachstum von *Zea Mays* wurde untersucht.
2. Unter optimalen Wachstumsbedingungen betrug der stündliche Zuwachs der Maiswurzeln im Mittel 4 mm.
3. Ein selbst kurzer Unterbruch der Luftzufuhr bewirkt eine Wachstumshemmung während längerer Zeit.
4. Auch unbehandelte Wurzeln sondern Stoffwechselprodukte ab, die ihr eigenes Wachstum hemmen.

b) Einfluß von Wirkstoffen auf das Wachstum

1. *Heteroauxin* in Konzentrationen von $2,86 \cdot 10^{-4}$ bis $2,86 \cdot 10^{-9}$ mol verursacht eine vorübergehende Hemmung, deren Grad von der Konzentration, nicht aber von der Versuchstemperatur abhängig

ist, während der Verlauf der Hemmung und die Dauer der Inaktivierung des Wuchsstoffes mit sinkender Temperatur verzögert werden.

2. Die Konzentration an autochthonem Wuchsstoff in der intakten, unbehandelten Keimwurzel von *Zea Mays* entspricht einer Heteroauxinkonzentration von etwa 10^{-9} mol.
3. *α -Naphthyl-Essigsäure* bewirkt gegenüber Heteroauxin in gleicher Konzentration ($2,86 \cdot 10^{-4}$ und $2,86 \cdot 10^{-6}$ mol) eine Hemmung, die nur 88 % resp. 32 % der Heteroauxinhemmung entspricht. Bei sinkender Konzentration nimmt die Wirkung um 75 % ab (gegenüber 25 % bei Heteroauxin).
4. *β -Indol-Propionsäure* weist einen noch stärkeren Wirkungsabfall auf: die Hemmung beträgt gegenüber derjenigen von Heteroauxin nur noch 65 % bzw. 7 %, die Abnahme der Wirkung bei sinkender Konzentration steigt auf 90 %.
5. Das Herbizid *2,4-Dichlorphenoxy-Essigsäure* zeigt ungefähr eine ähnliche Wirkung: Rückgang der Hemmung gegenüber derjenigen durch Heteroauxin auf 61 % resp. 14 %, mit einem Abfall in der Wirkung bei sinkender Konzentration von rund 85 %. Bei stärkeren Konzentrationen dauert die Erholung deutlich länger als bei Heteroauxin.
6. Die Wirkung aller untersuchten Wuchsstoffe zeigt im Grad der Hemmung keine Temperaturabhängigkeit.
7. *Antibiotica* üben eine hemmende Wirkung aus, die etwa im gleichen Verhältnis zunimmt wie die medizinische Giftigkeit: Penicillin weist kaum einen Einfluß auf, während bei Patulin eine langandauernde Hemmung des Wurzelwachstums auftritt.
8. Verschiedene Stoffe, die im Bade- oder Tauchverfahren nach Angaben aus der Literatur scheinbar eine Wirkung auf Keimwurzeln ausüben, zeigten keine Wirkung, wenn sie unter optimalen Wachstumsbedingungen mit unserer Methode untersucht wurden.

C. Anwendungsmöglichkeiten der Methode

1. In der chemischen und pharmazeutischen Forschung können isolierte Wirkstoffe unbekannter Natur oder Derivate von bekannten Stoffen in rascher Vorprüfung auf ihre Wirksamkeit untersucht werden, sofern die Wirkung auf Keimwurzeln mit der gewünschten chemischen oder pharmazeutischen parallel geht.
2. In der Mikrobiologie können Kulturlösungen mit dieser Methode rasch auf das Vorhandensein und die Anreicherung von Wirkstoffen geprüft werden, so weit wenigstens, als diese das Wurzelwachstum beeinflussen.

3. Die Methode dürfte auch geeignet sein zur Analyse von Wechselwirkungen zwischen Mikroorganismen und Wurzeln in der Rhizosphäre.
4. In der agrikulturbotanischen Forschung kann die Methode dazu verwendet werden, zu prüfen, wie weit Wurzeln von Kulturpflanzen Dünger- und Bodenlösungen, sowie Herbizide, Fungicide und Insecticide ertragen können.

Die vorliegende Arbeit wurde im *Botanischen Institut der Universität Basel* ausgeführt. Herrn Prof. Dr. M. Geiger-Huber, unter dessen Leitung die Arbeit entstand, spreche ich für die Zuteilung des Themas, für wertvolle Anregungen sowie für die Überlassung der Mittel des Institutes meinen herzlichen Dank aus.

Ebenso möchte ich auch allen jenen danken, die mir während der Arbeit mit Rat und Hilfe zur Seite gestanden sind.

Zitierte Literatur

- Abele, K., 1925. Zur Kenntnis der Kernteilungsperiodizität in den Wurzeln von *Vicia amphicarpa* Dort. V. Bot. Archiv **11**, 471—474.
- Amstrong, H. U., 1936. Zur Frage der Wuchsstoffwirkung auf das Wurzelwachstum. Jahrb. f. wiss. Bot. **83**, 773—780.
- Askénasy, E., 1873. Über eine neue Methode, das Wachstum der Pflanzen zu bestimmen. Flora **15**, N. F. **31**, 56. Jahrg., 225—230.
- 1890. Über einige Beziehungen zwischen Wachstum und Temperatur. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **8**, 61—94.
- Audus, L. J., 1948. a) Studies on the phytostatic action of 2,4-D and coumarin. The New Phytologist **47**, 196—219.
- b) Studies on the pH-relationship of root growth and the inhibition by 2,4-D and coumarin. The New Phytologist **48**, 97—114.
- Avery, G. S., et al., 1947. Hormones and Horticulture. Macgraw-Hill Book Co. New York, 282.
- Bein, M., et Schopfer, W.-H., 1948. Sur l'action de l'acide 2,4-D sur la croissance des racines de *Zea Mays* et de *Pisum* cultivées in vitro. Exper. **4**, 222—223.
- Bělehrádek, J., 1935. Temperature and living matter. Protoplasma-Monographien **8**, Borntraeger, Berlin.
- Ber, Arthur, 1949. Auxine und Nucleinsäuren. Exper. **5**, 455—460.
- Blaauw, A. H., 1914. Licht und Wachstum I. Ztschr. f. Bot. **6**, 641—703.
- 1918. Licht und Wachstum III. Sep. Meded. van de Landbouwhoogeschool, Wageningen, Deel XV, No. **1**, 1—204.
- Brown, R., and Sutcliffe, I. F., 1950. The Effects of Sugar and Potassium on Extension Growth in the Root. Journ. exper. Bot. **1**, 88—113.
- Bünning, E., 1928. Zur Physiologie des Wachstums und der Reizbewegungen der Wurzeln. Planta **5**, 635—659.
- Burlet, Ernst, 1940. Über die pflanzl. Organkultur und ihre Anwendung bei physiologischen Untersuchungen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **50**, 519—544 (Diss. Basel).
- Burn, J. H., 1937. Biologische Auswertungsmethoden. Berlin, Springer.

- Carroll, R. B., 1949. Apparent inactivation of 2,4-D by riboflavin in light. Amer. Journ. Bot. **36**, 821 (Abstracts).
- Cholodny, N., 1932. Ist die Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzel von deren Lage abhängig? *Planta* **17**, 794—800.
- 1933. Beiträge zur Kritik der Blaauwschen Theorie des Phototropismus. *Planta* **20**, 549—576.
- Darwin, F., 1880. Über das Wachstum negativ heliotropischer Wurzeln im Licht und im Finstern. Arb. bot. Inst. Würzburg **2**, 521—529.
- Duhamet, L., 1939. Action de la Colchicine sur la croissance de méristèmes radiculaires de *Lupinus albus*. C. R. Soc. de Biol. **131**, 757—759.
- Fox, Lauretta, 1937. Effects of sudden changes of temperature on elongation rate of primary root. Bot. Gaz. **99**, 166—206.
- Gast, A., 1942. Über den Einfluß der Dauer der Wuchsstoffeinwirkung auf das Wurzelwachstum. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **52**, 441—475 (Diss. Basel).
- Geiger, M., 1928. Beitrag zur Kenntnis der Physiologie keimender Samen. I. Einfluß der Quellungsbedingungen auf den Gasaustausch. Jahrb. f. wiss. Bot. **69**, 331—356.
- Geiger-Huber, M., und Burret, E., 1936. Über den hormonalen Einfluß der β -Indolylessigsäure auf das Wachstum isolierter Wurzeln in Organkultur. Jahrb. f. wiss. Bot. **84**, 233—253.
- Gorter, Ch., 1932. Groeistofproblemen bij wortels. Diss. Utrecht (zit. bei Cholodny, 1933).
- Hasmann, M., 1951. The action of 6-Amino undecane on wheat seedlings. Exper., 1951, **7**, 137—138.
- Hibbard, R. P., 1915. The question of the toxicity of distilled water. Amer. Journ. Bot. **2**, 389—401.
- Hitchcock, A. E., 1935. Indole-3-n-Propionic acid as a growth hormone and the quantitative measurement of plant response. Contrib. Boyce-Thomps. Inst. **7**, 87—95.
- Huber, H., 1951. Über den Einfluß der Belichtung auf die Wuchsstoff-Empfindlichkeit der Keimstengel von *Cucumis sativus* L. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **61**, 499—538 (Diss. Basel).
- Jaretzky, R., und Schenk, G., 1941. Versuche mit Acenaphthen und Colchicin an Gramineen- und Leguminosenkeimlingen. Jahrb. f. wiss. Bot. **89**, 13—19.
- Kellicott, W. E., 1904. The daily periodicity of cell-division and of elongation in the root of *Allium*. Bull. Torrey Bot. Club, New York **31**, 529—550.
- Kirchner, O., 1890. Über das Längenwachstum von Pflanzenorganen bei niedern Temperaturen. Beitr. Biol. Pflanzen **3**, 335—364.
- Kny, L., 1903. Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum von Bodenwurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot. **38**, 421—446.
- Koepen, W., 1870. Wärme und Pflanzenwachstum. Diss. Leipzig. (Bull. Soc. Imp. Naturalistes de Moscou **3**.)
- Lehenbauer, P. A., 1914. Growth of maize seedlings in relation to temperature. Physiol. Res. I, 247—288, 1—5. (Ref.: Bot. Centralblatt **129**, 662, 1915.)
- Leitch, I., 1916. Some experiments on the influence of temperature on the rate of growth in *Pisum sativum*. Ann. of Bot. **30**, 25—46.
- Levan, A., and Thoraya, L., 1949. Naphthalene Acetic Acid in the *Allium* Test. Hereditas **35**, 337—374.
- Macht, D. I., and Livingstone, M., 1922. Effect of cocaine on the growth of *Lupinus albus*. Journ. gen. Physiol. **4**, 573—583.
- Macht, D. I., 1931. Effect of some inorganic mercurials on growth of *Lupinus albus*. Amer. Journ. Bot. **18**, 598—602.

- Müller, N. J. C., 1869. Vorl. Notiz zu Untersuchungen über die Wachstumserscheinungen der Wurzel, 1. Teil. Bot. Ztg. **27**, 369—374, 385—390, 401—411.
- Navez, A. E., 1933. "Growth-promoting substances" and elongation of roots. Journ. gen. Physiol. **16**, 733—739.
- Overbeck, I., 1933. Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei *Raphanus*. Rec. trav. bot. néerl. **30**, 537—626.
- Palladin, W., 1886. Atmung und Wachstum. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **4**, 322—328.
- Pedersen, R., 1874. Haben Temperaturschwankungen als solche einen ungünstigen Einfluß auf das Wachstum? Arb. bot. Inst. Würzburg **1**, 563—583.
- Probst, S., 1927. Über den Einfluß einer Sproßbelichtung auf das Wurzelwachstum und denjenigen einer Wurzelbelichtung auf das Sproßwachstum. Planta **4**, 651—709.
- Régnier, J., David, R., et Joriot, R., 1937. Contributions à la mise au point des techniques phytopharmacologiques. C. R. Soc. Biol. **2**, **125**, 1011—1015.
- Saarnijoki, S., 1933. Über die tägliche Periodizität der Kernteilung in den Keimwurzelspitzen von *Brassica oleracea*. Ann. bot. Soc. Zool.-Bot. Fennicae Vanamo **4**, No. 10.
- Sachs, J., 1860. Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. Jahrb. f. wiss. Bot. **2**, 338—377.
- 1873. Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. bot. Inst. Würzburg **1**, 385—474.
- Schopfer, W., 1935. Recherches sur l'emploi possible d'un test végétal pour la vitamine B₁. Essai d'étalonnage. Bull. Soc. chim. biol. Paris **17**, 1097.
- Shmuck, H., 1938. The chemical nature of substance inducing polyploidy in plants. C. R. Acad. Sci. URSS **19**, 189—192.
- Stålfelt, M. G., 1920. Ein neuer Fall von tagesperiodischem Rhythmus. Svensk. bot. Tidskrift **14**, 186—189.
- Strehl, R., 1874. Untersuchungen über das Längenwachstum der Wurzel und des hypokotylen Gliedes. Diss. Leipzig.
- Strugger, S., 1932. Die Beeinflussung des Wachstums und des Geotropismus durch die Wasserstoffionen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **50**, (77)—(92).
- Sutter, E., 1944. Die chemische Bestimmung des Heteroauxins und Versuche über seine Aufnahme durch Pflanzen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **54**, 197—244 (Diss. Basel).
- Talma, E. G. C., 1918. The relation between temperature and growth in the roots of *Lepidium sativum*. Rec. trav. bot. néerl. **15**, 366—422.
- Teodoresco, E., 1899. Influence des différentes radiations lumineuses sur la structure et la forme des plantes. Ann. de Sciences nat., Sér. 8, Botanique, **10**, 141—262.
- Ulloth, 1871/75. Über die Keimung von Pflanzensamen in Eis. I: Flora Nr. 12, 185—188; II: Flora, 1875, 266—268.
- Vogt, E., 1915. Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Ztschr. f. Bot. **7**, 193—270.
- Wanner, H., und Schmucki, S., 1950. Hemmung und Wurzelatmung durch Ausscheidungen des Wurzelsystems. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **60**, 413—425.
- Würgler, W., 1942. Über das Wachstum isolierter Wurzeln und seine Beeinflussung durch Wuchsstoffe. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **52**, 239—271 (Diss. Basel).
- Zollikofer, C., 1920. Über die tropistische Wirkung von rotem Licht auf Dunkelpflanzen von *Avena sativa*. Proc. kon. Akad. v. Wet. **23**, 576—584.