

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

**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft

**Band:** 63 (1953)

**Artikel:** Untersuchungen über die korrelative und hormonale Steuerung der Seitenwurzelbildung

**Autor:** Geissbühler, Hans

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-44357>

#### 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:** 24.01.2026

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

# **Untersuchungen über die korrelative und hormonale Steuerung der Seitenwurzelbildung**

Von Hans Geissbühler

(Aus dem Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich)

Eingegangen am 11. August 1952

Inhaltsverzeichnis	Seite
1. Einleitung und Problemstellung . . . . .	28
2. Material und Methoden . . . . .	30
21. Pflanzenmaterial . . . . .	30
22. Methodik der Kultur isolierter Wurzeln . . . . .	31
221. Technik . . . . .	31
222. Nährmedium . . . . .	32
23. Protokollführung, Verarbeitung der Versuchsresultate . . . . .	33
231. Bestimmung der Wachstumsgeschwindigkeit ( $v$ ) der Primärwurzel . . . . .	33
232. Belegmaterial . . . . .	33
233. Verarbeitung der Versuchsresultate, statistische Methoden . . . . .	33
3. Experimenteller Teil . . . . .	34
31. Förderung und Hemmung der Seitenwurzelbildung durch Organe und Organteile, Korrelationen . . . . .	34
311. Einfluß der Kotyledonen und des Sprosses auf die Seitenwurzel- bildung . . . . .	34
312. Korrelationen zwischen Primärwurzelspitze und Seitenwurzeln . . . . .	40
3121. Konstanz des Abstandes zwischen Primärwurzelspitze und Spitze des Seitenwurzelkegels . . . . .	40
3122. Förderung der Seitenwurzelbildung durch Dekapitation der Primärwurzelspitze. Induktionsgefälle der Seitenwurzeln . . . . .	41
32. Einfluß der Temperatur auf die Seitenwurzelbildung . . . . .	49
321. Beziehungen zwischen Temperatur und Wachstumsgeschwindig- keit der Primärwurzel . . . . .	49
322. Beziehungen zwischen Temperatur und Anzahl der Seitenwurzeln . . . . .	50
323. Unterdrückung der Seitenwurzelbildung bei höherer Temperatur . . . . .	53
324. Das Induktionsgefälle der Seitenwurzeln in Abhängigkeit von der Temperatur . . . . .	53
325. Abhängigkeit des Abstandes zwischen Primärwurzelspitze und Spitze des Seitenwurzelkegels von der Wachstumsgeschwindigkeit . . . . .	54
33. Einige Beiträge zur Abklärung des inneren Chemismus der Seitenwurzel- bildung . . . . .	57
331. Stoffliche Grundlagen der von der Primärwurzelspitze aus ge- steuerten Hemmung der Seitenwurzelbildung . . . . .	57
332. Einfluß von Wirkstoffen, Wuchsstoff ( $\beta$ -Indolylessigsäure) und Borsäure auf die Seitenwurzelbildung . . . . .	58

	Seite
3321. Grundversuch . . . . .	58
3322. Nikotinsäure . . . . .	60
3323. $\beta$ -Indolylessigsäure (Heteroauxin) . . . . .	68
3324. Beziehungen zwischen der Wirkung der Nikotinsäure und der $\beta$ -Indolylessigsäure . . . . .	71
3325. Pyridoxin (Vitamin B <sub>6</sub> , Adermin) . . . . .	75
3326. Borsäure . . . . .	76
4. Diskussion der Versuchsresultate . . . . .	77
5. Zusammenfassung . . . . .	82
6. Literaturverzeichnis . . . . .	85

## 1. Einleitung und Problemstellung

Die Bildung von Seitenwurzeln ist in morphologisch-anatomischer Richtung seit der klassischen Arbeit von van Tieghem und Dutilot (1888), die bereits deren endogenen Ursprung innerhalb der Primärwurzel feststellten, ziemlich eingehend untersucht worden (vgl. Troll, 1941; Williams, 1947). Im Gegensatz dazu ist über die physiologischen Vorgänge, die an der Differenzierung und Entwicklung der Seitenwurzeln beteiligt sind, noch wenig bekannt. Dies ist verständlich, wenn man bedenkt, daß die Abgrenzung der stofflichen Grundlagen von Differenzierungs- und Entwicklungsprozessen im pflanzlichen Organismus erst in den Anfängen steckt (vgl. Buennning, 1948). Einerseits ist es die Kompliziertheit und Vielfalt der beteiligten biochemischen Vorgänge, anderseits sind es methodische Schwierigkeiten, die uns auch heute noch daran hindern, einen so komplexen Vorgang, wie ihn die Seitenwurzelgenese darstellt, in physiologischer Hinsicht befriedigend abzuklären.

Methodisch lassen sich entwicklungsphysiologische Vorgänge wesentlich erfolgreicher kontrollieren, seitdem es gelungen ist, einzelne Organe oder Gewebe der Pflanze *in vitro* unter sterilen Bedingungen zu kultivieren (White, 1943). Wachstums- und Differenzierungserscheinungen solcher Organe und Gewebe können dabei in Abhängigkeit von einer nach Qualität und Quantität genau bestimmten Nährlösung verfolgt werden; korrelative Einflüsse durch andere Organe oder Gewebe fallen weg. Die für die vorliegende Arbeit notwendigen Versuche wurden daher fast ausschließlich mit Hilfe isoliert kultivierter Wurzeln durchgeführt (Bonner und Addicott, 1937; Bonner und Deviran, 1939; Gautheret, 1942; White, 1943).

Die Problematik der Organbildung und -entwicklung lässt sich von verschiedenen Gesichtspunkten aus betrachten. Gegenwärtig steht die Suche nach organdifferenzierenden und -entwickelnden Phytohormonen und die Abklärung ihrer Wirkungsmechanismen im Vordergrund (vgl. Lang, 1949). Oft wird heute ein spezielles Problem so angegangen, daß Wuchsstoffe und Hormone auf ihre organbildende Wirkung unter-

sucht und daraus die in der Pflanze existierenden Bildungsmechanismen abgeleitet werden. Dies scheint mir jedoch so lange etwas gefährlich, als das Vorkommen dieser Stoffe im betreffenden Abschnitt des Pflanzenkörpers und die Zentren ihrer Synthese oder Aktivierung nicht einigermaßen sichergestellt sind. Darum dürfte, bevor mit der Untersuchung stofflicher Einflüsse begonnen wird, die Abklärung der Korrelationen, d. h. die Feststellung, wie weit und in welcher Form andere Organe oder Organteile auf die untersuchten Differenzierungs- und Entwicklungsvorgänge fördernd oder hemmend wirken, zweckmäßig sein. Ferner ist anzunehmen, daß durch die Beurteilung der Wirkung von Außenfaktoren (Temperatur, Wasserstoffionenkonzentration, Sauerstofftension usw.) auf organbildende Prozesse weitere Grundlagen für die Abklärung des inneren Chemismus gewonnen werden können.

Aus diesen Erwägungen ergibt sich der systematische Weg, der für die vorliegende Arbeit gewählt wurde:

1. Bestimmung von Korrelationen, d. h. die Feststellung, wie weit und in welcher Form Organe oder Organteile die Seitenwurzelbildung fördern oder hemmen.
2. Beurteilung des Einflusses von Außenfaktoren auf die Seitenwurzelbildung, wobei im Rahmen dieser Arbeit nur Temperaturwirkungen untersucht wurden.
3. (in Abhängigkeit von den unter 1 und 2 gewonnenen Resultaten) Abklärung der inneren Wirkungsmechanismen, die an der Seitenwurzelgenese beteiligt sind. In dieser Beziehung konnten in der vorliegenden Untersuchung nur wenige Versuche durchgeführt werden. Eine einigermaßen abschließende Betrachtung ist wegen der Kompliziertheit und Vielfalt der beteiligten Vorgänge und wegen der in vielen Punkten noch fehlenden Grundlagen und Kenntnisse absolut unmöglich.

Die bereits durchgeföhrten Arbeiten über die Physiologie der Seitenwurzelbildung, die sich auf alle drei der oben genannten Punkte verteilen, werden jeweilen in den entsprechenden Hauptabschnitten zitiert und, wenn nötig, im Zusammenhang mit meinen Versuchsresultaten besprochen. Hingegen ist es notwendig, für das Verständnis des nachfolgenden experimentellen Teiles auf einige Punkte allgemeiner Natur hinzuweisen:

Der Verlauf der Seitenwurzelbildung zerfällt in zwei morphologisch unterscheidbare Prozesse: Differenzierung (d. h. Bildung der Initialen) und Entwicklung (d. h. Auswachsen des angelegten, determinierten Organes). Da diese kaum durch die gleichen physiologischen Faktoren bedingt werden, drängt sich eine getrennte Betrachtung auf, wobei der Vorgang der Differenzierung durch anatomische Untersuchungen zu kontrollieren wäre. Auf diese wurde in der vorliegenden

Arbeit verzichtet und nur das makroskopisch sichtbare Auswachsen der Seitenwurzeln verfolgt. Neuere Untersuchungen (William, 1947) haben ergeben, daß die Anlage der Seitenwurzeln bereits in der meristatischen Zone erfolgt, so daß wir annehmen können, daß sich die noch nicht sichtbaren Seitenwurzelanlagen praktisch auf den ganzen apikalen Teil der Primärwurzel verteilen.

Nach Thimann (1936) ist die Bildung von Seitenwurzeln physiologisch vergleichbar mit derjenigen von sproßbürtigen Wurzeln. Über die physiologischen Grundlagen der Bewurzelung von Sprossen liegen bereits zahlreiche Untersuchungen vor. Deren Resultate werden daher, soweit notwendig, bei der Beurteilung meiner Versuche berücksichtigt.

Als man die Bedeutung chemischer Einflüsse für Determinationsprozesse erkannte, glaubte man anfänglich an eine strenge Spezifität dieser organbildenden Substanzen (Kaline, Went, 1929). Heute weiß man, daß diese organbildenden Stoffe nur einen für den betreffenden Entwicklungsgang notwendigen Faktor darstellen (Bunning, 1948) und daß sie zudem (in Abhängigkeit vom Objekt, von andern Stoffen oder von ihrer Konzentration) verschiedene Potenzen realisieren können. Es dürfte daher verfehlt sein, ein spezifisches Seitenwurzelbildendes Hormon zu postulieren und die Untersuchung von Anfang an auf diesen einen Stoff abzustimmen.

Schließlich sei darauf hingewiesen, daß ein Vorgang, wie ihn die Bildung von Seitenwurzeln darstellt, wahrscheinlich durch verschiedene Stoffe ausgelöst werden kann. Wenn wir daher einen auslösenden Stoff erkennen, steht noch nicht fest, daß er demjenigen entspricht, der die organotypische Reaktion in der Pflanze selbst kontrolliert.

Die vorliegende Arbeit wurde am Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich ausgeführt. Herrn Prof. Dr. Hans Wanner bin ich für sein stetes Interesse am Gang der Untersuchungen und für seine wertvolle Unterstützung zu großem Dank verpflichtet. Ferner danke ich den Herren K. Frank, Dr. A. Brühn und A. Huber für die Mithilfe bei technischen und photographischen Arbeiten.

## 2. Material und Methoden

### 21. Pflanzenmaterial

Aus einer Reihe von Vorversuchen ergab sich, daß isolierte Wurzeln der Sommerwicke (*Vicia sativa*) für eine experimentelle Betrachtung der Seitenwurzelbildung sehr geeignet sind. Sie zeichnen sich durch rasches, regelmäßiges Wachstum (1,2 bis 1,5 cm pro Tag bei 22° C) und quantitativ genügende, rasch einsetzende Seitenwurzelbildung aus. Zudem lassen sich die Samen, dank ihrer glatten Oberfläche, ohne weiteres chemisch sterilisieren.

Das verwendete Samenmaterial (Italienische Sommerwicke) stammte von der Firma Samen-Mauser in Zürich.

## 22. Methodik der Kultur isolierter Wurzeln

Bei der Kultur isolierter Wurzeln folgte ich zur Hauptsache den von Gautherot (1942) und White (1943) angegebenen Methoden.

### 221. Technik

*Sterilisation und Keimung der Samen:* Die Samen wurden in einer dreiprozentigen Lösung von Kalziumhypochlorit (Chlorkalk) während 20 bis 30 Minuten sterilisiert und direkt, ohne Nachspülen, in keimfreien Petrischalen ( $\varnothing$  10 cm) ausgelegt. Deren Boden war mit einer stark durchfeuchteten Watteschicht und weißem Filterpapier ausgekleidet. Die Sterilisation der Petrischalen erfolgte im Autoklav (2 at, 15 Min.). Die Schalen, die je sechs bis acht Samen enthielten, wurden im Dunkelthermostaten bei 23° C aufbewahrt.

*Reinigung und Sterilisation der Kulturgefäße:* Als Kulturgefäße verwendete ich ausschließlich Erlenmeyer-Kolben von Schott u. Gen., Jena (200 cm<sup>3</sup> für ganze Wurzeln, 50 cm<sup>3</sup> für Wurzelstücke). Vor jedem Versuch wurde eine entsprechende Anzahl mit Kaliumbichromatschwefelsäure und einem käuflichen Putzmittel (Vel usw.) gereinigt und mit Leitungswasser und *Aqua dest.* kräftig nachgespült.

Die Sterilisation der mit Nährlösung gefüllten Kulturgefäße erfolgte im Dampftopf (zweimal 60 Min. mit 20 bis 24 Stunden Zwischenraum). Als Kolbenverschluß dienten Ppropfen aus unentfetteter Watte, die mit Rebgaze umwickelt waren. Um beim Sterilisieren das Eindringen von Flüssigkeit zu verhindern, wurden die Ppropfen mit einer Stanniolhaube zugedeckt.

*Sterilisation der Instrumente:* Den Ansatz der Wurzeln und die Übertragung der Wurzelspitzen führte ich in einem Impfkasten aus, in dessen Innern ich vor und während der Arbeit periodisch Alkohol zerstäubte. Die Instrumente wurden in Alkohol getaucht, abgeflammt und in einem keimfreien Tuch bis zur Verwendung abgekühlt.

*Ansatz der Wurzeln:* Nach einer Keimzeit von drei Tagen hatten die Primärwurzeln eine durchschnittliche Länge von 1,5 bis 2,5 cm und waren versuchsbereit. Die Petrischalen wurden eingehend kontrolliert und infizierte, deren Zahl äußerst gering war, ausgeschieden. Mit einem Spezialmesser (Rasierklinge + Halter) trennte ich die Keimwurzeln zirka 10 mm hinter der Spitze von den Keimlingen und übertrug sie mit einem Spatel, dessen Ende aufgebogen war, möglichst rasch in die Kulturgefäße.

*Übertragung der Wurzelspitzen (Repiqueage):* In mehreren Versuchen wurden die Wurzeln nach einiger Zeit dekapitiert und die Spitzen

in neue Kulturgefäße übertragen. Die Dekapitation führte ich mit einer langen, im untern Drittel abgewinkelten Schere durch. Die Übertragung der Spitzen erfolgte mit dem schon genannten Spatel.

*Aufbewahrung der Kulturen:* Sämtliche Kulturen wurden im Dunkelthermostaten bei 22 bis 23° C (Konstanz  $\pm$  0,25° C) aufbewahrt. Infizierte Kulturen wurden sofort ausgeschieden.

## 222. Nährmedium

Die quantitative und qualitative Zusammensetzung der verwendeten Standardnährlösung (White, 1943) ist aus Tabelle a ersichtlich.

Tabelle a

Standardnährlösung für die Kultur isolierter Wurzeln nach White (1943)

Salz	Konzentration mg/l	Mol.
MgSO <sub>4</sub> .....	360,0	$3 \cdot 10^{-3}$
Ca(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> .....	200,0	$1,2 \cdot 10^{-3}$
Na <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> .....	200,0	$1,4 \cdot 10^{-3}$
KNO <sub>3</sub> .....	80,0	$8,0 \cdot 10^{-4}$
KCl .....	65,0	$9,0 \cdot 10^{-4}$
NaH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> · H <sub>2</sub> O .	16,5	$1,2 \cdot 10^{-4}$
Fe <sub>2</sub> (SO <sub>4</sub> ) <sub>3</sub> .....	2,5	$6,0 \cdot 10^{-6}$
MnSO <sub>4</sub> .....	4,5	$3,0 \cdot 10^{-5}$
ZnSO <sub>4</sub> .....	1,5	$9,4 \cdot 10^{-6}$
H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub> .....	1,5	$2,4 \cdot 10^{-5}$
KI .....	0,75	$4,5 \cdot 10^{-6}$
Saccharose .....	20 000,0	$6,0 \cdot 10^{-2}$
Glykokoll .....	3,0	$4,0 \cdot 10^{-5}$
Nikotinsäure ...	0,5	$4,0 \cdot 10^{-6}$
Pyridoxin .....	0,1	$4,9 \cdot 10^{-7}$
Thiamin .....	0,1	$3,0 \cdot 10^{-7}$
<i>pH = 5,7</i>		

Für eine Reihe von Versuchen wurde die Nährlösung modifiziert oder durch weitere organische Stoffe ergänzt. Deren Konzentration wird bei der Beschreibung der entsprechenden Versuche erwähnt.

Zur Abkürzung des Arbeitsverfahrens wurden eine anorganische und eine organische Stammlösung hergestellt (White, 1943). Fe<sub>2</sub>(SO<sub>4</sub>)<sub>3</sub> und Saccharose (Handelsware) wurden vor jedem Versuch frisch abgewogen. Das verwendete Wasser war pyrexdestilliert. Aminosäuren, Vitamine und Wuchsstoffe stammten von der Firma Hoffmann-La Roche, Basel.

Die 200- (50-) cm<sup>3</sup>-Kulturgefäße enthielten 70 (25) cm<sup>3</sup> Nährlösung.

## 23. Protokollführung, Verarbeitung der Versuchsresultate

### 231. Bestimmung der Wachstumsgeschwindigkeit ( $v$ ) der Primärwurzel

Um  $v$  (cm/Tag) zu bestimmen, mußten die Längen der Primärwurzeln täglich gemessen werden. Diese Messung führte ich mit Hilfe eines Fadens aus, der entweder um die Kulturgefäße oder in den Wurzeln entsprechenden Form daneben ausgelegt wurde. Diese Methode, die einige Übung erfordert, wird dadurch erleichtert, daß sich die Wurzeln schon nach kurzer Zeit der Gefäßwand nahezu anlegen. Die Genauigkeit ( $\pm 2,5$  mm) war für die durchgeführten Versuche genügend.

### 232. Belegmaterial

In fast allen Fällen wurden die Wurzeln bei Versuchsende mit Hilfe der Schattenrißmethode photographiert: Ich legte die Objekte auf Kontaktindruckpapier (Agfa Lupex, extra hart LEH 1) und deckte sie mit einer Glasplatte zu. Dann wurde mit einer Kopierlampe wenige Sekunden belichtet und nach üblichen Methoden entwickelt und fixiert.

Die Gestalt der Wurzeln wurde so in natürlicher Größe festgehalten und konnte quantitativ ausgewertet werden. Die Länge der Primärwurzeln und der Seitenwurzeln wurde auch in diesem Fall mit einem Faden gemessen.

### 233. Verarbeitung der Versuchsresultate, statistische Methoden

In allen Versuchen zeigten die Längen der Primärwurzeln und der Seitenwurzeln und die Anzahl der Seitenwurzeln die für biologische Untersuchungen charakteristische Streuung. Um deren Einfluß auf die Versuchsresultate auszuschalten, wurden einerseits große Versuchsserien angesetzt, anderseits, wenn nötig, die Messungen und Zählungen statistisch ausgewertet. Dabei stützte ich mich auf die Methoden von Koller (1940) und Puetter (1929). In vielen Fällen genügte die Ermittlung des Mittelwertes der Serien. War zur Charakterisierung eines Versuches die Streuung notwendig, so berechnete ich die mittlere Abweichung ( $\sigma$ ) als Maß der Streuung der Einzelwerte einer Serie um den Mittelwert.

Handelte es sich darum, zu prüfen, ob zwischen den Mittelwerten zweier vergleichbarer Serien nur eine Zufallsschwankung oder ein echter Unterschied besteht, wurde der mittlere Fehler der Differenz dieser Mittelwerte ( $\sigma_{\text{Diff}}$ ) nach folgender Formel berechnet:

$$\sigma_{\text{Diff}} = \sqrt{\frac{\sigma_1^2}{n_1} + \frac{\sigma_2^2}{n_2}} = \sqrt{\sigma_{M_1}^2 + \sigma_{M_2}^2} \quad | \quad \sigma_{M_1} = \frac{\sigma_1}{\sqrt{n_1}}$$

wobei:  
 $n_1, n_2$  = Zahl der Einzelwerte einer Serie  
 $\sigma_1, \sigma_2$  = mittlere Abweichungen einer Serie  
 $\sigma_{M_1}, \sigma_{M_2}$  = mittlere Fehler des Mittelwertes  $M_1$  resp.  $M_2$

Dann wurde festgestellt, ob die Differenz der Mittelwerte ( $M_1 - M_2$ ) das je nach dem Freiheitsgrad ( $m = n_1 + n_2 - 2$ ) geforderte Vielfache  $t$  des mittleren Fehlers der Differenz der Mittelwerte ( $\sigma_{\text{Diff}}$ ) überschreitet oder nicht:

$$p = \frac{M_1 - M_2}{\sigma_{\text{Diff}}}$$

Wenn  $p \geq t$ , ist der echte Unterschied zweier Mittelwerte statistisch gesichert.

### 3. Experimenteller Teil

#### 31. Förderung und Hemmung der Seitenwurzelbildung durch Organe und Organteile, Korrelationen

##### 311. Einfluß der Kotyledonen und des Sprosses auf die Seitenwurzelbildung

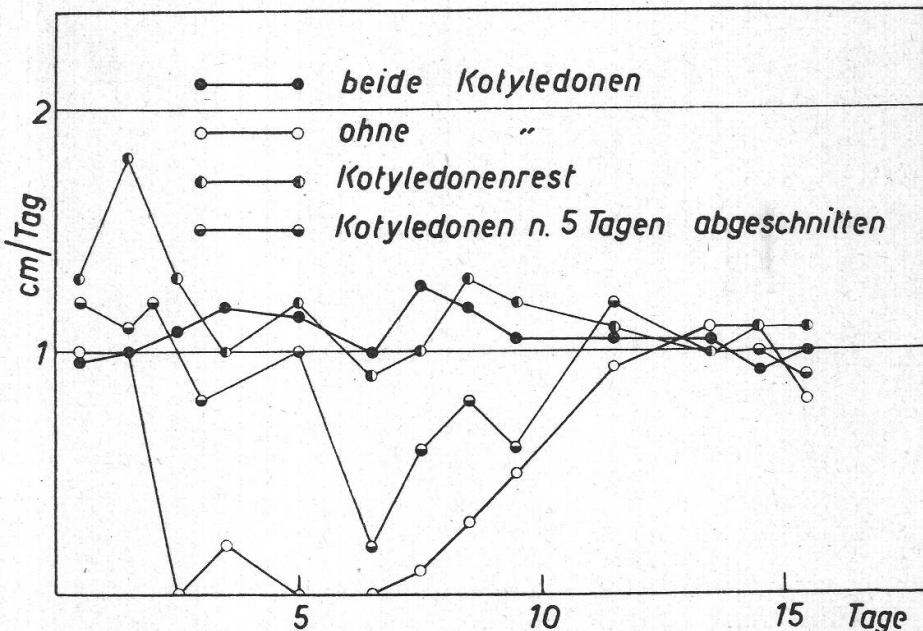
Nach Rippel (1937) kann durch Entfernung der Kotyledonen bei Keimpflanzen von *Vicia Faba* die normale Seitenwurzelgenese, die an der Basis der Primärwurzel einsetzt und in akropetaler Richtung fortschreitet, umgekehrt werden: Die Seitenwurzelbildung setzt erst später ein, beginnt dicht hinter der Primärwurzelspitze und schreitet in basipetaler Richtung fort. Bei Entfernung eines einzelnen Keimblattes oder des Primärsprosses wird kein qualitativer Effekt erzielt, während bei Entfernung beider Keimblätter bis auf einen kleinen Rest (zirka  $\frac{1}{6}$ ) die Seitenwurzelbildung um mehrere Tage verzögert wird und dann auf der ganzen Länge der Primärwurzel simultan einsetzt.

Da in dieser Arbeit Angaben über die Wachstumsgeschwindigkeit ( $v$ ) der Primärwurzel fehlen und die Resultate einer Bestätigung bedürfen, setzte ich den Versuch neu an.

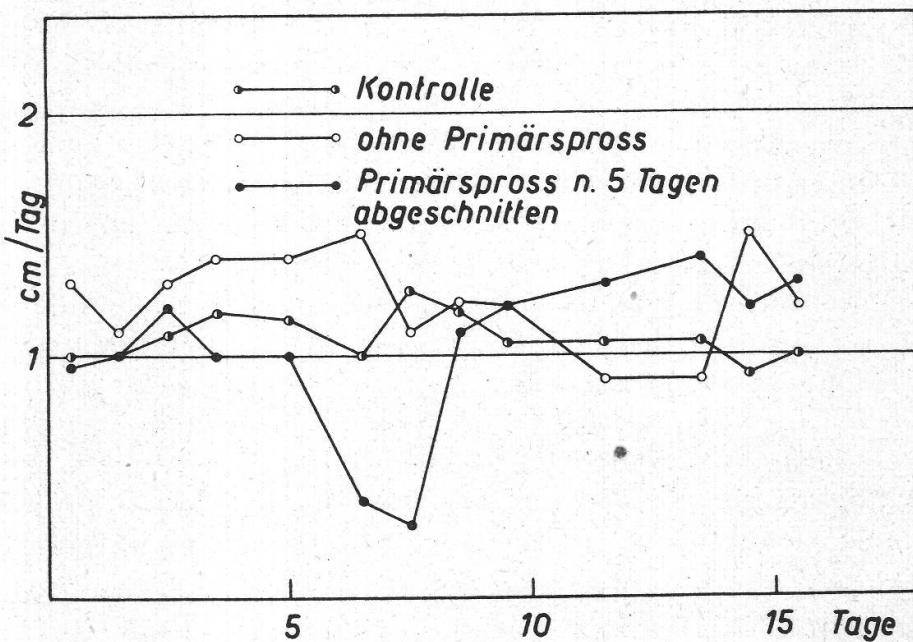
*Versuchsanordnung 1:* *Vicia Faba*-Samen wurden 48 Stunden gewässert und 7 Tage in feuchtem Sand angekeimt. Länge der Keimwurzeln: 8—11 cm. Je 3 Keimpflanzen wurden auf einer durchlochten Tonscheibe befestigt und die Wurzeln in eine Lundegårdh-Nährlösung getaut (Schmucki, 1949). 6 Pflanzen bildeten eine Versuchsgruppe.

- Versuchsreihe:
1. Kontrolle
  2. Entfernung beider Kotyledonen
  3. Entfernung beider Kotyledonen nach 5 Tagen Versuchsdauer

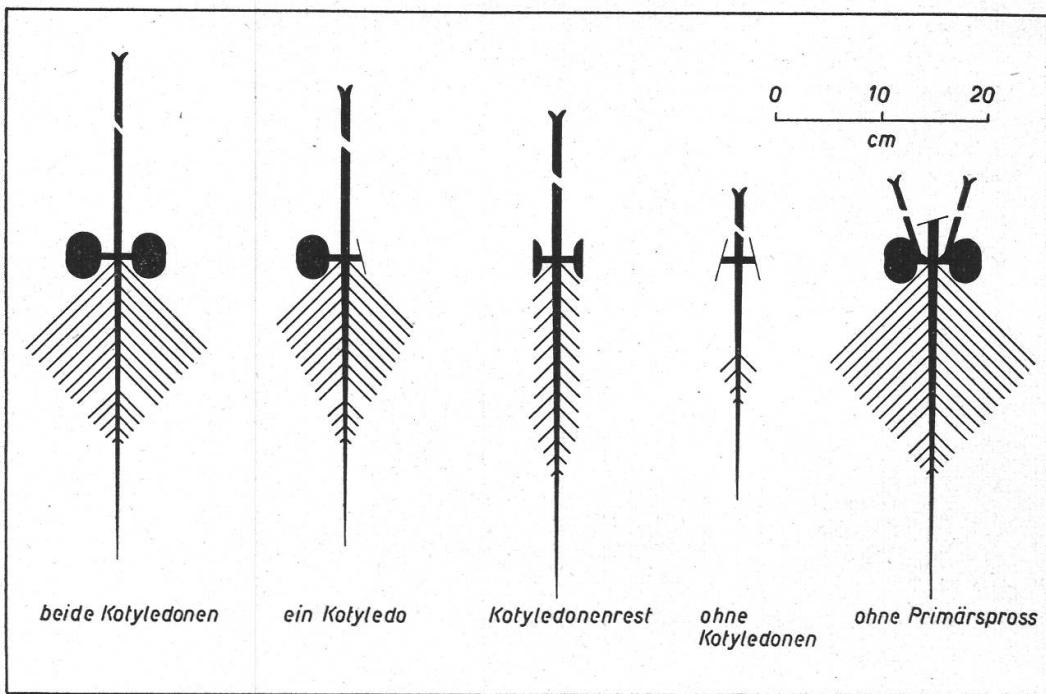
4. Entfernung beider Kotyledonen bis auf einen kleinen Rest (zirka  $\frac{1}{5}$  des Volumens)
  5. Entfernung des Primärsprosses
  6. Entfernung des Primärprozesses nach 5 Tagen Versuchsdauer
- Der Versuch wurde in einem Treibhaus ( $T = \pm 20^\circ \text{C}$ ) durchgeführt und dauerte 16 Tage. Die Länge der Primärwurzel wurde täglich gemessen.



Figur 1  
Wachstumsgeschwindigkeit ( $v = \text{cm}/\text{Tag}$ ) der Primärwurzeln von  
*Vicia Faba* bei ganzer oder teilweiser Entfernung der Kotyledonen.  
Flüssigkeitskultur



Figur 2  
Wachstumsgeschwindigkeit ( $v = \text{cm}/\text{Tag}$ ) der Primärwurzeln von  
*Vicia Faba* bei zeitlich gestaffelter Entfernung des Primärsprosses.  
Flüssigkeitskultur



Figur 3

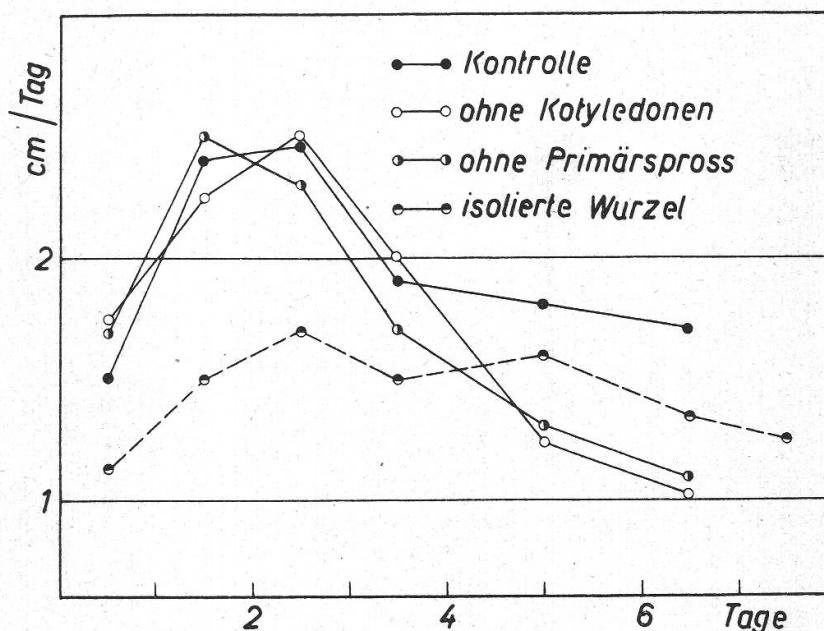
Anordnung der Seitenwurzeln an Primärwurzeln von *Vicia Faba* bei ganzer oder teilweiser Entfernung der Kotyledonen und des Primärsprosses. Kulturdauer 16 Tage

Aus Figur 1 ergibt sich, daß  $v$  der Kontrolle ziemlich konstant ist. Entfernung beider Kotyledonen zu Beginn des Versuches führt zu einem sofortigen  $v$ -Abfall, der zu einer mehrtägigen Sistierung des Wachstums führt. Nach 7 Tagen, vermutlich bei einsetzender Assimilationstätigkeit des schwach entwickelten Sprosses, steigt  $v$  wieder an und erreicht kurz vor Versuchsende einen normalen Wert. Werden die Kotyledonen erst nach 5 Tagen entfernt, fällt  $v$  vorübergehend, jedoch nicht bis Null, ab (Wirkung des bereits assimilierenden Sproßsystems). Werden die Kotyledonen bis auf einen kleinen Rest entfernt, bleibt  $v$ , abgesehen von einer leichten Stimulation bei Versuchsbeginn, praktisch unbeeinflußt. Auch die Entfernung des Primärsprosses bei Versuchsbeginn führt zu diesem negativen Resultat (Figur 2). Wird dagegen der Primärsproß erst nach 5 Tagen abgeschnitten, tritt ein vorübergehender  $v$ -Abfall ein, ein Beweis dafür, daß sich bereits Assimulationsprodukte in den Stoffwechsel eingeschaltet haben. Das Abschneiden des Primärsprosses führt immer zum Austreiben der beiden Kotyledonarachselknospen.

Die Entfernung des Primärsprosses beeinflußt die Anordnung der Seitenwurzeln nicht (normale Ausbildung eines Seitenwurzelkegels, dessen Basis mit der Wurzelbasis identisch ist). Sie sind höchstens etwas länger als diejenigen der Kontrolle. Dagegen führt die Elimination der Kotyledonen zu einem veränderten Seitenwurzelbild:

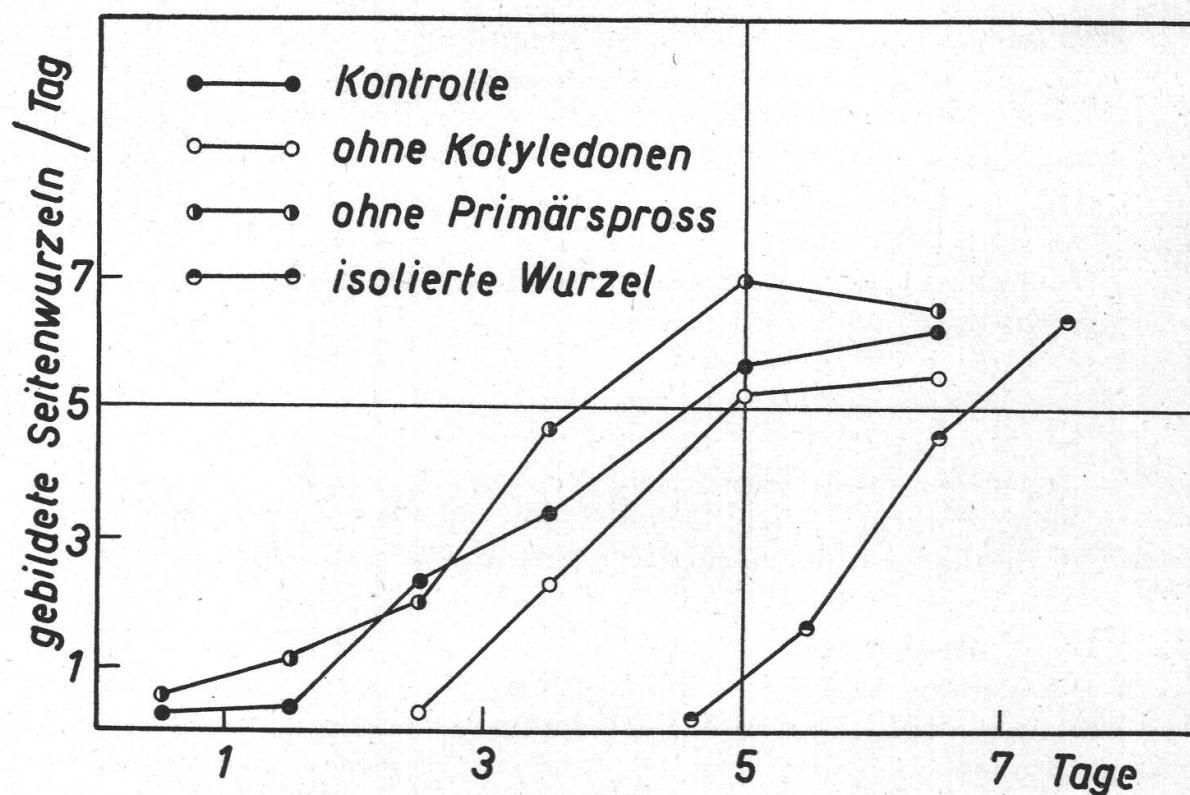
- a) Werden beide Kotyledonen abgeschnitten, so verschiebt sich der Insertionspunkt der obersten Seitenwurzel in akropetaler Richtung um 8—10 cm. Der basale Abschnitt der Primärwurzel wird dadurch seitenwurzelfrei. Diese Verschiebung ist nicht nur räumlich, sondern auch zeitlich. Die Seitenwurzelbildung beginnt erst nach 10—12 Tagen. Nachher schreitet sie aber wie bei der Kontrolle akropetal fort. Eine Umkehr im Sinne Rippels konnte nicht festgestellt werden (Figur 3).
- b) Werden beide Kotyledonen bis auf einen kleinen Rest (zirka  $\frac{1}{5}$  des Volumens) entfernt, bleibt der Insertionspunkt der obersten Seitenwurzel (average insertion point) an der Wurzelbasis; hingegen setzt die Seitenwurzelbildung erst 4—6 Tage später ein. Die Seitenwurzeln stehen lockerer und bleiben kürzer. Dies führt dazu, daß sich der normale Seitenwurzelkegel in einen schmalen, vorn zugespitzten Zylinder verwandelt (Figur 3).

Diese Versuchsresultate sprechen für eine Korrelation zwischen Kotyledonen und Seitenwurzelbildung. Da aber mit der Entfernung der Keimblätter nicht nur eine Verschiebung des average insertion point, sondern auch eine Sistierung des Primärwurzelwachstums verbunden ist, kann nicht entschieden werden, ob ein direkter Einfluß der Kotyledonen besteht oder ob dieser sekundär in dem Sinne ist, daß er durch das anfängliche völlige Fehlen von Grundsubstanzen des Bau- und Energiestoffwechsels bedingt wird. Die Frage kann erst beantwortet



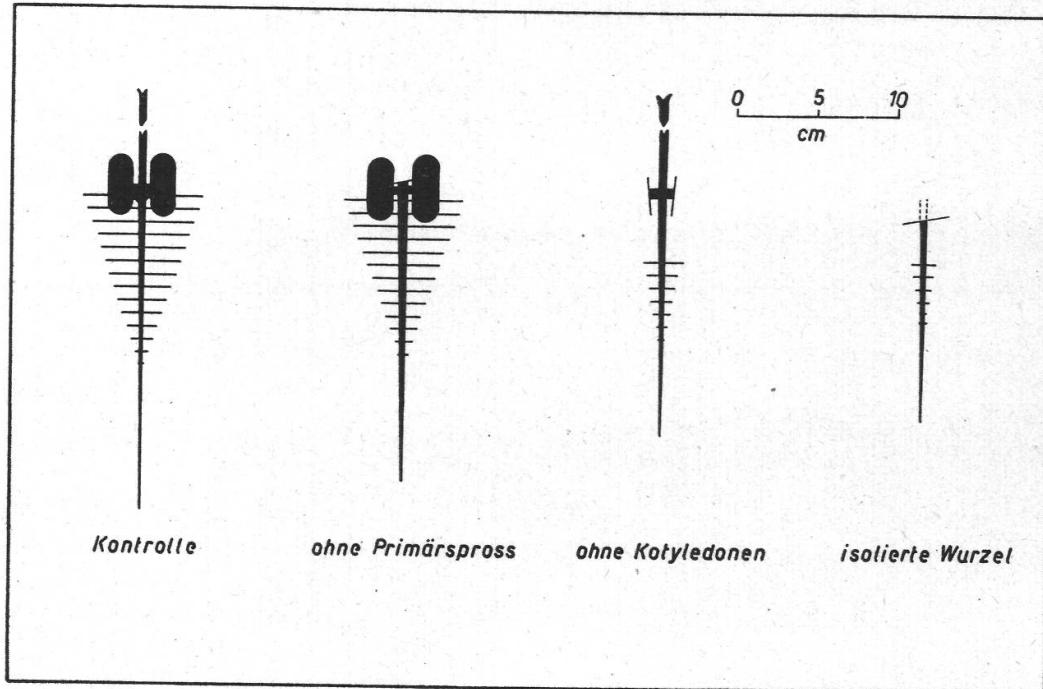
Figur 4

Wachstumsgeschwindigkeit ( $v = \text{cm}/\text{Tag}$ ) der Primärwurzeln von *Vicia sativa* in steriler Flüssigkeitskultur bei Entfernung der Kotyledonen oder des Primärsprosses und bei gänzlicher Isolierung



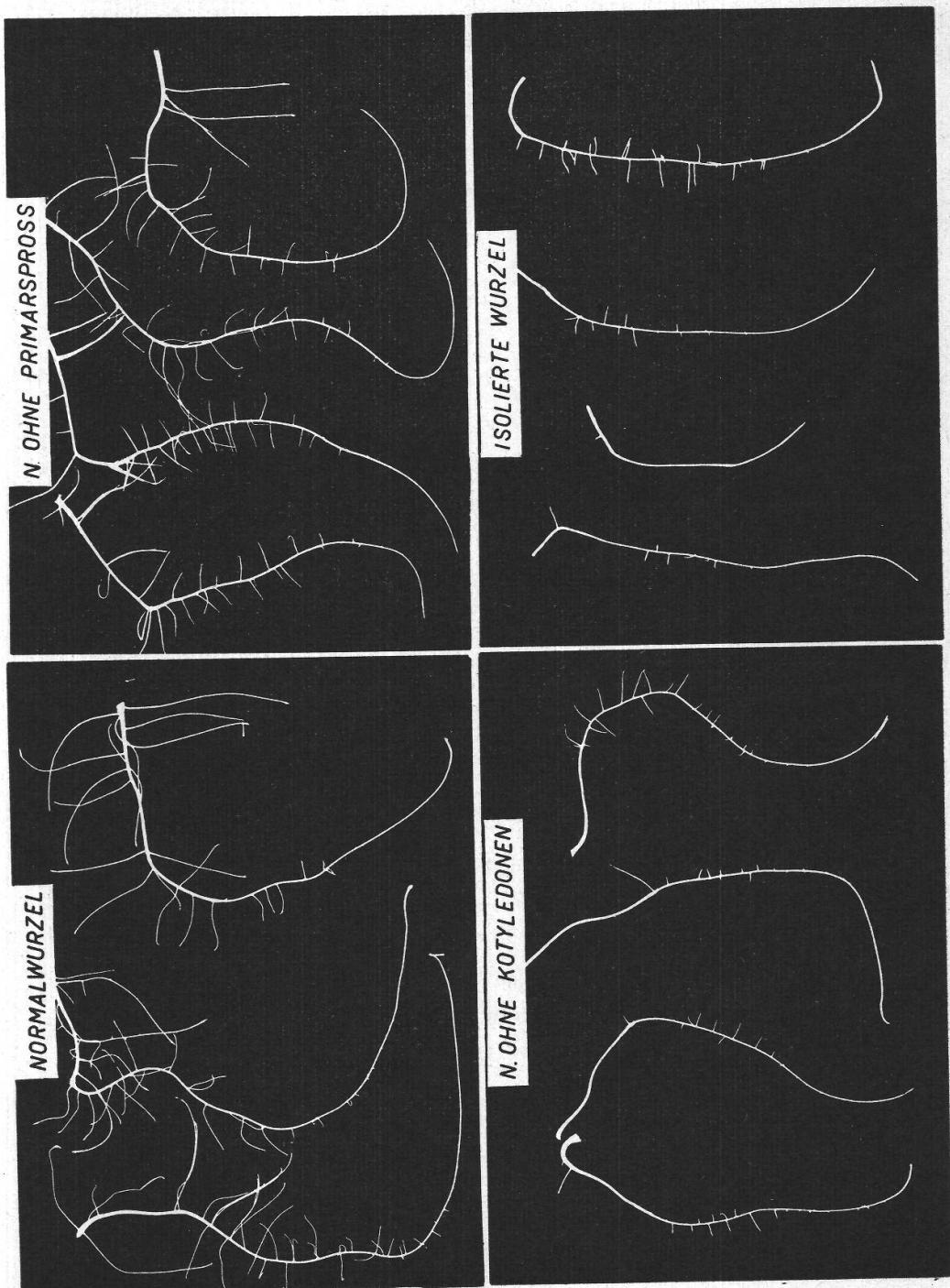
Figur 5

Beginn und Stärke (= Zahl der neu gebildeten Seitenwurzeln/Tag) der Seitenwurzelbildung an Primärwurzeln von *Vicia sativa* (sterile Flüssigkeitskultur)



Figur 6

Anordnung der Seitenwurzeln an Primärwurzeln von *Vicia sativa* in steriler Flüssigkeitskultur bei Entfernung der Kotyledonen oder des Primärsprosses und bei gänzlicher Isolierung. Kulturdauer 7 Tage. Vgl. Figur 3



Figur 7

Seitenwurzelbild von steril kultivierten *Vicia sativa*-Keimwurzeln bei Entfernung der Kotyledonen oder des Primärsprosses und bei gänzlicher Isolierung. Kulturdauer: 7 Tage

werden, wenn es gelingt, *v* auch bei keimblattfreien Pflanzen, wenigstens annähernd, auf die gleiche Höhe wie bei der Kontrolle zu bringen. Dies kann erreicht werden mit Hilfe steriler Wurzelkulturen, deren

Nährlösung die für das Wurzelwachstum notwendigen Grundstoffe enthält.

*Versuchsanordnung 2:* Samen von *Vicia sativa* wurden steril angekeimt (siehe Abschnitt 22) und in Standard-Nährösung im Dunkeln kultiviert. Jede Versuchsgruppe umfaßte 14 Keimpflanzen.

Versuchsreihe:

- |                                  |                              |
|----------------------------------|------------------------------|
| 1. Kontrolle (normaler Keimling) | 3. Keimling ohne Primärsproß |
| 2. Keimling ohne Kotyledonen     | 4. Isolierte Primärwurzel    |

Versuchsdauer: 7 Tage,  $T: 22^{\circ}\text{C}$ .

Figur 4 zeigt, daß unter diesen Bedingungen  $v$  der keimblattlosen Pflanzen wenigstens in den ersten, entscheidenden Tagen den Wert von  $v$  der Kontrolle erreicht. Die Seitenwurzelbildung von Kontrolle und Keimlingen ohne Primärsproß ist normal. Der average insertion point der keimblattlosen Pflanzen und der isolierten Wurzeln hingegen ist gegenüber der Kontrolle um 4 cm ( $\pm 0,5$  cm) verschoben (Figuren 6, 7). Das Seitenwurzelfreie Stück ist bei den isolierten Wurzeln kürzer, weil nicht die ganze Keimwurzel, sondern nur deren Spitze (10 mm) isoliert wurde.

Die Resultate des vorangehenden Versuches werden also bestätigt (Figuren 6, 7). Die zeitliche Verschiebung ist in Figur 5 dargestellt. Die Seitenwurzelbildung der keimblattlosen Pflanzen beginnt in bezug auf die Kontrolle erst 2 Tage später. Diejenige der isolierten Wurzeln ist um 6 Tage verschoben. Dies röhrt davon her, daß deren  $v$ , vor allem anfangs, bedeutend kleiner ist als  $v$  der keimblattlosen Pflanzen (Figur 4) und sie darum erst später die für die Seitenwurzelbildung notwendige Länge erreichen.

Dieser Versuch zeigt, daß eine direkte Korrelation zwischen Keimblättern und Seitenwurzelbildung besteht. Die Verschiebung des average insertion point bei keimblattlosen Pflanzen wurde in neuester Zeit durch Nils (1951) bestätigt, ohne daß er diese Erscheinung interpretiert. Die sich aus den ersten beiden Versuchen ergebenden Schlüsse werden im Zusammenhang mit andern Versuchsresultaten im Abschnitt 4 diskutiert.

### 312. Korrelationen zwischen Primärwurzelspitze und Seitenwurzeln

#### 3121. Konstanz des Abstandes zwischen Primärwurzelspitze und Spitze des Seitenwurzelkegels

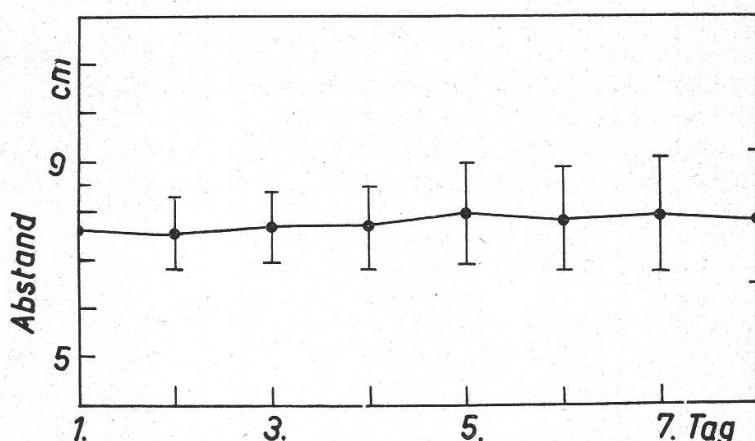
Zwischen der Spitze des Seitenwurzelkegels und der Spitze der Primärwurzel besteht ein Abstand  $a$  (siehe Figur 6). Um dem innern Mechanismus der Seitenwurzelbildung näherzukommen, ist die Frage wichtig, ob  $a$  im Verlaufe der Entwicklung einer isolierten Primärwurzel konstant bleibt.

**Versuchsanordnung 3:** Aus einer Reihe von isolierten Wurzeln wurden 10 regelmäßig wachsende ausgelesen und bei konstanter Temperatur ( $23^\circ \text{C}$ ) kultiviert. Nach eingetretener Seitenwurzelbildung wurde der Abstand  $a$  täglich gemessen. Versuchsdauer: 8 Tage.

Tabelle 1

Mittelwerte ( $M$ ) und mittlere Abweichungen ( $\sigma$ ) des Abstandes  $a$  der Primärwurzelspitze von der Spitze des Seitenwurzelkegels während 8 Tagen. 10 Versuchswurzeln.  
 $v = 15 \text{ mm/Tag}$

Tag	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
$M$	7,61	7,55	7,65	7,70	7,95	7,85	7,90	7,85
$\sigma$	0,89	0,76	0,72	0,84	1,01	1,10	1,15	1,31



Figur 8

Konstanz des Abstandes ( $a$ ) der Primärwurzelspitze von der Spitze des Seitenwurzelkegels unter gleichmäßigen Kulturbedingungen (Mittelwert von 10 isolierten *Vicia sativa*-Wurzeln). Die senkrechten Linien bezeichnen die mittlere Abweichung aller 10 Wurzeln

In Tabelle 1 und Figur 8 sind die täglichen Mittelwerte und mittleren Abweichungen des Abstandes  $a$  aller zehn Wurzeln eingetragen. Es zeigt sich, daß bei gleichmäßigen Außenbedingungen und konstanter Wachstumsgeschwindigkeit der Primärwurzel  $a$  über die gemessene Zeitspanne äußerst konstant ist. Darüber hinaus ergeben die Werte der mittleren Abweichungen, daß innerhalb einer Gruppe von Wurzeln die individuelle Größe von  $a$  nur wenig differiert. Diese Tatsache gestattet uns, später das Vorhandensein einer Korrelation zwischen  $a$  und  $v$  zu prüfen (siehe Abschnitt 325).

### 3122. Förderung der Seitenwurzelbildung durch Dekapitation der Primärwurzelspitze. Induktionsgefälle der Seitenwurzeln

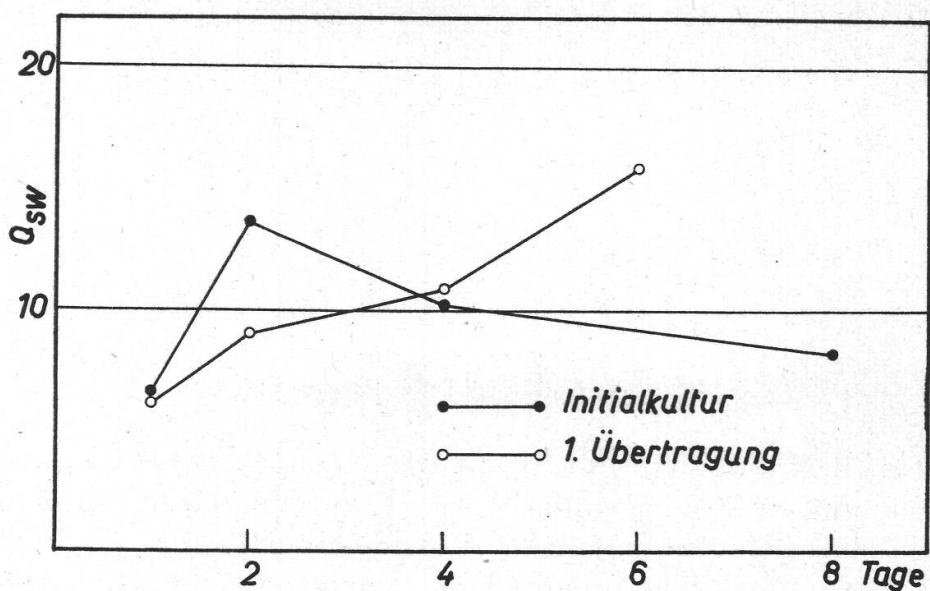
Es ist eine schon länger bekannte Tatsache, daß die Dekapitation der Primärwurzel zur Induktion von Seitenwurzeln im apikalen Ab-

schnitt der zurückbleibenden Wurzelbasis führt (Castan, 1941; Torrey, 1950; Zimmerman und Hitchcock, 1935). Durch Vorversuche konnte diese Erscheinung auch an den hier untersuchten isolierten Wurzeln von *Vicia sativa* nachgewiesen werden.

Nach Torrey (1950) ist die Potenz zur Induktion von Seitenwurzeln durch Dekapitation der Spitze an isolierten Wurzeln nur temporär vorhanden. Werden Initialkulturen nach einer Woche dekapitiert, so wird die Seitenwurzelbildung ausgelöst; werden dagegen die abgeschnittenen Spitzen übertragen, eine weitere Woche kultiviert und dann dekapitiert, so werden keine Seitenwurzeln mehr induziert. Ich prüfte, ob dieses Resultat auch an isolierten Wurzeln von *Vicia sativa* reproduziert werden kann.

#### *Versuchsordnung 4:*

1. 56 Wurzelspitzen wurden als initial tips angesetzt und je ein Viertel davon 1, 2, 4 und 8 Tage nach Versuchsbeginn dekapitiert (10 mm).
2. 56 weitere Wurzeln wurden eine Woche kultiviert, die Spitzen übertragen und als first transfer tips in Serien zu 16 nach 1, 2, 4 und 6 Tagen dekapitiert (10 mm). Beobachtung der Basen aller Wurzeln während einer Woche nach erfolgter Dekapitation.



Figur 9

Seitenwurzelquotient ( $Q_{SW}$  = Anzahl Seitenwurzeln/10 cm Primärwurzellänge) bei zeitlich gestaffelter Dekapitation von Initialkulturen (initial tips) und 1. Übertragungen (first transfer tips)

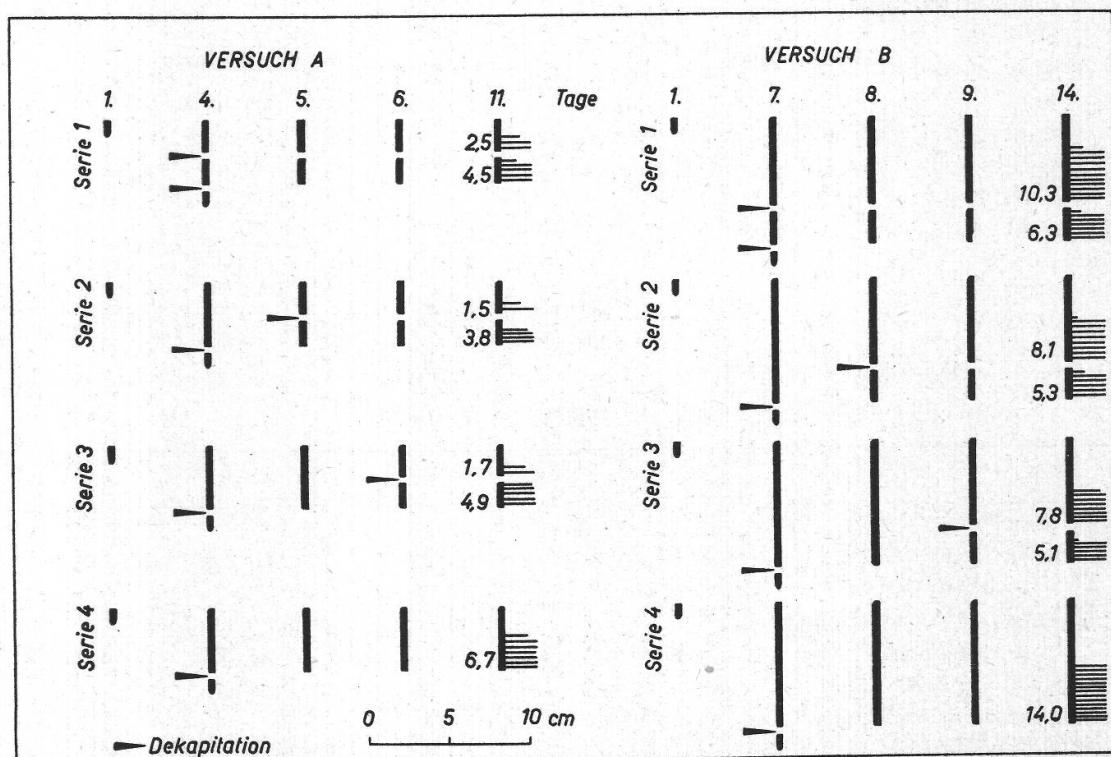
In Figur 9 sind die Seitenwurzelquotienten ( $Q_{SW}$  = Anzahl Seitenwurzeln/10 cm Primärwurzellänge) beider Versuchsreihen eingetragen. Im Gegensatz zu Torrey kann nicht nur an den Initial-tips-, sondern auch an den First-transfer-tips-Wurzeln durch Dekapitation Seitenwurzelbildung induziert werden. Eine Erklärungsmöglichkeit dieser Differenz wird im Abschnitt 4 gegeben. Zu erwähnen ist noch, daß der

QSW der induzierten Seitenwurzeln in beiden Reihen, wenigstens in den ersten vier Tagen, mit zunehmendem Alter der Primärwurzel steigt.

Die Förderung der Seitenwurzelbildung bei Dekapitation der Primärwurzel kann auf zwei Arten gedeutet werden:

- Die Spitze (Apikalmeristem) der wachsenden Primärwurzel produziert einen Stoff oder ein Stoffsysteem, die das Auswachsen der Seitenwurzeln hemmen. Dekapitation hebt diese Hemmwirkung auf.
- Bei Dekapitation wird ein in akropetaler Richtung wandernder Stoff hinter der Schnittfläche gestaut, der das Auswachsen der Seitenwurzeln bewirkt.

Torréy (1950) entschied sich für die zweite Möglichkeit. Er belegt dies mit folgendem Versuch: Nachdem die Spitze der Versuchswurzeln abgeschnitten worden ist, wird ein weiteres, apikales Zylinderstück der Primärwurzel zeitlich gestaffelt dekapitiert. Diejenigen Zylinderstücke, die länger mit der Wurzelbasis in Verbindung stehen, bilden mehr Seitenwurzeln. Dies kann nach Torréy so erklärt werden, daß durch die längere Verbindung der Basen mit den Zylinderstücken in die letztern mehr induzierender Stoff einwandern kann. Da die von ihm gefundenen Seitenwurzelzahlen ziemlich klein und die Resultate



Figur 10

Stufenweise Doppeldekapitation (nach Torréy, 1950) an isolierten Wurzeln von *Vicia sativa*. Alter: 3 Tage (Versuch A) und 6 Tage (Versuch B). Die Ziffern am 11. bzw. 14. Tag bezeichnen die Zahl der induzierten Seitenwurzeln an Basis und Zylinderstück

nicht statistisch gesichert sind, schien eine Reproduktion dieses Versuches notwendig.

*Versuchsanordnung 5:* Ich führte den Versuch doppelt, an zwei Reihen von isolierten Wurzeln mit verschiedenem Alter (3 und 6 Tage) durch. Jede Reihe umfaßte 56 Wurzeln. Nach 3 (6) Tagen Vorkultur wurden sämtliche dekapiert (10 mm). Ein weiteres, apikales Zylinderstück wurde zeitlich gestaffelt von der Basis getrennt. Ich unterteilte die Reihen von 56 Wurzeln in Serien à 14. Das Zylinderstück der ersten Serie wurde am gleichen Tag wie die Spitze abgeschnitten, dasjenige der zweiten einen Tag später, dasjenige der dritten zwei Tage später. Das Zylinderstück der vierten Serie wurde nicht von der Basis getrennt. Diese Anordnung des Versuches ist aus Figur 10 ersichtlich.

Beide Versuchsreihen wurden 6 Tage nach Entfernung der Spitze abgebrochen und an den Basen und Zylinderstücken die Seitenwurzeln ausgezählt.

Tabelle 2

Stufenweise Doppeldekapitation (nach Torrey, 1950) an isolierten Wurzeln von *Vicia sativa*. Alter 3 Tage. Versuchsanordnung siehe Figur 10

	Serie 1	Serie 2	Serie 3	Serie 4
Anzahl Testwurzeln .....	14	14	14	12
Dekapitation der Spitze ..... (10 mm)	1. Tag	1. Tag	1. Tag	1. Tag
Dekapitation des Zylinders .....	1. Tag	2. Tag	3. Tag	—
Zylinderlänge, Mittelwert ..... (mm)	15	16	17	
Basislänge, Mittelwert ..... (mm)	24	18	21	36
Anzahl Seitenwurzeln/Zylinder, Mittelwert .....	3,9	3,6	5,0	
Anzahl Seitenwurzeln/Basis, Mittelwert	3,2	1,3	1,8	6,4
Anzahl Seitenwurzeln/Zylinder, reduziert auf 17 mm .....	4,5	3,8	4,9	
Anzahl Seitenwurzeln/Basis, reduziert auf 20 mm .....	2,5	1,5	1,7	6,7

Tabelle 3

Stufenweise Doppeldekapitation an isolierten Wurzeln von *Vicia sativa*. Alter 6 Tage. Versuchsanordnung siehe Figur 10

	Serie 1	Serie 2	Serie 3	Serie 4
Anzahl Testwurzeln .....	13	14	13	13
Dekapitation der Spitze ..... (10 mm)	1. Tag	1. Tag	1. Tag	1. Tag
Dekapitation des Zylinders .....	1. Tag	2. Tag	3. Tag	—
Zylinderlänge, Mittelwert ..... (mm)	21	20	18	
Basislänge, Mittelwert ..... (mm)	59	54	54	70
Anzahl Seitenwurzeln/Zylinder, Mittelwert .....	6,5	5,2	4,6	
Anzahl Seitenwurzeln/Basis, Mittelwert	10,8	8,0	7,7	13,1
Anzahl Seitenwurzeln/Zylinder, reduziert auf 20 mm .....	6,3	5,3	5,1	
Anzahl Seitenwurzeln/Basis, reduziert auf 55 mm .....	10,3	8,1	7,8	14,0

Die an Basen und Zylinderstücken induzierte Anzahl Seitenwurzeln ist aus den Tabellen 2 und 3 und aus Figur 10 ersichtlich. Im Gegensatz zu Torrey werden die Seitenwurzeln nicht ausschließlich am apikalen Ende der Zylinderstücke induziert, sondern sie verteilen sich auf zwei Drittel der Gesamtlänge der Zylinder. Dies erlaubt, die Mittelwerte der Seitenwurzelzahlen an den Zylinderstücken und Basen in den verschiedenen Serien auf einen in jeder Versuchsreihe speziell gewählten Durchschnittswert von Zylinder- und Basislänge umzurechnen (Tabellen 2 und 3).

Die in diesem Versuch erzielten Seitenwurzelzahlen an Basis und Zylinderstück sind bedeutend größer als jene, die Torrey an isolierten Wurzeln von *Pisum sativum* erreichte, und können ohne weiteres statistisch verarbeitet werden.

In beiden Versuchsreihen ist die Anzahl der an Zylinderstück und Basis der vier Serien induzierten Seitenwurzeln ungefähr gleich groß (Figur 10). Die auftretenden kleinen Differenzen können nicht statistisch gesichert werden und bewegen sich innerhalb der Zufallsgrenzen. Die Zylinderstücke, die länger mit der Basis in Verbindung waren, weisen nicht mehr Seitenwurzeln auf als diejenigen, die früher getrennt wurden. Nach den an 3 und 6 Tage alten isolierten Wurzeln von *Vicia sativa* durchgeführten Doppeldekaptationen läßt sich das Versuchsresultat von Torrey nicht bestätigen. Ich halte daher an der in der Einleitung zu diesem Versuch unter a genannten Ansicht fest, wonach die Spitze der Primärwurzel ein die Seitenwurzelauslösung hemmendes Stoffsysteem liefert, dessen Wirkung bei der Dekapitation aufgehoben wird. Diese Ansicht wird unterstützt durch Zimmermann und Hitchcock (1935) und Nutman (1948).

Im weiteren ist die Frage von Bedeutung, ob zwischen der Länge der dekapierten Spitze und dem zeitlichen Ablauf des Induktionsvorganges eine Beziehung bestehe.

*Versuchsanordnung 6:* Je 14 Wurzeln wurden 7 Tage kultiviert und in einer Serie 5 mm, in der andern 20 mm lange Spitzen dekapiert. Beobachtung der dekapierten Wurzeln während 6 Tagen.

Es zeigt sich, daß die bis 30 mm hinter der Schnittfläche induzierten Seitenwurzeln der Basis bei 20 mm Länge der dekapierten Spitze früher auswachsen als bei 5 mm Spitzenlänge. Wenn wir in beiden Serien gleiche Wachstumsgeschwindigkeit der Seitenwurzeln voraussetzen, müssen die Seitenwurzeln in der 20-mm-Serie nach 6 Tagen länger sein als in der 5-mm-Serie. Diese Differenz, die also durch das frühere Auswachsen der Seitenwurzeln in der 20-mm-Serie bedingt wird, läßt sich statistisch sichern (Tabelle 4).

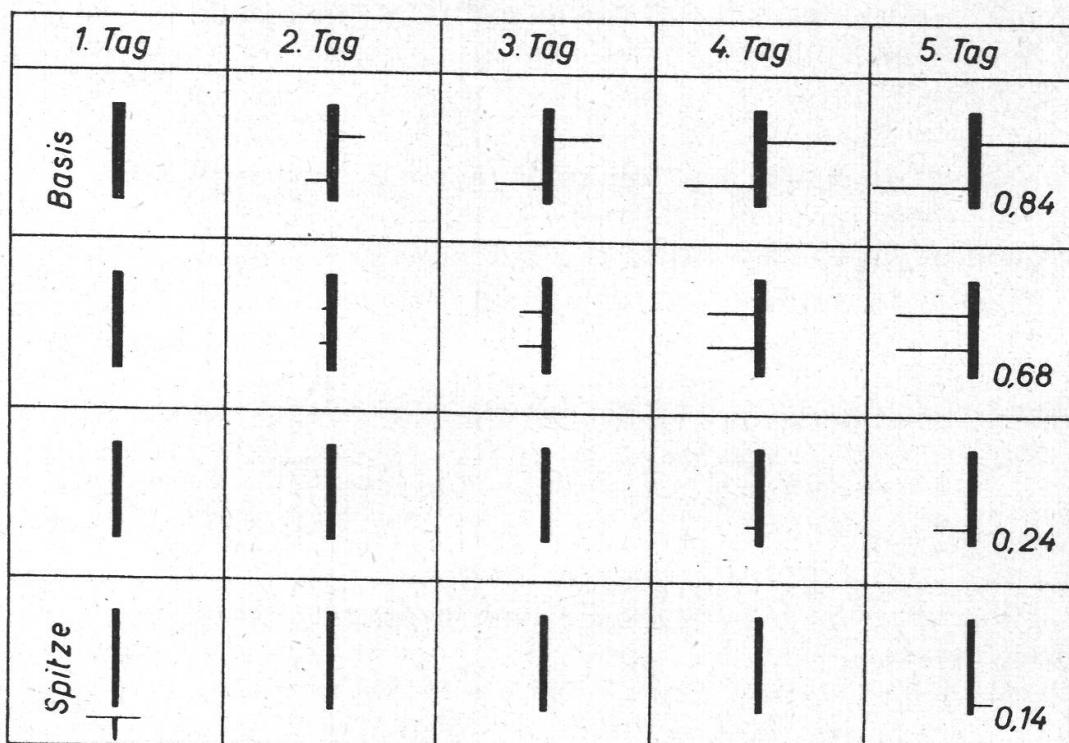
Das Resultat führt zur Vermutung, daß innerhalb der Primärwurzel ein axiales, physiologisches Gefälle in bezug auf die Bildung der

induzierten Seitenwurzeln besteht. Dies läßt sich prüfen, indem man eine Seitenwurzelfreie Keimwurzel in mehrere Zylinderstücke unterteilt und an ihnen die Bildung der induzierten Seitenwurzeln beobachtet.

Tabelle 4

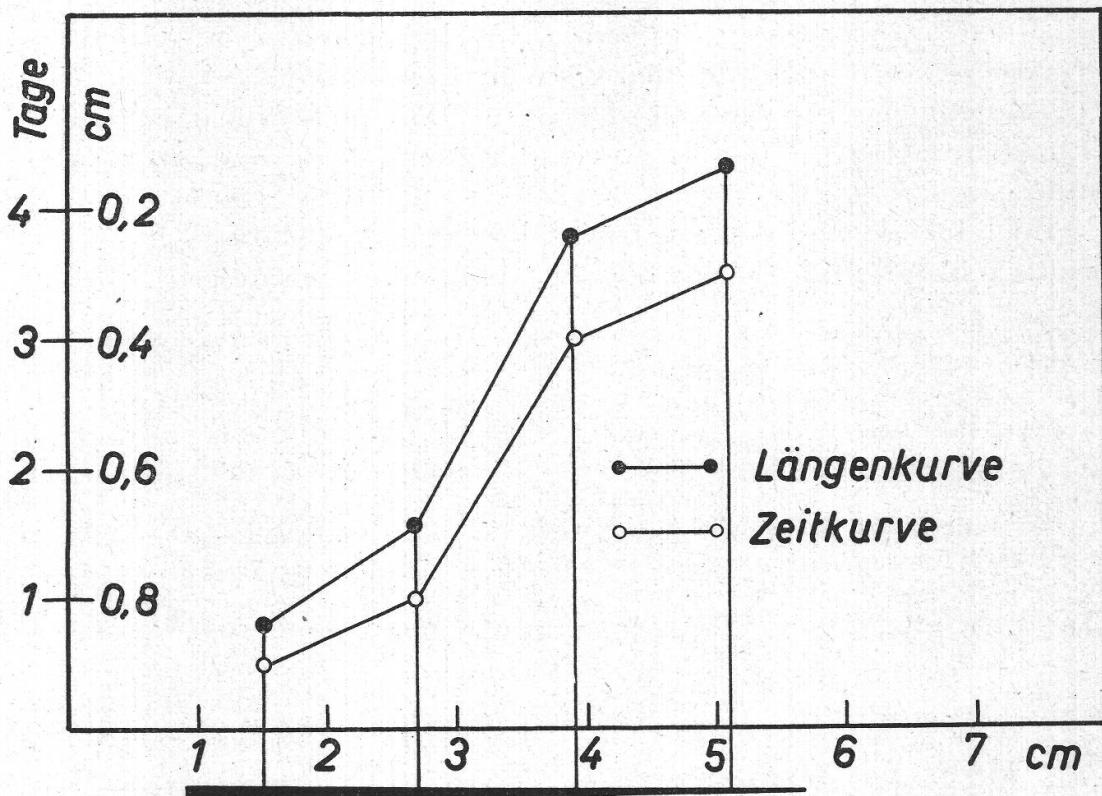
Länge der induzierten Seitenwurzeln (0—30 mm hinter der Schnittfläche) bei verschiedener Größe der dekapitierter Spitzen (5 und 20 mm)

Dekapitation	Anzahl Testwurzeln	Ausgemessene Seitenwurzel	Anzahl Seitenwurzeln/Wurzel Mittelwert	Länge Seitenwurzel Mittelwert	Mittlere Abw.
5 mm	14	102	7	6,7 mm	2,6 mm
20 mm	14	103	7	11,9 mm	4,4 mm
$M_1 - M_2$	=	5,2 mm			
$\sigma$ Diff	=	1,36 mm			
$p$	=	3,84 mm			
$t$	=	3,32 mm			
				Differenz statistisch gesichert	



Figur 11

Seitenwurzelbildung an einer Keimwurzel von *Vicia sativa* (Alter 5 Tage), die durch mehrmalige Dekapitation in vier Zylinderstücke unterteilt wurde. Die Zahlen am 5. Versuchstag bezeichnen die Länge der induzierten Seitenwurzeln (Zentimeter). Das gestaffelte Auswachsen der Seitenwurzeln ist aus der Darstellung ersichtlich



Figur 12

Identität der nach dem gestaffelten Auswachsen oder nach der Länge der induzierten Seitenwurzeln bei Versuchsende berechneten Seitenwurzelinduktionsgefälle von *Vicia sativa*-Keimwurzeln (Alter 5 Tage). Erklärung siehe Text.  
Versuchsdauer 4 Tage

*Versuchsanordnung 7:* 5 Keimwurzeln (Alter 5 Tage, Mittelwert der Länge 48 mm) wurden dekapiert (3 mm) und die Basis in 4 gleich lange Zylinderstücke (11–16 mm) unterteilt. Diese kultiviert ich einzeln weiter. Der Versuch wurde täglich beobachtet und protokolliert. Das Vorgehen ist aus Figur 11 ersichtlich.

Aus Figuren 11 und 12 ergibt sich, daß an den basalen Zylinderstücken die induzierten Seitenwurzeln früher auswachsen als an den apikalen. Bei Versuchsabschluß sind die Seitenwurzeln im basalen Abschnitt daher bedeutend länger (Figur 11). Vergleicht man die Kurve, die nach den Längen der Seitenwurzeln berechnet wurde, mit derjenigen, die auf dem zeitlichen Erscheinen der Seitenwurzeln basiert, so stellt man fest, daß sie identisch sind (Figur 12). Der Versuch ergibt ein deutliches Gefälle vom apikalen Ende der Wurzel in basaler Richtung. Diese basalwärts absinkende Kurve bezeichne ich als Seitenwurzelinduktionsgefälle. Es zeigt, daß je weiter hinten eine Primärwurzel dekapiert wird, desto früher die induzierten Seitenwurzeln auswachsen. Ob dieses Gefälle mit einem stofflichen Gefälle identisch ist, das diese Erscheinung bewirkt, kann noch nicht entschieden werden.

Weiter ist die Tatsache zu vermerken, daß die an den apikalen Zylinderstücken induzierten Seitenwurzeln an deren apikalen Enden

erscheinen, während sich die Seitenwurzeln an den basalen Zylindern auf deren ganze Länge verteilen können (Figur 11).

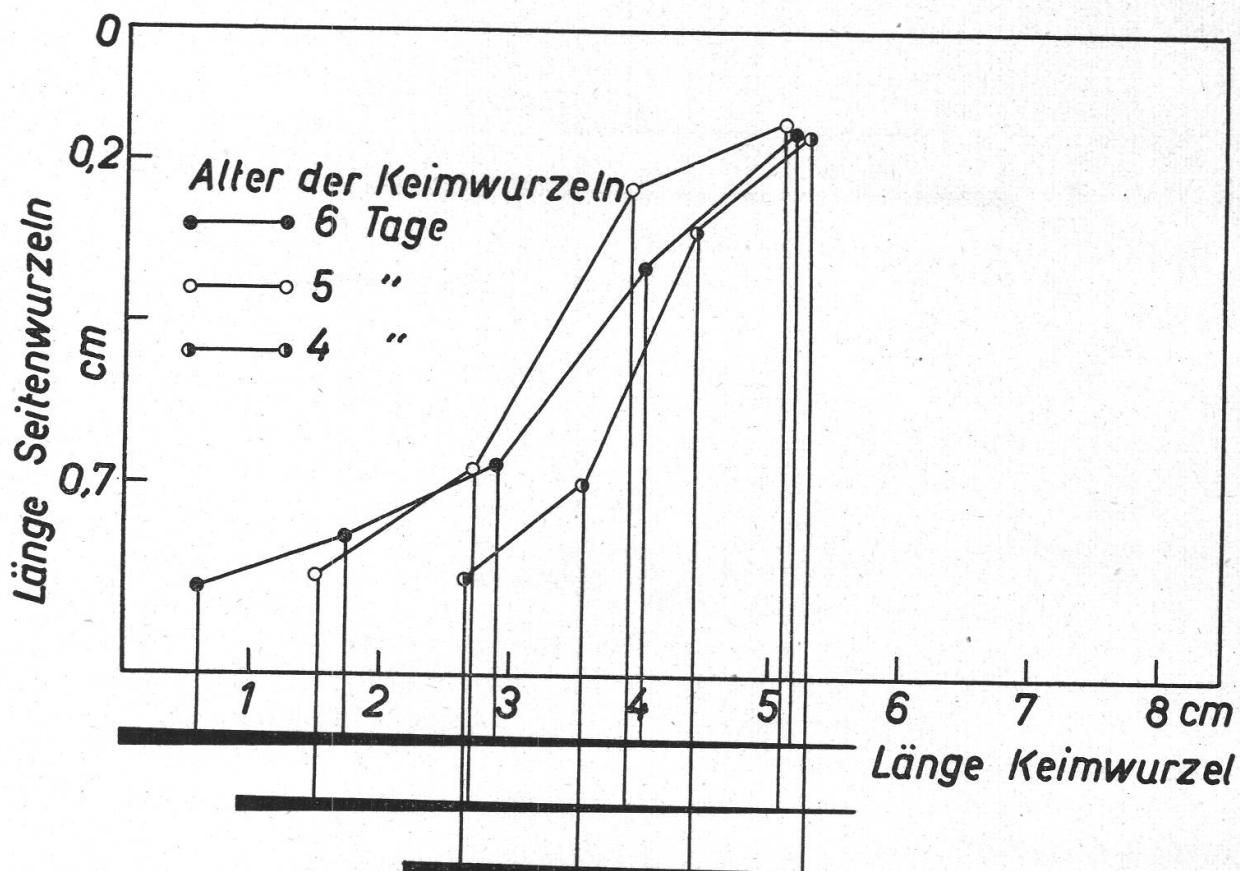
Schließlich sei festgestellt, daß das Gefälle nicht linear ist, sondern die beiden flachen Enden der Kurve durch ein steileres Mittelstück verbunden sind.

Im folgenden wird untersucht, ob und wie sich das Seitenwurzelinduktionsgefälle mit dem Alter der Keimwurzel verändert.

*Versuchsanordnung 8:* Je 5 Keimwurzeln wurden 4, 5 und 6 Tage steril angezogen, dekapiert (2 bis 3 mm) und in Zylinderstücke gleicher Länge unterteilt. Die Mittelwerte der Primärwurzellängen der drei Serien betrugen

Alter 4 Tage	35 mm	4 Zylinderstücke à 9 mm
Alter 5 Tage	48 mm	4 Zylinderstücke à 12 mm
Alter 6 Tage	57 mm	5 Zylinderstücke à 11 mm

Die Zylinderstücke wurden einzeln weiterkultiviert und täglich beobachtet. Bei Versuchsende (4 Tage nach erfolgter Dekapitation) Messung der Seitenwurzellängen.



Figur 13  
Seitenwurzelinduktionsgefälle von *Vicia sativa*-Keimwurzeln verschiedenem Alters, berechnet nach der Länge der induzierten Seitenwurzeln bei Versuchsende. Versuchsdauer 4 Tage

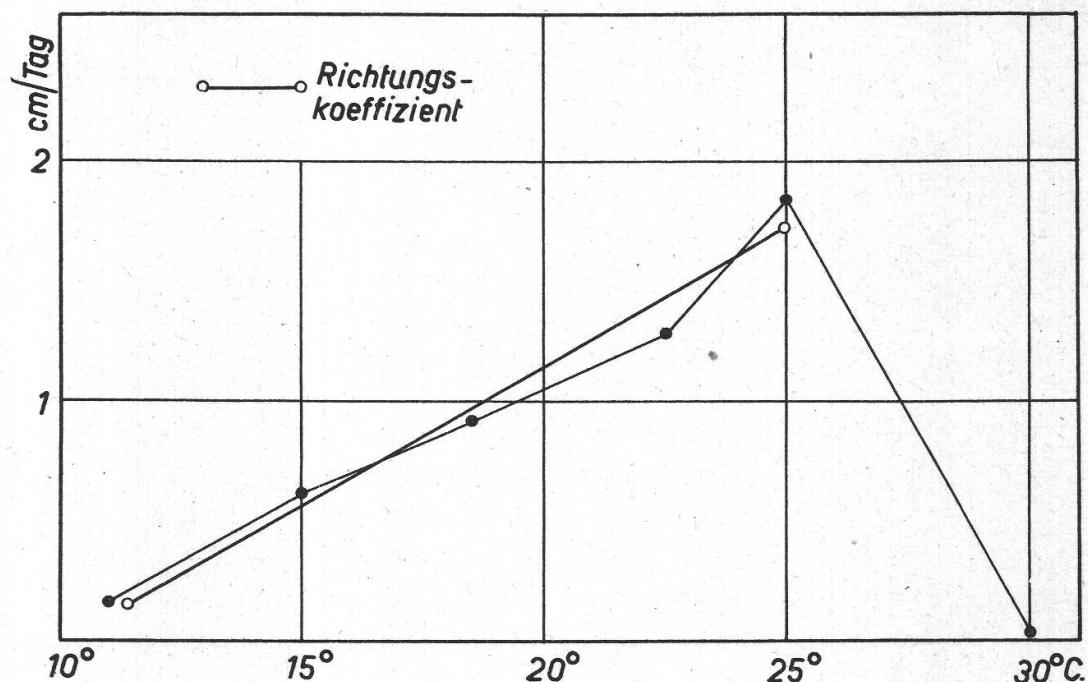
Der Verlauf der Seitenwurzelinduktionskurven ist bei allen drei untersuchten Altersstadien ± identisch (Figur 13). Der Spitzenwert ist in allen drei Fällen gleich groß. Der steilere Abfall der 4-Tage-Kurve liegt

innerhalb der Zufallsgrenzen und ist nicht signifikant. Der Versuch zeigt, daß sich das Seitenwurzelinduktionsgefälle bei konstanten Bedingungen innerhalb kleiner Zeiträume nicht verändert. Keimwurzeln, die älter sind als 6 Tage, bilden bereits Seitenwurzeln, so daß nur noch im Seitenwurzelfreien, apikalen Abschnitt neue Seitenwurzeln induziert werden könnten. Die Konstanz des bereits behandelten Abstandes  $a$  zwischen Primärwurzelspitze und Spitze des Seitenwurzelkegels (Figur 8) läßt vermuten, daß sich die Steilheit des Seitenwurzelinduktionsgefälles unter konstanten Bedingungen auch über längere Zeiträume nicht verändert.

### 32. Einfluß der Temperatur auf die Seitenwurzelbildung

#### 321. Beziehungen zwischen Temperatur und Wachstumsgeschwindigkeit der Primärwurzel

Nach White (1932, 1937) ist das Wachstum isolierter Wurzeln stark von den Temperaturverhältnissen abhängig. Die Beziehungen zwischen Temperatur und Wachstumsgeschwindigkeit unterliegen zudem individuellen Schwankungen (Arnold, 1945; Fiedler, 1936; Galligar, 1938; Pilet, 1951a; Slankis, 1949a). Sogar innerhalb einer Gattung kann das Optimum für zwei Arten sehr verschieden liegen, wie das von Arnold (1945) und Galligar (1938) an *Gossypium* gezeigt wird. Es schien daher notwendig, die Temperatur-Wachs-



Figur 14  
Temperatur-Wachstumsgeschwindigkeits-Kurve ( $v = \text{cm/Tag}$ ) von isolierten *Vicia sativa*-Wurzeln

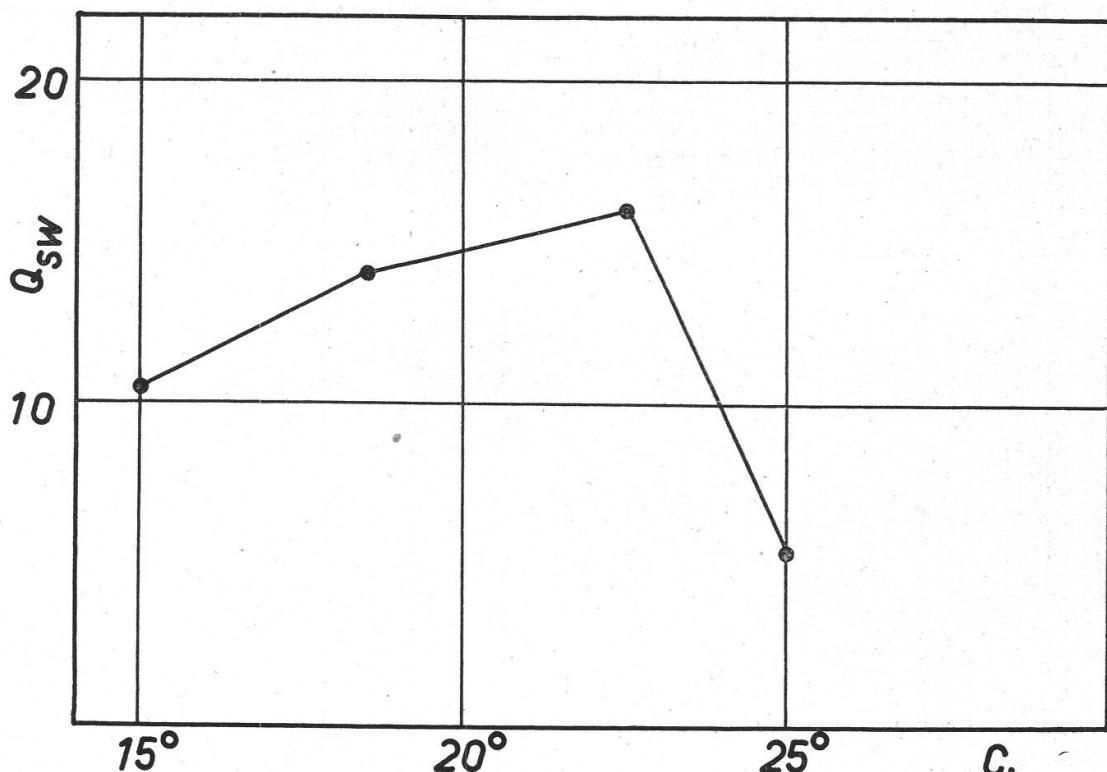
tums-Verhältnisse für isolierte Primärwurzeln von *Vicia sativa* festzulegen.

*Versuchsanordnung 9:* Temperaturreihe:  $11^\circ$ ,  $15^\circ$ ,  $18,5^\circ$ ,  $22,5^\circ$ ,  $25^\circ$ ,  $30^\circ$  (Schwankung  $\pm 0,25^\circ$ ). Jede Serie umfaßte 10 Wurzeln. Tägliche Messung des Zuwachses und Berechnung von  $v$ . Versuchsdauer: 20 Tage.

Die Temperatur-Geschwindigkeits-Kurve (Figur 14) besitzt ein Minimum bei  $11^\circ$  und ein Maximum bei  $30^\circ$ . Das Optimum liegt bei  $25^\circ$ . Von  $11^\circ$  bis  $25^\circ$  ist die Kurve  $\pm$  linear, so daß die Berechnung des Richtungs- oder Regressionskoeffizienten (P u e t t e r , 1929; K o l l e r , 1940) zweckvoll ist. Sein Wert beträgt 0,113, d. h. bei Zunahme der Temperatur um  $1^\circ$  wird  $v$  um 1,1 mm/Tag größer.

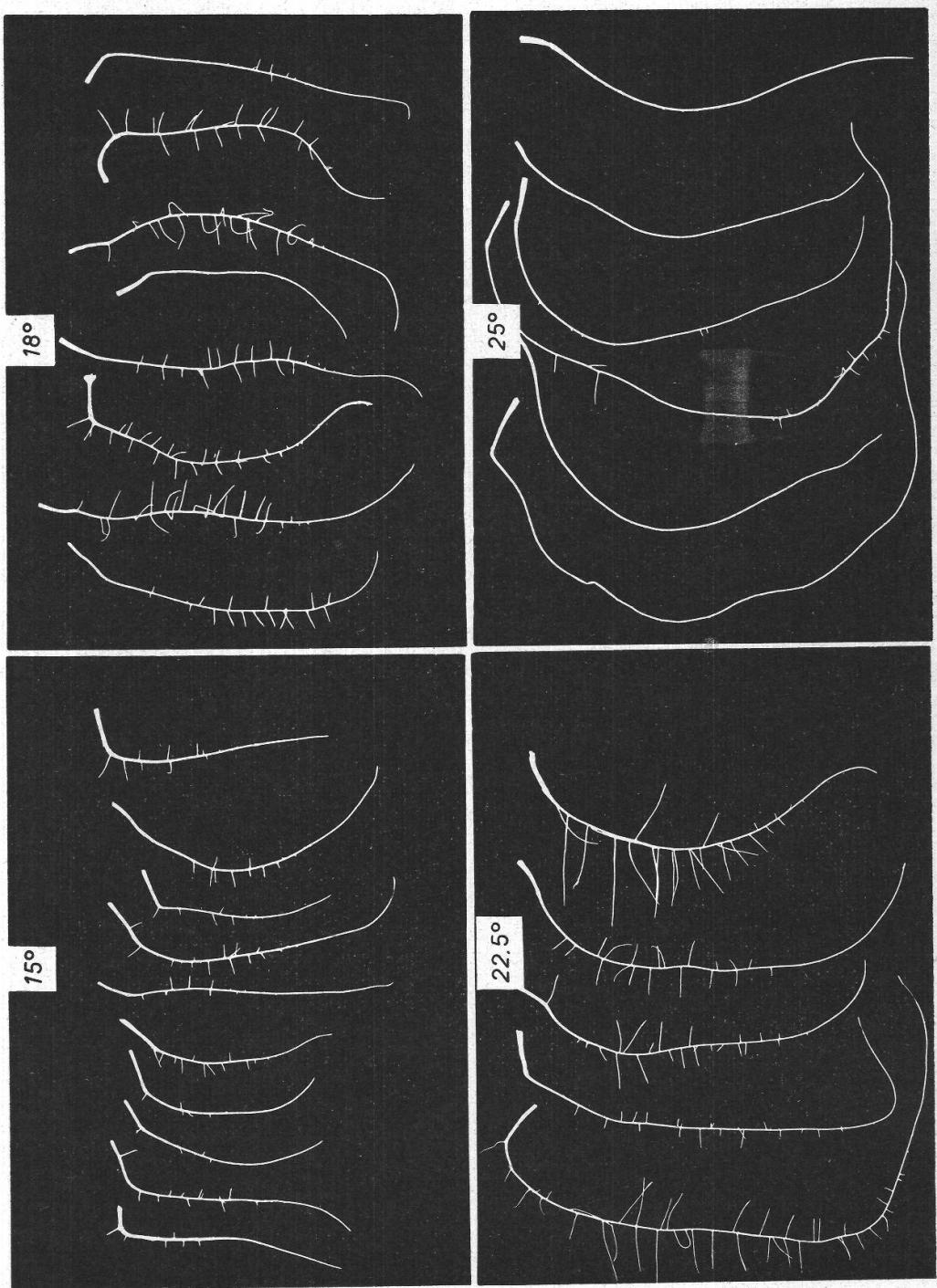
### 322. Beziehungen zwischen Temperatur und Anzahl der Seitenwurzeln

Nach A r n d t (1945) und S l a n k i s (1949 a) fällt das Maximum der gebildeten Seitenwurzeln mit dem Temperaturoptimum von  $v$  zusammen. Nach meiner Ansicht ist es nicht zweckmäßig, für diesen Entscheid den absoluten Betrag der Seitenwurzelanzahl heranzuziehen. Die Länge der Primärwurzel bleibt dabei unberücksichtigt. Um Aussagen über die Dichte der Seitenwurzeln zu machen, ist es vorteilhafter, den Seitenwurzelquotienten ( $Q_{SW}$ ) für verschiedene Temperaturen zu berechnen.



Figur 15

Abhängigkeit der Seitenwurzeldichte ( $Q_{SW}$  = Anzahl Seitenwurzeln/10 cm Primärwurzellänge) von der Temperatur an isolierten Wurzeln von *Vicia sativa*

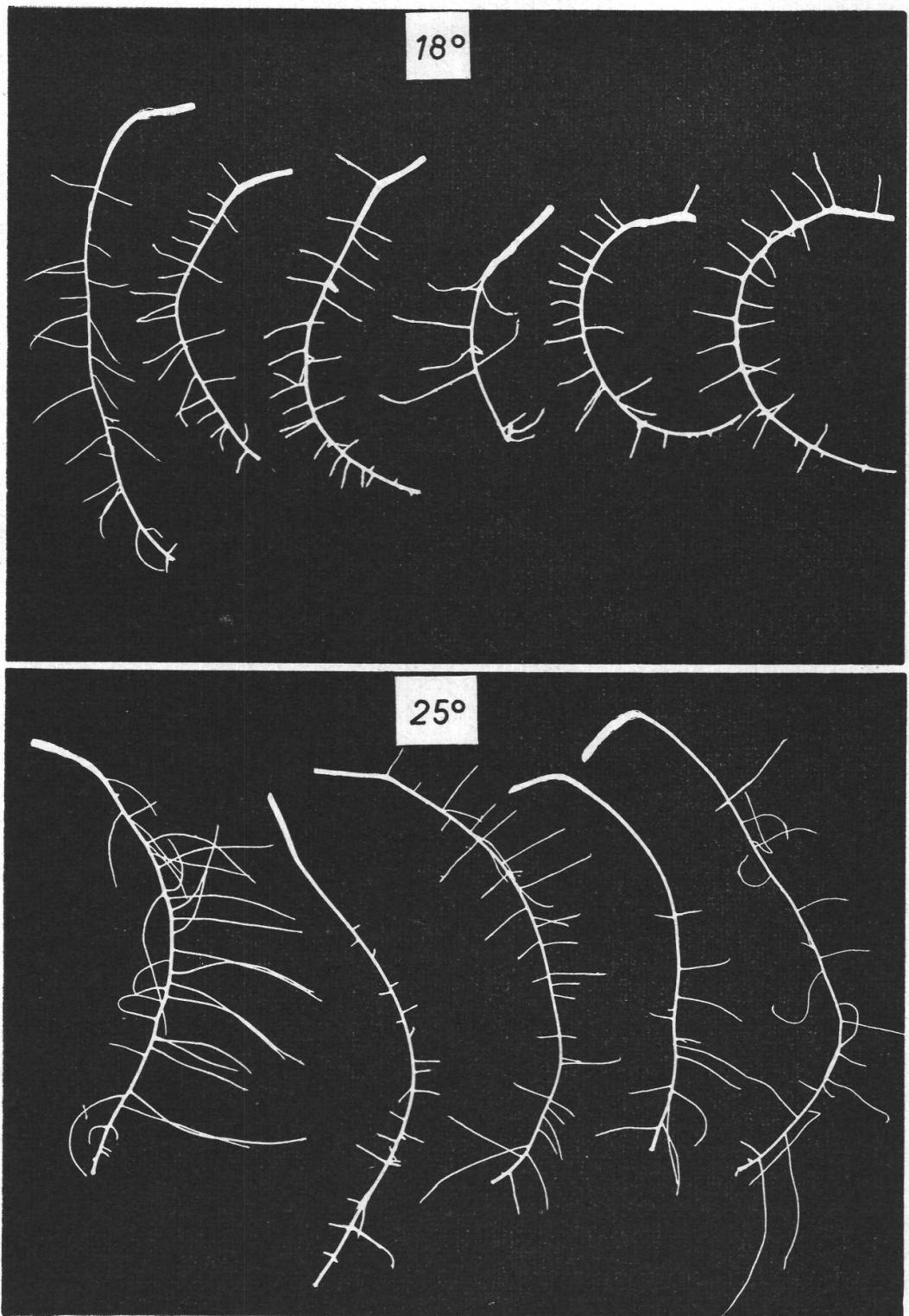


Figur 16

Einfluß der Temperatur auf das Wachstum und die Seitenwurzelbildung von isolierten *Vicia sativa*-Wurzeln. Versuchsdauer: 20 Tage

*Versuchsanordnung 10:* Am Ende des oben beschriebenen Versuches 9 wurden die gebildeten Seitenwurzeln in allen Serien ausgezählt und daraus  $Q_{SW}$  berechnet.

Das Dichtemaximum der Seitenwurzeln liegt bei  $22,5^\circ$  und fällt nicht mit dem Temperaturoptimum von  $v$  zusammen (Figur 15). Aus



Figur 17

Induktion von Seitenwurzeln durch Dekapitation an isolierten Wurzeln von  
*Vicia sativa* bei 18 und 25° C

Figur 16 ist ersichtlich, daß die meisten Primärwurzeln bei 25° über-haupt keine Seitenwurzeln mehr bilden.

### 323. Unterdrückung der Seitenwurzelbildung bei höherer Temperatur

Der vorhergehende Versuch zeigt, daß die Seitenwurzelbildung bei  $25^{\circ}$  fast völlig unterdrückt ist. Diese Erscheinung erlaubt zwei Deutungsmöglichkeiten:

- a) Der Seitenwurzeln auslösende Mechanismus funktioniert bei höherer Temperatur nicht.
- b) Die von der Spitze ausgehende Hemmwirkung wird bei höherer Temperatur gesteigert und verhindert auf der ganzen Länge der Primärwurzel ein Auswachsen der Seitenwurzeln.

Die Frage läßt sich einfach prüfen, indem man bei  $25^{\circ}$  angezogene, isolierte Wurzeln dekapiert. Werden dadurch Seitenwurzeln induziert, kann man annehmen, daß das Seitenwurzeln auslösende Reaktionssystem auch bei höherer Temperatur funktioniert und die Unterdrückung der Seitenwurzelbildung sich als Folge gesteigerter Hemmwirkung erweist.

*Versuchsanordnung 11:* Serien zu 14 Wurzeln wurden bei  $18^{\circ}$  8 Tage und bei  $25^{\circ}$  6 Tage kultiviert und dann dekapiert (10 mm). Beobachtung der Serien während einer Woche nach erfolgter Dekapitation.

Dekapitation der Primärwurzel induziert nicht nur bei  $18^{\circ}$ , sondern auch bei  $25^{\circ}$  die Seitenwurzelbildung (Figur 17). Die Seitenwurzelunterdrückung bei  $25^{\circ}$  kann also auf eine Verlängerung der von der Spitze aus regulierten Hemmzone der Primärwurzel zurückgeführt werden.

Figur 17 zeigt weiter, daß die induzierten Seitenwurzeln bei  $25^{\circ}$  länger sind als bei  $18^{\circ}$ . Die optimale Wachstumsgeschwindigkeit der Seitenwurzeln liegt ebenfalls bei  $25^{\circ}$ . Dies führt zum Schluß, daß die Temperaturoptima für die größte Dichte ( $22,5^{\circ}$ ) und für die größte Wachstumsgeschwindigkeit der Seitenwurzeln ( $25^{\circ}$ ) nicht identisch sind, eine Tatsache, die durch Arndt (1945) bestätigt wird.

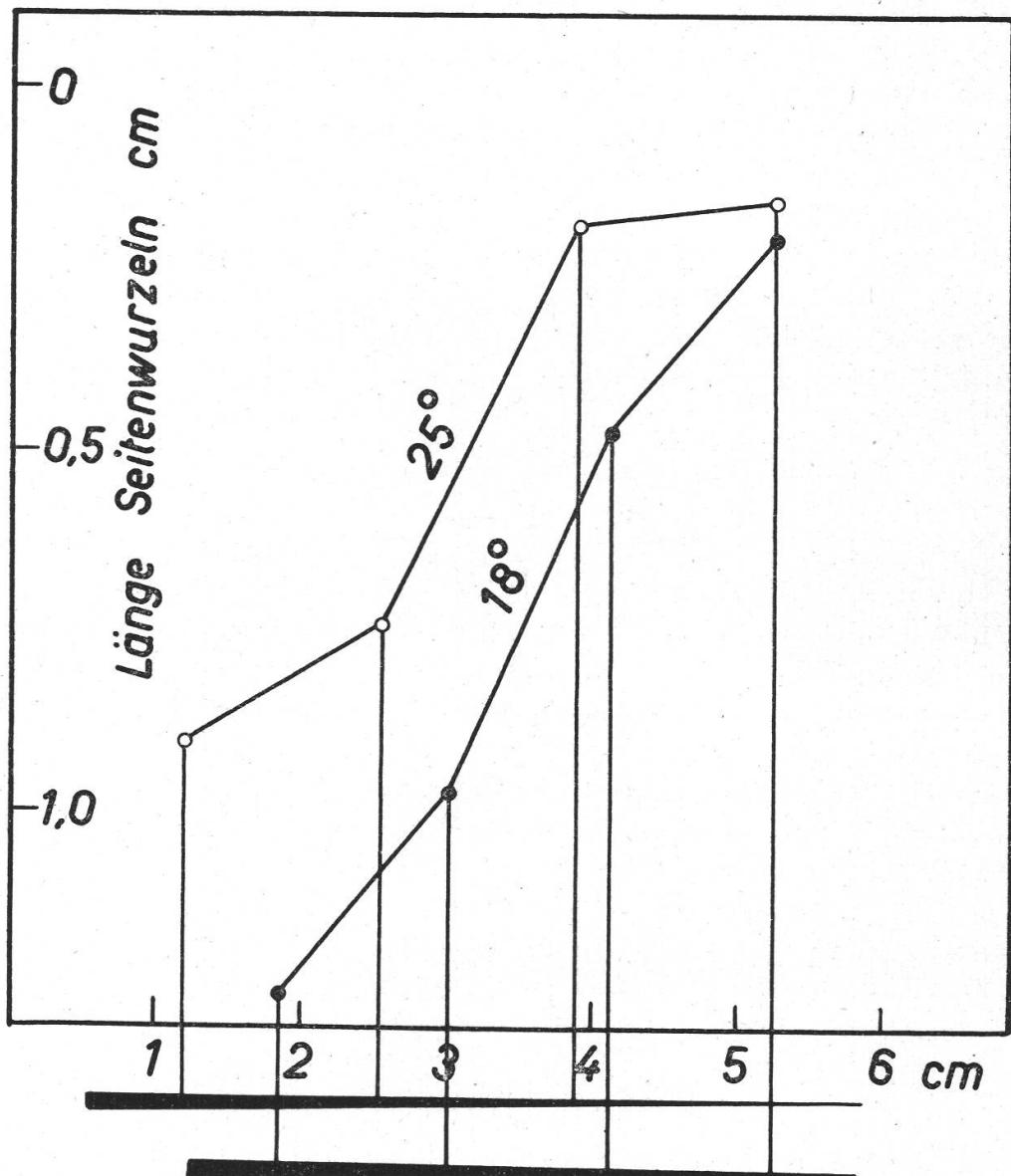
### 324. Das Induktionsgefälle der Seitenwurzeln in Abhängigkeit von der Temperatur

Gehen wir vom Resultat aus, daß sich bei höherer Temperatur die apikale Hemmzone verlängert, so müssen wir annehmen, daß das Induktionsgefälle dabei entweder flacher wird oder, mit einem größeren Spitzenvwert, höher liegt (vgl. Abschnitt 3122). Dies wird im folgenden geprüft.

*Versuchsanordnung 12:* Je 5 Keimwurzeln wurden in Petrischalen bei  $18^{\circ}$  und  $25^{\circ}$  steril angezogen, bis sie eine durchschnittliche Länge von 50 mm hatten. Nach erfolgter Dekapitation (2 bis 3 mm) wurden sie in vier gleich große Zylinderstücke unterteilt und diese bei  $22^{\circ}$  während 4 Tagen beobachtet (vgl. Figur 11).

Figur 18 zeigt die beiden Seitenwurzelinduktionskurven. Die  $18^{\circ}$ -Kurve ist bedeutend steiler als diejenige von  $25^{\circ}$ . Ob ihr Spitzenvwert

tiefer liegt als bei  $25^\circ$ , lässt sich nach diesem Versuch nicht eindeutig festlegen. Das vorliegende Resultat unterstützt die Ansicht, wonach die von der Spitze aus regulierte Seitenwurzelhemmzone bei höheren Temperaturen verlängert wird.



Figur 18

Seitenwurzelinduktionsgefälle (vgl. Figuren 11, 12) der Keimwurzeln von *Vicia sativa* bei verschiedenen Temperaturen, berechnet nach der Länge der induzierten Seitenwurzeln. Versuchsdauer: 4 Tage

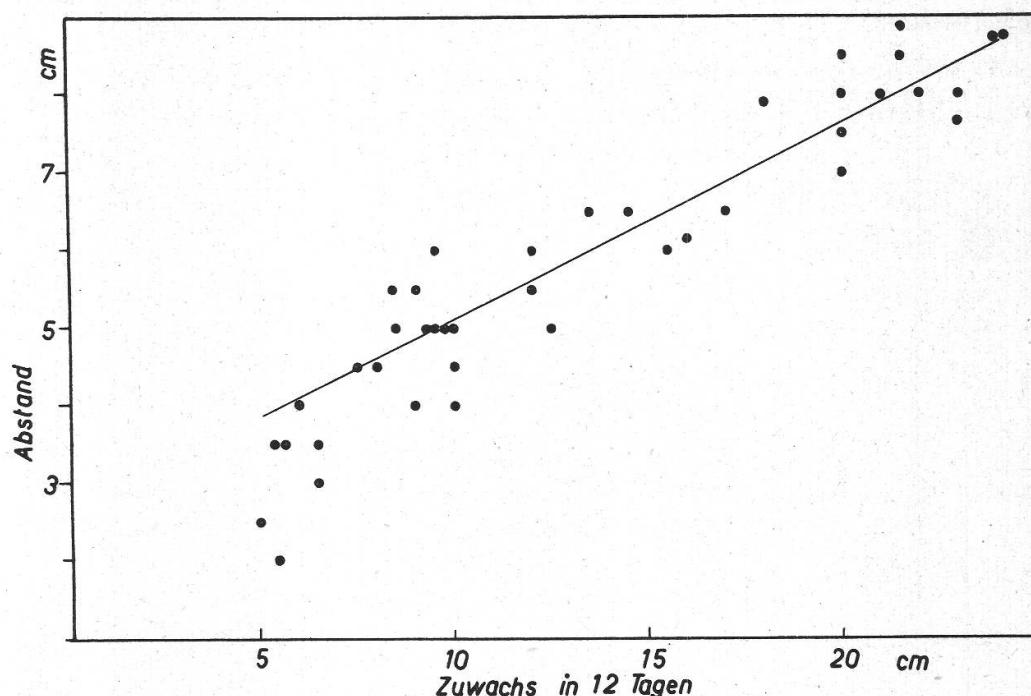
### 325. Abhängigkeit des Abstandes zwischen Primärwurzelspitze und Spitze des Seitenwurzelkegels von der Wachstumsgeschwindigkeit

Die Wachstumsgeschwindigkeit der Primärwurzel ( $v$ ) lässt sich durch Temperaturänderungen variieren. Dies gestattet uns, zu prüfen,

ob zwischen  $v$  und dem Abstand  $a$  (siehe Figur 6) eine Korrelation besteht.

*Versuchsanordnung 13:* 40 Wurzeln wurden bei verschiedenen Temperaturen 12 Tage kultiviert und der Zuwachs in diesen 12 Tagen gemessen. Gleichzeitig erfolgte tägliche Messung des Abstandes  $a$ . Daraus wurde für jede einzelne Wurzel der Mittelwert von  $a$  berechnet.

In Figur 19 ist der Mittelwert von  $a$  aller vierzig Wurzeln eingetragen. Die rechnerische Verarbeitung (Koller, 1940) ergibt einen



Figur 19

Positive Korrelation zwischen dem Abstand ( $a$ ) der Primärwurzel spitze von der Spitze des Seitenwurzelkegels und der Wachstumsgeschwindigkeit der Primärwurzel (Zuwachs in 12 Tagen). Die Punkte bezeichnen die Einzelwerte, während die Gerade den Regressionskoeffizienten darstellt

positiven Korrelationskoeffizienten ( $r = +0,93$ ), der sich statistisch sichern lässt (Zufallshöchstwert = 0,46).

Es besteht also zwischen  $v$  und  $a$  eine positive Korrelation, d. h. je größer die Wachstumsgeschwindigkeit der Primärwurzel ist, desto größer wird der Abstand zwischen Primärwurzel spitze und Spitze des Seitenwurzelkegels. Zur Orientierung ist in Figur 19 noch der Regressionskoeffizient ( $R = 0,25$ ) eingetragen. Daß die Korrelation linear ist, scheint jedoch ausgeschlossen, denn bei maximalem  $v$  erreicht  $a$  einen unendlichen Wert (siehe Abschnitt 323).

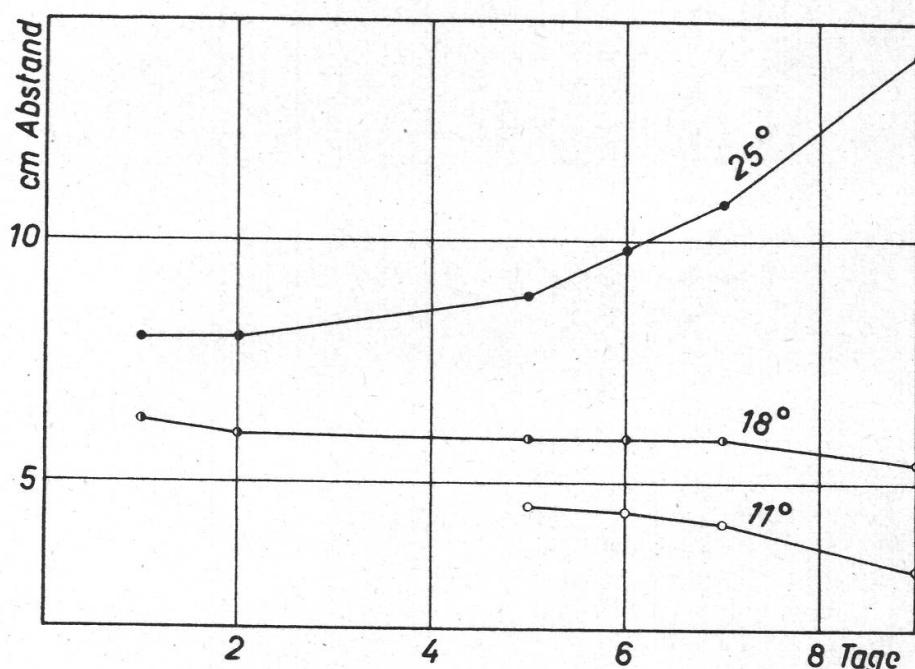
Auch dieses Resultat zeigt eindeutig, daß die von der Spitze aus regulierte Seitenwurzelhemmzone der Primärwurzel (hier =  $a$ ) bei steigender Temperatur größer wird.

Das hier aufgezeigte Korrelationsdreieck zwischen Wachstums geschwindigkeit der Primärwurzel, Temperatur und Abstand  $a$  dürfte für die Aufklärung des die Seitenwurzelbildung steuernden Reaktionssystems von Bedeutung sein.

Schließlich interessiert noch die Frage, ob sich bei einem Temperaturwechsel der Abstand  $a$  dem Wechsel anpaßt und wie rasch dies geschieht.

*Versuchsanordnung 14:* 42 Wurzeln wurden 6 Tage, also bis kurz vor einsetzen der Seitenwurzelbildung, bei  $22^\circ$  vorkultiviert und nachher zu je 14 auf folgende Temperaturen verteilt:  $25^\circ$ ,  $18^\circ$ ,  $11^\circ$ . Messung von  $a$  täglich während 9 Tagen.

Die Wurzeln reagieren auf den Temperaturwechsel nicht sofort. Denn nicht nur bei  $18^\circ$ , sondern auch bei  $25^\circ$  erscheinen die Seiten-



Figur 20

Änderung des Abstandes ( $a$ ) der Primärwurzel spitze von der Spitze des Seitenwurzelkegels bei verschiedenen Temperaturen. Versuchs beginn nach 6 Tagen Vorkultur bei  $22^\circ$  C

wurzeln am ersten Tag (Figur 20). Nur bei  $11^\circ$  wird die Seitenwurzelbildung um 5 Tage hinausgeschoben.

Der Abstand  $a$  ist anfänglich bei  $18^\circ$  und  $25^\circ$  fast gleich groß (60 bis 80 mm). Während er aber bei  $18^\circ$  leicht abnimmt, steigt er bei  $25^\circ$  rasch an und erreicht nach 9 Tagen bereits den Wert von 140 mm, d. h. während die Primärwurzel rasch weiterwächst, werden nur noch wenige Seitenwurzeln gebildet. Bei  $11^\circ$  ist  $a$  nach dem verzögerten Einsatz der Seitenwurzelbildung bedeutend kleiner (40 mm) und nimmt nachher noch weiter ab. In diesem Falle ist  $v$  nahezu Null, die Seitenwurzelbildung jedoch geht langsam weiter.

### 33. Einige Beiträge zur Abklärung des inneren Chemismus der Seitenwurzelbildung

#### 331. Stoffliche Grundlagen der von der Primärwurzelspitze aus gesteuerten Hemmung der Seitenwurzelbildung

Untersuchungen über die stofflichen Grundlagen der von der Primärwurzelspitze ausgeübten korrelativen Hemmung der Seitenwurzelbildung liegen noch nicht vor. Da es sich dabei jedoch um einen der korrelativen Hemmung der Achselknospen durch den Vegetationspunkt des Primärsprosses analogen Vorgang handelt, müssen die dort erreichten Resultate im Auge behalten werden (Camus, 1947; Le Fanu, 1936; Snow, 1925, 1940; Thimann und Skoog, 1933, 1934; Thimann, 1941). Im weitern dürften die in neuester Zeit durchgeführten Untersuchungen über die Winterruhe von Knospen (*Solanum tuberosum*, *Fraxinus*), die sich auf eine Wuchsstoff-Hemmstoff-Balance zurückführen läßt (Hemberg, 1949 a, 1949 b), von einigem Interesse sein.

Während Thimann (1941) die korrelative Hemmung der Achselknospen auf eine in der Hemmzone vorhandene überoptimale Wuchsstoffmenge zurückführt, glaubt Snow (1940), daß sie durch einen eigentlichen, vom Wuchsstoff verschiedenen, korrelativen Hemmstoff bewirkt wird.

Nachdem allgemein die  $\beta$ -Indolylessigsäure als in der Pflanze selbst vorkommender Wachstumsregulator anerkannt wird (Bonner, 1950), schien es gegeben, zu prüfen, ob mit höhern Konzentrationen der  $\beta$ -Indolylessigsäure das Auswachsen der durch Dekapitation induzierten Seitenwurzeln gehemmt werden kann. Daß das Auswachsen der Achselknospen, welches bei Dekapitation des Primärsprosses ausgelöst wird, auf diese Weise gehemmt werden kann, ist schon länger bekannt (Thimann und Skoog, 1933).

*Versuchsanordnung 15:* 50 isolierte Wurzeln wurden 6 Tage vorkultiviert und dann dekapitiert (10 mm). Sofort nach Dekapitation wurden verschiedene  $\beta$ -Indolylessigsäure-Konzentrationen zugefügt.

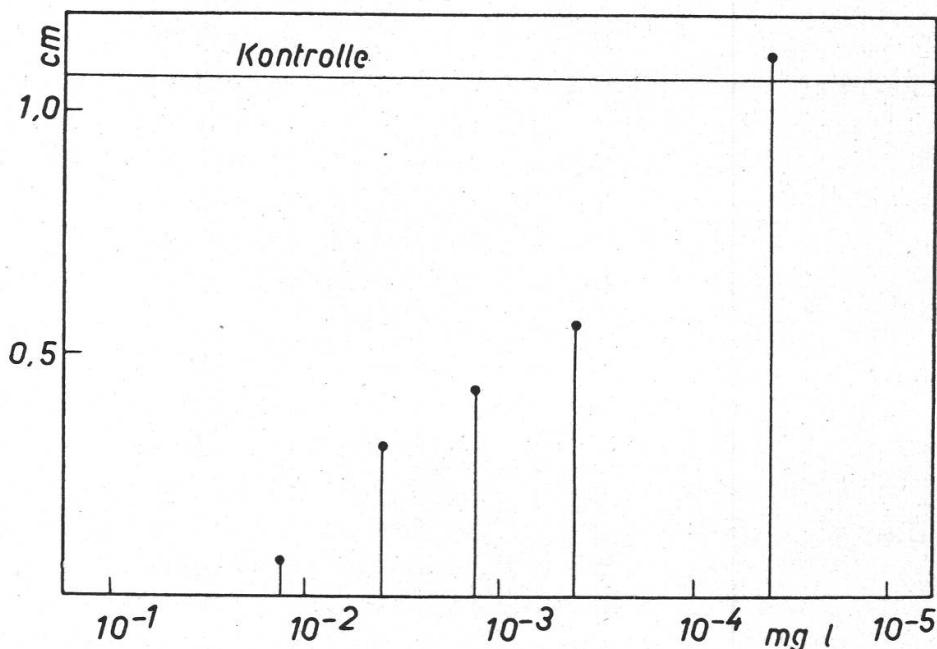
Konzentrationsreihe:  $1,25 \cdot 10^{-2}$ ,  $6 \cdot 10^{-3}$ ,  $1,25 \cdot 10^{-3}$ ,  $6 \cdot 10^{-4}$ ,  $6 \cdot 10^{-5}$  mg/l  $\beta$ -Indolylessigsäure.

Jede Konzentrationsserie umfaßte 8 Wurzeln. In einer Kontrolle wurde keine  $\beta$ -Indolylessigsäure beigegeben. Beobachtung während einer Woche nach erfolgter Dekapitation.

Figur 21 zeigt, daß  $\beta$ -Indolylessigsäure das Auswachsen der durch Dekapitation induzierten Seitenwurzeln in Konzentrationen höher als  $10^{-4}$  mg/l hemmt. Die Hemmung ist um so stärker, je größer die  $\beta$ -Indolylessigsäure-Konzentration ist. Die Konzentration  $1,25 \cdot 10^{-2}$  und  $6 \cdot 10^{-3}$  hemmen nicht nur das Auswachsen der Seitenwurzeln, sondern führen zu morphologischen Veränderungen an der Primärwurzel, in-

dem die Zellen des Rindengewebes größer werden und der ganze Rindenzyylinder ein gelockertes, transparentes Aussehen erhält.

Die leichte Förderung der Seitenwurzellänge durch die Konzentration  $6 \cdot 10^{-5}$  gegenüber der Kontrolle läßt sich nicht statistisch sichern.



Figur 21

Einfluß verschiedener Konzentrationen der  $\beta$ -Indolylessigsäure (IAA) auf die Länge der induzierten Seitenwurzeln bei Dekapitation der Primärwurzeln. Zugabe der  $\beta$ -Indolylessigsäure nach erfolgter Dekapitation

Auf die Resultate dieses Versuches werde ich im Abschnitt 4 bei der Besprechung der von Pohl (1952) geäußerten Ansicht über das Zustandekommen korrelativer Hemmwirkungen zurückkommen.

### 332. Einfluß von Wirkstoffen, Wuchsstoff ( $\beta$ -Indolylessigsäure) und Borsäure auf die Seitenwurzelbildung

#### 3321. Grundversuch

Die Aufklärung des stofflichen Reaktionsmechanismus, der die Seitenwurzelbildung auslöst und steuert, ist so lange erschwert, als wir mit Wurzeln arbeiten, in denen die daran beteiligten, unbekannten Stoffe bereits vorhanden sind und sich nur quantitative Unterschiede erzielen lassen. Wir müssen darnach trachten, Wurzeln zu erhalten, in denen die an der Seitenwurzelbildung beteiligten Stoffe verarmt sind (Paeck, 1951). Dies wird allerdings dadurch erschwert, daß durch eine Verarmung nicht nur die Seitenwurzelbildung, sondern auch das Wachstum der Primärwurzel beeinflußt wird. Bis jetzt ist es noch nicht gelungen, die beiden Vorgänge voneinander zu trennen.

Wir haben früher gesehen (Abschnitt 311), daß durch Entfernung der Kotyledonen der Insertionspunkt der obersten, basalen Seitenwurzeln in akropetaler Richtung verschoben wird und somit ein seitenwurzelfreies Basalstück entsteht. Ein oder mehrere Bestandteile des seitenwurzelauslösenden Systems fehlen also in diesem Abschnitt. Diese Tatsache wurde von Nils (1951) ausgenützt, indem er versuchte, durch Stoffzugaben die Verschiebung des Insertionspunktes bei keimblattlosen Erbsenkeimlingen rückgängig zu machen. Aus einer Reihe von Aminosäuren erwies sich Arginin in dieser Beziehung besonders wirksam. Schwächer wirkten Valin, Histidin und Citrullin.

Zur Feststellung stofflicher Einflüsse besteht noch eine zweite Möglichkeit: Wir prüfen zuerst, ob in der Standard-Nährlösung die Seitenwurzelbildung an isolierten Wurzeln auch bei mehrmaliger Übertragung nicht abnimmt. Dies würde bedeuten, daß in der Standard-Nährlösung alle Grundstoffe vorhanden sind, deren die Primärwurzel bedarf, um das seitenwurzelbildende Reaktionssystem in Gang zu halten. Wenn dies feststeht, können wir einzelne Stoffe aus der Nährlösung eliminieren und prüfen, ob ihre Abwesenheit die Seitenwurzelbildung beeinflußt. Dies gestattet uns gleichzeitig festzustellen, wie lange die aus den Initialwurzeln mitgeschleppten Stoffe in den Übertragungen noch wirksam sind.

Führt die Elimination eines Stoffes zu einer Abnahme der Seitenwurzelbildung, so heißt dies, daß ein oder mehrere Bestandteile des Seitenwurzeln bildenden Systems in Verarmung begriffen sind. Schließlich können wir prüfen, ob durch erneute Zugabe des eliminierten Stoffes oder durch Zugabe eines andern an verarmten Wurzeln eine positive Wirkung erzielt werden kann.

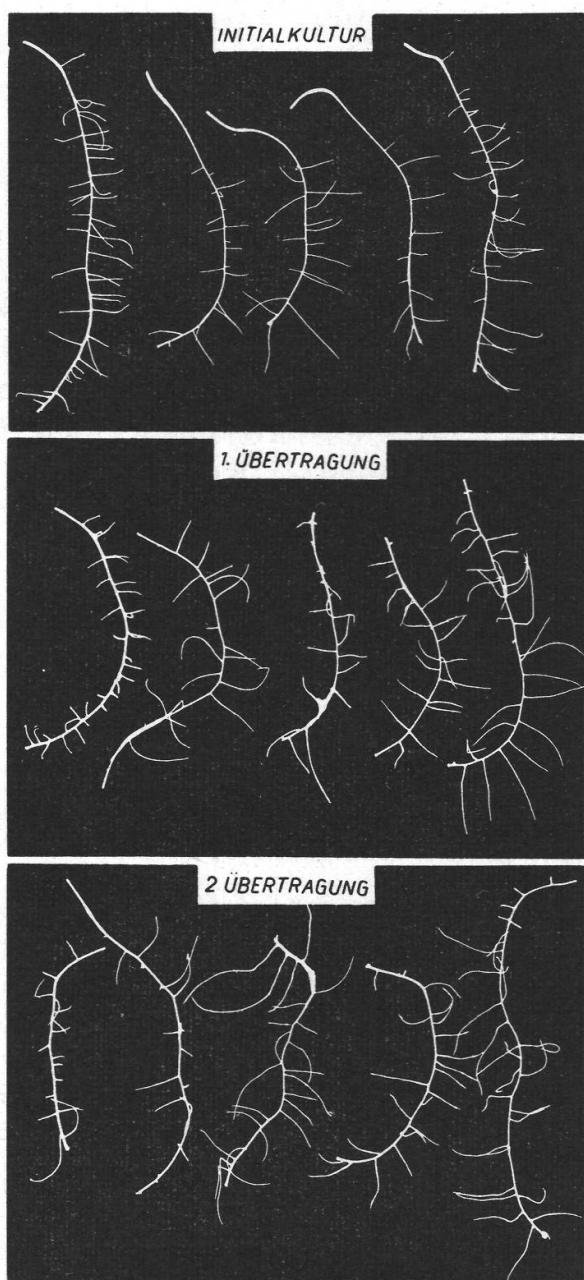
In einem Grundversuch muß nun zuerst festgestellt werden, ob die Seitenwurzelbildung, auch bei mehrmaliger Übertragung der Primärwurzelspitze, in der Standardnährlösung nicht abnimmt.

*Versuchsanordnung 16:* 20 Wurzeln wurden 7 Tage in Initialkultur gehalten, dekapitiert und die Spitze in neuen Kulturgefäßen weitergezüchtet (1. Übertragung). Nach weiteren 7 Tagen (14. Tag) 2. Dekapitation und Übertragung. Nach 21 Tagen Dekapitation der 2. Übertragung. Die dekapitierten Primärwurzeln aller drei Reihen wurden während 7 Tagen beobachtet, die Anzahl der induzierten Seitenwurzeln festgestellt und deren Länge bestimmt.

Das Ergebnis dieses Versuches zeigt, daß Zahl und Länge der gebildeten Seitenwurzeln und die Länge der Primärwurzel bei zweimaliger Übertragung, d. h. bei dreiwöchiger Kulturdauer, nicht abnehmen (Tabelle 5, Figuren 22, 23). In der Standardnährlösung sind also alle Grundstoffe vorhanden, die das Seitenwurzeln bildende System in Gang halten.

### 3322. Nikotinsäure

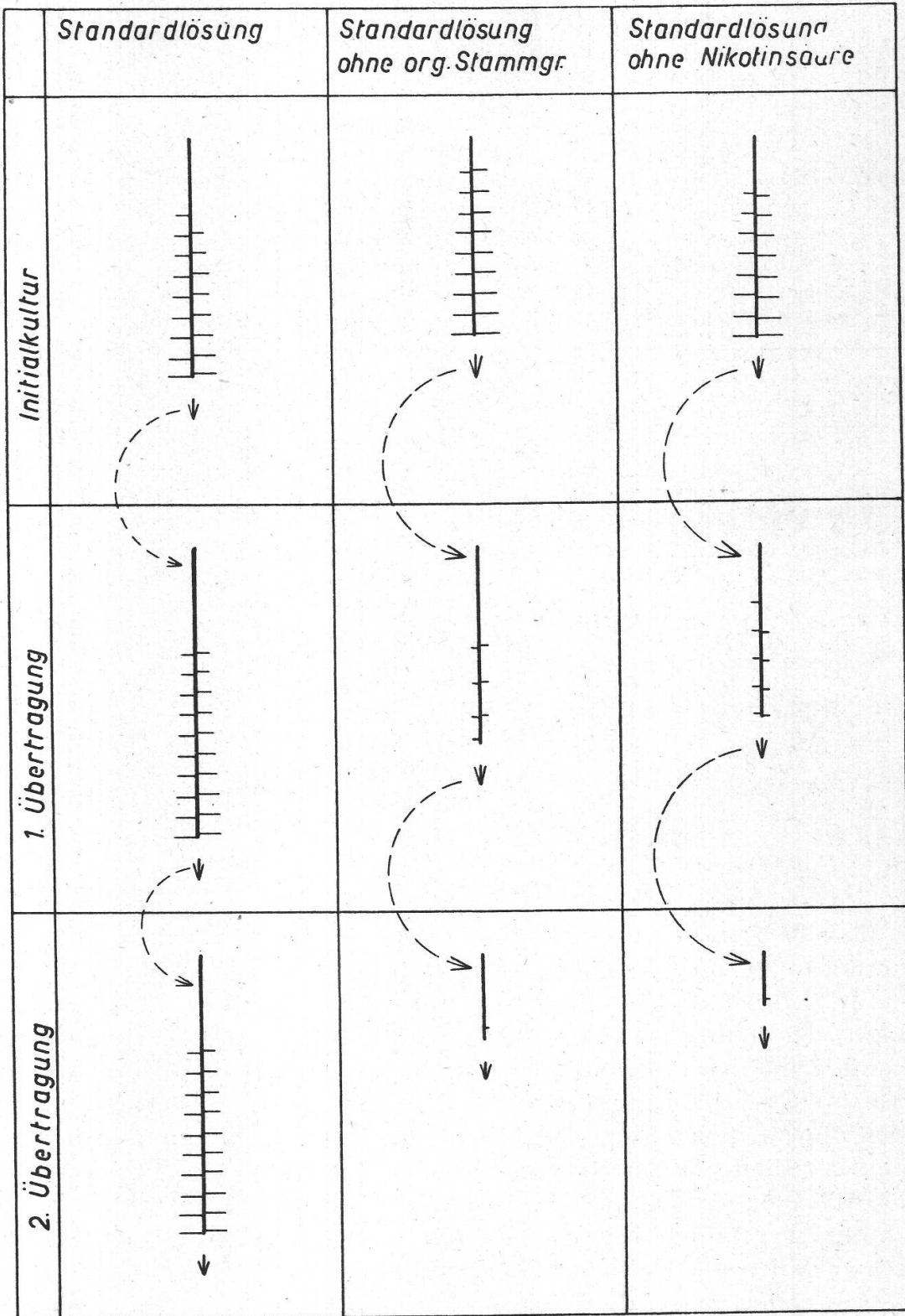
Nachdem sich gezeigt hat, daß die Seitenwurzelbildung in der Standard-Nährösung nicht abnimmt, kann mit der Elimination einzelner Stoffe oder Stoffgruppen begonnen werden. In erster Linie interessieren natürlich die in der organischen Stammgruppe zusammen-



Figur 22  
Grundversuch:  
Primärwurzelwachstum  
und Seitenwurzelbild von  
isolierten *Vicia sativa*-  
Wurzeln bei mehrmaliger  
Übertragung

gefaßten Aminosäuren und Wirkstoffe (Glykokoll, Nikotinsäure, Thiamin, Pyridoxin).

In einem Vorversuch wurde die ganze organische Stammgruppe eliminiert, um festzustellen, wie lange es dauert, bis ihre Abwesenheit an den Testobjekten sichtbar wird.



Figur 23

Einfluß der Elimination der organischen Stammgruppe und der Nikotinsäure auf Primärwurzelwachstum und Seitenwurzelbildung isolierter Wurzeln bei mehrmaliger Übertragung. Die Kolonne links (Standardlösung) stellt zugleich den Grundversuch (Abschnitt 3321) dar

*Versuchsanordnung 17:* 14 Wurzeln wurden 7 Tage in Initialkultur gehalten und nachher in zwei Übertragungen von 7 Tagen weitergeführt. In der Nährlösung fehlte die organische Stammgruppe. Beobachtung der dekapitierter Primärwurzel während 7 Tagen.

Tabelle 5

Primärwurzelwachstum und Seitenwurzelbildung isolierter Wurzeln bei Elimination der organischen Stammgruppe und der Nikotinsäure (NA)

*L* = Länge der dekapitierter Primärwurzel, Zentimeter

*S* = Anzahl der induzierten Seitenwurzeln/Primärwurzel, Mittelwert

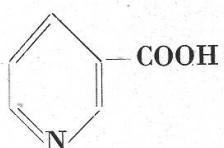
*L<sub>s</sub>* = Länge der Seitenwurzeln, Mittelwert, Millimeter

*Q<sub>SW</sub>* = Seitenwurzelquotient = Anzahl Seitenwurzeln/10 cm Primärwurzel

		Standardlösung	Standardlösung ohne organische Stammgruppe	Standardlösung ohne Nikotinsäure
Initialkultur	<i>L</i>	11,7	9,8	10,0
	<i>S</i>	17	17	16
	<i>L<sub>s</sub></i>	9	8	9
	<i>Q<sub>SW</sub></i>	15	18	16
1. Übertragung	<i>L</i>	14,3	9,8	8,5
	<i>S</i>	20	7	9
	<i>L<sub>s</sub></i>	9	2	2
	<i>Q<sub>SW</sub></i>	14	7	10
2. Übertragung	<i>L</i>	13,8	4,3	2,8
	<i>S</i>	20	1	1
	<i>L<sub>s</sub></i>	9	1	1
	<i>Q<sub>SW</sub></i>	14	3	1

Tabelle 5 und Figur 23 zeigen, daß die Abwesenheit der organischen Stammgruppe nach 7 Tagen Initialkultur noch nicht zum Ausdruck kommt. Erst in der 1. Übertragung wird sie sichtbar. Während die Längen der Primärwurzel noch denjenigen der Kontrolle entsprechen, hat die Zahl der induzierten Seitenwurzeln pro 10 cm Primärwurzellänge (= *Q<sub>SW</sub>*) stark abgenommen. Noch stärker ist die Abnahme der durchschnittlichen Länge der Seitenwurzeln (*L<sub>s</sub>*), die auf 2 mm abgefallen ist. In der 3. Übertragung ist das Wachstum der Primärwurzel praktisch eingestellt, und Seitenwurzeln werden auch bei Dekapitation nicht mehr gebildet. Einzelne Primärwurzeln sind bereits braun und auf den Boden der Kulturgefäße abgesunken.

Als erster Bestandteil der organischen Stammgruppe wurde die Nikotinsäure der Einzelbearbeitung unterzogen. Ihre Bedeutung als Wachstumsfaktor für isolierte Wurzeln ist sehr groß (Addicott und Bonner, 1938; Addicott und Devirian, 1939; Addicott, 1941; Bonner, 1940; White, 1940). Zudem ist ihre Biosynthese und die Funktion ihres Amides bei der pflanzlichen Atmung bekannt.



Auf diese Resultate werden wir bei späteren, damit in Zusammenhang stehenden Versuchen zurückkommen. Zuerst wurden die aus ihrer Abwesenheit sich ergebenden Änderungen geprüft.

**Versuchsanordnung 18:** Wie 17. Nikotinsäure fehlte in der Nährlösung.

Die Abwesenheit von Nikotinsäure allein hemmt das Wachstum der Primärwurzel und die Seitenwurzelbildung im gleichen Maße wie das Fehlen der gesamten organischen Stammgruppe (Tabelle 5, Figuren 23, 25).

Dieses Resultat steht im Gegensatz zu demjenigen, das Whaley und Mitarbeiter (1950) an isolierten Tomatenwurzeln erhielten. Nach ihrer Ansicht stellt Nikotinsäure einen Zusatzfaktor dar, der bei Anwesenheit von Thiamin in seiner Wirkung durch Pyridoxin ersetzt werden kann. In den vorliegenden Versuchen ist die Hemmung bei Abwesenheit der Nikotinsäure sehr deutlich, trotzdem Thiamin und Pyridoxin in der Nährlösung vorhanden sind.

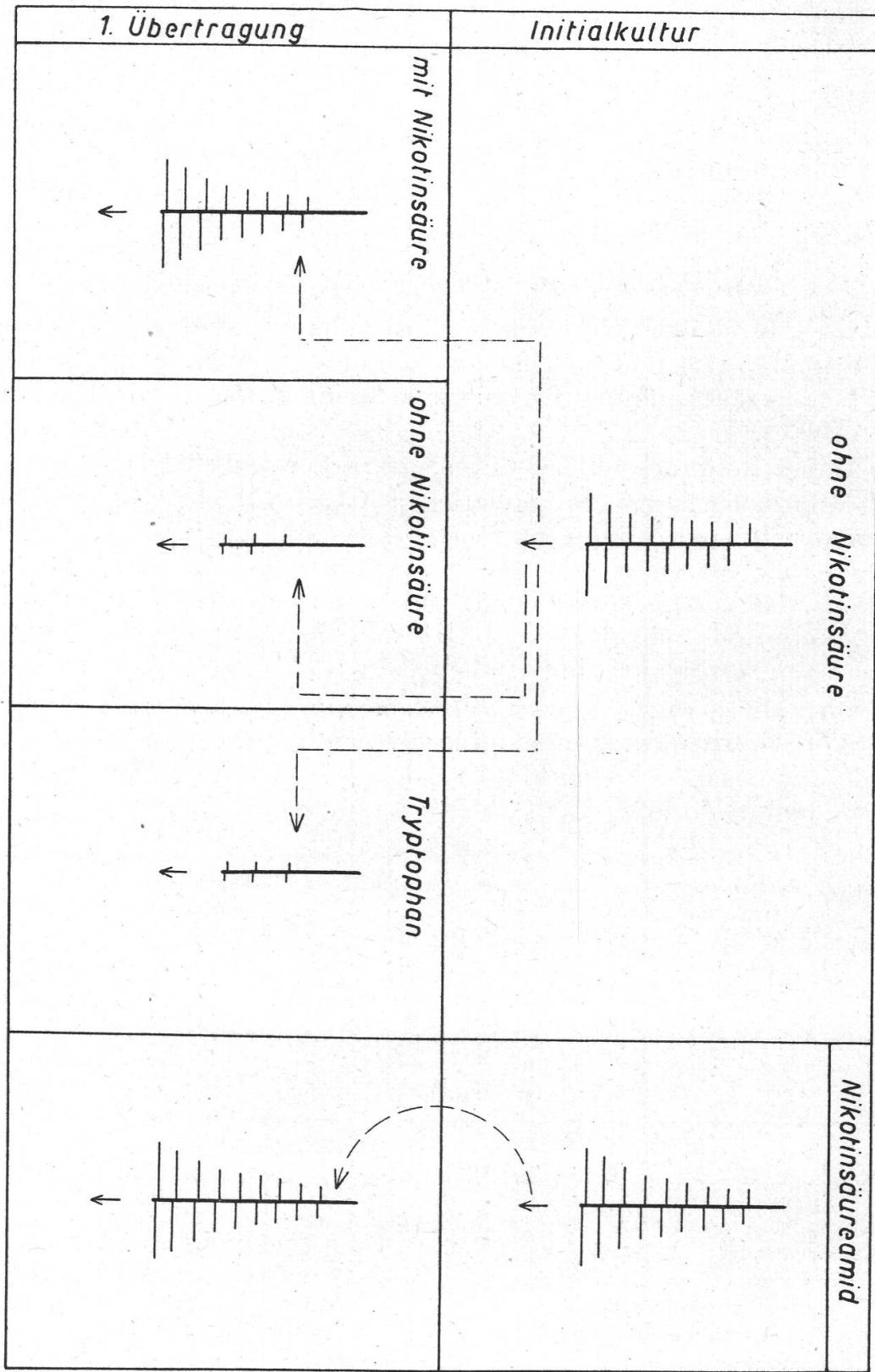
Im weiteren wurde geprüft, ob Wachstum und Seitenwurzelbildung an nikotinsäurearmen Wurzeln durch erneute Zugabe von Nikotinsäure wieder gesteigert werden können, d. h. ob sich ihre Notwendigkeit positiv bestätigen lässt.

*Versuchsanordnung 19:* 40 Wurzeln wurden in Initialkultur nikotinsäurefrei vor- kultiviert, nach 7 Tagen dekapitiert und je zur Hälfte in nikotinsäurehaltiges (0,5 mg/l) und -freies Milieu übertragen. 2. Dekapitation nach weiteren 7 Tagen. Beobachtung während einer Woche nach erfolgter Dekapitation.

Tabelle 6

Einfluß von Nikotinsäure und Tryptophan auf Primärwurzelwachstum und Seitenwurzelbildung an nikotinsäurearmen Wurzeln (nikotinsäurefrei vorkultiviert) in der 1. Übertragung. Vgl. Figur 24

Tabelle 6 und Figur 24 zeigen, daß Primärwurzelwachstum und Seitenwurzelbildung von nikotinsäurearmen Wurzeln durch erneute Zugabe von Nikotinsäure in der zweiten Periode (1. Übertragung) auf

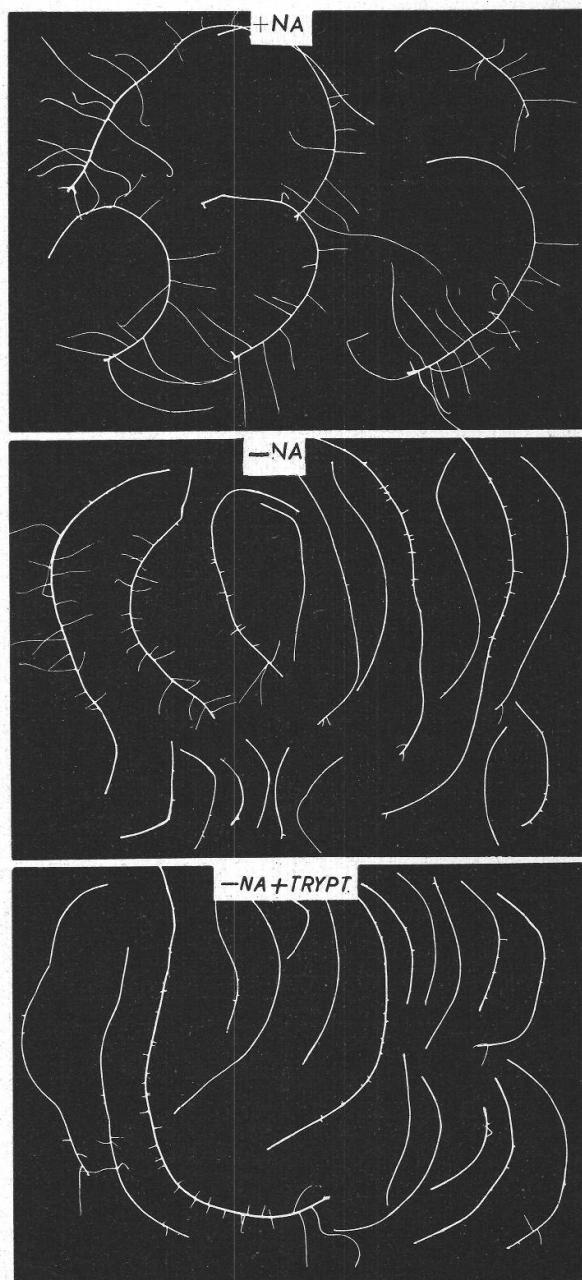


Figur 24

Einfluß von Nikotinsäure und Tryptophan auf nikotinsäurefrei (Initialkultur) vorkultivierte Wurzeln. Kolonne rechts: Ersatz der Nikotinsäure durch Nikotinsäureamid

einen Wert gesteigert werden können, der demjenigen entspricht, den wir im Grundversuch (vgl. Tabelle 5) in der 1. Übertragung erhalten.

Abnahme des Primärwurzelwachstums und der Seitenwurzelbildung bei Abwesenheit von Nikotinsäure sind, wie sich aus Tabelle 5 und



Figur 25  
Einfluß von Nikotinsäure  
(+ NA) und Tryptophan  
(— NA + Trypt.) auf nikotin-  
säurefrei vorkultivierte Wurzeln  
von *Vicia sativa* (1. Übertragung)

Figur 23 ergibt, miteinander gekoppelt. Es fragt sich nun, ob die Abnahme des QSW direkt eine Folge des Nikotinsäuremangels ist oder ob sie nur eine sekundäre Erscheinung, verursacht durch die reduzierte Wachstumsgeschwindigkeit der Primärwurzel, darstellt. Dies können wir prüfen, indem wir Nikotinsäure erst nach der Dekapitation nikotin-

säurearmer Wurzeln zugeben und feststellen, ob sich durch diese Zusage die Zahl und die Länge der induzierten Seitenwurzeln steigern läßt.

*Versuchsanordnung 20:* 40 Wurzeln wurden in Initialkultur und 1. Übertragung je 7 Tage nikotinsäurefrei kultiviert und dann dekapitiert (10 mm). Nach der Dekapitation wurde bei 20 Wurzeln der Nährlösung Nikotinsäure (0,5 mg/l) beigegeben. Beobachtung der beiden Serien während 7 Tagen nach erfolgter Dekapitation.

Tabelle 7

Einfluß von Nikotinsäure auf Anzahl und Länge der induzierten Seitenwurzeln bei Dekapitation nikotinsäurearmer Wurzeln (nikotinsäurefrei vorkultiviert) in der 1. Übertragung

	+ Nikotinsäure	- Nikotinsäure
Anzahl dekapitierte Wurzeln .....	17	20
Länge der dekapitierter Wurzeln ..... mm	43	36
Anzahl Seitenwurzeln/Primärwurzel, Mittelwert .....	5	3
$Q_{SW}$ .....	12	9
Ausgemessene Seitenwurzeln .....	74	65
Länge der induzierten Seitenwurzeln, Mittelwert mm	7,6	3,6
Mittlere Abweichung ..... mm	3,7	2,3
$M_1 - M_2 = 4,0 \text{ mm}$		
$\sigma \text{ Diff} = 0,53 \text{ mm}$		
$p = 8,0$		
$t = 3,06$		

Unterschied in der Länge der induzierten Seitenwurzeln statistisch gesichert.

Durch Zugabe von Nikotinsäure nach der Dekapitation wird die Zahl der induzierten Seitenwurzeln ( $Q_{SW}$ ) nur unwesentlich gesteigert (Tabelle 7). Die Differenz liegt innerhalb der Zufallsgrenzen. Hingegen wird ihre durchschnittliche Länge gegenüber der Kontrolle mehr als verdoppelt (Tabelle 7). Dieser Unterschied kann statistisch gesichert werden (Tabelle 7). Wir müssen annehmen, daß Nikotinsäure wohl die Länge der induzierten Seitenwurzeln beeinflußt, die Induktion selbst jedoch nicht. Wenn die Zahl der induzierten Seitenwurzeln an nikotinsäurearmen Wurzeln kleiner wird (Tabelle 5, Figur 23), so ist das eine sekundäre Erscheinung, verursacht durch das abnehmende Wachstum der Primärwurzel.

Im Zusammenhang mit den bis jetzt gewonnenen Versuchsresultaten soll kurz auf die Bedeutung der Nikotinsäure als Wachstumsregulator der Wurzeln eingetreten werden. Nach Addicott (1941) führt Nikotinsäuremangel in den Wurzeln zu einer Herabsetzung der Länge der meristematischen Zone, zur Verminderung des Durchmessers der einzelnen Zelle und zu einer Verringerung der Zahl der Zellschichten, d. h. Nikotinsäure wirkt auf Streckungs- und Teilungsvorgänge stimulierend. Ihre Bedeutung ist also sehr umfassend.

Die Beteiligung der Nikotinsäure an biochemischen Vorgängen konnte bis jetzt nur in einer Beziehung genau definiert werden: Ihr Amid stellt die wasserstoffübertragende Gruppe der beiden Kofermente Codehydrase I (DPN = Diphosphopyridinnukleotid) und Codehydrase II (TPN = Triphosphopyridinnukleotid) dar, die bei den Dehydrierungsvorgängen der pflanzlichen Atmung eine integrierende Rolle spielen (Bonne, 1950; Karrer, 1948). Es schien daher angezeigt, in einem Nebenversuch zu prüfen, ob sich die Wirkung der Nikotinsäure durch ihr Amid ersetzen läßt.

*Versuchsanordnung 21:* 14 Wurzeln wurden 7 Tage in Initialkultur und 7 Tage in 1. Übertragung gehalten und dann dekapitiert (10 mm). Die Nährlösung enthielt an Stelle von Nikotinsäure Nikotinsäureamid (0,5 mg/l). Beobachtung der Serie während 7 Tagen nach der Dekapitation.

Figur 24 zeigt, daß Nikotinsäureamid Nikotinsäure vollständig ersetzen kann.

In neuester Zeit ist es gelungen, die Biosynthese der Nikotinsäure in den Pflanzen abzuklären (Bonne, 1950; Galston, 1949; Paech, 1951). Darnach dient eine Aminosäure, Tryptophan, als Ausgangsstoff. Deren Indolkern wird oxydativ gesprengt, und es entsteht Kynurenin, das weiter zu Hydroxyanthranilsäure oxydiert wird. Der aromatische Kern der letztern verwandelt sich schließlich durch Einlagerung eines N-Atoms in den Pyridinring der Nikotinsäure (Bonne, 1950).

Unsere Testobjekte, die auf eine Verarmung der Nikotinsäure sehr gut ansprechen (Verminderung der Wachstumsgeschwindigkeit der Primärwurzel und Seitenwurzelbildung), erlauben es uns, zu prüfen, ob auch isolierte Wurzeln in der Lage sind, Tryptophan zu Nikotinsäure aufzubauen.

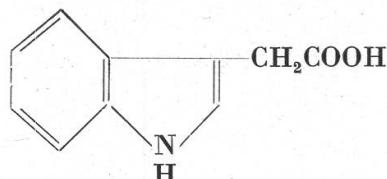
*Versuchsanordnung 22:* Wie 19. In der 1. Übertragung wurde der Nährlösung an Stelle von Nikotinsäure Tryptophan (0,5 mg/l) beigegeben.

Tryptophan ist in der geprüften Konzentration nicht fähig, das Primärwurzelwachstum und die Seitenwurzelbildung nikotinsäureärmer Wurzeln zu stimulieren (Tabelle 6, Figur 24). Wir müssen daher annehmen, daß isolierte Wurzeln nicht in der Lage sind, die Nikotinsäuresynthese durchzuführen. Dies führt zum Schluß, daß die in den Initialkulturen vorhandene, organeigene Nikotinsäure der Wurzeln durch oberirdische Teile des Keimlings geliefert worden ist, die ihrerseits auch die Synthese durchführen. Mit dieser Ansicht stimmen die Resultate von Hunt (1951) überein, wonach Tryptophan nur in Sproßteilen und Kotyledonen, nicht aber in den Wurzeln nachgewiesen werden kann (chromatographische Analyse der Aminosäuren an fünf Leguminosenarten).

### 3323. $\beta$ -Indolylessigsäure (Heteroauxin)

Über den Einfluß von synthetischen Wuchsstoffen (growth regulating substances) auf das Wachstum der Primärwurzel liegen bereits zahlreiche Untersuchungen vor. Dabei wurde festgestellt, daß hohe Wuchsstoffkonzentrationen ( $> 10^{-3}$  mg/l) hemmend wirken (A u d u s und Q u a s t e l , 1948; A s h b y , 1951; B o n n e r und K o e p f l i , 1939; B u r s t r o e m und W i l s k e , 1950; M o e w u s , 1949; L a n e , 1936), während schwächere Konzentrationen (je nach Wuchsstoff und Versuchsobjekt  $10^{-5}$  bis  $10^{-12}$  mg/l) das Wachstum der Primärwurzel stimulieren (B e i n , 1951; B u r s t r o e m , 1950; G e i g e r - H u b e r , 1936; G e i g e r - H u b e r und B u r l e t , 1936; L i n s e r , 1949; M a c h t und G r u m b e i n , 1937; M o e w u s , 1949; T h i m a n n und L a n e , 1938). Als weiterer Effekt hoher, das Primärwurzelwachstum hemmender Wuchsstoffkonzentrationen wurde die Förderung der Seitenwurzelbildung konstatiert (C a r l t o n , 1943; H a m n e r , 1941; T a y l o r , 1946; W i l d e , 1951; Z i m m e r m a n n und H i t c h c o o k , 1935).

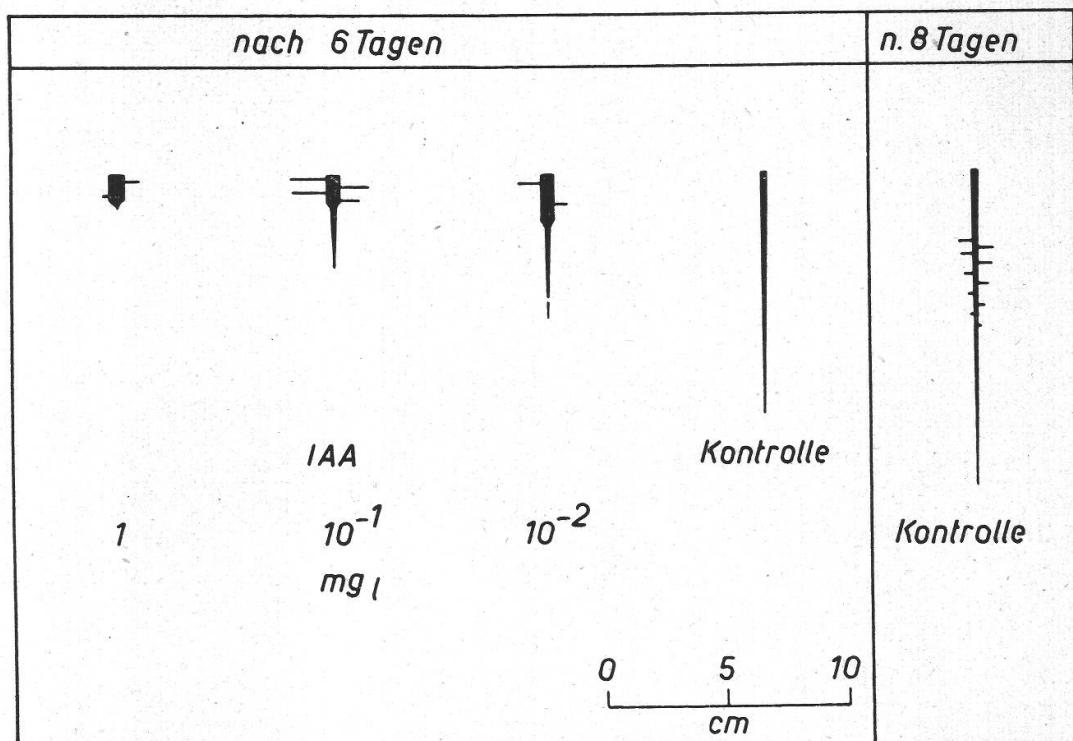
Aus der Reihe der heute bekannten, aktiven Wuchsstoffe (nach W e n t charakterisiert durch ein ungesättigtes Ringsystem mit einer aus mindestens 2 C-Atomen bestehenden Seitenkette, die in einer Carboxylgruppe endet und an eine Doppelbindung des Ringsystems geknüpft ist) interessiert im Rahmen dieser Arbeit vor allem die  $\beta$ -Indolyl-



essigsäure, da diese, neben dem in allerneuster Zeit gefundenen  $\beta$ -Indolylacetonitril (J o n e s und Mitarbeiter, 1952), allgemein als pflanzen-eigener Wuchsstoff betrachtet wird (G u t t e n b e r g , 1950; K r a m e r und W e n t , 1949; W i l d m a n n und B o n n e r , 1948; W i l d m a n n und M u i r , 1949). Daß die  $\beta$ -Indolylessigsäure in hoher Konzentration auf die Seitenwurzelbildung fördernd wirkt, wurde schon von mehreren Autoren festgestellt (N o i r f a l i s e , 1940; S l a n k i s , 1949 b; T o r r e y , 1950; T h i m a n n , 1936; Z i m m e r m a n n und H i t c h c o o k , 1935). Die optimale Konzentration ist dabei vom Testobjekt abhängig. Es wurde daher geprüft, ob und in welchem Konzentrationsbereich  $\beta$ -Indolylessigsäure Seitenwurzeln an isolierten Wurzeln von *Vicia sativa* induziert.

*Versuchsanordnung 23* (nach T o r r e y , 1950): Je 10 Wurzeln wurden 3 Tage in Standardlösung +  $\beta$ -Indolylessigsäure-Konzentrationen von 1,  $10^{-1}$ ,  $10^{-2}$  mg/l gehalten, dann in  $\beta$ -Indolylessigsäure-freie Lösung übertragen und weitere 3 Tage kulti-viert. Eine Kontrolle blieb 6 Tage in Normallösung.

Je größer die  $\beta$ -Indolylessigsäure-Konzentration ist, desto stärker wird das Primärwurzelwachstum gehemmt (Figuren 26 und 27). Durch die Behandlung mit  $\beta$ -Indolylessigsäure werden am basalen Ende der isolierten Wurzeln Seitenwurzeln induziert, die dann im wuchsstofffreien Medium auswachsen (Figur 26). Die Kontrolle zeigt nach 6 Tagen keine Seitenwurzeln; deren Bildung beginnt erst nach 7 bis 8 Tagen (Figur 26), allerdings nicht am basalen Ende, sondern um 25 bis 30 mm verschoben in akropetaler Richtung. Dieses Resultat wurde schon von



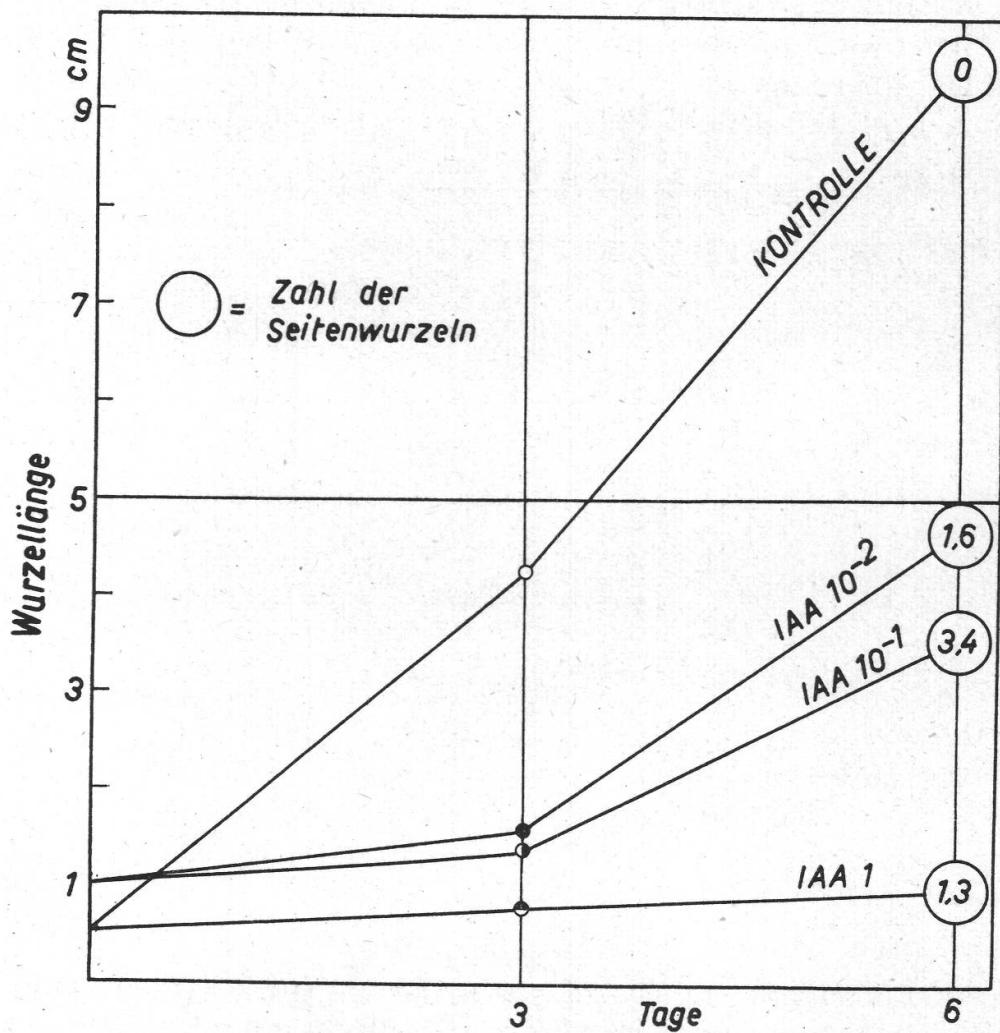
Figur 26

Einfluß einer 3tägigen  $\beta$ -Indolylessigsäure-Behandlung (Konz. 1,  $10^{-1}$ ,  $10^{-2}$  mg/l) auf Primärwurzelwachstum und Seitenwurzelbildung isolierter Wurzeln. (3 Tage  $\beta$ -Indolylessigsäure + 3 Tage Normallösung.) Kolonne rechts: Kontrolle nach 8 Tagen Normalkultur. Vgl. Figur 27

Torréy (1950) konstatiert. Während er für *Pisum* eine optimal induzierende  $\beta$ -Indolylessigsäure-Konzentration von 1 mg/l erhielt, liegt das Optimum in meinen Versuchen bei  $10^{-1}$  mg/l (Figur 26). Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß die Primärwurzeln bei Behandlung mit  $\beta$ -Indolylessigsäure stark anschwellen und die Wurzelrinde ein gelockerteres, hyalines Aussehen erhält (Figur 26).

Hemmung der Primärwurzel und Förderung der Seitenwurzelbildung sind gekoppelt. Es fragt sich, ob diese Förderung nur eine Folge der Primärwurzelhemmung sei. Dies läßt sich leicht prüfen, wenn wir nicht ganze Wurzeln, sondern nur Wurzelzylinder der Behandlung mit  $\beta$ -Indolylessigsäure aussetzen.

**Versuchsanordnung 24:** 10 seitenwurzelfreie Wurzelzylinder von 15 mm Länge wurden aus dem basalen Abschnitt von Keimwurzeln herausgeschnitten, 3 Tage in wuchsstoffhaltiger Nährlösung (Konz.  $10^{-1}$  mg/l) gehalten und für weitere 3 Tage in Normallösung übertragen. 10 Kontrollzyliner wurden 6 Tage in Normallösung kultiviert.



Figur 27

Einfluß einer 3tägigen  $\beta$ -Indolylessigsäure-Behandlung (Konz. 1,  $10^{-1}$ ,  $10^{-2}$  mg/l) auf Primärwurzelwachstum (Wurzellänge) und Seitenwurzelbildung isolierter Wurzeln. (3 Tage  $\beta$ -Indolylessigsäure + 3 Tage Normallösung)

Tabelle 8

Einfluß der  $\beta$ -Indolylessigsäure auf die Seitenwurzelbildung an isolierten Wurzelzylindern (15 mm). Konz. der  $\beta$ -Indolylessigsäure  $10^{-1}$  mg/l

	Anzahl Zylinder	Anzahl Seitenwurzeln/Zylinder Mittelwert	$\sigma$	
$\beta$ -Indolylessigsäure .....	10	4,7	2,0	$M_1 - M_2 = 1,5$
Kontrolle .....	12	3,2	1,0	$\sigma_{Diff} = 0,68$

$p = 2,2$   
 $t = 3,42$

Tabelle 8 zeigt, daß durch  $\beta$ -Indolylessigsäure-Behandlung auch an Zylindern die Zahl der gebildeten Seitenwurzeln gesteigert werden kann. Die Versuchsserien sind jedoch zu klein und die Streuung zu groß, um das Resultat statistisch zu sichern. Immerhin ist festzuhalten, daß bei den mit  $\beta$ -Indolylessigsäure behandelten Zylindern die gebildeten Seitenwurzeln sich auf deren ganzer Länge verteilen, während sie bei den Kontrollzylindern nur am apikalen Ende auftreten. Auch die Zylinderstücke werden durch die Wuchsstoffbehandlung verdickt, besonders an den Enden.

### 3324. Beziehungen zwischen der Wirkung der Nikotinsäure und der $\beta$ -Indolylessigsäure

Nach Galston (1947, 1949) bestehen zwischen Nikotinsäure und  $\beta$ -Indolylessigsäure gewisse Zusammenhänge, die sich je nach Versuchsobjekt und Versuchsbedingungen in synergistischer oder antagonistischer Form äußern:

- a) Die durch hohe  $\beta$ -Indolylessigsäure-Konzentrationen an Sproßvegetationsspitzen von *Asparagus* im Dunkeln erzielte Hemmung kann durch Zugabe von Nikotinsäure gesteigert werden.
- b) Während beide,  $\beta$ -Indolylessigsäure und Nikotinsäure, die Bewurzelung etiolierter Stengelstücke von *Pisum* fördern und sich die Wirkung bei gleichzeitiger Zugabe summiert, wird das Austreiben der Achselknospen nur durch Nikotinsäure gefördert, während  $\beta$ -Indolylessigsäure hemmt.

Daraus schloß Galston zuerst, daß Nikotinsäure in den durch  $\beta$ -Indolylessigsäure wachstumsregulierten Prozeß eingreife, indem sie zu einer Vorstufe von  $\beta$ -Indolylessigsäure abgebaut werde, oder dann nur mittelbar an einem andern Prozeß beteiligt sei. Später stellte er eine Hypothese auf, für deren Verständnis wir kurz auf die Biosynthese der  $\beta$ -Indolylessigsäure eintreten müssen. Tryptophan ist auch hier Grundsubstanz (Kulescha und Gautherot, 1949; Wildman und Mitarbeiter, 1947; Wildman und Bonner, 1948; Wildman und Muir, 1949). Über die Zwischenprodukte, die wegen ihrer Aktivität nicht in großer Menge anfallen, herrschen noch einige Zweifel (Bonner, 1950; Paech, 1951). Immerhin darf angenommen werden, daß Indolacetaldehyd als Vorstufe der  $\beta$ -Indolylessigsäure auftritt und enzymatisch zu  $\beta$ -Indolylessigsäure oxydiert wird (Tang und Bonner, 1947, 1948). Ob Tryptophan über Indolbrenztraubensäure oder Tryptamin zu Indolacetaldehyd aufgebaut wird, steht noch nicht fest.

Von der Tatsache ausgehend, daß  $\beta$ -Indolylessigsäure und Nikotinsäure die gleiche Muttersubstanz besitzen, postuliert Galston eine Gleichgewichtsreaktion (spareing action) in dem Sinne, daß bei starker

äußerer Zugabe von Nikotinsäure mehr Tryptophan zu  $\beta$ -Indolylessigsäure aufgebaut, der  $\beta$ -Indolylessigsäureeffekt also verstärkt werde und umgekehrt.

Da wir in den isolierten Wurzeln von *Vicia sativa* Objekte besitzen, die auf Nikotinsäure und  $\beta$ -Indolylessigsäure gut ansprechen, läßt sich feststellen, ob auch in Wurzeln Zusammenhänge in der Wirkung von  $\beta$ -Indolylessigsäure und Nikotinsäure bestehen.

Im einzelnen wurde geprüft:

- ob sich die Wirkung der  $\beta$ -Indolylessigsäure an nikotinsäurearmen Wurzeln unterscheide von derjenigen, die an Initialkulturen (nikotinsäurehaltig) erzielt wird;
- ob die fördernde Wirkung der Nikotinsäure an nikotinsäurearmen Wurzeln durch  $\beta$ -Indolylessigsäure ersetzt werden kann.

Im Abschnitt 331 wurde gezeigt, daß hohe Konzentrationen an  $\beta$ -Indolylessigsäure das Auswachsen der bei Dekapitation induzierten Seitenwurzeln verhindern. In der verwendeten Standardlösung war Nikotinsäure vorhanden. Wenn eine Gleichgewichtsreaktion zwischen Nikotinsäure und  $\beta$ -Indolylessigsäure in den Wurzeln bestehen würde, müßte die Hemmung in nikotinsäurefreier Nährösung geringer sein.

*Versuchsanordnung 25:* Je 10 Wurzeln wurden in + Nikotinsäure-Lösung und — Nikotinsäure-Lösung 7 Tage kultiviert, dekapitiert und der Lösung  $\beta$ -Indolylessigsäure beigegeben (Konz.  $6,25 \cdot 10^{-2}$  mg/l).

Der Versuch ergibt, daß die Hemmung der induzierten Seitenwurzeln in der nikotinsäurefreien Lösung gleich groß ist wie in der nikotinsäurehaltigen.

Im weiteren erhebt sich die Frage, ob das Primärwurzelwachstum nikotinsäurearmer, isolierter Wurzeln durch hohe Konzentrationen an  $\beta$ -Indolylessigsäure ebenfalls und im gleichen Maße gehemmt wird wie dasjenige der Initialkulturen.

*Versuchsanordnung 26:* 30 Wurzeln wurden 7 Tage in nikotinsäurefreier Initialkultur gehalten, dekapitiert (15 mm) und die Spitzen, je zur Hälfte, in  $\beta$ -Indolylessigsäure-haltiges  $5 \cdot 10^{-1}$  und  $\beta$ -Indolylessigsäure-freies Milieu übertragen. Dieses enthielt in beiden Fällen keine Nikotinsäure.

Tabelle 9

Einfluß der  $\beta$ -Indolylessigsäure (Konz.  $5 \cdot 10^{-1}$  mg/l) auf das Wachstum der Primärwurzel nikotinsäurearmer Wurzeln in der 1. Übertragung. Versuchsdauer 7 Tage

	Anzahl Primärwurzeln	Länge der über- tragenen Spitze mm	Länge der Primär- wurzel, Mittelwert mm
+ $\beta$ -Indolylessigsäure .....	19	15	19
— $\beta$ -Indolylessigsäure .....	12	15	83

Tabelle 9 zeigt, daß das Wachstum nikotinsäurearmer Wurzeln durch hohe Konzentrationen an  $\beta$ -Indolylessigsäure ( $5 \cdot 10^{-1}$  mg/l) im gleichen

Maße, nämlich fast vollständig, gehemmt wird, wie das im Abschnitt 3323 (Figur 26) für Initialkulturen gezeigt worden ist.

In zwei Versuchen wurde geprüft, ob sich die Wirkung der Nikotinsäure an nikotinsäurearmen Wurzeln (siehe Tabelle 6, Figur 24) durch schwächere Konzentrationen an  $\beta$ -Indolylessigsäure ersetzen läßt. Daß höhere hemmen, haben wir oben festgestellt.

*Versuchsanordnung 27:* 60 Wurzeln wurden 7 Tage nikotinsäurefrei in Initialkultur gehalten, dekapitiert und die Spitzen zu je 20 in Lösungen übertragen, die folgenden Gehalt an Nikotinsäure oder  $\beta$ -Indolylessigsäure hatten:

- a) + Nikotinsäure  $5 \cdot 10^{-1}$  mg/l
- b) — Nikotinsäure
- c) — Nikotinsäure +  $\beta$ -Indolylessigsäure  $6 \cdot 10^{-4}$  mg/l

Dauer dieser 1. Übertragung: 7 Tage. Dann Dekapitation und Beobachtung während weiterer 7 Tage.

*Versuchsanordnung 28:* 56 Wurzeln wurden nikotinsäurefrei 7 Tage in Initialkultur und 7 Tage in 1. Übertragung gehalten und dann dekapitiert. Nach der Dekapitation wurden Gruppen zu je 14 Wurzeln gebildet und Nikotinsäure und  $\beta$ -Indolylessigsäure in folgender Anordnung und Konzentration beigegeben:

- a) + Nikotinsäure  $5 \cdot 10^{-1}$  mg/l
- b) — Nikotinsäure
- c) — Nikotinsäure +  $\beta$ -Indolylessigsäure  $6 \cdot 10^{-4}$  mg/l
- d) — Nikotinsäure +  $\beta$ -Indolylessigsäure  $6 \cdot 10^{-6}$  mg/l

Beobachtung während 7 Tagen nach erfolgter Dekapitation.

Tabellen 10 und 11 ergeben, daß sich die Wirkung der Nikotinsäure an nikotinsäurearmen Wurzeln durch die geprüften Konzentrationen an  $\beta$ -Indolylessigsäure ( $10^{-4}$ ,  $10^{-6}$  mg/l) überhaupt nicht oder nur unwesentlich ersetzen läßt. Die in Tabelle 10 bestehende Differenz der Primärwurzellängen zwischen Kontrolle und mit  $\beta$ -Indolylessigsäure behandelten Wurzeln läßt sich nicht statistisch sichern.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß ein Zusammenhang zwischen Nikotinsäure und  $\beta$ -Indolylessigsäure, wie ihn Galston (1947, 1949) an Sproßteilen feststellte, in den hier geprüften isolierten Wurzeln nicht besteht. Dies läßt sich theoretisch aus dem im Abschnitt 3322 erreichten Resultat, wonach die Wurzeln nicht in der Lage sind, Tryptophan zu Nikotinsäure aufzubauen, voraussagen. Wo diese Synthese fehlt, ist kaum mit einer Gleichgewichtsreaktion zwischen Nikotinsäure und  $\beta$ -Indolylessigsäure zu rechnen, denn diese beruht schließlich auf dem von der gemeinsamen Grundsubstanz Tryptophan ausgehenden Aufbaumechanismus.

Nikotinsäure spielt in den Wurzeln in bezug auf  $\beta$ -Indolylessigsäure eine übergeordnete Rolle. Wenn sie vorhanden ist, ist die Seitenwurzelbildung normal, fehlt sie jedoch, so kann ihre Wirkung durch  $\beta$ -Indolylessigsäure nicht ersetzt werden. Daraus darf geschlossen werden, daß unter dem Einfluß der Nikotinsäure in den Wurzeln nicht nur  $\beta$ -Indolylessigsäure, sondern noch andere Stoffe gebildet werden, die am Reak-

tionsmechanismus der Seitenwurzelbildung und -auslösung beteiligt sind. In diesem Sinne wird die Ansicht von Torrey (1950) und Delarge (1941) unterstützt, wonach eine oder mehrere, von  $\beta$ -Indolylessigsäure verschiedene Substanzen an der Seitenwurzelbildung beteiligt sind. Es besteht hier wohl eine Parallel zu der Bewurzelung von Stecklingen, die an erschöpften (längere Zeit im Dunkeln gehaltenen) Sproßteilen durch  $\beta$ -Indolylessigsäure nicht mehr ausgelöst werden kann. Nur durch Belichtung ist es möglich, sie auf  $\beta$ -Indolylessigsäure wieder reaktionsfähig zu machen (Gaston, 1948; Overbeck und Gregory, 1945). Auch hier genügt  $\beta$ -Indolylessigsäure allein nicht. Es sind noch weitere Wirkstoffe notwendig, deren Konstitution noch nicht ermittelt werden konnte.

Tabelle 10  
Einfluß der  $\beta$ -Indolylessigsäure auf Primärwurzelwachstum und Seitenwurzelbildung nikotinsäurearmer Wurzeln in der 1. Übertragung

	+ Nikotinsäure $5 \cdot 10^{-1}$	— Nikotinsäure	— Nikotinsäure + $\beta$ -Indolylessigsäure $6 \cdot 10^{-4}$
Anzahl Testobjekte .....	16	17	18
Länge der Primärwurzel mm Mittelwert mm .....	80	47*	58*
$QSW$ .....	12	9	7
Länge der Seitenwurzeln mm Mittelwert	17	2	4

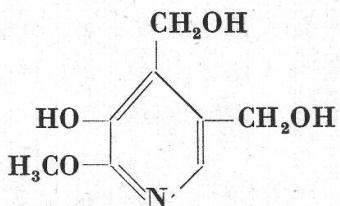
\* Statist. Beurteilung der Primärwurzellängendifferenz zwischen — Nikotinsäure und — Nikotinsäure +  $\beta$ -Indolylessigsäure:  
 $M_1 - M_2 = 11 \text{ mm}$        $p = 2,4$   
 $\sigma\text{-Diff} = 4,5 \text{ mm}$        $t = 3,2$       Differenz nicht gesichert.

Tabelle 11  
Einfluß der  $\beta$ -Indolylessigsäure auf nikotinsäurearme Wurzeln nach erfolgter Dekapitation der 1. Übertragung. Konz. mg/l

	+ Nikotinsäure $5 \cdot 10^{-1}$	— Nikotinsäure	— Nikotinsäure	
			+ $\beta$ -Indolylessigsäure $6 \cdot 10^{-4}$	+ $\beta$ -Indolylessigsäure $6 \cdot 10^{-6}$
Anzahl dekapitierter Primärwurzeln .....	14	14	14	14
$QSW$ .....	14,7	11,4	14,6	12,1
Anzahl ausgemessene Seitenwurzeln .....	84	76	85	40
Länge der Seitenwurzeln, Mittelwert ..... mm	6,3	3,5	3,3	2,9

3325. *Pyridoxin (Vitamin B<sub>6</sub>, Adermin)*

Pyridoxin, dessen Bedeutung als Wachstumsfaktor für isolierte Wurzeln schon längere Zeit bekannt ist (Day, 1941; Robbins und Schmidt, 1938; White, 1940), wurde nur einer kurzen orientie-



renden Bearbeitung unterzogen. Dies schien aus zwei Gründen notwendig:

- a) In der von Torrey (1950) verwendeten Nährlösung fehlte Pyridoxin. Es wäre daher möglich, daß sich gewisse Differenzen in den Versuchsresultaten auf diese Tatsache zurückführen lassen.
- b) Ein Derivat des Pyridoxins, das Pyridoxal, bildet als Phosphorsäureester das Coenzym beim Aufbau (Transaminierung) und bei der Dekarboxylierung verschiedener Aminosäuren (Bonner, 1950; Karrer, 1948). Unter anderem wird auch Arginin auf diese Weise dekarboxyliert, dessen Bedeutung als Wachstumsregulator im allgemeinen (Bonner, 1949 a, b) und als Seitenwurzelbildender Stoff im besondern (Nils, 1951) feststeht.

Es wurde geprüft, ob an pyridoxinfrei aufgezogenen Wurzeln *v* und Seitenwurzelbildung gehemmt werden und ob erneute Zugabe von Pyridoxin diese beiden Faktoren stimuliert.

*Versuchsanordnung 29:* 22 Wurzeln wurden in Initialkultur 7 Tage pyridoxinfrei aufgezogen und je zur Hälfte in pyridoxinhaltiges (10–1 mg/l) und pyridoxinfreies Milieu übertragen. Dauer dieser 1. Übertragung 7 Tage. Dann Dekapitation und Beobachtung während weiterer 7 Tage.

Tabelle 12  
Einfluß des Pyridoxins auf Primärwurzelwachstum und Seitenwurzelbildung  
pyridoxinarmer Wurzeln in der 1. Übertragung

	— Pyridoxin	+ Pyridoxin
Primärwurzellänge, Mittelwert .....	mm	
QSW .....	68	78
Länge der Seitenwurzeln .....	mm	24,1
Anzahl Wurzeln .....	11	5,21
		11

Die Abwesenheit des Pyridoxins kommt in der 1. Übertragung nicht im gleichen Maße zum Ausdruck wie die Abwesenheit der Nikotinsäure. Dies führt dazu, daß erneute Zugabe von Pyridoxin zu keiner signifi-

kanten Förderung des Primärwurzelwachstums und der Seitenwurzelbildung gegenüber der pyridoxinfreien Kontrolle führt (Tabelle 12). Eine stärkere Differenz besteht nur in bezug auf den Seitenwurzelquotienten ( $Q_{SW}$ ). Statistisch kann sie jedoch nicht gesichert werden.

Dieses Versuchsresultat stimmt mit der Ansicht von Whaley und Mitarb. (1950) überein, wonach sich Abwesenheit des Pyridoxins auf das Primärwurzelwachstum nicht auswirkt, solange Thiamin und Nikotinsäure in der Nährlösung vorhanden sind.

### 3326. Borsäure

Die nachfolgende Untersuchung über die Wirkung der Borsäure hatte ebenfalls nur den Charakter eines orientierenden Vorversuches. Sie wurde darum durchgeführt, weil die von Torrey (1950) verwendete Nährlösung keine Borsäure enthielt. Über die genaue Funktion des Bors bei physiologischen Vorgängen ist noch wenig bekannt. Vermutlich spielt Bor eine Rolle im dissimilatorischen Stoffwechsel (Baille, 1944), denn seine Anwesenheit vermag energieabhängige Reaktionen zu steigern (Briggs, 1943). Für mich handelte es sich darum, zu prüfen, ob Primärwurzelwachstum und Seitenwurzelbildung durch Abwesenheit der Borsäure beeinflußt werden.

*Versuchsanordnung 30:* 14 Wurzeln wurden 7 Tage in Initialkultur gehalten und je 7 Tage in 1. und 2. Übertragung weitergeführt. Die Nährlösung war ständig frei von Borsäure. Dekapitation nach 21 Tagen und Beobachtung während weiterer 7 Tage.

Tabelle 13

Primärwurzelwachstum und Seitenwurzelbildung bei Abwesenheit der Borsäure während 21 Tagen Kulturdauer (doppelte Übertragung)

	Anzahl Wurzeln	Primärwurzel- länge Mittelwert mm	$Q_{SW}$
Initialkultur .....	12	94	17,5
1. Übertragung .....	14	64	21,3
2. Übertragung .....	14	69	16,0

Die Abwesenheit der Borsäure führt in der 1. Übertragung zu einer schwachen Hemmung des Primärwurzelwachstums gegenüber der Initialkultur (Tabelle 13). In der 2. Übertragung ist keine weitere Abnahme festzustellen. Gesamthaft betrachtet kommt die Abwesenheit der Borsäure nur schwach zum Ausdruck. An diesem Resultat dürfte auch der Borsäuregehalt der Kulturgefäße beteiligt sein, der, wie Glassstone (1947) feststellte, eine genaue quantitative Untersuchung der Borwirkung auf isolierte Wurzeln verunmöglicht.

#### 4. Diskussion der Versuchsresultate

Die Untersuchung der korrelativen Einflüsse im ersten Abschnitt des experimentellen Teiles diente der Abklärung der Frage, welche Organe und Organteile steuernd in den Seitenwurzelbildungsmechanismus eingreifen. Die Versuchsresultate führen zur Annahme, daß im Verlauf der Genese eines normalen Seitenwurzelkegels zwei Phasen unterschieden werden müssen:

1. Die abhängige Phase. In dieser ist die wachsende Primärwurzel in bezug auf die Seitenwurzelbildung von den Kotyledonen abhängig, die den oder die für das Funktionieren des Seitenwurzelbildungsmechanismus notwendigen Stoffe liefern. Ein Einfluß des Sprosses scheint in dieser Phase nicht zu bestehen. Seine Entfernung unterbindet die Seitenwurzelbildung nicht.
2. Die unabhängige Phase. Nach einiger Zeit wird die wachsende Wurzel in bezug auf die Seitenwurzelbildung in dem Sinne unabhängig, daß sie den oder die Stoffe, die den seitenwurzelbildenden und -steuernden Reaktionsmechanismus regulieren, selbst liefert, wobei noch nicht feststeht, ob es sich um eine Synthese oder nur um eine Aktivierung handelt. Regulationszentrum ist wahrscheinlich die Primärwurzelspitze. Verschiedene Grundstoffe werden dabei durch das assimilierende Sproßsystem geliefert und können durch eine Nährlösung bekannter Zusammensetzung vollständig ersetzt werden (Grundversuch Abschnitt 3321).

Die Ansicht, daß zwei solche Phasen vorhanden sind, wird auch durch Torrey (1950) vertreten. Die Entfernung der Kotyledonen an Keimpflanzen führt zu einer Unterdrückung der ersten Phase, was in den vorliegenden und durch Nils (1951) bestätigten Versuchen dadurch zum Ausdruck kommt, daß der average insertion point der ersten basalen Seitenwurzel akropetal verschoben wird und an der Primärwurzelbasis eine seitenwurzelfreie Zone entsteht. Diese Zone ist auch an isolierten Wurzeln vorhanden. Ob dabei Seitenwurzeln angelegt werden, die einfach nicht auswachsen, oder ob beide Vorgänge, Determination und Entwicklung, unterdrückt sind, müßte durch eine anatomische Untersuchung abgeklärt werden. Die Tatsache, daß durch hohe  $\beta$ -Indolylessigsäure-Konzentrationen in dieser Zone Seitenwurzeln induziert werden können (Abschnitt 3323), erlaubt noch keine Schlüsse. Es scheint, daß sich die Rolle der  $\beta$ -Indolylessigsäure bei dieser Seitenwurzelinduktion auf die Anregung der Zellteilungstätigkeit gewisser meristematisch gebliebener Zellgruppen des Perizykels und der Gefäßbündel beschränkt (Therman, 1951). Ob die eigentliche organotypische Differenzierung auch auf diese Weise gesteuert wird, ist zweifelhaft (Mourreau, 1939).

In bezug auf die zeitliche Dauer der ersten, abhängigen Phase scheinen individuelle Unterschiede zu bestehen. Während Wurzeln von *Vicia sativa* schon nach kurzer Zeit unabhängig werden (die ersten Seitenwurzeln an isolierten Wurzeln erscheinen bereits nach 7 Tagen), übernehmen die Wurzeln von *Pisum sativum* die organeigene Regulation der Seitenwurzelbildung erst später (erstes Erscheinen der Seitenwurzeln an isolierten Wurzeln nach 20—30 Tagen, Torrey, 1950). Wahrscheinlich beruhen einige Differenzen zwischen meinen Versuchsergebnissen und jenen von Torrey auf diesem Unterschied in der Dauer der abhängigen Phase:

1. Torrey erreichte nach sechstägiger Initialkultur an isolierten Wurzeln von *Pisum* durch Dekapitation der Primärwurzel spitze Seitenwurzelauslösung, während diese bei Dekapitation der 1. Übertragung unterblieb. In meinen Versuchen konnte auch in der 1. Übertragung durch Dekapitation Seitenwurzelbildung induziert werden (Abschnitt 3122). Es scheint, daß die first transfer tips von *Pisum* nach 12 (6 + 6) Tagen noch nicht unabhängig geworden sind und die von den Kotyledonen gelieferten Stoffe, die an den initial tips zur Seitenwurzelbildung verhalfen, in den first transfer tips fehlen. (Nach Torrey sind sie aufgebraucht worden oder erreichen den apikalen Abschnitt der Primärwurzel nicht mehr.) Bei den isolierten Wurzeln von *Vicia sativa* dagegen funktioniert das organeigene seitenwurzelbildende System bereits nach 7 Tagen, so daß auch an den first transfer tips durch Dekapitation Seitenwurzeln induziert werden können.
2. Eine weitere Differenz besteht in bezug auf die Interpretation des Dekapitationseffektes (Förderung der Seitenwurzelbildung). In seinem Doppeldekapitationsversuch (Abschnitt 3122) stellte Torrey fest, daß je länger ein apikales dekapitiertes Zylinderstück mit der Basis in Verbindung geblieben war, desto mehr Seitenwurzeln an ihm induziert wurden. Daraus schloß er, daß die Dekapitation der Primärwurzel zu einer Akkumulation der seitenwurzelinduzierenden, akropetal wandernden Stoffe hinter der Schnittfläche führt. In meinen Versuchen konnte ich das Resultat der Torreyschen Doppeldekapitation nicht bestätigen (Abschnitt 3122). Die Zahl der induzierten Seitenwurzeln steht in keiner Beziehung zur Zeit, während welcher die Zylinderstücke mit der Basis in Verbindung blieben (Figur 10, Tabellen 2, 3). Da der Dekapitationseffekt an isolierten Wurzeln auch nach mehrmaliger Übertragung noch erzielt werden kann (Grundversuch Abschnitt 3321), müßte nach Torrey angenommen werden, daß in diesen ein ständiger akropetal gerichteter Strom der seitenwurzelinduzierenden Stoffe vorhanden ist. Dies würde voraussetzen, daß trotz mehrmaliger Übertragung in isolierten Wurzeln noch Wanderstoffe aus den

oberirdischen Teilen existieren oder daß sie im basalen, differenzierten Abschnitt über ein Bildungszentrum verfügen, das die Seitenwurzelinduzierenden Stoffe liefert. Das erstere wird durch Verarmungsversuche (Abschnitt 3322) widerlegt; das letztere dürfte schon aus rein theoretischen Erwägungen außer Betracht fallen, denn außer im apikalen Teil (Meristem + Streckungszone) verfügt die Wurzel über keine bekannten wirkstoffbildenden oder -aktivierenden Zentren. Darauf weist auch die axiale Verteilung der Atmungsintensität der Primärwurzel hin, indem ein ausgeprägtes Maximum in der genannten Zone liegt (Wanner, 1944, 1950).

Hingegen ist anzunehmen, daß sich die Testwurzeln von Torrey bei der Durchführung der Doppeldekapitation noch in der unabhängigen Phase befanden, d. h. in der Wurzelbasis ein oder mehrere, aus den Kotyledonen stammende, Seitenwurzelbildende Stoffe vorhanden waren, die akropetal wanderten und dadurch das von Torrey erreichte Resultat bewirkten. Mag also die Akkumulationshypothese Torreys während der abhängigen Phase sekundäre Bedeutung haben, so genügt sie doch nicht, um den Dekapitationseffekt als solchen auch während der unabhängigen Phase zu erklären.

Wir müssen annehmen, daß primär die Seitenwurzelbildung von der Spitze der Primärwurzel aus kontrolliert wird. Diese Ansicht wird unterstützt durch die Tatsache, daß unter gleichmäßigen Bedingungen zwischen der Spitze des Seitenwurzelkegels und der Primärwurzelspitze ein konstanter Abstand besteht (Abschnitt 3121) und dieser Abstand mit der Wachstumsgeschwindigkeit der Primärwurzel korreliert ist (Abschnitt 325). Die Kontrolle der Seitenwurzelbildung durch die Primärwurzel besteht in einer sich auf eine bestimmte Strecke des apikalen Abschnittes erstreckende Hemmwirkung, die am basalen Ende dieser Strecke aufgehoben wird. Die Hemmwirkung ist dabei nicht im ganzen Abschnitt konstant, sondern zeigt an der Primärwurzelspitze (Streckungszone) ein Maximum und fällt basalwärts ab. Dies ergibt sich aus der Ermittlung des Seitenwurzelinduktionsgefälles (Abschnitt 3122), d. h. aus dem Resultat, daß das zeitliche Erscheinen der induzierten Seitenwurzeln bei Dekapitation mit der Länge des dekapitierten Stückes negativ korreliert ist: Je länger das dekapitierte Stück der Primärwurzel, desto rascheres Auswachsen der Seitenwurzeln. Das Seitenwurzelinduktionsgefälle bleibt bei gleichmäßigen Außenbedingungen einige Zeit konstant (Abschnitt 3122), was sich theoretisch aus der bereits genannten Konstanz des Abstandes zwischen Primärwurzelspitze und Spitze des Seitenwurzelkegels voraussagen läßt. Bei steigender Temperatur wird es flacher, wobei noch offen ist, ob sich der Spitzenwert dabei verändert oder nicht (Abschnitt 324).

Von besonderem Interesse ist natürlich die Frage, durch welchen innern Mechanismus diese durch die Primärwurzelspitze ausgeübte Hemmwirkung, die in basaler Richtung abklingt und durch eine Förderwirkung abgelöst wird, zustande kommt. Für einen endgültigen Entscheid reichen die Resultate der vorliegenden Untersuchung nicht aus. Prinzipiell dürfen wir die Hemmung der Seitenwurzelbildung durch die Primärwurzelspitze wohl mit der Hemmung der Seitenknospen durch die Terminalknospe des Primärsprosses vergleichen und die beiden Vorgänge als analog betrachten. Für die letztere Erscheinung gibt Pohl (1952) eine Erklärung, deren Anwendung auf die Verhältnisse in der Wurzel zu keinen Gegensätzen mit meinen Versuchsresultaten führt. Zum Verständnis dieser Hypothese müssen wir kurz auf den gegenwärtigen Stand der Wuchsstoff-Hemmstoff-Forschung eintreten.

Neuere Untersuchungen haben ergeben, daß wir drei Hauptwirkstoffe des Streckungswachstums unterscheiden müssen: Aktiven Wuchsstoff, inaktiven Wuchsstoff und Hemmstoff, (Kormann, 1935; Pohl, 1938; Funke und Soedding, 1949; Hemberg, 1949 b; Pohl und Tegethoff, 1949; Larsen, 1949; Pohl, 1951; Tegethoff, 1951; Baummeister, 1951). Die wachstumsfördernde Wirkung des inaktiven Wuchsstoffes ist dabei nicht zerstört, sondern nur abgeschirmt. In dieser Form kann der Wuchsstoff auch in akropetaler Richtung wandern, währenddem er im aktiven Zustand ausschließlich die basipetale Wanderungsrichtung einhält (Jacobs, 1950). Inaktiver Wuchsstoff kann nur dann wachstumsfördernd wirken, wenn er aktiviert wird. In bezug auf die chemische Natur der drei Hauptwirkstoffe besteht heute die Annahme, daß der aktive Wuchsstoff durch  $\beta$ -Indolylessigsäure und der Hemmstoff durch  $\beta$ -Indolacetaldehyd repräsentiert wird, während der inaktive Wuchsstoff eine Esterbildung von Heteroauxin und Hemmstoff darstellt (Pohl, 1952). Durch fermentative Hydrolyse kann der Ester wieder in Hemmstoff und aktiven Wuchsstoff gespalten werden (Tegethoff, 1951). Nimmt man nach Tegethoff an, daß für die Spaltung ein Gleichgewicht zwischen dem Ester und seinen Spaltprodukten besteht, so wird nur dann kontinuierlich Wuchsstoff aktiviert, wenn die Spaltprodukte ständig entfernt werden. Dies geschieht, indem der aktive Wuchsstoff basipetal abfließt und der Hemmstoff abgebaut oder in Wuchsstoff verwandelt wird (Pohl, 1952).

Diese Erkenntnisse führen zur Hypothese von Pohl über das Zustandekommen der korrelativen Hemmung der Seitenknospen durch die Terminalknospe und deren Aufhebung bei Dekapitation. Nachdem Vogt (1951) festgestellt hat, daß die genannten drei Hauptformen der Wirkstoffe, die das Streckungswachstum beeinflussen, auch in Wurzeln (von Getreidearten) vorkommen, dürfte es die weitere Untersuchung erleichtern, wenn wir die Hypothese Pohls auch auf die Wur-

zeln übertragen. Darnach ist das Auswachsen der Seitenwurzeln abhängig vom Wuchsstoffgehalt der Primärwurzel. Dieser wird durch die laufende Aktivierungstätigkeit der Primärwurzelspitze auf einem bestimmten Niveau gehalten. Wird durch Dekapitation der Primärwurzelspitze der Wuchsstoffnachschub unterbunden und damit der Wuchsstoffspiegel in der Primärwurzel gesenkt, so wachsen die Seitenwurzeln aus. Verhindern wir durch äußere Zugabe von  $\beta$ -Indolylessigsäure die Senkung des Wuchsstoffspiegels in der Primärwurzel (vgl. Figur 21), so werden die Seitenwurzeln nicht auswachsen. Nur bei einem mehr oder weniger glatten Abfluß kann in den jungen Seitenwurzelspitzen laufend Wuchsstoff aktiviert werden und damit ein Austreiben der Seitenwurzeln stattfinden.

Nach Pilet (1951 a, b) besteht in den Wurzeln ein Wuchsstoffgefälle mit einem Maximum in der Spitzenregion. Basalwärts fällt der Wuchsstoffspiegel ab. Daraus dürfen wir schließen, daß er in einem bestimmten Abstand von der Spitze eine Tiefe erreicht, die nun nach Pohl (1952) den Seitenwurzeln erlaubt, ihrerseits Wuchsstoff zu aktivieren und damit auszuwachsen. Wir sehen, daß die Hypothese von Pohl auch auf den normalen Vorgang der Seitenwurzelbildung an einer wachsenden Primärwurzel angewendet werden kann.

Das im Abschnitt 3122 aufgezeigte Seitenwurzelinduktionsgefälle entspricht ebenfalls dieser Vorstellung; denn je größer das Wuchsstoffkonzentrationsgefälle von den jungen Seitenwurzeln zur Primärwurzel ist, desto stärker ist das Austreiben der Seitenwurzeln. Unter Annahme eines axialen Gefälles des aktiven Wuchsstoffes in der Primärwurzel werden die basalen Seitenwurzeln bei Dekapitation rascher auswachsen als die apikalen.

Schließlich stimmt auch die im Abschnitt 325 gezeigte positive Korrelation zwischen Wachstumsgeschwindigkeit der Primärwurzel und Abstand der Primärwurzelspitze von der Spitze des Seitenwurzelkegels mit der Ansicht von Pohl überein: Größere Wachstums geschwindigkeit der Primärwurzel läßt auf eine Erhöhung des Wuchsstoffspiegels oder wenigstens auf eine raschere Aktivierung des Wuchsstoffes schließen, wodurch die Hemmzone verlängert wird.

Wir müssen uns darüber klar sein, daß die hier angewandte Hypothese Pohls (1952) noch keineswegs als gesichert betrachtet werden darf. Die Ansichten über Natur und Wirkungsweise der Wuchs- und Hemmstoffe divergieren zu stark, und die notwendigen Wirkungsmechanismen, vor allem die chemischen Zusammenhänge zwischen Wuchs- und Hemmstoff, sind im einzelnen noch zu wenig abgeklärt. In bezug auf die vorliegende Untersuchung bleibt vor allem die Frage offen, wo in isolierten Wurzeln der inaktive Wuchsstoff gebildet wird. Dieser stellt eine Voraussetzung für das Funktionieren des oben gezeigten Gleichgewichtes dar.

Die Hypothese von Pohl genügt zudem nicht, um das Problem der Seitenwurzelbildung vollständig klarzulegen. Der Wuchsstoff-Hemmstoff-Mechanismus stellt nur einen Faktor dar, der an der Entwicklung der Seitenwurzeln beteiligt sein kann. Darüber hinaus werden aber noch andere Mechanismen vorhanden sein, die ebenso notwendig sind und über deren Natur wir noch nichts wissen. Dies zeigen die in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Versuche mit Nikotinsäure (Abschnitt 332), welche bei Abwesenheit die Seitenwurzelbildung unterbindet und die in ihrer Wirkung durch die  $\beta$ -Indolylessigsäure, auch bei Vorhandensein aller für den Energie- und Baustoffwechsel notwendigen Grundstoffe, nicht ersetzt werden kann.

Der Vorteil der Hypothese von Pohl liegt darin, daß sie das Problem der korrelativen Hemmwirkungen von einem neuen Gesichtspunkt aus betrachtet, was den Fortgang der Untersuchungen erleichtern dürfte. Dies ist der Hauptgrund, warum sie in diskutierendem Sinne auf meine Versuchsresultate übertragen wurde.

## 5. Zusammenfassung

Eine Reihe von physiologischen Faktoren, die für die Seitenwurzelbildung bestimmend wirken, wurden an isolierten Wurzeln von *Vicia sativa* untersucht. Dabei betrachtete ich das Problem der Genese der Seitenwurzeln von verschiedenen Gesichtspunkten aus, die durch die Titel der unten folgenden Abschnitte gegeben sind.

### *I. Förderung und Hemmung der Seitenwurzelbildung durch Organe und Organteile Korrelationen*

1. Die Entfernung der Kotyledonen an Keimpflanzen ergibt eine Verschiebung des Ansatzpunktes der ersten basalen Seitenwurzeln in akropetaler Richtung und damit die Bildung eines seitenwurzelfreien Abschnittes an der Basis der Primärwurzel. Dieses Resultat führt zur Annahme, daß die Primärwurzel bei der Bildung eines normalen Seitenwurzelkegels eine abhängige und eine unabhängige Phase durchläuft, wobei in der ersten das seitenwurzelbildende Reaktionssystem durch die Kotyledonen, in der zweiten durch die Primärwurzel selbst geliefert wird.
2. Das Sproßsystem beeinflußt die Seitenwurzelbildung in der abhängigen Phase nicht; in der unabhängigen können die durch die oberirdischen Teile gelieferten Stoffe durch eine Nährlösung bekannter Zusammensetzung ersetzt werden.
3. Der Abstand zwischen der Primärwurzelspitze und der Spitze des Seitenwurzelkegels ist unter gleichmäßigen Bedingungen konstant.

Innerhalb einer Gruppe von Individuen ist die mittlere Abweichung des Abstandes klein.

4. Durch Dekapitation lassen sich nicht nur an Initialwurzeln, sondern auch an solchen der 1. Übertragung Seitenwurzeln induzieren. Dieses im Gegensatz zu demjenigen von Torrey (1950) stehende Resultat wird diskutiert.
5. Doppeldekapitationsversuche ergeben, daß die Zahl der an einem apikalen Zylinderstück induzierten Seitenwurzeln unabhängig ist von der Zeit, während welcher das Zylinderstück mit der Basis in Verbindung blieb. Der Akkumulationshypothese von Torrey (1950) wird daher nur sekundäre Bedeutung zugeschrieben und weiterhin die Meinung vertreten, daß der Dekapitationseffekt primär in der Aufhebung einer durch die Primärwurzelspitze ausgeübten Hemmwirkung auf die Seitenwurzelinitialen besteht.
6. Zwischen der Länge der dekapitierten Primärwurzelspitze und den bei Dekapitation induzierten Seitenwurzeln besteht eine Beziehung in dem Sinne, daß bei zunehmender Länge des dekapitierten Spaltenstückes die induzierten Seitenwurzeln immer rascher austreiben. Dies führt zum Begriff des Seitenwurzelinduktionsgefälles, d. h. einer Kurve, die zeigt, daß die Hemmwirkung in der Spitzenregion der Primärwurzel am größten ist und basalwärts abfällt.
7. Das Seitenwurzelinduktionsgefälle bleibt innerhalb einer geprüften Zeitspanne (4 bis 6 Tage) unter gleichmäßigen Außenbedingungen konstant.

## *II. Einfluß der Temperatur auf die Seitenwurzelbildung*

1. Es wurden die Beziehungen zwischen Temperatur und Wachstumsgeschwindigkeit der Primärwurzel einerseits und Temperatur und Seitenwurzeldichte anderseits untersucht und dabei festgestellt, daß das Optimum der Wachstumsgeschwindigkeit nicht mit dem Maximum der Seitenwurzeldichte zusammenfällt.
2. Die Seitenwurzelbildung wird bei höherer Temperatur ( $25^{\circ}$ ) trotz optimaler Wachstumsgeschwindigkeit der Primärwurzel unterdrückt. Dekapitationsversuche ergeben, daß diese Seitenwurzelunterdrückung auf eine gesteigerte Hemmwirkung durch die Primärwurzelspitze zurückgeführt werden kann.
3. Das unter I, 6, genannte Seitenwurzelinduktionsgefälle wird bei steigender Temperatur flacher, wobei nicht feststeht, ob sein Spitzenwert dabei verändert wird oder nicht.
4. Durch Temperatureinflüsse wird die Wachstumsgeschwindigkeit verändert. Dies erlaubt, zu zeigen, daß eine positive Korrelation zwischen der Wachstumsgeschwindigkeit der Primärwurzel und

dem unter I, 3, genannten Abstand der Primärwurzel spitze von der Spitze des Seitenwurzelkegels besteht. Mit steigender Wachstumsgeschwindigkeit wird dieser Abstand größer.

### *III. Einige Beiträge zur Abklärung des innern Chemismus der Seitenwurzelbildung*

1. Ein Grundversuch ergibt, daß die Seitenwurzelbildung an isolierten Wurzeln von *Vicia sativa* in der gewählten Standardnährlösung trotz mehrmaliger Übertragung nicht abnimmt. Daraus wird geschlossen, daß in dieser Lösung alle Stoffe vorhanden sind, die den Seitenwurzelbildenden Reaktionsmechanismus in Gang halten.
2. Wird Nikotinsäure aus der Nährösung eliminiert, so sind Primärwurzelwachstum und Seitenwurzelbildung in der Initialkultur noch normal. Bei weiterer Übertragung nehmen sie aber ab, und zwar in erster Linie die Länge der Seitenwurzeln, dann die Zahl der Seitenwurzeln und schließlich das Wachstum der Primärwurzel. Diese Abnahme ist quantitativ genau gleich stark, wie wenn die gesamte organische Stoffgruppe (vgl. Tabelle a) eliminiert wird.

Die Wirkung der Nikotinsäure läßt sich positiv zeigen, indem durch Zugabe von Nikotinsäure zu nikotinsäurefrei vorkultivierten Wurzeln Primärwurzelwachstum und Seitenwurzelbildung wieder gesteigert werden.

Wird Nikotinsäure zu nikotinsäurefreien Wurzeln erst nach deren Dekapitation gegeben, so nimmt nur die Länge der induzierten Seitenwurzeln zu, nicht aber ihre Zahl.

Nikotinsäure kann in ihrer Wirkung durch Nikotinsäureamid (wasserstoffübertragende Gruppe der Codehydrasen I und II) ersetzt werden. Darum wird vermutet, daß Nikotinsäure das Primärwurzelwachstum und die Seitenwurzelbildung via Atmung beeinflußt.

Tryptophan ersetzt die Nikotinsäurewirkung nicht. Isolierte Wurzeln von *Vicia sativa* sind demgemäß nicht in der Lage, die Nikotinsäuresynthese aus Tryptophan durchzuführen.

3. Das Auswachsen der bei Dekapitation induzierten Seitenwurzeln kann durch höhere  $\beta$ -Indolylessigsäure-Konzentrationen ( $10^{-1}$  bis  $10^{-4}$  mg/l) gehemmt werden. Das von verschiedenen Verfassern (Zimmermann und Hitchcock, 1935; Thimann, 1936; Slanakis, 1949 b; Torrey, 1950) gefundene Ergebnis wonach  $\beta$ -Indolylessigsäure die Seitenwurzelbildung fördert (bei gleichzeitiger Hemmung des Primärwurzelwachstums), wird an isolierten Wurzeln reproduziert. Optimale  $\beta$ -Indolylessigsäure-Konzentration:  $10^{-1}$  mg/l.

4. Die von Galston (1947, 1949) an Sproßstücken festgestellten Zusammenhänge zwischen Nikotinsäure und  $\beta$ -Indolylessigsäure-Wirkung bestehen in isolierten Wurzeln von *Vicia sativa* nicht: Die quantitative Hemmung der induzierten Seitenwurzeln (vgl. III, 3) durch  $\beta$ -Indolylessigsäure verläuft unabhängig vom Nikotinsäuregehalt der Nährlösung oder der Wurzeln, während die Nikotinsäurewirkung auf Primärwurzelwachstum und Seitenwurzelbildung durch die geprüften  $\beta$ -Indolylessigsäure-Konzentrationen nicht ersetzt werden kann.
  5. Elimination des Pyridoxins oder der Borsäure führt nur zu einer schwachen Abnahme von Primärwurzelwachstum und Seitenwurzelbildung, auch bei Übertragung.
  6. Die Versuchsergebnisse werden diskutiert und die Hypothese von Pohl (1952) über das Zustandekommen korrelativer Hemmwirkungen mit den vorliegenden Resultaten verglichen.
- 

## 6. Literaturverzeichnis

- Addicott, F. T., und Devirian, P. S., 1939. A second growth factor for excised pea roots: nicotinic acid. Amer. Jour. Bot. **26**, 667.
- und Bonner, J., 1938. Nicotinic acid and the growth of isolated pea roots. Science **88**, 577.
- 1941. Effect of root growth hormones on the meristem of excised pea roots. Bot. Gaz. **102**, 576.
- Arndt, C. H., 1945. Temperature-growth relations of the roots and hypocotyls of cotton seedlings. Plant Physiol. **20**, 200.
- Ashby, W. C., 1951. Effects of certain acid growth-regulating substances and their corresponding aldehydes on the growth of roots. Bot. Gaz. **112**, 237.
- Audus, L. J., und Quastel, J. H., 1948. The growth-inhibitory activity of the sulphonamides and plant-growth substances, and the effects thereon of *p*-amino-benzoic acid. Ann. Bot. **12**, 27.
- Bailey, L. F., 1944. Effect of boron, copper, manganese and zinc on the enzyme activity of tomato and alfalfa plants grown in the greenhouse. Plant Physiol. **19**, 105.
- Baumeister, G., 1951. Wuchs- und Hemmstoffe in der Knolle und im Kraut gesunder und abbaukranker Kartoffelpflanzen. Planta **38**, 683.
- Bein, M. L., 1951. Über den Einfluß verschiedener Wirkstoffe und von Bodenextrakten auf das Wachstum der isolierten Wurzeln in steriler Organkultur. Diss. Arnaud-Druck, Bern.
- Bonner, J., und Addicott, F. T., 1937. Cultivation in vitro of excised pea roots. Bot. Gaz. **99**, 144.
- und Devirian, P. S., 1939. Growth factor requirements of four species of isolated roots. Amer. Jour. Bot. **26**, 661.
- und Koepfli, J. B., 1939. The inhibition of roots by auxins. Amer. Jour. Bot. **26**, 557.
- 1940. Specificity of nicotinic acid as a growth factor for isolated pea roots. Plant Physiol. **15**, 553.
- 1949 a. Limiting factors and growth inhibitors in the growth of the avena coleoptile. Amer. Jour. Bot. **36**, 323.

- Bonner, J., und Koeppfli, J. B., 1949 b. Relations of respiration and the growth in the *avena* coleoptile. Amer. Jour. Bot. **36**, 429.
- 1950. Plant biochemistry. Academic Press. Inc. Publishers New York.
- Briggs, G. S., 1943. Effect of boron in the substrate on the rate of nitrate absorption and on nitrogen distribution in *nasturtium*. Plant Physiol. **18**, 415.
- Büning, E., 1948. Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- Burstrom, H., 1950. Studies on growth and metabolism of roots: IV. Positive and negative auxin effects on cell elongation. Physiol. Plant. **3**, 277.
- und Wilske, C., 1950. The growth-inhibiting action of thiophenoxyacetic acids. Physiol. Plant. **3**, 58.
- Carlton, W. M., 1943. Histological and cytological responses of roots to growth regulating substances. Bot. Gaz. **105**, 268.
- Camus, G., 1947. Modifications provoquées par le greffage de bourgeons sur le développement de fragments de racine d'endive cultivés in vitro. Cr. Soc. Biol. **141**, 389.
- Castan, R., 1940. Sur le rôle des hormones animales et végétales dans le développement et l'organogénèse des plantes vasculaires: Les «organisateurs végétaux». Rev. Gén. Bot. **52**, 192, 234, 285, 337.
- 1941. Variations dans la morphologie de la racine d'*Allium Cepa* sous l'action de l'acide indol acétique. Cr. Soc. Biol. Paris **135**, 765.
- Day, D., 1941. Vitamin B<sub>6</sub> and growth of excised tomato roots in agar culture. Science **94**, 468.
- Delarge, L., 1941. Etude de la croissance et de la ramification des racines in vitro. Mém. Soc. Roy. Sci. Liège, 2<sup>e</sup> série **5**, 1.
- Delisle, A. F., 1937. The influence of auxin on secondary branching in two species of aster. Amer. Jour. Bot. **24**, 159.
- Fiedler, H., 1936. Entwicklungs- und reizphysiologische Untersuchungen an Kulturen isolierter Wurzelspitzen. Zschr. Bot. **30**, 385.
- Funk, H., und Söding, H., 1949. Über das Wuchsstoff-Hemmstoff-System in der Haferkoleoptile und Kartoffelknolle. Planta **36**, 341.
- Galligar, G., 1938. Temperature effects upon the growth of excised root tips. Plant Physiol. **13**, 835.
- Galston, A. W., 1947. Synergism between indoleacetic acid and nicotinic acid in a plant growth inhibition. Jour. of biol. Chem. **169**, 465.
- 1948. On the physiology of root initiation in excised asparagus stem tips. Amer. Jour. Bot. **35**, 281.
- 1949. Indoleacetic-nicotinic acid interactions in the etiolated pea plant. Plant Physiol. **24**, 577.
- Gautheret, R. J., 1937. Remarques sur la stérilisation des graines par l'hypochlorite de calcium. Cr. Roy. Soc. Biol. **126**, 408.
- 1942. Manuel technique de culture des tissus végétaux. Masson & Cie, éditeurs, Paris.
- Geiger-Huber, M., 1936. Der Einfluß des Wuchshormons (Heterauxin) auf das Wurzelwachstum. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 1936, 313.
- und Burlet, E., 1936. Über den hormonalen Einfluß der Indolylessigsäure auf das Wachstum isolierter Wurzeln in keimfreier Organkultur. Jahrb. wiss. Bot. **84**, 233.
- Glassstone, V. F. C., 1947. Inorganic micronutrients in tomato root tissue culture. Amer. Jour. Bot. **34**, 218.
- Guttenberg, v., H., 1950. Über das Vorkommen und die primäre Wirkung von Auxin und Heterauxin. Naturw. **37**, 65.
- Hamner, C. L., 1941. Physiological and chemical responses of bean and tomato plants to alpha naphthalene acetamide and phenylacetic acid. Bot. Gaz. **103**, 374.

- Hemberg, T., 1949 a. Significance of growth inhibiting substances and auxin for the rest-period of the potato tuber. *Physiol. Plant.* **2**, 24.
- 1949 b. Growth-inhibiting substances in terminal buds of *fraxinus*. *Physiol. Plant.* **2**, 37.
- Hunt, G. E., 1951. A comparative chromatographic survey of the amino acids in five species of legume roots and nodules. *Amer. Jour. Bot.* **38**, 452—457.
- Jacobs, W. P., 1950. Auxin-transport in the hypocotyl of *Phaseolus vulgaris* L. *Amer. Jour. Bot.* **37**, 248.
- Jones, E. R. H., Henbest, H. B., Smith, G. F., und Bentley, J. A., 1952. 3-Indolylacetonitrile: a naturally occurring plant growth hormone. *Nature* **169**, 485.
- Karrer, P., 1948. Lehrbuch der organischen Chemie. Rascher-Verlag, Zürich.
- Koller, S., 1940. Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Verlag Theodor Steinkopf, Dresden und Leipzig.
- Kormann, P., 1935. Die Aufhebung der Wuchsstoffwirkung durch lebende Pflanzeenteile. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **53**, 523.
- Kramer, M., und Went, F. W., 1949. The nature of the auxin in tomato stem tips. *Plant Physiol.* **24**, 207.
- Kulescha, Z., und Gautheret, R. J., 1949. Recherches sur l'action du tryptophane sur la prolifération des cultures de tissus de quelques végétaux. *Cr. Roy. Soc. Biol.* **143**, 460.
- Lane, R. H., 1936. The inhibition of roots by growth hormone. *Amer. Jour. Bot.* **23**, 532.
- Lang, A., 1949. Entwicklungsphysiologie. *Fortschr. der Bot.* **12**, 340.
- Larsen, P., 1949. Conversion of indole acetaldehyde to indole acetic-acid in excised coleoptiles and in coleoptile juice. *Amer. Jour. Bot.* **36**, 32.
- Le Fanu, B., 1936. Auxin and correlative inhibition. *New Phytol.* **35**, 205.
- Linsler, H., 1949. Die Wuchsstoffwirksamkeit von 2,4-Dichlorophenoxyessigsäure und Phenoxyessigsäure. *Pflanzenschutz. Ber.* **3**, 131.
- Macht, D. J., und Grumbine, M. L., 1937. Influence of indole acetic, indole butyric and naphthalene acetic acids on roots of *Lupinus albus* seedlings. *Amer. Jour. Bot.* **24**, 457.
- Moewus, F., 1949. Der Kressewurzeltest, ein neuer quantitativer Wuchsstofftest. *Biol. Zentralbl.* **68**, 118.
- Mourreau, J., 1939. Contribution à l'étude des facteurs organogénétiques de la néo-formation des racines chez les plantes supérieures. *Bull. Soc. Roy. Sci. Liège* **8**, 561.
- Nils, F., 1951. The influence of amino acids on growth and lateral root formation in cotyledon-less pea seedlings. *Experientia* VII, **10**, 378.
- Noirfalise, A., 1940. Recherches sur le développement des racines de *Vicia Faba* traitées à l'hétéroauxine. *Cellule* **48**, 307.
- Nutman, P. S., 1948. Physiological studies on nodule formation I. The relation between nodulation and lateral root formation in red clover. *Ann. Bot.* **12**, 81.
- Overbeck, van, J., und Gregory, L. E., 1945. A physiological separation of two factors necessary for the formation of roots on cuttings. *Amer. Jour. Bot.* **32**, 336.
- Paeck, K., 1951. Stoffwechsel organischer Verbindungen II. *Fortschr. der Bot.* **13**, 269.
- Pilet, P.-E., 1951a. Contribution à l'étude des hormones (auxines) dans la racine de *Lens culinaris*. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* **64**, 137.
- 1951 b. Répartition et variation des auxines dans la racine de *Lens culinaris*. *Experientia* VII, **7**, 262.

- Pohl, R., 1938. Über die durch Wuchsstoff induzierte Wachstumshemmung der Koleoptile. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **56**, 238.
- 1951. Die Wirkung von Indolacetaldehyd auf das Wachstum der Kressewurzeln. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **64**, 132.
  - 1952. Das Wuchsstoff-Hemmstoff-Problem der höheren Pflanze. Naturw. **39**, 1.
  - und Tegethoff, B., 1949. Der Hemmstoff des Maisskutellums ein Wuchsstoffinaktivator. Naturw. **36**, 319.
- Püttner, A., 1929. Die Auswertung zahlenmäßiger Beobachtungen in der Biologie. Verlag Walter de Gruyter. Berlin-Leipzig.
- Rabideau, G. S., und Whaley, W. G., 1950. The growth and metabolism of excised roots in culture II. The respiratory rates of excised tomato roots. Plant Physiol. **25**, 334.
- Rippel, K., 1937. Umkehr der Seitenwurzelgenese bei Leguminosen als korrelative Störung. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **55**, 288.
- Robbins, W. J., und Schmidt, M. B., 1938. Vitamin B<sub>6</sub> as a growth substance for excised tomato roots. Proc. Nat. Acad. Wash. **25**, 1.
- Schmucler, S., 1949. Über die Veränderungen der Sauerstoff- und Kohlendioxydkonzentration in Nährösungskulturen. Inst. f. allg. Bot. Zürich. Diss.
- Slankis, V., 1949 a. Einfluß der Temperatur auf das Wachstum der isolierten Wurzeln von *Pinus silvestris*. Physiol. Plant. **2**, 131.
- 1949 b. Wirkung von Indolylessigsäure auf die dichotomische Verzweigung isolierter Wurzeln von *Pinus silvestris*. Svensk Bot. Tidskr. **43**, 603.
- Snow, R., 1925. The correlative inhibition of the growth of axillary buds. Ann. Bot. **39**, 841.
- 1940. A hormone for correlative inhibition. New Phytologist **39**, 177.
- Tang, Y. W., und Bonner, J., 1947. The enzymatic inactivation of indoleacetic acid I. Some characteristics of the enzyme contained in pea seedlings. Arch. of Biochem. **13**, 11.
- — 1948. The enzymatic inactivation of indoleacetic acid II. The physiology of the enzyme. Amer. Jour. Bot. **35**, 570.
- Taylor, D. L., 1946. Observations on the growth of certain plants in nutrient solutions containing growth regulating substances I. Some effects of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. Bot. Gaz. **107**, 597.
- Tegethoff, B., 1951. Zur Frage der Wuchsstoffaktivierung im Maisscutellum. Planta **38**, 648.
- Therman, E., 1951. The effect of indole-3-acetic acid on resting plant nuclei I. *Allium cepa*. Suomal. Tiedekat. Ser. A IV, Biologica **16**, 5.
- Thimann, K. V., 1936. Auxins and the growth of roots. Amer. Jour. Bot. **23**, 561.
- 1941. The hormone control of plant development. Amer. Naturalist **75**, 147.
  - und Skoog, F., 1933. Studies on the growth hormones of plants III. The inhibiting action of the growth substance on bud development. Nat. Acad. Sci. Proc. **19**, 714.
  - — 1934. On the inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia Faba*. Proc. Roy. Soc. London. B. **114**, 317.
  - und Lane, R. H., 1938. After effects of the treatment of seed with auxin. Amer. Jour. Bot. **25**, 535.
- Tieghem, van P., und Dulioth, H., 1888. Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. Sci. Nat. Bot. 7, Sér. **8**, 1.
- Torrey, J. G., 1950. The induction of lateral roots by indoleacetic acid and root decapitation. Amer. Jour. Bot. **37**, 257.
- Troll, W., 1941. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Bd., 3. Teil, 1. Lieferung. Bornträger, Berlin-Zehlendorf.

- V o g t , J., 1951. Über den Hemmstoff- und Wuchsstoffgehalt in Getreidewurzeln. *Planta* **40**, 145.
- W a n n e r , H., 1950. Histologische und physiologische Gradienten in der Wurzelspitze. *Ber. Schw. Bot. Ges.* **60**, 404.
- 1944. The zonal graduation of respiratory intensity in the root. *Arkiv f. Böt.* **31**, 1.
- W e n t , F. W., 1929. On a substance causing root formation. *Proc. Konink. Akad. Wetenschappen, Amsterdam* **32**, 35.
- 1949. Phytohormones: Structure and physiological activity II. *Arch. of Biochem.* **20**, 131.
- W h a l e y , W. G., R a b i d e a u , G. S., und M o o r , E. J., 1950. The growth and metabolism of excised roots in culture I. The measurement of growth and the role of certain vitamins. *Plant Physiol.* **25**, 322.
- W h i t e , P. R., 1932. Influence of some environmental conditions on the growth of excised root tips of wheat seedlings in liquid media. *Plant Physiol.* **7**, 613.
- 1937. Survival of isolated tomato roots at suboptimal and supraoptimal temperatures. *Plant Physiol.* **12**, 771.
- 1940. Vitamin B<sub>6</sub>, nicotinic acid, Pyridine, Glycine and thiamine in the nutrition of excised tomato roots. *Amer. Jour. Bot.* **27**, 811.
- 1943. A handbook of plant tissue culture. The Ronald Press Company, New York.
- W i l d e , M. H., 1951. Anatomical modifications of bean roots following treatment with 2,4-D. *Amer. Jour. Bot.* **38**, 79.
- W i l d m a n , S. G., und M u i r , R. M., 1949. Observations on the mechanism of auxin formation in plant tissues. *Plant Physiol.* **24**, 84.
- und B o n n e r , J., 1948. Observations on the chemical nature and formation of auxin in the avena coleoptile. *Amer. Jour. Bot.* **35**, 740.
- T e r r i , M. G., und B o n n e r , J., 1947. Enzymatic conversion of tryptophane to auxin by spinach leaves. *Arch. of Biochem.* **13**, 131.
- W i l l i a m s , B. C., 1947. The structure of the meristematic root tip and origin of the primary tissues in the roots of vascular plants. *Amer. Jour. Bot.* **34**, 455.
- W i l s o n , J. K., 1915. Calcium hypochlorite as a seed sterilizer. *Amer. Jour. Bot.* **2**, 420.
- Z i m m e r m a n n , P. W., und H i t c h c o o k , A. E., 1935. Responses of roots to "root-forming" substances. *Contr. Boyce Thompson Inst.* **7**, 439.