

Informations - Informationen - Informazioni - Notes

STUDIORUM PROGRESSUS

Auxine und Nucleinsäuren

VON ARTUR BER¹, Lódź

WOODS² und BRACHET³ haben einen spezifischen Antagonismus zwischen Barbitursäure und Uracil bei einigen Bakterienarten und Kaulquappen festgestellt. Um festzustellen, ob die Nucleinsäuren auch in den Wachstumsprozessen der Pflanzenzellen eine Rolle spielen, untersuchte ich den Einfluß verschiedener Barbitursäurederivate auf die Entwicklung einiger Pflanzengattungen, u.zw. Erbse, Senf und Kresse. Die Untersuchungstechnik war sehr einfach. Erbsensamen wurden für 24 Stunden in sterile wäßrige Lösungen diverser Barbitursäurederivate oder zur Kontrolle in destilliertes Wasser gelegt. Als dann wurden sie auf Korkflossen, die mit Öffnungen für die Wurzeln versehen waren und auf der Oberfläche von Barbitursäurederivatlösungen bzw. von destilliertem Wasser schwammen, gelegt. Das Untersuchungsgut wurde in Zimmertemperatur und bei Lichtzutritt aufbewahrt. Alle 6-7 Tage wurden die Versuchslösungen durch frisch vorbereitete ersetzt. Die Untersuchung dauerte jedesmal ca. 1 Monat. Von anderen Pflanzen legte man die Samen auf ein schwarzes, lockeres Tuch, das sich in einer Petri-Schale befand und mit den entsprechenden Lösungen bzw. mit destilliertem Wasser benetzt wurde. Alle drei Tage wurden die Lösungen ergänzt. Es wurde ein schwarzes Tuch gewählt, um das Photographieren der weißen Wurzeln, die das Tuch überwuchsen und durch das Glas sehr gut sichtbar waren, zu erleichtern.

Es wurden folgende Barbitursäurederivate untersucht: Luminal (Konz. 1:4000), Luminal-Natrium (1:4000 und 1:5000), Phanodorm-Kalzium (1:2000, 1:4000 und 1:5000), Evipan (1:2000 und 1:4000), Prominal (1:2000 und 1:4000) und Veronal (1:2000 und 1:4000). Luminal und Luminal-Natrium haben sich von allen diesen Verbindungen als die wirksamsten gezeigt, weshalb die meisten Versuche mit diesen Präparaten ausgeführt wurden.

Bei der Erbse, die in Lösungen von Luminal oder Luminal-Natrium in der Konzentration 1:4000 gezüchtet wurde, kann man ganz charakteristische Merkmale finden. Die Entwicklung der Stengel ist stark gehemmt. Sie zeigen sich viel später als in der Kontrolle und wachsen viel langsamer. Nur ausnahmsweise sieht man ein kontinuierliches Wachstum des Stengels, der aber niemals die Länge der Kontrollpflanze erreicht. In den meisten Fällen jedoch (mehr als 90%) entwickelt sich statt eines Stengels eine mehrstengelige Pflanze, die aus 3,4 bis 8 kleinen Stengeln besteht (augenfällige Kürzung des Hauptstengels und Entwicklung der Seitensprossen dicht nebeneinander), oder der Hauptstengel ist zwar erhalten, aber verkürzt, und der erste, seltener auch der zweite, Seitensproß wuchert stark über den eigentlichen Stengel. Die Tendenz zur Mehrsprossigkeit ist auch in den Seitensprossen ersichtlich, da einer Achsenhöhle

meistens einige Sprossen entspringen, die sich nachher noch weiter verzweigen. Bei allen Pflanzen ist das Epikotyl stark verkürzt. Die Wurzeln zeigen noch mehr charakteristische Merkmale. In den meisten Fällen sehen wir eine längere oder kürzere, aber immer ziemlich



Abb. 1. Eine Kontrollerbsenpflanze, die in dest. Wasser gezüchtet wurde (zur Raumersparung eingerollt).

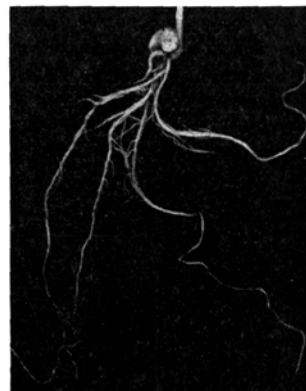


Abb. 2. Die Wurzel einer Kontrollerbsenpflanze.

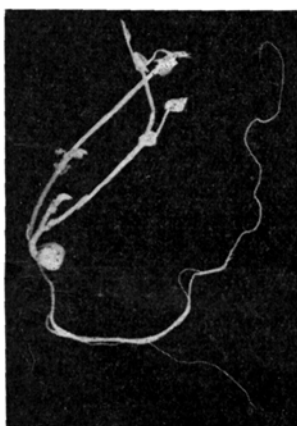


Abb. 3-5. Erbsenpflanzen, die in Barbitursäurederivatlösungen gezüchtet wurden. Beachte Kürzung des Epikotyls, Mehrsprossigkeit, Hauptwurzel ohne oder fast ohne Seitenwurzel.

¹ Aus dem Endokrinologischen Institut der Universität Lódź Polen.

² D. D. WOODS, *Nature* 148, 758 (1941).

³ J. BRACHET, *C. R. Soc. Biol.* 139, 782 (1945).

festen und groben Wurzel, die keine Seitenwurzel besitzt. Viel seltener finden wir an der Wurzel eine oder zwei, ausnahmsweise bis fünf Seitenwurzeln, niemals aber kann man eine mit der Kontrolle auch nur leicht vergleichbare Seitenwurzelbildung finden (Abb. 1–5). Im allgemeinen hat man den Eindruck, daß die Auxine entweder inaktiviert oder aber in ihrer Wirkung gehemmt wurden (vgl. Nanatyp der *Zea Mays* – VAN OVERBEEK¹). Es drängt sich die Schlußfolgerung auf, daß die Barbitursäure, an Stelle des Uracils in den Nucleinsäurekomplex tretend, die Tätigkeit der Auxine erschwert.

Genau so wie der Erbsensamen unter dem Einfluß der Barbitursäurederivate verhält sich auch der Senf- und Kressesame. Schon nach Ablauf von zwei Tagen sehen wir, daß die Wurzeln der Pflanzen viel länger als in der Kontrolle sind, aber viel schlechter entwickelte Wurzelhaare und eine geringere Durchstoßkraft besitzen, weshalb sie über die Oberfläche des Tuches in die freie Luft

getationspunkte zu tun haben (vgl. ABEGG¹, WATTIEZ und STERNON²).

Um festzustellen, ob wirklich die Barbitursäure die Nucleinsäure, in welcher sie an Stelle des Uracils tritt, blockiert, habe ich meine Aufmerksamkeit auf das 2-Thiouracil³ gelenkt. Seine chemische Struktur ist derjenigen des Uracils sehr ähnlich, und da, wie bekannt, die Einführung von Schwefel in das Molekül einiger essentiellen Metaboliten diese leicht in Antimetaboliten verwandelt (z. B. Panthotensäure und Panthoyltaurin, Biotin und Sulphonbiotin, PABA und *p*-Aminosulfanilsäure u. dgl.), konnte zum voraus vermutet werden, daß das Thiouracil typische Antimetaboliteigenschaften gegenüber Uracil zeigen und dadurch das Pflanzenwachstum noch mehr als die Barbitursäurederivate hemmen wird.

Die Experimente wurden mit Erbsen-, Senf-, Kresse-, Buchweizen- und Hafersamen genau so durchgeführt,

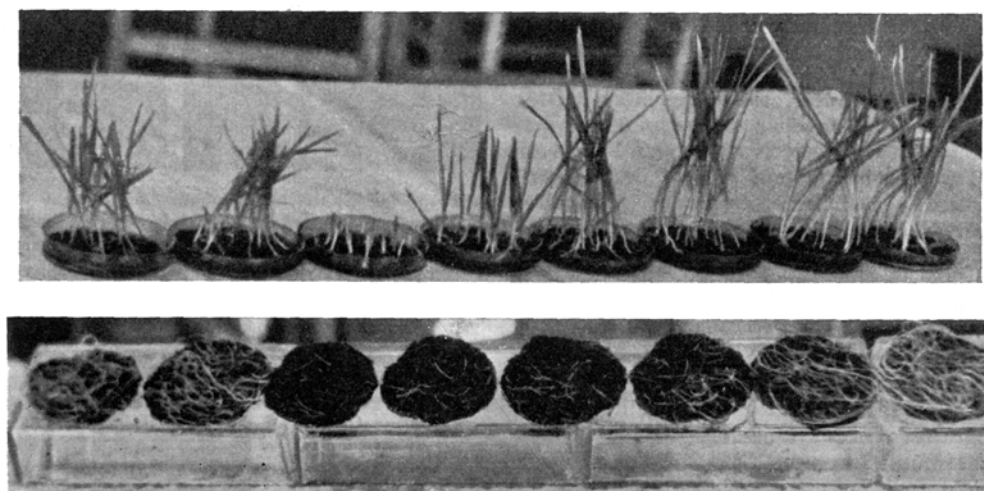


Abb. 6 und 7. Haferstengel- und Haferwurzelentwicklung nach 16tägiger Züchtung. Von links nach rechts: erste zwei Petri-Schalen-Kontrollen (dest. Wasser), weitere sechs Thiouracillösungen 1:62500, 1:125000, 1:250000, 1:500000, 1:1000000 und 1:10000000.

ragen. Der Unterschied zwischen den Untersuchungs- und Kontrollpflanzen bleibt auch im weiteren Verlauf der Zeit erhalten. Die Untersuchungspflanzen sind viel schwächer bewurzelt und haben weniger gut entwickelte Stengel. Auch in diesem Falle also erinnert das Bild an eine teilweise Inaktivierung oder Funktionshemmung der Auxine. Aus den Arbeiten von MEESTERS² wissen wir z. B., daß die Wurzelhaare eine Reaktionsfähigkeit auf Auxine besitzen, die eher mit derjenigen des Stengels, nicht aber der Wurzel, verglichen werden kann.

Selbstverständlich muß in der Beurteilung der erzielten Resultate weitgehende Vorsicht gewahrt werden. Wachstumsstörungen kommen bei den Pflanzen unter dem Einfluß von ganz verschiedenen, oft absolut unspezifischen Reizen vor. Jeder Organismus reagiert auf verschiedene Einflüsse nur so, wie er reagieren kann, und die Pflanze «kann» ja leicht mit Wachstumsstörungen reagieren. Als Beispiel soll hier angegeben werden, daß Borsäure oder Borax in Verdünnung von 1:6000 eine Sprossenbildung bei der Erbse hervorrufen können, obwohl sie nie eine Modifikation des Wurzelwachstums provozieren. Man kann daher behaupten, daß wir es hier mit einer toxischen Schädigung der Ve-

wie oben beschrieben. Thiouracil wurde in einer Verdünnung von 1:2000 bis 1:50000000 (p_H ca. 7,0) verwendet. Die erzielten Resultate haben sich während der drei Jahre der Untersuchungsdauer, unabhängig von der Jahreszeit mit nur unbedeutenden Schwankungen wiederholt. Das Versuchsgut, das ohne Lichtzutritt gehalten wurde, hat noch deutlichere Effekte gezeigt als dasjenige, das dem Licht ausgesetzt war.

Bei Erbsensamen haben wir mit Thiouracil in einer Verdünnung von 1:4000 dieselben Effekte aufzeichnen können wie mit Luminal. In stärkeren Konzentrationen wird das Wachstum der Erbsen gänzlich gehemmt, in größeren Verdünnungen (bis 1:64000) zeigt die Pflanze noch immer eine Tendenz zur Bildung mehrerer Sprossen.

Noch viel interessantere Resultate als bei der Erbse konnten wir mit Thiouracil bei Senf-, Kresse-, Hafer- und Buchweizensamen erzielen. Es zeigte sich nämlich, daß Thiouracil sogar in ganz großen Verdünnungen die Eigenschaft besitzt, die Entwicklung dieser Pflanzen fast gänzlich zu hemmen. So weist z. B. Hafer in der

¹ K. ABEGG, mündliche Mitteilung.

² N. WATTIEZ und F. STERNON, *Eléments de chimie végétale* (Masson & Co 1942).

³ Der Fa. CIBA AG. in Basel danke ich bestens für die Aufnahmen wie auch für die freundliche Zustellung von Thiouracil und Methylthiouracil.

¹ J. VAN OVERBEEK, Proc. Nat. Acad. Sci. 21, 292 (1935).

² A. MEESTERS, Kon. Akad. van Wetenschappen, The Amsterdam Proc. 39, 1 (1936).

Verdünnung von 1:30 000–60 000 nur einen Zwergwuchs auf. Die andern Pflanzen sind aber noch empfindlicher, weil eine ganz ausgesprochene Hemmung selbst in der Verdünnung von 1:60 000–250 000 liegt. Die Hemmung der Wurzelbildung zeigt sich beim Hafer noch in einer Verdünnung von 1:500 000 und bei den andern Pflanzen bis zu 1:1 000 000. Es ist sehr charakteristisch, daß Thiouracil in ganz großen Verdünnungen einen fördernden Einfluß auf das Stengelwachstum aller dieser Pflanzen ausübt. Es ist hervorzuheben, daß es Verdünnungen gibt, in welchen Thiouracil das Wurzelwachstum noch hemmt, obwohl es das Stengelwachstum schon fördert. Dies ist besonders auf Abb. 6 und 7 sichtbar. Die von uns angewandte Methode erlaubt uns keine genaue Beurteilung eventuell vorhandener Wurzelwachstumsförderung. Man hat aber den Eindruck, daß Thiouracil in noch größeren Verdünnungen das Wurzelwachstum fördert. Dies muß aber durch geeignetere Methoden festgestellt werden.

Ähnlich wie Hafer verhalten sich Senf, Kresse und Buchweizen, auf die Thiouracil seine spezifische Wirkung noch bei viel stärkeren Verdünnungen ausübt.

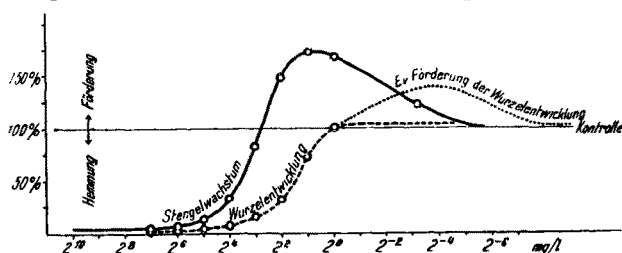


Abb. 8. Die Wachstumskurven von Hafer nach 16tägiger Züchtung in verschiedenen Konzentrationen von Thiouracillösung (im Verhältnis zur Kontrolle – dest. Wasser – bezeichnet als 100%).

Wenn wir das Wachstum der Stengel und die Entwicklung der Wurzel graphisch darstellen, wobei auf der Ordinate das Wachstum im Verhältnis zur Kontrolle, welche wir für 100% annehmen, und auf der Abszisse die logarithmisch absteigenden Konzentrationen des Thiouracils in mg/l dargestellt werden, bekommen wir zwei Kurven, die z. B. für Hafer so wie es die Abb. 8 zeigt verlaufen. Von Senf, Kresse und Buchweizen erhalten wir gleiche Kurven, die aber etwas nach rechts verschoben sind.

Die Interpretation der erzielten Resultate ist nicht ganz einfach. Wir sehen, daß Thiouracil bis zu einer gewissen Grenze die Entwicklung der Stengel hemmt, dann aber fördert. Die Wurzeln werden gehemmt, nachher aber entwickeln sie sich normal, oder aber werden auch gefördert, was durch die punktierte Kurve gezeigt wurde. Die Kurve der Wurzelwachstumsförderung ist in der Richtung der größeren Verdünnungen verschoben. Im allgemeinen könnte man sagen, daß sich das Thiouracil als typischer Pflanzenwuchsstoff verhält, da wir wissen, daß alle Auxine in großen Konzentrationen das Wachstum der Pflanzen hemmen und erst in größeren Verdünnungen fördern. Wenn sich die Hemmung bis zu großen Verdünnungen erstreckt, haben wir es mit Substanzen zu tun, die meistens als wachstumshemmende Stoffe Verwendung finden, z. B. beim Typ der 2,4-D.

Die Kurven können aber auch ganz anders interpretiert werden, und zwar im Sinne der zweiphasigen Wirkung eines essentiellen Antimetabolits, welcher in genügend großen Konzentrationen die Nucleinsäuren blockiert, in kleineren aber reizt, was mit den allgemeinen biologischen Gesetzen übereinstimmt. Wenn wir auf diesem

Standpunkte stehen, so muß noch erklärt werden, warum die Wurzelwachstumskurve nicht nach links, wie man es erwarten sollte, sondern nach rechts verschoben ist. Hätte das Thiouracil die Auxine unmittelbar inaktiviert, so müßte parallel mit der Abnahme der Thiouracilkonzentration eine quantitative Steigerung der aktiven Auxine stattfinden, was zuerst eine Förderung der Wurzelentwicklung (die Wurzeln reagieren auf kleinere Mengen Auxine als die Stengel!) und erst nachher die Förderung des Wachstums der Stengel hervorgerufen hätte. Da aber das Thiouracil unserer Überzeugung nach nicht auf die Auxine wirkt, sondern die Nucleinsäuren inaktiviert, kann man sich leicht vorstellen, daß nach Zugabe sehr kleiner Mengen von Thiouracil dieses vorerst in den Nucleoproteiden der Wurzelzellen, welche es unmittelbar resorbieren, gebunden wird und daß zum Stengel gar keine oder nur sehr kleine Mengen gelangen, so daß die Nucleinsäuren der Wurzeln noch dann blockiert sind, wenn die Nucleinsäuren der Stengel nur gereizt werden. Histochemische Untersuchungen, die vielleicht diese Vermutungen bestätigen könnten, wurden bisher aus technischen Gründen nicht durchgeführt, scheinen aber sehr erwünscht zu sein.

Außer dem Thiouracil wurden noch verwandte Verbindungen aus der Gruppe der kropferzeugenden Stoffe, und zwar das 4-, 5- und 6-Methyl-2-thiouracil und der Thioharnstoff, untersucht. Es zeigte sich, daß das Methylthiouracil in Verdünnungen höchstens bis zu 1:2000 dieselben Veränderungen wie das Thiouracil hervorgerufen hat. Die Anwesenheit der Methylgruppe in der Position 4, 5 oder 6 erschwert wahrscheinlich die Einführung des Methylthiouracils in irgendeinen größeren aktiven Symplex.

Was Thioharnstoff anbelangt, so hemmt er in großen Konzentrationen (bis 1:4000) das Wachstum sowohl des Stengels als auch der Wurzeln. Es scheint aber nicht eine spezifische, sondern eher eine toxische Wirkung zu sein.

In weiteren Versuchen sollte die Frage beantwortet werden, ob das Thiouracil doch nicht einen direkten inaktivierenden oder zerstörenden Einfluß auf die Auxine ausübt. Zu diesem Zwecke habe ich die Pflanzen in Thiouracillösungen, denen verschiedene Mengen von Heteroauxin¹ beigefügt wurden, gezüchtet. Vorhergehende Experimente haben gezeigt, daß in unserer Versuchsanordnung die β -Indolylessigsäure das Wachstum der Stengel und Wurzeln, am stärksten in der Verdünnung von 1:350 000 000, fördert. Wenn wir aber verschiedene Mengen von Heteroauxin (Konz. von 1:10 000 000 bis 1:10 000 000 000) einer das Wachstum der Pflanzen absolut hemmenden Verdünnung von Thiouracil (z. B. 1:25 000 für Senf und 1:10 000 für Hafer) beifügen, so wird kein Wachstum festgestellt. Dasselbe haben wir nach gemeinsamer Verwendung von Thiouracil mit 2,4-D-Natrium, α -Naphthylelessigsäure Natrium oder Nitrophenoxyessigsäure (nur bei Dikotyledonarien) in der Verdünnung von 1:10 000 000 000, welche Lösung an und für sich in unserer Versuchsanordnung eine Förderung des Pflanzenwachstums hervorruft, beobachtet. Aus diesen Experimenten kann man schließen, daß die Auxine nicht imstande sind, das Wachstum der Pflanzen, die sich unter Einwirkung von Thiouracil befinden, zu fördern.

Weiterhin haben wir den Einfluß des Uracils auf das Pflanzenwachstum untersucht. Es zeigte sich, daß in

¹ Der Firma Hoffmann-La Roche in Basel danke ich herzlich für die freundliche Beschaffung von Heteroauxin, Uracil, Thymin und Nucleinsäure.

der Verdünnung von 1:5000 sowohl Uracil als auch Thymin (5-Methyluracil) einen fördernden Einfluß auf das Wachstum von Hafer und Senf ausüben. In kleineren Konzentrationen (von 1:20000 bis 1:100000) wird diese Wirkung immer schwächer, um endlich ganz zu verschwinden.

In Übereinstimmung mit den theoretischen Erwägungen zeigte es sich, daß das Uracil die hemmende Wirkung des Thiouracils auf das Pflanzenwachstum gänzlich aufheben kann. Diese Wirkung ist von den

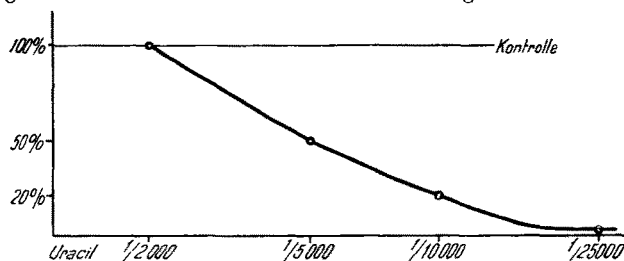


Abb. 9. Die Wachstumskurve von Hafer nach 12tägiger Züchtung in Thiouracillösung 1:10000, welchem verschiedene Konzentrationen von Uracil beigemengt wurden. (Im Verhältnis zur Kontrolle – dest. Wasser – bezeichnet als 100%.)

Konzentrationen beider Stoffe abhängig. Wenn man z. B. eine Konzentration von 1:25000 Thiouracil, die das Wachstum von Senf gänzlich hemmt, verwendet, kann man ein normales Wachstum erzielen, sofern man Uracil in einer Verdünnung von 1:5000 beifügt. In der Verdünnung von Uracil bis zu 1:10000 ist das Wachstum noch fast normal, obwohl schlechter als in der Kontrolle (dest. Wasser). In einer Verdünnung von 1:25000 ist das Wachstum im Vergleich mit der Schale, wo sich nur Thiouracil befindet, noch gefördert; in der

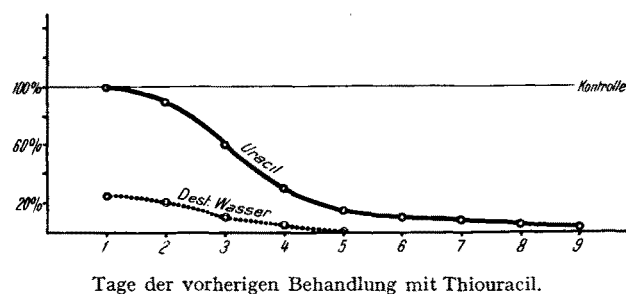


Abb. 10. Wachstumskurven von Senf nach 12tägiger Züchtung in dest. Wasser bzw. in Uracillösung 1:5000, nach vorheriger verschieden lang dauernder Behandlung mit Thiouracillösung 1:25000 (im Vergleich mit Kontrolle – 12 Tage in dest. Wasser ohne vorherige Behandlung mit Thiouracil – bezeichnet als 100%).

Konzentration von 1:50000 kann man kein Wachstum mehr feststellen. Genau so verhält sich der Hafer. Wenn man Uracil in einer Konzentration von 1:2000 dem Thiouracil in der Konzentration von 1:10000 beifügt, ist das Wachstum normal. Bei Verwendung einer Konzentration von 1:5000 Uracil erhält man Pflanzen, die 50% kürzer als in der Kontrolle sind. Bei einer Konzentration von 1:10000 entspricht das Wachstum nur 20% der Kontrolle, und bei einer Konzentration von 1:25000 gibt es praktisch kein Wachstum mehr (Abb. 9).

Thymin übt eine ausgesprochen schwächere Wirkung als Uracil aus, denn in der Konzentration von 1:5000, die einer gänzlich hemmenden Verdünnung von Thiouracil beigemengt wird, kann es nur eine Spur von Wachstum bei Senf oder Hafer hervorrufen.

Wenn man nach einigen Tagen der gänzlich hemmenden Thiouracileinwirkung die Pflanzen mit Uracil behandelt, kann man noch ein mehr oder weniger ausgeprägtes Wachstum erzielen, was von der Dauer der Thiouracilwirkung abhängig ist. Dest. Wasser hat in solcher Versuchsanordnung nur eine sehr geringe Wirkung (Abb. 10).

Aus Obigem kann man den Schluß ziehen, daß das Thiouracil keinen toxischen Einfluß auf die Pflanzen ausübt, da nach Hinzugabe von Uracil das Wachstum wieder ganz normal werden kann. Aus demselben Grunde muß man annehmen, daß das Thiouracil die Auxine weder inaktiviert noch zerstört, da man trotz Verwendung von Thiouracil ein normales Pflanzenwachstum erzielen kann, wenn man nur Uracil gleichzeitig hinzufügt. Da das Thiouracil mit dem Uracil keine Verbindung bildet, was die Inaktivierung des Thiouracils in der Lösung selbst ausschließt, ist anzunehmen, daß sich das Thiouracil mit irgendwelchen aktiven Zentren in der Pflanzenzelle verbindet und daß das Uracil mit den-

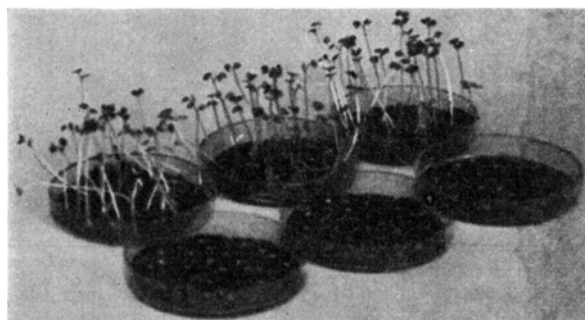


Abb. 11. Senf nach 10tägiger Züchtung. Erste Reihe von links nach rechts: Thiouracil 1:25000, Thiouracil 1:25000 mit Heteroauxin 1:350000000 und Thiouracil 1:25000 mit Nucleinsäure 1:5000. In allen drei kein Wachstum. Zweite Reihe: von beiden Seiten Kontrolle (dest. Wasser), in der Mitte Thiouracil 1:25000 mit Uracil 1:5000. In allen drei gleiches Wachstum.

selben Zentren in Verbindung tritt, wobei seine Anwesenheit die normale Tätigkeit dieser Zentren garantiert. Das wahrscheinlichste ist, in Übereinstimmung mit meinen vorherigen Ausführungen, daß diese Zentren von den Nucleinsäuren geformt werden. Es ist zu beachten, daß das Thymin nur sehr schwache antagonistische Eigenschaften Thiouracil gegenüber besitzt. Die Anwesenheit der Methylgruppe in Position 5 erschwert höchstwahrscheinlich die Möglichkeit der Einnahme desselben Platzes in der Nucleinsäure, wo sich Thiouracil oder Uracil so leicht einstellt.

In weiteren Untersuchungen sollte festgestellt werden, ob Nucleinsäure (in Konz. von 1:5000, 1:10000 und 1:25000) nicht die hemmende Wirkung des Thiouracils aufheben kann. Alle diese Experimente sind negativ ausgefallen, was im voraus zu erwarten war, da die Nucleinsäuremoleküle zu groß sind, um als Ganzes in die Nucleoproteide der Pflanze eingebaut werden zu können (Abb. 11).

Da das Thiouracil in der Behandlung der Hyperthyreose eine große Rolle spielt, wurde noch untersucht, ob Thyreoidpräparate, Thyroxin, Kalium jodatum oder metallisches Jod irgendwelchen Einfluß auf die Thiouracilwirkung bei Pflanzen ausüben. Alle diese Experimente, die mit verschiedenen Konzentrationen ausgeführt wurden, sind gänzlich negativ ausgefallen.

Wie aus dem Obigen hervorgeht, ist nur Uracil imstande die hemmende Wirkung des Thiouracils auf das

Pflanzenwachstum zu beheben. Man kann deshalb mit Recht annehmen, daß man es hier mit einem spezifischen Antagonismus zu tun hat, und daß *das Thiouracil ein Antimetabolit für Uracil*, das zur Gruppe der pflanzlichen essentiellen Metabolite gehört, darstellt.

Der oben beschriebenen Experimente zufolge muß eine Revision der Theorie der Auxinwirkung begründet sein. Im allgemeinen wird zur Zeit behauptet, daß die Auxine in erster Reihe durch den Einfluß auf die intrazellulären enzymatischen Prozesse die Plastizität und die Dehnbarkeit der Zellenwand vergrößern. Die Zellmembran besteht hauptsächlich aus den großmolekulären Kohlehydratpolymerisaten, wobei in den jungen Membranen Pektine und Hemizellulose, in den alten aber Zellulose überwiegt. Die Zelluloseketten, die sich miteinander verbinden, sind senkrecht zur langen Zellaxe gelagert. Sie bilden die sogenannten Mizellen. In den Lücken zwischen den Mizellen befinden sich meistens Pektinsubstanzen oder kleinemolekulare Polymerisationsprodukte der Glukose bzw. Galaktose. Unter dem Einfluß von Wachstumsstoffen binden diese Substanzen größere Mengen Wasser, was ihre Aufquellung und eine Verschiebung der Mizellen hervorruft. Nachher geht ein zweiter Prozeß vor, und zwar eine Neuentstehung von Mizellen, die sich in die vergrößerten Inter Mizellarräume einstellen und so die neue Membranstruktur fixieren (BONNER)¹. Laut dieser Theorie ist also das Wachstum der Pflanzenzelle von der Membran und nicht von dem Plasma abhängig. Diese Behauptung kann aber einen Biologen nicht zufrieden stellen (vgl. STRUGGER², FITTING³, CHOLODNY⁴, GESSNER⁵, BONNER⁶, KONIGSBERGER⁷, VELDSTRA⁸). Die Pflanze hätte eine Ausnahme von einer allgemeinen biologischen Regel, die das Wachstum der Zelle von dem Protoplasma abhängig macht, dargestellt. Die Wachstumsprozesse sind im allgemeinen von der Eiweißvermehrung abhängig und mit der Anwesenheit der Nucleinsäure, die möglicherweise ein energetisches Reservoir für die Auto-syntheseprozesse des Eiweißes darstellen, verknüpft. Es ist also äußerst wahrscheinlich, daß das Pflanzenwachstum, das von den Veränderungen, die in den Polymerisationsprodukten der Kohlehydrate vor sich gehen, abhängig sein sollte, auch in irgendwelchem Grade mit analogen Prozessen im Zusammenhange steht.

Aus den vorher beschriebenen Experimenten kann man den Schluß ziehen, daß die Nucleinsäuren der Pflanzenzellen sich durch chemische Stoffe blockieren lassen, die 1. eine ähnliche Struktur wie Uracil besitzen, die aber 2. in der Position 2 oder 6 ein Schwefelatom an Stelle des Sauerstoffatoms oder 3. keine Doppelbindung zwischen den Kohlenatomen 4 und 5 und dabei 4. keine oder leicht abspaltbare Seitengruppen in der Position 4, 5 oder 6 aufweisen. Wenn so eine chemische Verbindung durch die Nucleinsäure gebunden wird, bewirkt sie eine *Inaktivierung der Säure, was wieder zu einer Behebung der Fähigkeit der Auxine, das Wachstum der Pflanzenzelle zu fördern, führt.* Wenn wir die Nucleinsäure gänzlich blockieren, erzielen wir kein Wachstum mehr, bei einer teilweisen Blockierung aber erlangt man eine teilweise Wirkung der Auxine, was sich in Förde-

rung des Wachstums der Wurzel, bei der Erbse auch der Seitensprossen, und in einer Hemmung der Entwicklung des Hauptstengels, der Seitenwurzel und der Wurzelhaare äußert. Wir wissen, daß das Wachstum der Hauptwurzel und der Seitensprossen nur bei einer optimalen, niedrigen Auxinmenge stattfindet. Das kann man aber so erzielen, daß man die Auxinmenge in *Anwesenheit von genügend großer Menge aktiver Nucleinsäure* verkleinert oder daß man die Menge der aktiven Nucleinsäure verkleinert, was die Tätigkeit nur eines Teiles der aktiven Auxine ermöglicht.

Weitere Untersuchungen sind zur genaueren Klärung des Zusammenhanges zwischen der Auxinwirkung und der Nucleinsäure nötig. Es muß speziell eine Antwort auf die Frage erteilt werden, ob die Nucleinsäuren mit dem «Food factor» (WENT und THIMANN¹) zu identifizieren sind oder ob die Auxine eine Wirkung auf die in der Pflanzenzelle enthaltenen Nucleinsäuren ausüben. Die Richtigkeit der letzten Behauptung bestätigen die Observationen von THIMANN und BONNER² über das Wachstum der Haferkoleoptile, von GEIGER-HUBER und BURLET³ über das Wachstum isolierter Maiswurzeln und von GEIGER-HUBER und Frl. SUTTER⁴ über das Wachstum der Gurkenhypokotyle. Die Autoren haben festgestellt, daß in den wachsenden Zellen spezielle Reaktionsorte auf die Auxinwirkung vorhanden sein müssen. WENT und THIMANN¹ (S. 129) schreiben ähnlich, daß das Auxin, das in das Zellinnere eindringt, sich hier «with some cell constituent» verbindet, sind aber außerstande, dies näher zu bezeichnen. Im Zusammenhang mit meinen Experimenten hat man das Recht, zu behaupten, daß die Reaktionsorte oder Zellanteile, deren Anwesenheit in der wachsenden Pflanzenzelle von den oben zitierten Autoren theoretisch postuliert wird, mit den Nucleoproteiden identisch sind.

Ich muß noch zum Schlusse die genauen Berechnungen von KORCZEWSKI⁵, FREY-WYSSLING⁶, BLANK⁷ und WIRTH⁸ erwähnen, welche zeigen, daß das Wachstum der Pflanzenzelle nicht nur mit einer Vermehrung der Menge des Wassers und der Kohlehydratstoffe, aber auch des Eiweißes parallel verläuft, was auch für die Richtigkeit meiner Schlüsse spricht.

Zusammenfassend kann man sich also den Mechanismus der Auxinwirkung so vorstellen: Die Auxine gehen in den Pflanzenzellen in eine Verbindung mit den Nucleoproteiden ein, was die letzteren zur Protoplasma-eiweißproduktion anregt. Es kommt dabei eine Elektrolytenbindung und Wasserspeicherung vor, was zur Vermehrung des Zelleninhaltes beiträgt, die Zellwand dehnt und zum Schluß eine Neuproduktion von Mizellen hervorruft. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß die Auxine außer auf die Nucleoproteide, noch direkt auf die Zellwand einen Einfluß ausüben können. Das System der Mizellenlagerung in der Zellwand erlaubt

¹ F.W.WENT und K.V.THIMANN, *Phytohormones* (The Macmillan Co. N. Y. 1945).

² K.V.THIMANN und J.BONNER, *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B* 113, 126 (1933).

³ M.GEIGER-HUBER und E.BURLET, *J. wiss. Bot.* 84, 233 (1936).

⁴ M.GEIGER-HUBER und E.SUTTER, *Schweiz. Naturforsch. Ges.* 121 (Schaffhausen 1943).

⁵ M.KORCZEWSKI, *Vorlesung in der Naturwiss. Ges. «Kopernik»,* Lódź 1948.

⁶ A.FREY-WYSSLING, *Arch. Klaus-Stift. Festband Ernst* 381 (1945).

⁷ F.BLANK und A.FREY-WYSSLING, *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 51, 116 (1941).

⁸ P.WIRTH, *Membranwachstum während der Zellstreckung*, Diss. Eidg. Tech. Hochschule, Zürich 1946.

¹ J.BONNER, *Jb. wiss. Bot.* 82, 377 (1936).

² S.STRUGGER, *Jb. wiss. Bot.* 79, 406 (1934).

³ H.FITTING, *Biol. Z.* 56, 69 (1936).

⁴ N.CHOLODNY, *Planta* 14, 207 (1931).

⁵ F.GESSNER, *Jb. wiss. Bot.* 80, 143 (1934).

⁶ J.BONNER, *J. Gen. Phys.* 17, 63 (1933).

⁷ V.J.KONIGSBERGER, *Mededel. van de Kon. Vlaamse Acad. van België* 9, 13, vom 8. November 1947.

⁸ H.VELDSTRA, *Enzymologia* 11, 137 (1944).

der Zelle, sich nur in einer Richtung zu strecken. Die Bindung der Auxine mit den Nucleoproteiden hat wahrscheinlich einen stöchiometrischen Charakter (vgl. WENT und THIMANN¹, S. 246) und deshalb ist die Auxinwirkung im allgemeinen proportional zur Auxinmenge (in einem gewissen Konzentrationsbereiche). Es ist möglich, daß das Material zur Nucleoproteiden- oder Eiweißbildung vom Endospermium bzw. der Wurzel in Form des sogenannten «food factor» hergestellt wird. Das Wachstum verschiedener Pflanzenteile wird durch verschiedene Auxinmengen in Anwesenheit optimaler Nucleinsäuremengen gefördert, was die Entwicklung des Hauptstengels oder der Seitensprossen, der Hauptwurzel oder der Seitenwurzel zur Folge hat.

Summary

Some barbiturates inhibit the growth of shoots, side-roots and root-hairs, but promote the development of the main-root in peas, mustard, and cress. In peas they provoke also the growth of lateral buds forming bushy plants. The same results are given by 2-thiouracil. In very low concentrations (up till 1:125 000) it inhibits the development of oats, mustard, cress, and buck-wheat. Much more diluted solutions (up till 1:10,000,000) promote the growth of shoots of these plants. 4-, 5- or 6-methyl-2-thiouracil has a slight potency only, acting in concentrations no less than 1:2,000. Heteroauxin, 2:4-D Na, α -naphthylacetic sodium nitrophenoxycetic acid, yeast nucleic acid, thyroxin, desiccated thyroid powder, KI, and metallic iodine do not inhibit the thiouracil action. The only antagonist to thiouracil is uracil. If uracil is added to thiouracil the growth of the plants is promoted in a degree dependent on the proportions of the two compounds. Uracil given after thiouracil promotes growth also in different degrees depending on the previous time of action of thiouracil itself. Thymine has not the same property as uracil. The results obtained are discussed and the hypothesis put forward that thiouracil is an anti-metabolite for uracil, which must be regarded as an essential metabolite for plants. Uracil probably introduces itself into nucleic acid. The presence of side-groups in position 4, 5, or 6 prevents the possibility of introducing it into the molecule of nucleic acid. The auxins promote plant growth only in the presence of active nucleic acid, which shows that the mechanism of growth of all living matter—plants, microorganisms, and animals—is quite similar.

¹ F.W.WENT und K.V.THIMANN, *Phytohormones* (The Macmillan Co. New York, 1945).

Congrès

Animal Behaviour Conference, Cambridge

Vom 18. bis 22. Juli 1949 wurde in Cambridge (England) ein Symposium über *Physiological Mechanisms*

in *Animal Behaviour* abgehalten, organisiert von der *Society for Experimental Biology* (anlässlich ihrer 76. Tagung) in Zusammenarbeit mit der *Association for the Study of Animal Behaviour*. Das Programm umfaßte insgesamt 21 einstündige Referate, mitgeteilt von 13 englischen und 8 ausländischen Forschern (davon je 2 aus den Vereinigten Staaten, Deutschland und Holland, je 1 aus Österreich und Polen).

Der erste Kongreßtag war der *Sinnesphysiologie* gewidmet. Es sprachen: PUMPHREY (Gehörsinn), LISSMANN (Propriozeptoren) und LÖWENSTEIN (Labyrinthfunktion). Eine Mitteilung von KATHERINE TANSLEY (Gesichtssinn) wurde verlesen.

Am zweiten Tag standen *nervenphysiologische* Fragen zur Diskussion, mit Vorträgen von ADRIAN (Aktionspotentiale in Geruchsbahnen und -zentren des Kaninchens), WEISS (Bewegungen implantierter Gliedmaßen bei Amphibien), WELLS (Aktivitätsrhythmen bei *Arenicola*) und GRAY (Einfluß der Peripherie auf die rhythmischen Lokomotionsbewegungen bei Anuren). Ein Vortrag von v. HOLST fiel aus, da dieser durch Krankheit verhindert war, der Tagung beizuwohnen. Er hatte aber seine Ansicht über den zentralen Ursprung der Lokomotionsrhythmik in einem ausführlichen Brief an LORENZ auseinandergesetzt, der auf Bitte des Vorsitzenden von LISSMANN verlesen wurde. In diesem Brief wurden GRAY und LISSMANN etwas erregt angegriffen. Professor GRAY bedauerte die Abwesenheit von v. HOLST, erwiderte seine Angriffe kurz und sachlich und wünschte ihm im Namen der Versammlung baldige Genesung.

Die nächsten beiden Tage waren dem *Instinktverhalten* gewidmet. Es sprachen der Reihe nach: PANTIN (Verhalten von Coelenteraten), SMITH (Nervensystem und Bewegungen der Seesterne), LORENZ (angeborene Verhaltensformen), KOEHLER (Taxien), TINBERGEN (Hierarchie der nervösen Mechanismen in bezug auf das Verhalten), HARTLEY (Erkennen der Artgenossen bei Eulen), BAERENDS (spezialisierte Bewegungen und Organe mit Auslöserfunktion) und ARMSTRONG (Übersprungbewegungen).

Die Vorträge des letzten Kongreßtages behandelten den *Lernvorgang*. Sprecher waren: THORPE (Lernvermögen und Instinkt), KONORSKY (bedingte Reflexe), YOUNG (Lernvermögen und Hirnfunktionen bei Tintenfischen) und LASHLEY (Lokalisation des Lernvorganges im Gehirn bei Säugetieren).

Außerdem wurden noch folgende *Filme* vorgeführt: Zeitrafferfilm von den Bewegungen der Seeanemonen (PANTIN-BATHAM); Bewegungen implantierter Gliedmaßen bei Amphibien (WEISS); Physiologie der Lokomotion bei Anuren (GRAY); Biologie der Graugans (LORENZ) und Zählvermögen bei Vögeln (KOEHLER).

Die Tagung war sehr anregend und verlief flott. Die Vorträge werden mit den Diskussionsbemerkungen in Buchform im Druck erscheinen. Das Buch dürfte in etwa einem Jahr im Buchhandel erhältlich sein.

S. DIJKGRAAF