

Biophysikalische Analyse der Konzentrations-Wirkungskurven von Wirkstoffen (insbesondere Zellstreckungswachsstoffen).

Von
Karl Kaindl.

Aus dem biologischen Laboratorium der Österreichische Stickstoffwerke A. G.
in Linz/Donau.

Mit 13 Abbildungen.

(Eingelangt am 23. April 1954.)

Es wird der Versuch unternommen, auf Grund der Modellvorstellungen, welche *Linser*¹ zu einer allgemeinen Wirkstoffhypothese aufstellte, eine quantitative Analyse der Wirkungsweise von Stoffen zu geben, welche das Zellstreckungswachstum von Pflanzen beeinflussen. An Hand von einigen experimentellen Konzentrations-Wirkungskurven, deren mathematische Funktion aufgestellt wird, wird die Brauchbarkeit der theoretischen Überlegungen diskutiert und ein relatives Maß für den gesamten Effekt von Wirkstoffen gewonnen.

Einleitung.

Zahlreiche experimentelle Befunde zeigen, daß es bestimmte Wirkstoffe gibt, die fördernd oder hemmend auf das Zellstreckungswachstum einer Pflanze einwirken. Die folgenden Untersuchungen stützen sich auf Ergebnisse von *Linser*, welcher durch seine Pastenmethode² in ein und demselben Test gleichwertig die hemmende oder fördernde Wirkung eines Stoffes erfassen kann. Über den möglichen Wirkungsmechanismus entwickelte er eine qualitative Modellvorstellung³, welche in dieser Arbeit eine quantitative Darstellung finden soll. Schon in früheren Arbeiten⁴⁻⁷

¹ Mh. Chem. 85, 196 (1954).

² *H. Linser*, Zur Methodik der Wuchsstoffbestimmung. *Planta* 28, 227 (1938).

³ *H. Linser*, Chemische Konstitution und Zellstreckungswirkung. Versuch einer allgemeinen Wirkstoffhypothese. Mh. Chem. 85, 196 (1954).

⁴ *H. Linser* und *K. Kaindl*, The Mode of Action of Growth Substances and Growth Inhibitors. *Science* (N. Y.) 114, 69 (1951).

wurde ein ähnlicher Versuch unternommen, doch beschränkte sich das damals benützte Material nur auf wenige Stoffe [hauptsächlich Indol-3-essigsäure (I-3-E) und Eosin]. Inzwischen wurde umfangreiches Material erarbeitet³, welches im Verein mit neuen Gedankengängen eine bessere Deutung der Konzentrations-Wirkungskurven von Wuchsstoffen ermöglicht als bisher. Die Allgemeinheit der im zugrunde gelegten Modellbild³ gewählten Formulierungen bietet dabei eine Hypothese, welche über den Bereich der Zellstreckungswuchsstoffe hinaus auch ganz generell für Wirkstoffe und ihre Systeme gültig sein kann.

Nach *Linsers* Vorstellung besteht ein Wirkstoffmolekül ganz allgemein aus mehreren chemischen Gruppen:

1. Aus einer Gruppe, welche das Zellstreckungswachstum fördert und die er als *W*-Gruppe bezeichnet.

2. Aus einer Gruppe, welche das Zellstreckungswachstum hemmt (*H*-Gruppe).

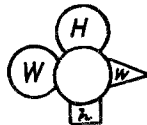


Abb. 1. Schema eines Wirkstoffmoleküls. *W* = fördernde Gruppe, *w* = zugehörige Haftgruppe; *H* = hemmende Gruppe, *h* = zugehörige Haftgruppe.

3. Aus einer Gruppe, mit der sich das Molekül so an das lebende System anlagern kann, daß die *W*-Gruppe zur Wirkung gelangt und die mit *w* bezeichnet wird.

4. Aus einer Haftgruppe *h*, welche die *H*-Gruppe wirksam werden läßt.

Ein Schema dieses Modellmoleküls gibt Abb. 1. Natürlich kann die eine oder die andere Gruppe fehlen oder es können die Haftgruppen mit den Wirkgruppen identisch sein. Prinzipiell lassen sich aber folgende Möglichkeiten durch die

Symbole *W*, *H*, *w*, *h* angeben:

1. Fördernde und hemmende Gruppen sind im Wirkmolekül vorhanden: *WwHh*, *WwHo*, *WoHh*, *WoHo*.

2. Die fördernde Gruppe ist nicht vorhanden: *OwHh*, *OoHh*, *OoHo*.

3. Die hemmende Gruppe ist nicht vorhanden: *WwOh*, *WoOh*, *WoOo*.

4. Weder die fördernde noch die hemmende Gruppe ist vorhanden: *OwOh*, *OwOo*, *OoOh*, *OoOo*.

Diese Vielzahl der Möglichkeiten wird durch spätere Überlegungen eine radikale Einschränkung erfahren.

Aufstellung der Wirkstoff-Funktion.

In jeder Pflanze findet eine eigene Produktion von Wirkstoffmolekülen statt (z. B. I-3-E, Indol-3-acetonitril), die sich mit ihren Haftgruppen

⁵ K. Kaindl, Zur Wirkungsweise von Wuchs- und Hemmstoffen. II. Versuch einer trefferstatistischen Deutung der Wirkung von Wuchs- und Hemmstoffen. *Biochim. Biophys. Acta* **6**, 395 (1951).

⁶ H. Linser, Zur Wirkungsweise von Wuchs- und Hemmstoffen. I. Wachstumswirkungen von Indol-3-essigsäure und Eosin sowie pflanzlicher Wuchs- und Hemmstoffe im Gemisch an der Avena Koleoptile. *Biochim. Biophys. Acta* **6**, 384 (1951).

⁷ K. Kaindl, Versuch einer biophysikalischen Deutung des Pflanzenwachstums. *Biochim. Biophys. Acta* **10**, 241 (1953).

an bestimmte Stellen des lebenden Systems — wir wollen diese Stellen wie früher schon als Lücken bezeichnen — mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit, die den quantitativen Ausdruck für die Affinität darstellt, anlagert. Die w - bzw. h -Gruppen der pflanzeneigenen Wirkstoffmoleküle, die von Pflanze zu Pflanze eine andere chemische Konstitution besitzen können und möglicherweise innerhalb ein und derselben Pflanze von verschiedener chemischer Natur sein können, besetzen bis zu einem bestimmten Zeitpunkt eine bestimmte Anzahl entsprechender Lücken (w -Lücken, h -Lücken). Durch diesen Vorgang wird das natürliche Zellstreckungswachstum reguliert, das heißt in einem bestimmten Gleichgewichtszustand gehalten.

Dringt nunmehr ein Fremdwirkstoff in das Pflanzeninnere ein, so stehen diesem entsprechend seiner Konstitution n_{w_0} Lücken für die Anlagerung seiner w -Gruppe und n_{h_0} Lücken für die Anlagerung seiner h -Gruppe zur Verfügung, in welche diese Gruppen mit den Wahrscheinlichkeiten λ_w bzw. λ_h eintreten. Außerdem sind sie auch gegebenenfalls in der Lage, pflanzeneigene Wirkstoffmoleküle von ihren Plätzen (\bar{n}_w bzw. \bar{n}_h) mit einer Wahrscheinlichkeit λ_w' bzw. λ_h' zu verdrängen. Mathematisch läßt sich dieser Sachverhalt folgendermaßen formulieren:

Der Avena-Koleoptile werden durch die Paste m Wirkstoffmoleküle dargeboten, die während der Versuchsdauer (24 Std.) eine bestimmte Anzahl der ursprünglich vorhandenen n_{w_0} bzw. n_{h_0} Lücken schließen, so daß nur mehr n_w bzw. n_h Lücken frei bleiben. Bei einer Dosis von $m + dm$ Molekülen bleiben noch $n_w - dn_w$ bzw. $n_h - dn_h$ Lücken offen.

Lagert sich ein Wirkstoffmolekül mit der Wahrscheinlichkeit λ_w bzw. λ_h in die entsprechende Lücke ein, so muß gelten

$$-dn_{w,h} = \lambda_{w,h} \cdot n_{w,h} dm.$$

Die Lösung dieser Differentialgleichung liefert dann für die Anzahl der Anlagerungen die beiden Beziehungen

$$n_{w_0} - n_w = n_{w_0} (1 - e^{-\lambda_w m})$$

bzw.

$$n_{h_0} - n_h = n_{h_0} (1 - e^{-\lambda_h m}).$$

Die Wirkung, welche die einzelne Anlagerung auf das Zellstreckungswachstum ausübt, wollen wir mit c_w bzw. c_h bezeichnen, so daß durch diese die Wachstumsänderung Δw mit

$$\Delta w = c_w n_{w_0} (1 - e^{-\lambda_w m}) - c_h n_{h_0} (1 - e^{-\lambda_h m})$$

gegeben ist. Dazu treten nun noch die Verdrängungsterme. Durch die pflanzeneigenen Wirkstoffe seien \bar{n}_{w_0} bzw. \bar{n}_{h_0} Lücken besetzt. Ein Fremdmolekül besitzt nun eine gewisse Wahrscheinlichkeit λ_w' bzw. λ_h' das pflanzeneigene Wirkstoffmolekül von seiner Position zu verdrängen.

Gleiche Überlegungen wie oben führen dann zu den analogen Beziehungen für die Verdrängungen:

$$\bar{n}_{w0} - \bar{n}_w = \bar{n}_{w0} (1 - e^{-\lambda' w m})$$

bzw.

$$\bar{n}_{h0} - \bar{n}_h = \bar{n}_{h0} (1 - e^{-\lambda' h m}).$$

Die Wirkung der pflanzeigenen Stoffe auf das Zellstreckungswachstum sei durch \bar{c}_w bzw. \bar{c}_h für die einzelne Anlagerung gegeben und somit ist der Effekt der Verdrängungen hinsichtlich der Wachstumsveränderung gegeben durch

$$(c_w - \bar{c}_w) \bar{n}_{w0} (1 - e^{-\lambda' w m}) - (c_h - \bar{c}_h) \bar{n}_{h0} (1 - e^{-\lambda' h m}).$$

Aus den bisherigen Überlegungen folgt somit, daß für die Wachstumsänderung die Beziehung

$$\begin{aligned} \Delta w = & c_w n_{w0} (1 - e^{-\lambda w m}) + (c_w - \bar{c}_w) \bar{n}_{w0} (1 - e^{-\lambda' w m}) - \\ & - c_h n_{h0} (1 - e^{-\lambda h m}) - (c_h - \bar{c}_h) \bar{n}_{h0} (1 - e^{-\lambda' h m}) \end{aligned} \quad (1)$$

gelten muß.

Gehen wir von der Wachstumsveränderung Δw auf die proportionale Längenänderung der Avena-Koleoptile über und drücken diese, wie bei der Pastenmethode üblich, in Prozenten Z des Normalwachstums w_0 während der Versuchsdauer aus, so gilt

$$Z = C \frac{w}{w_0} \cdot 100.$$

Setzt man nunmehr der Reihe nach

$$\begin{aligned} \frac{100 C}{w_0} c_w n_{w0} = A_1, & \quad \frac{100 C}{w_0} (c_w - \bar{c}_w) \bar{n}_{w0} = A_2, \\ \frac{100 C}{w_0} c_h n_{h0} = B_1, & \quad \frac{100 C}{w_0} (c_h - \bar{c}_h) \bar{n}_{h0} = B_2 \end{aligned} \quad (2)$$

und führt statt der Molekülzahl m die Prozentkonzentration c durch die Beziehung

$$\lambda m = k c \quad (2a)$$

ein, so tritt für die Beziehung (1) der Ausdruck

$$\begin{aligned} Z = & A_1 (1 - e^{-k w c}) + A_2 (1 - e^{-k' w c}) - B_1 (1 - e^{-k h c}) - \\ & - B_2 (1 - e^{-k' h c}). \end{aligned} \quad (3)$$

Die Parameter der Wirkstoff-Funktion.

Die Durchsicht des experimentellen Materials, wie es *Linser*³ in Form charakteristischer Konstanten (für etwa 50 verschiedene Stoffe) nieder-

gelegt hat, gestattet nunmehr einige allgemeine Regeln für die in (3) auftretenden Konstanten aufzustellen.

1. Ein Wirkstoffmolekül zeigt stets eine hemmende Komponente, während die fördernde auch zu Null degenerieren kann. Dies bedeutet, daß $A_1 \geq 0$, $B_1 > 0$ oder im vorher benützten Symbolsystem $W \geq 0$, $H \neq 0$.

2. Legt man die hypothetische Annahme zugrunde, daß die Wirksamkeit eines Fremdmoleküls niemals die Wirksamkeit der pflanzeigenen Wirkmoleküle übertreffen kann ($c_w \leq \bar{c}_w$, $c_h \leq \bar{c}_h$), dann folgt wegen (1), (2) und (3), daß $A_2 \leq 0$, $B_2 \leq 0$.

3. Es ist im allgemeinen nicht zu erwarten, daß der Summeneffekt des in optimaler Konzentration eingebrachten Fremdmoleküls [$c_w (n_{wo} - n_w)$, $c_h (n_{ho} - n_h)$] tiefer liegt als der durch die Verdrängung hervorgerufene Differenzeffekt [$(c_w - \bar{c}_w) (\bar{n}_{wo} - \bar{n}_w)$, $(c_h - \bar{c}_h) (\bar{n}_{ho} - \bar{n}_h)$], da ja für hohe Konzentrationen n_w , n_h , \bar{n}_w , \bar{n}_h gegen Null gehen und wegen der relativ niedrigen Konzentration des pflanzeigenen Wirkstoffes auch die besetzten Lückenzahlen \bar{n}_{wo} , \bar{n}_{ho} klein gegenüber n_{wo} , n_{ho} sein dürften. Daraus folgt wegen (1), (2) und (3), daß $|A_1| \geq |A_2|$, $|B_1| \geq |B_2|$.

4. Die 100%ige Hemmung des Wachstums kann prinzipiell sowohl bei einer endlichen wie auch bei einer theoretisch unendlich hohen Dosis m erzielbar sein. Ferner ist es auch möglich, daß trotz $m = \infty$ das Wachstum nicht völlig gehemmt werden kann. Selbstverständlich sind solche Überlegungen nur zulässig, wenn bei der Verabreichung hoher Dosen von Wirkstoffmolekülen nicht schon unphysiologische Vergiftungserscheinungen (unspezifische Anlagerungen an beliebigen Stellen des lebenden Systems) eintreten. Führten noch frühere Überlegungen^{4,5} an Wirkstoffen zu der Annahme, daß auch schon relativ kleine Dosen von pflanzeigenen Wirkstoffen (I-3-E) zu einer totalen Hemmung führen, so konnte diese zusätzliche Annahme auf Grund der hier entwickelten Interpretation fallen gelassen und $|Z| \leq 100\%$ für theoretisch $m = \infty$ angenommen werden. Aus (1) und (3) ergibt sich somit, daß $100 \geq |A_1 + A_2 - B_1 - B_2|$.

5. Die Verdrängung des natürlichen Wirkstoffes aus seinen Lücken kann mit keiner größeren Wahrscheinlichkeit als die Anlagerung an die offenen Lücken erfolgen. Diese Annahme bedeutet, daß $k_w' \leq k_w$, $k_h' \leq k_h$.

6. Der hemmende Effekt der pflanzeigenen Wirkstoffmoleküle dürfte wohl als Nebeneffekt zu bewerten sein und es ist daher zu erwarten, daß die Verdrängung aus den Hemmlücken mit einer größeren Wahrscheinlichkeit erfolgt als diejenige aus den Wuchslücken. Dies würde bedeuten, daß $k_w' < k_h'$.

7. Wenn $A_1 = 0$ ist, so bedeutet dies wegen (2), daß entweder die Anlagerung unwirksam ist ($c_w = 0$) oder daß keinerlei Lücken für die Anlagerung vorliegen ($n_{wo} = 0$). Letzteres besagt aber dann gleichzeitig,

daß die Anlagerungswahrscheinlichkeit λ_w bzw. $k_w = 0$ ist. Fällt also in der Funktion (3) der erste Term weg, so kann entweder $c_w = 0$ oder $k_w = 0$ sein. Ist $c_w = 0$, so müßte im 2. Term A_2 durch die Wirksamkeit \bar{c}_w des pflanzeigenen Wirkstoffes bestimmt sein, der von einer unwirksamen Substanz verdrängt wurde. Ist $k_w = 0$, so ist es wahrscheinlich, daß auch der 2. Term wegfällt, da dann wegen 5. auch $k_w' = 0$ sein dürfte. Das Wegfallen des 1. Terms und das Bestehen des 2. Terms legt daher nahe, daß A_2 durch \bar{c}_w allein bestimmt ist. Da $B_1 \neq 0$ ist und die unspezifischere Hemmanlagerung $k_h \neq 0$ aufweist, so könnte der 4. Term nur wegen $k_h' = 0$ entfallen.

8. Als letztes erhebt sich die Frage, welche Wirkungen ein pflanzeigener Wirkstoff ausüben kann. So weit unsere Kenntnisse heute reichen, können wir aussagen, daß die pflanzeigenen Stoffe indolartige Strukturen besitzen, wobei zu vermuten ist, daß die jeweiligen spezifischen Strukturen von der Pflanzenart abhängig sind. Wenn beispielsweise die Avena-Koleoptile den Indolkörper X erzeugt, so lagert sich dieser, wie besprochen, in die entsprechenden Lücken ein, wobei naturgemäß diese nicht so konform sind, daß jedesmal mit der gleichen Wahrscheinlichkeit (= Affinität) die Bindung von X erfolgt. Unsere Wahrscheinlichkeitsgrößen drücken nur die durchschnittlichen Werte aus.

Führt man einer Pflanze von außen einen anderen Indolkörper zu, so ist es denkbar, daß dieser bei der Verdrängung der lockerer gebundenen X -Körper Wirkungen auslöst, die diejenigen von X in dieser Position gleichkommen oder übertreffen. Aus diesen Überlegungen heraus kann man erwarten, daß bei der Zuführung z. B. von I-3-E Verdrängungsterme auftreten, für die A_2 und B_2 gleich oder größer Null sind, d. h. Punkt 2 unserer Regeln kann in diesem Fall durchbrochen werden. Ferner ist auch zu erwarten, daß die Verdrängungswahrscheinlichkeit in Bezug auf die W -Lücken (k_w') höher liegt als diejenige für die H -Lücken (k_h'), eben weil es sich hier um Körper handelt, die bevorzugt mit der Haftgruppe w sich an das lebende System binden.

Zusammenfassend läßt sich auf Grund dieser Vorstellungen sagen, daß bei indolartigen Körpern mit einer bezüglich Punkt 2 und 6 anderen Verhaltensweise zu rechnen ist als bei beliebigen anderen Fremdstoffen. Ja man könnte sogar den Schluß der Umkehrung ziehen, daß Wirkstoffe, welche die Forderungen von den Punkten 2 und 6 durchbrechen, Substanzen darstellen, die von der lebenden Pflanze als Zellstreckungswirkstoffe produziert werden, wobei es nicht ins Gewicht fällt, ob gerade die Pflanze, an der der Test erfolgt, diesen Körper auch tatsächlich synthetisiert. Man könnte solche Stoffe als Wuchsstoffe 1. Ordnung bezeichnen.

Rein formal kann man somit als Wuchsstoffe 1. Ordnung Wirkstoffe bezeichnen, deren wachstumsverändernde Wirkung in Abhängigkeit von

der Konzentration des Wirkstoffes sich als eine Funktion vom Typus (3) darstellen läßt, wobei

1. $A_1 > B_1, k_w \leq k_h$
2. $A_1 \leq B_1, k_w > k_h$

ist und $A_2 \geq 0, B_2 \geq 0$ und $k_w' > k_h'$ gelten muß.

Als Wuchsstoffe 2. Ordnung treten Wirkstoffe auf, die beim gleichen funktionellen Typus und bei den gleichen Bedingungen 1. und 2. die Relationen $A_2 < 0, B_2 < 0, k_w' < k_h'$ aufweisen.

In der Praxis ist die Unterscheidung dieser beiden Wuchsstofftypen nur in Ausnahmefällen möglich, nämlich dann, wenn auch $k_w' > k_h$ ist. Ein Beispiel möge dies erläutern:

Die Funktion

$$Z = 80(1 - e^{-100c}) + 50(1 - e^{-c}) - 200(1 - e^{-10c}) - 30(1 - e^{-0,1c}) \quad (4)$$

stellt sowohl einen Wuchsstoff 1. Ordnung als auch 2. Ordnung dar, da man ja den 2. und 4. Term vertauschen kann. Wenn aber eine Funktion die Form

$$Z = 80(1 - e^{-100c}) + 50(1 - e^{-20c}) - 200(1 - e^{-10c}) - 30(1 - e^{-0,1c}) \quad (5)$$

besitzt, so kann man nicht mehr Term 2 und 4 tauschen, da dann gegen die Regel, daß $k_h \geq k_h'$, verstoßen werden würde. In diesem Fall ist eben $k_w' > k_h$ und es liegt eindeutig ein Wuchsstoff 1. Ordnung vor. Folgende Einteilung könnte somit zum Vorschlag gebracht werden:

Wuchsstoffe allgemein: $A_1 > B_1, k_w \leq k_h$ oder $A_1 \leq B_1, k_w > k_h$.

1. Ordnung: $A_2 \geq 0, B_2 \geq 0, k_w' > k_h > k_h'$.

2. Ordnung: $A_2 < 0, B_2 < 0, k_w' < k_h'$.

Hemmstoffe: $A_1 = 0$ bzw. $k_w = 0$ oder $A_1 \leq B_1, k_w < k_h$.

Hinsichtlich des S. 986 aufgestellten Symbolsystems lassen sich die Wirkstoffe folgendermaßen charakterisieren:

Wuchsstoffe: $WwHh$.

Hemmstoffe: $WwHh$ ($WoHh$), $OwHh$, $OoHh$, wobei die beiden letzten Symbole nur durch den 2. Term von (3) unterschieden werden können, da eine Verdrängung der pflanzeneigenen Wuchskomponente im allgemeinen nur dann vorliegen kann, wenn eine Haftgruppe w vorhanden ist.

Beispiele der Wirkstoff-Funktion.

Im folgenden möge nun an einigen theoretischen Beispielen der Kurvenverlauf für die einzelnen Typen der Wuchs- und Hemmstoffe veranschaulicht werden.

1. Wuchsstoff 1. Ordnung: Abb. 2 zeigt den Verlauf der Funktion (5), Symbol $WwHh$.

2. Wuchsstoff 2. Ordnung: Abb. 3 zeigt den Verlauf der Funktion (4), Symbol $WwHh$.

3. Hemmstoff mit dem Symbol $WwHh$:

$$Z = 50(1 - e^{-10c}) - 10(1 - e^{-c}) - 100(1 - e^{-100c}) + 10(1 - e^{-50c}). \quad (6)$$

Abb. 4 zeigt den Verlauf der Funktion (6).

4. Hemmstoff mit dem Symbol $OwHh$:

$$Z = -10(1 - e^{-10c}) - 100(1 - e^{-100c}) + 10(1 - e^{-50c}). \quad (7)$$

Abb. 5 zeigt den Verlauf der Funktion (7).

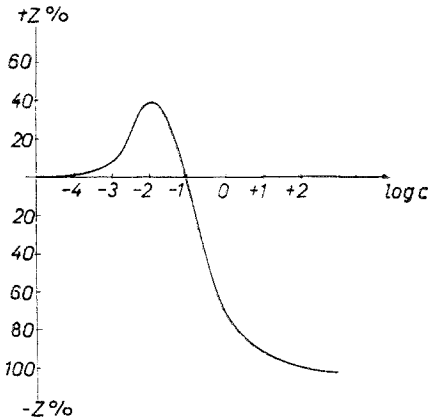


Abb. 2. Konzentrations-Wirkungskurve eines Wuchsstoffes 1. Ordnung. Symboltyp $WwHh$. Abszisse: Log. d. %-Konzentration. Ordinate: prozentuale Längenänderung.

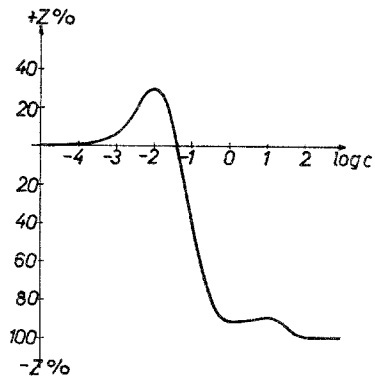


Abb. 3. Konzentrations-Wirkungskurve eines Wuchsstoffes 2. Ordnung. Symboltyp $WwHh$. Abszisse: Log. d. %-Konzentration. Ordinate: prozentuale Längenänderung.

5. Hemmstoff mit dem Symbol $OoHh$

$$Z = -100(1 - e^{-100c}) + 10(1 - e^{-50c}). \quad (8)$$

Abb. 6 zeigt den Verlauf der Funktion (8).

6. Hemmstoff mit dem Symbol $OoHh$, wobei der Verdrängungsterm der Hemmkomponente wegfällt ($k_h' = 0$)

$$Z = -100(1 - e^{-100c}). \quad (9)$$

Abb. 7 zeigt den Verlauf der Funktion (9).

Wir können an den Kurvenbildern erkennen, daß weder zwischen den Wuchsstoffen noch zwischen den Hemmstoffen im ersten Blick eine Unterscheidung durchgeführt werden kann, zu welchem Typ sie gehören. Erst eine genaue mathematische Analyse kann eine nähere Charakterisierung bewirken.

Funktionen experimenteller Wirkstoffkurven.

Zahlreiche Substanzen wurden von *Linser* mit Hilfe seines Pastentestes eingehend untersucht und die experimentellen Wirkungskurven (Wachstumsänderung in Abhängigkeit vom Logarithmus der Prozent- bzw. der

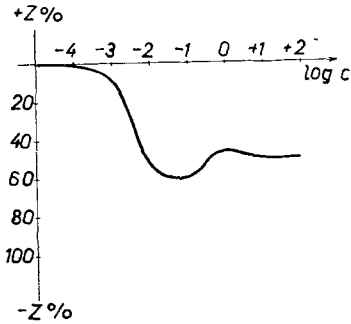


Abb. 4. Konzentrations-Wirkungskurve eines Hemmstoffes. Symboltyp *WwHh*. Abszisse: Log. d. %-Konzentration. Ordinate: prozentuale Längenänderung.

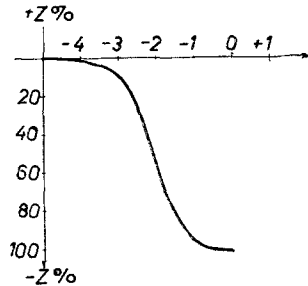


Abb. 5. Konzentrations-Wirkungskurve eines Hemmstoffes. Symboltyp *OwHh*. Abszisse: Log. d. %-Konzentration. Ordinate: prozentuale Längenänderung.

Molzkonzentration) durch charakteristische Konstanten festgehalten³. Einzelne dieser Kurven wurden herausgegriffen und einer mathematischen Analyse unterworfen, wobei die experimentellen Z-Werte mit maximal

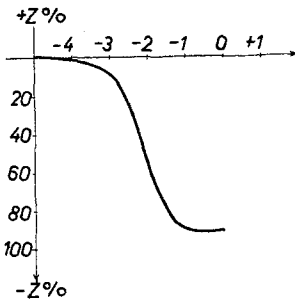


Abb. 6. Konzentrations-Wirkungskurve eines Hemmstoffes. Symboltyp *OoHh*. Abszisse: Log. d. %-Konzentration. Ordinate: prozentuale Längenänderung.

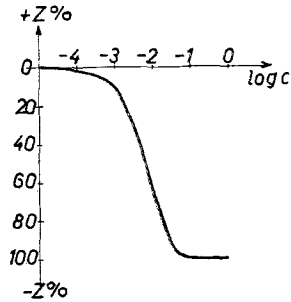


Abb. 7. Konzentrations-Wirkungskurve eines Hemmstoffes. Symboltyp *OoHh*. Abszisse: Log. d. %-Konzentration. Ordinate: prozentuale Längenänderung.

10%iger Schwankung angenommen wurden. Durch Näherungsverfahren wurden die Konstanten der Funktion (3) ermittelt.

Durch die experimentellen Schwankungen ist naturgemäß bedingt, daß die Anwendung von Näherungsverfahren zu verschiedenen Lösungen führen kann. Es wurde jeweils eine der möglichen Lösungen angegeben,

wobei als Kriterium für die Auswahl erstens die aufgestellten allgemeinen Regeln und zweitens die möglichst genaue Wiedergabe der Mittelwerte ohne Rücksicht auf die Breite der Schwankungen diene. Eine Verbesserung der experimentellen Resultate etwa durch Auswertung eines größeren statistischen Materials kann natürlich zu Mittelwertsverschiebungen führen, die auch eine Veränderung der Parameter von (3) mit sich bringt.

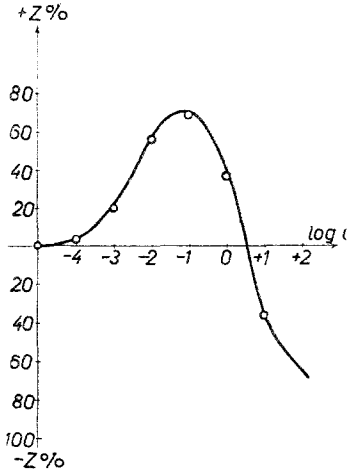


Abb. 8. Verlauf der theoretischen Konzentrations-Wirkungskurve von Indol-3-essigsäure [nach Funktion (10)]. o ... experimentelle Daten. Abszisse: Log. d. %-Konzentration. Ordinate: prozentuale Längenänderung.

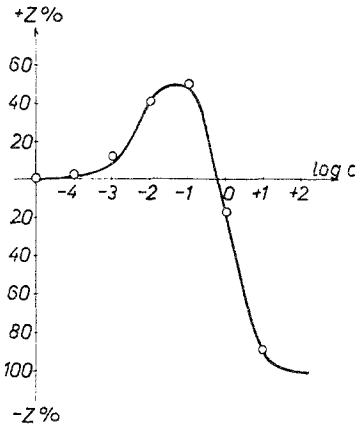


Abb. 9. Verlauf der theoretischen Konzentrations-Wirkungskurve von α -Naphtylessigsäure [nach Funktion (11)]. o ... experimentelle Daten. Abszisse: Log. d. %-Konzentration. Ordinate: prozentuale Längenänderung.

1. Indol-3-essigsäure.

Während noch in einer früheren Arbeit^{4,5} mit dem einfacheren Modellbild ohne Verdrängungsterme gearbeitet wurde und es sich daher als notwendig erwies anzunehmen, daß die Hemmstoffkomponente schon bei relativ niedrigen Konzentrationen einen Zusammenbruch des lebenden Systems bewirkt, konnte nunmehr diese Annahme fallen gelassen werden. Das Näherungsverfahren zeigt, daß die Funktion

$$Z = 45 (1 - e^{-580c}) + 30 (1 - e^{-50c}) - 110 (1 - e^{-0,38c}) - 65 (1 - e^{-0,006c}) \quad (10)$$

Z-Werte liefert, die in befriedigender Übereinstimmung mit den von Linser angegebenen experimentellen Daten sind, wie Tabelle 1 zeigt.

Tabelle 1.

% -Konz. c Z	10 ⁻⁵	10 ⁻⁴	10 ⁻³	10 ⁻²	10 ⁻¹	10 ⁰	10 ¹	10 ²
exp. (Linser)	1	4	20	56	69	37	— 36	—
theor. (10)	0	3	22	57	71	40	— 37	— 64

Vergleich der experimentellen und der aus (10) errechneten Z -Werte (prozentuale Längenänderung) für I-3-E.

Aus der Funktion (10) ist zu ersehen, daß es sich erwartungsgemäß um einen Wuchsstoff 1. Ordnung handelt, da $A_1 = 45 < B_1 = 110$, $k_w = 590 > k_h = 0,38$ und $A_2 = 30 > 0$, $B_2 = 65 > 0$, $k_w' = 50 > k_h = 0,38 > k_h' = 0,006$ ist. Der Symboltypus ist $WwHh$.

In Abb. 8 ist die zugehörige Kurve wiedergegeben und sind die experimentellen Werte als kleine Kreise eingezeichnet. Der Auslauf der Kurve ist ungesichert, da für hohe Konzentrationen keine experimentellen Werte vorliegen (siehe Tabelle 1).

2. α -Naphtylessigsäure.

Bei diesem Wirkstoff liefert das Näherungsverfahren die Funktion

$$Z = 60 (1 - e^{-130c}) - 25 (1 - e^{-0,08c}) - 150 (1 - e^{-0,8c}) + 15 (1 - e^{-0,7c}). \quad (11)$$

Wie Tabelle 2 zeigt, liegen die Z -Werte in guter Übereinstimmung mit den experimentellen Daten.

Tabelle 2.

Z \ %-Konz. c	10^{-5}	10^{-4}	10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}	10^0	10^1	10^2
exp. (<i>Linsler</i>)	0	2	12	41	50	-17	—	—
theor. (11)	0	1	7	42	49	-17	-89	-100

Vergleich der experimentellen und der aus (11) errechneten Z -Werte (prozentuale Längenänderung) für α -Naphtylessigsäure.

Hier liegt ein Wuchsstoff 2. Ordnung vor, da $A_1 = 60 < B_1 = 150$, $k_w = 130 > k_h = 0,8$ und $A_2 = -25 < 0$, $B_2 = -15 < 0$, $k_w' = 0,08 < k_h' = 0,7$. Der Symboltypus ist $WwHh$.

Abb. 9 zeigt den Verlauf von (11) und die als kleine Kreise eingezeichneten experimentellen Werte. Auch hier ist das Kurvenende ungesichert, da dafür keine experimentellen Werte vorliegen.

3. 4,6-Dinitro-o-kresol.

Bei diesem Wirkstoff paßt sich die Funktion

$$Z = 15 (1 - e^{-15000c}) - 7 (1 - e^{-0,5c}) - 110 (1 - e^{-80c}) + 2 (1 - e^{-50c}) \quad (12)$$

den experimentellen Daten befriedigend an, wie Tabelle 3 zeigt.

Tabelle 3.

Z \ %-Konz. c	10^{-5}	10^{-4}	10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}	10^0	10^1
exp. (<i>Linsler</i>)	2	11	6	-43	-93	-96	—
theor. (12)	2	11	7	-45	-93	-97	-100

Vergleich der experimentellen und der aus (12) errechneten Z -Werte (prozentuale Längenänderung) für 4,6-Dinitro-o-kresol.

Auch hier liegt ein Wuchsstoff 2. Ordnung vor, da $A_1 = 15 < B_1 = 110$, $k_w = 15000 > k_h = 80$ und $A_2 = -7 < 0$, $B_2 = -2 < 0$, $k_w' = 0,5 < k_h' = 50$. Der Symboltypus ist *WwHh*.

Abb. 10 zeigt den Verlauf der Funktion (12) und die als kleine Kreise eingezeichneten experimentellen Werte.

4. Pentachlorphenol.

Die Funktion

$$Z = 28(1 - e^{-100c}) - 25(1 - e^{-1,8c}) - 135(1 - e^{-16c}) + 38(1 - e^{-2c}) \quad (13)$$

bringt wieder eine gute Übereinstimmung mit den experimentellen Daten, wie Tabelle 4 zeigt.

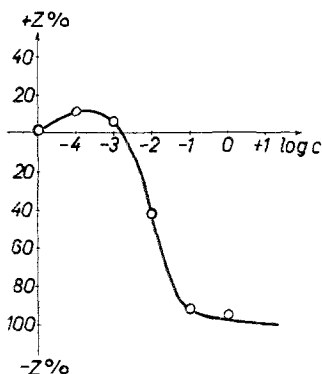


Abb. 10. Verlauf der theoretischen Konzentrations-Wirkungskurve von 4,6-Dinitro-o-kresol [nach Funktion (12)]. *o*... experimentelle Daten. Abszisse: Log. d. %-Konzentration. Ordinate: prozentuale Längenänderung.

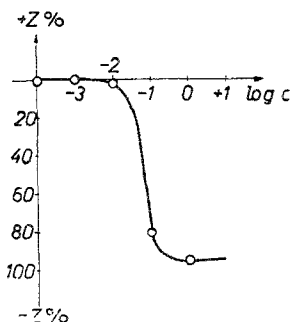


Abb. 11. Verlauf der theoretischen Konzentrations-Wirkungskurve von Pentachlorphenol [nach Funktion (13)]. *o*... experimentelle Daten. Abszisse: Log. d. %-Konzentration. Ordinate: prozentuale Längenänderung.

Tabelle 4.

%/Konz. <i>c</i>	10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}	10^0	10^1
<i>Z</i>					
exp. (<i>Linsler</i>)	0	-2	-80	-94	—
theor. (13)	1	-2	-77	-95	-94

Vergleich der experimentellen und der aus (13) errechneten *Z*-Werte (prozentuale Längenänderung) für Pentachlorphenol.

Ebenfalls liegt hier ein Wuchsstoff 2. Ordnung vor, da $A_1 = 28 < B_1 = 135$, $k_w = 100 > k_h = 16$ und $A_2 = -25 < 0$, $B_2 = -38 < 0$, $k_w' = 1,8 < k_h' = 2,0$. Der Symboltypus ist *WwHh*.

Abb. 11 zeigt den Verlauf von (13) und die als kleine Kreise eingezeichneten experimentellen Werte.

5. Eosin.

Die Funktion

$$Z = -27(1 - e^{-19c}) - 100(1 - e^{-900c}) + 44(1 - e^{-800c}) \quad (14)$$

erfaßt in guter Übereinstimmung die experimentellen Daten, wie Tabelle 5 zeigt.

Tabelle 5.

Z \ %-Konz. c	10^{-5}	10^{-4}	10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}	10^0
exp. (Linser)	—	— 5	— 35	— 61	— 79	— 82
theor. (14)	— 0,5	— 5	— 35	— 61	— 79	— 83

Vergleich der experimentellen und der aus (14) errechneten Z -Werte (prozentuale Längenänderung) für Eosin.

Da der 1. Term in (14) entfällt, so liegt ein Hemmstoff vor. Wegen Regel 7 könnte dies bedeuten, daß $c_w = 0$ ist, das heißt $A_1 = 0$. Dies soll später näher diskutiert werden. Der Symboltypus ist dann *OwHh*.

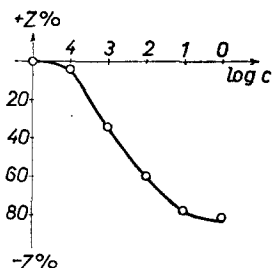


Abb. 12. Verlauf der theoretischen Konzentrations-Wirkungskurve von Eosin [nach Formel (14)]. *o* . . . experimentelle Daten. Abszisse: Log. d. %-Konzentration. Ordinate: prozentuale Längenänderung.

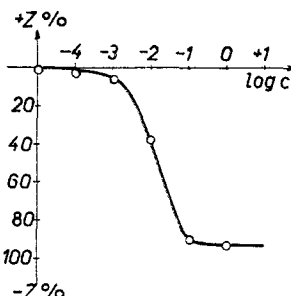


Abb. 13. Verlauf der theoretischen Konzentrations-Wirkungskurve von Dinitro-*o-sec.* butylphenol [nach Funktion (15)]. *o* . . . experimentelle Daten. Abszisse: Log. d. %-Konzentration. Ordinate: prozentuale Längenänderung.

Abb. 12 zeigt den Verlauf von (14) und die als kleine Kreise eingezeichneten experimentellen Werte.

6. Dinitro-*o-sec.* butylphenol.

Die Funktion

$$Z = -27(1 - e^{-3,5c}) - 100(1 - e^{-50c}) + 33(1 - e^{-7c}) \quad (15)$$

liefert wieder eine gute Übereinstimmung mit den experimentellen Daten, wie Tabelle 6 zeigt.

Tabelle 6.

Z \ %-Konz. c	10^{-5}	10^{-4}	10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}	10^0	10^1
exp. (Linser)	— 1	— 3	— 6	— 38	— 90	— 93	—
theor. (15)	0	— 1	— 5	— 39	— 90	— 93	— 94

Vergleich der experimentellen und der aus (15) errechneten Z -Werte (prozentuale Längenänderung) für Dinitro-*o-sec.* butylphenol.

Analog wie bei Eosin liegt auch hier ein Hemmstoff $A_1 = 0$ vor, der den Symboltypus $OwHh$ besitzt.

Abb. 13 zeigt den Verlauf von (15) und die als kleine Kreise eingezeichneten experimentellen Werte.

Diskussion.

Die Gesamtwirkung eines Wirkstoffes auf das Zellstreckungswachstum wird durch 3 Parameter erfaßt:

1. Die Wirksamkeit einer Einlagerung in die entsprechende Lücke (c_w, c_h).

2. Die Anzahl der Lücken, in die eine derartige Einlagerung erfolgen kann (n_{wo}, n_{ho}).

3. Die Wahrscheinlichkeit, mit der eine solche Einlagerung erfolgt (λ_w, λ_h).

Ad 1.: Machen wir die Annahme, daß das Wegfallen des 1. Terms in (14) und (15) auf die Unwirksamkeit der Lückenbesetzung zurückzuführen ist, daß also $c_w = 0$ ist. Auf Grund der Formeln (2) ergibt sich dann, daß

$$-27 = \frac{100C}{w_o} (-\bar{c}_w) \bar{n}_{wo}.$$

Setzt man die Abkürzung

$$f = \frac{w_o}{100C},$$

so folgt, daß

$$\bar{c}_w = \frac{27}{\bar{n}_{wo}} \cdot f \quad (16)$$

Bezeichnet man mit c_w^I die Wuchswirksamkeit eines I-3-E-Moleküls, wenn es sich in die entsprechende Lücke einlagert, so ergibt sich aus der Funktion (10) und den Formeln (2) die Beziehung

$$c_w^I - \bar{c}_w = \frac{30}{\bar{n}_{wo}} \cdot f$$

Unter Verwendung von (16) erhält man somit

$$c_w^I = \frac{57}{\bar{n}_{wo}} \cdot f. \quad (17)$$

In analoger Weise läßt sich mit Hilfe von (2) und (16) die Wuchswirksamkeit c_w^N der α -Naphthylelessigsäure aus dem 2. Term von (11) errechnen:

$$c_w^N = \frac{2}{\bar{n}_{wo}} \cdot f. \quad (18)$$

Ebenso ergibt sich für die Wuchswirksamkeit c_w^D des 4,6-Dinitro-o-kresols aus (12)

$$c_w^D = \frac{20}{\bar{n}_{wo}} \cdot f. \quad (19)$$

Schließlich erhält man für die Wuchswirksamkeit des Pentachlorphenols

$$c_w^P = \frac{2}{\bar{n}_{wo}} \cdot f. \quad (20)$$

Aus (17), (18), (19) und (20) folgt somit die Proportion

$$c_w^I : c_w^N : c_w^D : c_w^P = 57 : 2 : 20 : 2, \quad (21)$$

woraus unmittelbar zu ersehen ist, daß die pflanzeneigene Substanz I-3-E die höchste molekulare Wirksamkeit besitzt. Dies soll nicht besagen, daß es nicht noch wirksamere pflanzeneigene Substanzen gibt. So liegt beispielsweise im Indol-3-acetonitril eine noch wirksamere Verbindung vor, doch sind die experimentellen Untersuchungen dieser Substanz noch nicht vollständig abgeschlossen, so daß sie noch nicht für die vorliegenden Betrachtungen herangezogen werden konnte.

Da sich aus den Wirkstoff-Funktionen der \bar{c}_h -Wert nicht direkt errechnen läßt, ist man genötigt eine Abschätzung durchzuführen. Legt man hypothetisch die Annahme zugrunde, daß bei pflanzeneigenen Wirkstoffen die molekularen Wuchs- und Hemmwirksamkeiten einander proportional sind, so läßt sich schreiben, daß

$$\bar{c}_h : \bar{c}_w = c_h^I : c_w^I.$$

Auf Grund von (16), (17) und der 4. Term von Funktion (10) gilt dann weiter

$$\bar{c}_h : \frac{27}{\bar{n}_{wo}} \cdot f = \left(\bar{c}_h + \frac{65}{\bar{n}_{ho}} \cdot f \right) : \frac{57}{\bar{n}_{wo}} \cdot f.$$

Daraus errechnet sich

$$\bar{c}_h = \frac{59}{\bar{n}_{ho}} \cdot f. \quad (22)$$

Aus dem 4. Term von (10) und (22) folgt daraus für die Hemmwirksamkeit des I-3-E-Moleküls

$$\bar{c}_h^I = \frac{124}{\bar{n}_{ho}} \cdot f. \quad (23)$$

Aus (11) und (22) für das α -Naphtylelessigsäure-Molekül

$$c_h^N = \frac{44}{\bar{n}_{ho}} \cdot f, \quad (24)$$

aus (12) und (22) für 4,6-Dinitro-o-kresol

$$c_h^D = \frac{57}{\bar{n}_{ho}} \cdot f, \quad (25)$$

aus (13) und (22) für Pentachlorphenol

$$c_h^P = \frac{21}{\bar{n}_{ho}} \cdot f, \quad (26)$$

aus (14) und (22) für Eosin

$$c_h^E = \frac{15}{\bar{n}_{ho}} \cdot f \quad (27)$$

und schließlich aus (15) und (22) für Dinitro-o-sec. butylphenol

$$c_h^B = \frac{26}{\bar{n}_{ho}} \cdot f \quad (28)$$

Mit Hilfe von (23) bis (28) läßt sich die Proportion der Hemmwirkungen anschreiben:

$$c_h^I : c_h^N : c_h^D : c_h^P : c_h^E : c_h^B = 124 : 24 : 57 : 21 : 15 : 26. \quad (29)$$

Daraus ist zu ersehen, daß auch die Hemmwirksamkeit des pflanzen-eigenen Stoffes I-3-E die der anderen Stoffe übertrifft.

Das Verhältnis von $c_w : c_h$ liefert ein erstes Maß für den Wuchsstoffcharakter der einzelnen Wirkstoffe. Wählt man in dieser Relation I-3-E als Standard, so ergibt sich die Proportion:

$$\frac{c_w^I}{c_h^I} : \frac{c_w^N}{c_h^N} : \frac{c_w^D}{c_h^D} : \frac{c_w^P}{c_h^P} : \frac{c_w^E}{c_h^E} : \frac{c_w^B}{c_h^B} = 1 : 0,1 : 0,8 : 0,2 : 0 : 0. \quad (30)$$

Es liegt auf der Hand, daß die Verhältniswerte für die Hemmstoffe = 0 sind, da ja $c_w = 0$ ist.

Ad 2.: Setzt man die in Formel (17) bis (21) und (23) bis (29) erhaltenen c_w - bzw. c_h -Werte in (2) für die Ausdrücke von A_1 und B_1 ein, so ergibt sich unter Berücksichtigung der in den Funktionen (10) bis (15) erhaltenen A_1 - bzw. B_1 -Werte bestimmte Beziehungen für die n_{wo} bzw. n_{ho} . Setzt man diese in Proportion, so erhält man:

$$n_{wo}^I : n_{wo}^N : n_{wo}^D : n_{wo}^P = 1 : 38 : 1 : 18 \quad (31)$$

und

$$n_{ho}^I : n_{ho}^N : n_{ho}^D : n_{ho}^P : n_{ho}^E : n_{ho}^B = 1 : 4 : 2 : 7 : 7 : 4. \quad (32)$$

Man kann daraus erkennen, daß die w -Lücken um eine Größenordnung von Substanz zu Substanz schwanken können, während die h -Lücken in der gleichen Größenordnung verbleiben, was ein Hinweis auf ihre unspezifische Struktur ist.

Ad 3.: Die „Brauchbarkeit“ der in der lebenden Struktur vorliegenden Lücken hängt von der Wahrscheinlichkeit der Anlagerung ab, die ein Maß für die Affinität zwischen Lücke und Wirkstoffmolekül darstellt. Wie in einer früheren Arbeit⁵ gezeigt wurde, läßt sich die Wahrscheinlichkeit durch die Beziehung

$$\lambda = \frac{M \cdot 100 \cdot k}{x} \quad (33)$$

errechnen, wobei M das absolute Molekulargewicht und x die verabreichte Paste in g ($x \sim 2,16 \cdot 10^{-3}$ g) sind.

Für I-3-E ist $M = 175 \cdot 1,66 \cdot 10^{-24}$. Aus der Formel (10) erhält man $k_w = 590$ und so ergibt sich aus (33)

$$\lambda_w^I = 7,9 \cdot 10^{-15}, \quad (34)$$

$k_h = 0,38$ wegen (10) und es gilt daher

$$\lambda_w^I = 5,1 \cdot 10^{-18}. \quad (34a)$$

Für α -Naphthyllessigsäure ist $M = 202 \cdot 1,66 \cdot 10^{-24}$ und wegen (11) $k_w = 130$. Daraus folgt

$$\lambda_w^N = 2,0 \cdot 10^{-15}, \quad (35)$$

$k_h = 0,8$ wegen (11) und daher

$$\lambda_w^N = 1,2 \cdot 10^{-17}. \quad (35a)$$

Für 4,6-Dinitro-o-kresol ist $M = 198 \cdot 1,66 \cdot 10^{-24}$ und wegen (12) $k_w = 15000$. Daraus folgt

$$\lambda_w^D = 2,3 \cdot 10^{-18}, \quad (36)$$

$k_h = 80$ wegen (12) und daher

$$\lambda_h^D = 1,2 \cdot 10^{-15}. \quad (36a)$$

Für Pentachlorphenol ist $M = 266 \cdot 1,66 \cdot 10^{-24}$ und wegen (13) $k_w = 100$. Daraus folgt

$$\lambda_w^P = 2,0 \cdot 10^{-15}, \quad (37)$$

$k_h = 16$ wegen (13) und daher

$$\lambda_h^P = 3,3 \cdot 10^{-16}. \quad (37a)$$

Für Eosin ist $M = 670 \cdot 1,66 \cdot 10^{-24}$ und wegen (14) $k_h = 900$. Daraus folgt

$$\lambda_h^E = 4,2 \cdot 10^{-14}. \quad (38a)$$

Für Dinitro-o-sec. butylphenol ist schließlich $M = 240 \cdot 1,66 \cdot 10^{-24}$ und wegen (15) $k_h = 50$. Daraus folgt

$$\lambda_w^B = 9,2 \cdot 10^{-16}. \quad (39a)$$

Aus (34) bis (37) ergibt sich für die Anlagerungswahrscheinlichkeiten an die w -Lücken die Proportion

$$\lambda_w^I : \lambda_w^N : \lambda_w^D : \lambda_w^P = 1 : 0,25 : 29,1 : 0,25 \quad (40)$$

und aus (34a) bis (39a) für die Anlagerungswahrscheinlichkeiten an die h -Lücken die Proportion

$$\lambda_h^I : \lambda_h^N : \lambda_h^D : \lambda_h^P : \lambda_h^E : \lambda_h^B = 1 : 23,5 : 2350 : 647 : 82400 : 1805. \quad (41)$$

Greifen wir nunmehr auf Formel (1) zurück, so können wir die reine Zellstreckungswirksamkeit durch das Produkt $c_w n_{w0} \lambda_w$ in erster Näherung

ausdrücken. Bezeichnet man dieses Produkt X_w , so ergibt sich aus (21), (31) und (40) die Proportion

$$X_w^I : X_w^N : X_w^D : X_w^P = 1 : 0,33 : 0,97 : 0,16. \quad (42)$$

Für die reine Hemmwirksamkeit hingegen ist das Produkt $Y_h = c_h n_{h0} \lambda_h$ maßgebend und aus (29), (32) und (41) ergibt sich die Proportion

$$Y_h^I : Y_h^N : Y_h^D : Y_h^P : Y_h^E : Y_h^B = 1 : 32 : 2350 : 794 : 74\,900 : 1640. \quad (43)$$

Als Kriterium für die nun tatsächlich zum Tragen kommende Wuchswirkung kann das Verhältnis der reinen Zellstreckungswirkung und der reinen Hemmwirkung der betreffenden Verbindung dienen. Je größer die fördernden Parameter und je kleiner die hemmenden, desto größer muß der Bruch X/Y werden. Alle Wirkstoffe, die überhaupt keine fördernde Komponente besitzen, also die Hemmstoffe, zeigen naturgemäß den Wert Null für diesen Quotienten, den wir mit Z bezeichnen wollen. Aus (42) und (43) ergibt sich somit für die hier untersuchten Verbindungen als Maß für ihre fördernde Wirksamkeit die Proportion

$$Z^I : Z^N : Z^D : Z^P : Z^E : Z^B = 1 : 0,01 : 0,0004 : 0,0002 : 0 : 0. \quad (44)$$

Dadurch ist wohl deutlich gezeigt, wie die aus den Komponenten resultierende fördernde Wirkung des pflanzeigenen Wirkstoffes I-3-E die der anderen Substanzen übertrifft und wie ein stetiger Übergang zwischen den sogenannten Wuchs- und den Hemmstoffen bezüglich ihrer auf das Zellstreckungswachstum auftretenden Wirkung vorliegt. Da alle Hemmstoffe das Maß 0 zeigen, so läßt sich die Unterscheidung ihrer hemmenden Wirkung anhand von (43) feststellen, wobei es sich hier beispielsweise zeigt, daß die Hemmwirkung von Eosin rund 50mal größer ist als die von Dinitro-o-sec. butylphenol. Die Abnahme der Zellstreckungswirkung der einzelnen Stoffe zeigt die Proportion (44) in quantitativer Weise, während die Kurvenbilder 8 bis 13 dies qualitativ veranschaulichen.

Die hier auf Grund des Prinzips einer Adsorptionskonkurrenz gegebene Ableitung der Wirkstoff-Funktion, die in ihren Grundlagen schon 1951 von uns publiziert wurde, läßt sich natürlich nicht nur bei den durch den Pastentest erhaltenen Kurven, sondern ebenso bei anderen Testmethoden durchführen. So konnte inzwischen z. B. *Hellström* (1953)⁸ die durch *Aberg*⁹ im Wurzeltest erhaltenen Wirkkurven auf Grund adsorptiver Vorgänge deuten.

⁸ *N. Hellström*, An Attempt to Explain the Interaction of Auxin and Antiauxin in Root Growth by an Adsorption Mechanism. Acta Chem. Scand. 7, 461 (1953).

⁹ *B. Åberg*, The Interaction of Some Auxin Antagonists and 2,4-D in Root Growth. Physiol. Plant. 4, 627 (1951).