

DER MECHANISMUS DES WUCHSSTOFF- TRANSPORTES II

von

H. G. VAN DER WEIJ.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
EINFÜHRUNG.....	811
Abschnitt I. Die <i>Went</i> 'sche Aufzuchtmethode der Avena-Keimlinge verbessert von Haagen Smit	814
Abschnitt II. Bemerkungen über den Begriff „Trans- portgeschwindigkeit.....	815
Abschnitt III. Neue Versuche über die Polarität des Wuchsstofftransportes.....	823
Abschnitt IV. Der Wuchsstofftransport unter Aether- narkose	826
A. Methodik	826
§ 1. Die Wahl des Narkotikums	826
§ 2. Apparatur und Technik	827
B. Versuche	832
§ 1. Verlauf des Wuchsstofftransportes in ver- schieden starken Aetheratmosphären	833
§ 2. Gibt es eine Aetherkonzentration, bei welcher die Polarität des Wuchsstofftransportes ver- schwindet	837
§ 3. Der nicht polare Auxintransport (Diffusion) bei vollständiger Narkose in einer „40-pro- zentigen“ Aetheratmosphäre	841

	Seite
a. Der Wuchsstofftransport in normaler Richtung erfolgt nach dem Diffusionschema	842
b. Die relative Intensität des Wuchsstofftransportes in normaler Richtung ist unabhängig von der Auxinkonzentration....	843
c. Der normale und der inverse Transport haben genau den gleichen Wert	844
d. Die „40-prozentige“ Aetheratmosphäre narkotisiert reversibel	849
§ 4. Die Werte für den Transport unter vollständiger Narkose sind auf Diffusion ausserhalb der Koleoptilzellen zurückzuführen.	853
ZUSAMMENFASSUNG	855
LITERATURVERZEICHNIS	856

EINFÜHRUNG.

Vorliegende Arbeit bildet gleichsam eine Fortsetzung und Ergänzung meiner Doktordissertation (1932). Ich kann mir deshalb eine ausführliche Einführung ersparen und verweise anstatt dessen nach der Zusammenfassung der Versuchsergebnisse jener Arbeit (Abschn. VIII, § 1, S. 478).

Das Hauptproblem der vorliegenden Arbeit bildet der Wuchsstofftransport unter Narkose (Abschnitt IV). Nun haben Narkoseversuche immerhin den Nachteil, dass man die vom Narkotikum hervorgerufenen Änderungen im Organismus schlecht kennt. Ob die lebende Substanz dabei bleibend geändert und geschadet wird, lässt sich natürlich durch geeignete Kontrollversuche kontrollieren. Ich werde in den nächsten Zeilen klarlegen, weshalb die in dieser Arbeit beschriebenen Wuchsstofftransportversuche unter Aethernarkose nicht nur für die Frage nach dem Mecha-

nismus des Wuchsstofftransportes, sondern für des ganze Polaritätsproblem wichtig sind ¹⁾).

In meiner Arbeit von 1932 hat sich gezeigt, dass der Wuchsstofftransport bei 0°, obgleich er nach dem Diffusionsschema (Abb. 26 B), der Transport bei höherer Temperatur dagegen nach dem Strömungsschema (Abb. 26 C) stattfindet, dennoch, ebenso wie der Transport bei höherer Temperatur ein polarer Vorgang ist. Die bei 0° vorgenommenen Transportversuche waren also nicht im Stande, die Frage: *ist die Polarität des Wuchsstofftransportes mit dem Leben der Pflanzenzelle verknüpft?* zu beantworten.

Zwar werden die Lebensprozesse durch Abkühlung bis 0° stark herabgesetzt, sie werden damit noch nicht immer ganz zum Stehen gebracht. Zum Stehen gebracht werden sie natürlich durch Abtötung, aber leider sind Transportversuche mit abgetöteten Koleoptilzylinderchen deshalb nicht möglich, weil die Zylinderchen beim Absterben ihre Turgeszenz verlieren und zusammenfallen. (Das Zusammenfallen ist eben die Andeutung des Absterbens).

Es bleibt dann nur noch die Möglichkeit, die Lebensprozesse durch Narkose zum Stillstand zu bringen. *Wenn wir sehen, dass die Polarität der Koleoptilzylinderchen bezüglich des Wuchsstofftransportes durch eine vollkommen reversibele Narkose aufgehoben werden kann, so ist damit die Abhängigkeit der Polarität von dem Leben der Zellen bewiesen.*

Diese Erwägungen haben mich dazu gebracht, den Auxintransport unter Narkose ausführlich zu studieren. Es hat sich dabei tatsächlich gezeigt, dass die Auxintransportpolarität der Avenazelle mit deren „Lebensaktivität“ engstens verbunden ist, denn diese Polarität lässt sich

¹⁾ Auf die Polarität im allgemeinen will ich hier aber nicht eingehen. Diesbezüglich sei auf die Arbeit von F. W. Went (1932) hingewiesen.

durch eine vollkommen reversibele Narkose restlos „weg-narkotisieren“.

Ehe ich aber dazu übergehe, die Versuche zu besprechen, welche sich mit dem Auxintransport unter Narkose beschäftigen, möchte ich zuerst die von Herrn Dr. A. J. Haagen Smit in der Went'schen Methode der Wasserkultur von *Avena* eingeführten Verbesserungen behandeln (*Abschnitt I*). Dann möchte ich in *Abschnitt II* einige Bemerkungen über den Begriff „Transportgeschwindigkeit“ machen. In *Abschnitt III* werden ein paar Versuche erwähnt, in denen die Polarität des Wuchsstofftransportes noch schöner als in den bis jetzt beschriebenen (van der Weij 1932, Abschn. V. 4, S. 450) zum Ausdruck kommt. *Abschnitt IV*, der Hauptteil der vorliegenden Arbeit, beschäftigt sich schliesslich mit dem Auxintransport unter Narkose.

Es sei hier noch bemerkt, dass die in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Transportversuche bei 23° ausgeführt wurden, und zwar in genau derselben Weise wie diejenigen meiner Doktordissertation.

Ich verweise diesbezüglich nach Abschn. II (davon besonders 4) und nach S. 429 und 430 dieser Arbeit (1932).

Ich habe in der vorliegenden Arbeit die mittleren Fehler nur dann angegeben, wenn es Sinn hat ¹⁾.

¹⁾ Auf die Tatsache, dass der mittlere Fehler der Wuchsstoffanalyse nicht ohne weiteres ein Massstab für die Genauigkeit einer Transportbestimmung ist, bin ich auf Seite 404, 405 meiner Arbeit von 1932 eingegangen. Eine Transportbestimmung kann aber niemals *genauer* als die dazu gehörige Wuchsstoffanalyse sein; und so ist die Angabe des mittleren Fehlers dieser Wuchsstoffanalyse als Minimalfehler bei der Transportbestimmung besonders dort zweckmässig, wo es sich um einen Vergleich von Einzelbestimmungen handelt.

Im Durchschnitt beträgt der mittlere Fehler bei der Wuchsstoffanalyse etwa 10 %, obgleich er bei Verwendung von besonders schönem Analyse-material oder (und) von einer grösseren Anzahl Analysepflanzen bedeutend geringer sein kann. Verhältnismässig ist der mittlere Fehler bei der Bestimmung von geringen Auxinkonzentrationen am grössten.

ABSCHNITT I.

Die Went'sche Aufzuchtmethode der Avenakeimlinge in Wasserkultur, verbessert von Haagen Smit.

F. W. Went's sehr vernünftige Aufzuchtmethode des Hafers in Wasserkultur (1928 S. 14, Abb. 3) ist in der letzten Zeit durch Verwendung anderer Glashälterchen von Dr. A. J. Haagen Smit noch erheblich verbessert worden, sodass sie jetzt auch in weniger geübten Händen zu günstigen Resultaten führt und dem Geübten Zeit und Mühe erspart.

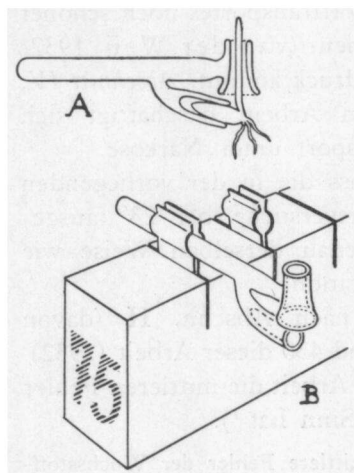


Abb. 1. Avenahälterchen
nach Haagen Smit.
Beschreibung im Text.

Weil die Beschreibung dieser Halterchen vorteilhafter in einer botanischen als in einer chemischen Zeitschrift stattfindet, so bin ich mit Herrn Dr. Haagen Smit übereingekommen, diese jetzt in dieser Arbeit zu geben. Ausser den gläsernen Halterchen, welche schon für verschiedene schon veröffentlichte Arbeitengedient haben (Kögl, Haagen Smit und Erxleben 1933, van Overbeek 1933, du Buy 1933) ist an der Went'schen Methode also nichts geändert worden.

Abbildung 1a gibt ein Häl-

Vergleicht man die einzelnen Transportbestimmungen im Zusammenhang mit anderen, so zeigt sich, dass die Abweichungen der Einzelbestimmungen von den in diesem Zusammenhang wahrscheinlichen Werten fast immer geringer als es die mittleren Fehler der zu den Transportbestimmungen gehörigen Wuchsstoffanalysen sind. Daraus folgt, dass also doch die Genauigkeit der Wuchsstoffanalyse meistens „limiting factor“ für die Genauigkeit der Transportbestimmung ist.

terchen im Längsschnitt, 1b perspektivisch in der federnden Messingklemme im Holzklötzchen wieder. Das Hälterchen besteht aus einem horizontalen Glasstab, an dessen Ende sich ein kurzes vertikales Röhrchen befindet. Dieses Glasröhrchen hat einen inneren Querschnitt von etwa 3 mm und ist ausserdem am unteren Ende noch trichterförmig erweitert worden. Etwa 1 cm vor dem vertikalen Röhrchen zweigt sich vom horizontalen Glasstab ein schwach nach unten verlaufendes Rohr ab. Es steckt mit seinem Ende ein wenig unter dem Trichterrand des vertikalen Röhrchens aus, befindet sich aber gleichzeitig sehr dicht unterhalb desselben. In diesem schwach ablaufenden Rohr wird nun das gekeimte Korn gesteckt, das dann derart darin befestigt ist, dass die junge Koleoptile aufrecht ins vertikale Röhrchen hinein wachsen kann. Das Korn wird am besten gepflanzt, wenn zwei oder drei Wurzeln eben sichtbar geworden sind, und zwar so, dass das Korn das im Wasserbehälter befindliche Wasser (Went 1928, S. 15 Abb. 3) eben erreicht. Die jungen Koleoptilen wachsen dann in den verhältnismässig weiten vertikalen Röhrchen gleichmässiger und bleiben mehr gerade als bei Verwendung der engeren Röhrchen, wie Went sie benutzt hat.

Schliesslich sei bemerkt, dass es sich mit den Haagen Smit'schen Hälterchen nicht nur viel bequemer arbeiten lässt, sondern dass sie ausserdem den Vorteil haben, dass man sie leichter herstellen kann und dass sie stärker sind als die Went'schen.

ABSCHNITT II.

Bemerkungen über den Begriff „Transportgeschwindigkeit“.

Es hat F. W. Went (1928. S. 57) in seiner vielumfassenden und grundlegenden Arbeit mit Recht geschlossen, dass die Diffusion nicht ausreicht, den Wuchsstofftransport

in der Avenakoleoptile zu erklären. Er berechnete nämlich, dass über einer bestimmten Koleoptillänge nach einer bestimmten Zeit in einem bestimmten Falle, etwa 200 mal mehr Wuchsstoff transportiert wird, als durch einfache Diffusion möglich wäre".

Dass daraus von anderen Forschern nun in einzelnen Fällen geschlossen worden ist, *es sollte F. W. Went berechnet haben, dass der Wuchsstoff in der Avenakoleoptile etwa 200 mal schneller transportiert wird, als durch einfache Diffusion möglich ist*, stimmt nicht mit den Tatsachen überein; und es kommt mir in diesem Zusammenhang erwünscht vor, den Begriff „Transportgeschwindigkeit“ etwas näher zu betrachten.

Unter „Geschwindigkeit“ einer Bewegung verstehen wir ganz allgemein den Weg, der pro Zeiteinheit zurückgelegt wird. Wir sprechen z.B. von der Geschwindigkeit eines Stromes. Von der „Geschwindigkeit“ irgend einer freien Diffusion können wir aber nicht sprechen und somit ist es natürlich auch unmöglich eine sogenannte „Diffusionsgeschwindigkeit“ mit einer Strömungsgeschwindigkeit zu vergleichen, weil ja doch Strömung und freie Diffusion nicht in demselben Masstab ausgedrückt werden können. Diese Tatsache etwas näher zu beleuchten, ist der Zweck dieses Abschnittes.

Betrachten wir einmal die von den Pflanzenphysiologen öfters gewählte Versuchsaufstellung um die Wanderung irgendeines Stoffes durch irgendein Gewebe zu studieren. Man setzt das Ende des Objektes einer wässrigen Lösung des Stoffes aus, dessen Wanderung man verfolgen will, und zwar in einer bestimmten, meistens ziemlich hohen Konzentration und in verhältnismässig sehr grosser Quantität. Er wird nun bestimmt, wie weit dieser Stoff nach einer bestimmten Zeit im Objekte noch nachweisbar ist.

Diese Versuchsanordnung ist folgendem physikalischen System ziemlich ähnlich. An einem praktisch unendlich grossen Behälter, der mit dem Transportstoff in der Konzentration 100 gefüllt ist, befindet sich eine Kapillare, die diesen Stoff in der Konzentration 0 enthält. (Abb. 2). Kurze Zeit (t) nachdem diese Bedingungen gegeben sind, finden wir nun die Konzentration des Stoffes in der Kapillare z.B. so, wie sie durch die Kurve a der Abbildung 3 dargestellt wird. (Abszisse: Entfernung vom Behälter. Ordinate: Konzentration). Das heisst: die Konzentration nimmt erst schnell, allmählich aber langsamer von 100 bis

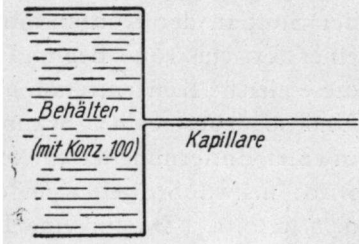


Abb. 2. Erklärung im Text.

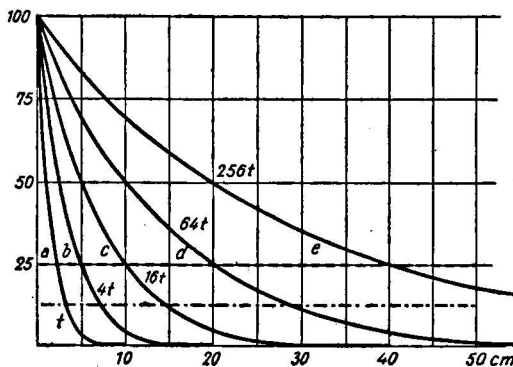


Abb. 3. Der Konzentrationsverlauf eines in Wasser gelösten Stoffes bei dessen Diffusion aus einem unendlich grossen Behälter mit der Konzentration 100 in ein enges, unendlich langes Rohr mit der Konzentration 0 hinein. Jede Kurve stellt nach einer bestimmten Diffusionszeit die Konzentration (Ordinate) in jeder Entfernung (Abszisse) vom Behälter dar.

auf 0 ab, wobei die Kurve asymptotisch zur Abszisse verläuft. Es dauert nun nach dem Fick'schen Gesetz eine Zeit 2^2t bis der Stoff über eine 2 mal grössere Strecke ins Rohr hineindiffundiert ist. Das heisst: wenn nach t Sekunden an irgendwelcher Stelle, x cm vom Beginn des Rohres der Stoff in der Konzentration p vorhanden ist, so ist an einer $2x$ cm vom Beginn des Rohres entfernten Stelle diese gleiche Konzentration p nach 2^2t Sekunden vorhanden. Und so dauert es 4^2t Sekunden bis diese Konzentration p in einer Entfernung $4x$ cm vom Beginn des Rohres erreicht wird; u.s.w.. So gelten in der Abbildung 2 die Kurven a, b, c, d, e , bzw. für eine Diffusionsdauer von $t, 4t, 16t, 64t$, und $256t$ Sekunden. Jede folgende Kurve ist dabei das ums 2 fache in die Breite gezogene Bild des vorhergehenden.

Was tut nun der Botaniker, wenn er das Eindringen eines Stoffes in ein pflanzliches Gewebe verfolgt? Dann bestimmt er die Strecke über welche der Stoff eben noch für ihn nachweisbar ist. Nehmen wir jetzt an, er findet, dass die Strecke über welche der Stoff nachgewiesen werden kann dem Quadrat der Transportzeit proportional ist, so wird er daraus mit Recht schliessen, dass er es mit einem dem Fick'schen Diffusionsgesetz gehorchenden Transportmechanismus zu tun hat. (Als Beispiel diene die Arbeit von Frl. Kok (1932)).

Dabei ist aber zu bedenken, dass diese „eben noch nachweisbare Konzentration“ ganz willkürlich gewählt worden ist. Es sei nun diese Konzentration in der Abbildung 2 durch die gestrichelte horizontale Linie dargestellt. Es wird nun z.B. gefunden, dass der Stoff in einer Zeit $16t$ eine Strecke von 10 cm zurückgelegt hat. Mit dieser Ausdrucksweise kann man sich zufrieden geben, wenn man sich nur davon bewusst ist, dass man mit einer 2mal feineren Methodik, mit welcher also eine halb so grosse Konzentration des Stoffes nachweisbar ist (Linie

—.—.—. in der Abb. 2) gefunden hätte, dass der Stoff in der gleichen Zeit „eine Strecke von etwa 14 cm durchwandert hätte“.

Grundsätzlich falsch ist es aber, um im ersten Falle von einer „Diffusionsgeschwindigkeit von 10 mm in 16 Sekunden“ zu reden, was wohl besonders klar daraus hervorgeht, dass damit eine „Diffusionsgeschwindigkeit von 20 cm in 64t Sekunden“ oder von „5 cm in 4t Sekunden“ identisch ist.

Frl. Kok gebührt das Verdienst, dass sie in ihrer sehr exakten Arbeit, in welcher sie die Beeinflussung der Wanderung von Lithiumnitrat und Kaffein durch die Protoplasmaströmung untersucht, die Gesetze der Diffusion ganz klar vor Augen gehabt hat. Ausserdem hat sie viele diesbezüglichen Fehler und unrichtigen Schlüsse der älteren Untersucher aufgeklärt.

Strömung und freie Diffusion können also ebenso wenig mit dem gleichen Masstab gemessen werden, wie man z.B. eine Rotation im selben Masstab wie eine lineare Bewegung ausdrücken kann. In beiden Fällen handelt es sich um grundverschiedene, unvergleichbare Prozesse. Man kann also nicht sagen: dieser Strom ist so viele Male schneller als die Diffusion.

An und für sich ist es aber wohl möglich, von einer so und so viel maligen Beschleunigung der Diffusion zu sprechen. Wenn wir nämlich finden, dass ein Stoff sich nach dem Fick'schen Gesetz verbreitet, allein in solchem Masse, dass dazu eine „Diffusionskonstante“ gehört, welche z.B. 40.000 mal grösser als die eigentliche Diffusionskonstante ist, so können wir tatsächlich von einer 40.000 maligen Beschleunigung der Diffusion reden. Wenn nun die Kurve *a* der Abb. 2 den Verlauf der Stoffkonzentration nach einer bestimmten Zeit der reinen Diffusion darstellt, so gilt eine 40.000 mal flachere Kurve für den Konzen-

trationsverlauf der 40.000 mal beschleunigten Diffusion nach der gleichen Zeit. Derartige Werte finden wir tatsächlich bei Mason und Maskell (1928, 1930 und 1931) für den Transport von Zucker und anorganischen Stoffen im Stengel der Baumwollpflanze. Es hat neulich Van den Honert die Möglichkeit hervorgehoben, dass wir es hier vielleicht mit einer Analogie zu der Ausbreitung von Elektrolyten in monomolekularen Schichten zu tun haben. Bei einem physikalisch-chemischen Modellversuch kommt er nämlich zu einem Transport nach dem Fick'schen Gesetz mit einer „Diffusionskonstante“, welche 68.000 mal grösser als diejenige der reinen Diffusion ist. Ob dies wirklich eine Erklärung für die äusserst merkwürdigen Ergebnisse von Mason und Maskell geben kan, wird die Zukunft lehren müssen¹⁾. Jedenfalls ist es bis jetzt der einzige Parallelismus, den wir diesbezüglich kennen.

Theoretisch kann man noch in einem anderen Falle ein Beschleunigung der Diffusion erwarten, und zwar dann, wenn die Protoplasmaströmung eine Rolle beim Stofftransport spielt. Zwar ist diese auf der Hand liegende Annahme von De Vries (1885) noch in keinem Falle einwandfrei bewiesen worden (Vergl. Kok 1932), sie ist aber ebensowenig ohne weiteres von der Hand zu weisen. So schreibt in der letzten Zeit Münch (1930) der Protoplasmaabewegung für den Stofftransport eine gewisse Bedeutung zu.

Denken wir uns ein in Zellen verteiltes Rohr. Die Wände zwischen den Zellen seien in beiden Richtungen gleich stark permeabel und das Protoplasma befinde sich in

¹⁾ Es sei in diesem Zusammenhang noch die Arbeit von Schumacher (1933) erwähnt. Er findet, dass Fluorescein sich in einer schnellen „Strömung“ (bis 30 cm pro Stunde) durch das Protoplasma der Siebröhren bewegt und dabei das Diffusionsgefälle folgt. Haben wir hier vielleicht gerade nicht mit einer Strömung, sondern eben mit einem Stofftransport in monomolekularen Schichten zu tun?

gleichmässig rotierender Bewegung. Das Rohr sei wieder mit dem praktisch unendlich grossen Behälter mit dem Transportstoff in der Konzentration 100 verbunden (Versuchsaufstellung von Abb. 2). Im Grossen und Ganzen gilt in diesem Falle der gleiche Gedankengang wie für die freie Diffusion, nur mit diesem Unterschied, dass die Kurven, welche den Konzentrationsverlauf nach einer bestimmten Zeit im Rohre angeben, mehr oder weniger treppenartig und auch flacher als die Kurven der Abbildung 2 verlaufen, welche für die gleiche Zeit gelten. Es ist klar, dass man in diesem Falle auch von einer Beschleunigung der Diffusion reden kann. Es würde aber zu weit führen, hier eine vollständige Ableitung zu geben.

Es muss aber betont werden, dass es sich weder bei den Versuchen von Mason und Maskell an der Baumwollpflanze, noch bei einer etwaigen Beschleunigung des Stofftransportes durch die Protoplasmaströmung, noch bei van den Honert's physikalisch-chemischem Modellversuch um polare Erscheinungen handelt, und dass wir hier überall eine Stoffbewegung lediglich infolge des Konzentrationsgefälles haben, genau so wie bei der reinen Diffusion. Es kann dies also keinesfalls eine Erklärung für den Transport des Wuchsstoffes in der Avenakoleoptile sein, weil dieser Transport rein polar erfolgt. Der Wuchsstoff bewegt sich dort als kontinuierlicher Strom *nur* in basaler Richtung, vom Konzentrationsgefälle ganz unabhängig und sogar vom Orte einer niederen zu dem einer viel höheren Konzentration hin. (Van der Weij 1932 und Abschnitt III der vorliegenden Arbeit).

SCHLUSS.

Es kann also nur die Rede von „Transportgeschwindigkeit“ sein, wenn wir es wirklich mit einem Strom irgendeines Stoffes zu tun haben. So sprechen wir z.B.

mit Recht von der Geschwindigkeit des Transpirationsstromes oder des Wuchsstoffstromes. In allen Fällen, wo wir keinen Strom vor uns haben, ist es zu vermeiden um von der „Geschwindigkeit“ des Transportes zu reden. Handelt es sich um eine Stoffbewegung nach dem Fick'schen Gesetz, so ist es sicher angebracht um die „Diffusionskonstante“ zu berechnen, so wie es Mason und Maskell getan haben, und wie es Van den Honert tut. Und dann möchte ich vorschlagen, um im letzten Falle den Ausdruck „Pseudodiffusionskonstante“ einzuführen. Diese ist in der eigentlichen Diffusionskonstante auszudrücken (Mason und Maskell, Van den Honert), der wohl für alle Stoffe genügend bekannt ist.

Bemerkung.

Ich habe in meinen Arbeiten über den Mechanismus des Wuchsstofftransportes einen anderen als den hier wiedergegeben Weg gefolgt, um zu sehen, ob dieser Transport nach dem Fick'schen Gesetz stattfindet, oder nicht. Dieser Weg bedeutet eine sehr exakte Analyse des Transportes, welche sich zweifellos auch für andere Stoffe und bei anderen Objekten eignet. Ich will darauf hier nicht eingehen, weil ich glaube, die Grundlagen dieser Transportanalyse in Abschnitt III meiner Arbeit von 1932 (S. 411) genügend klar auseinandergesetzt zu haben.

Nur will ich noch bemerken, dass, wenn dabei von einer so und so grossen „Diffusionsgeschwindigkeit“ gesprochen wird, das vollkommen berechtigt ist, weil wir dann mit einem (allerdings an einen bestimmten Diffusionssystem gebundenen) Diffusionsstrom zu tun haben.

ABSCHNITT III.

Neue Versuche über die Polarität des Wuchsstofftransportes.

Abschnitt V meiner vorigen Arbeit (S. 433 ff.) beschäftigte sich weitgehend mit der Polarität des Wuchsstofftransportes. Ich habe dort u.a. zeigen können, dass der Wuchsstoffstrom vom Konzentrationsgefälle unabhängig ist. Der Wuchsstoff liess sich nämlich unbeschränkt vom Orte einer niederen zu dem einer höheren Konzentration hin transportieren.

Ich möchte hier auf die auf Seite 452 beschriebenen Versuchsgruppen kurz zurückkommen. Diese Versuche wurden derart ausgeführt, dass auf mit einer von 0° bis etwa 1000° variierenden Wuchsstoffkonzentration versehene untere Agarplättchen 2 mm lange Koleoptilzylinderchen hingestellt wurden, wonach ich diese Zylinderchen mit etwa 15° Wuchsstoff enthaltenden oberen Agarplättchen versah. Nach einer gewissen Transportzeit und unterhalb einer gewissen Grenze war nun die Wuchsstoffkonzentration in allen oberen Plättchen gleich stark herabgesetzt, also vollkommen unabhängig von der Ausgangskonzentration in den unteren Plättchen. In Zusammenhang mit anderen, in dem gleichen Abschnitt beschriebenen, Versuchen habe ich dann daraus geschlossen, dass der oben verschwundene Wuchsstoff in allen diesen Fällen, ins untere Plättchen gelangt war, also in bestimmten Fällen auch gegen das gegebene Konzentrationsgefälle.

Wo von einem besonders grossen Konzentrationsgefälle ausgegangen wird ist dieser Schluss leider nicht unmittelbar nachweisbar. Die Wuchsstoffanalyse ist nämlich nicht so genau, dass es möglich ist, Auxinkonzentrationsdifferenzen zwischen z.B. 400 und 410° festzustellen. Man kann aber wohl bestimmen, ob der Wuchsstoff z.B. von

einer Konzentration von 15° nach einer 3 mal stärkeren hin transportiert werden kann.

Ein solcher Versuch stellt der Wuchsstoffanalyse auch grosse Anforderungen. Zur Bestimmung einer Wuchsstoffkonzentration von etwa 50° ist es nämlich notwendig, diese Konzentration auf z.B. $1/6$ herabzusetzen, was man bekanntlich dadurch erreicht, dass man das Auxin des zu analysierenden Plättchens in 6 Agarplättchen diffundieren lässt, und erst analysiert, wenn das Auxin über alle 6 Plättchen gleichmässig verteilt ist. Der mittlere Fehler der Konzentrationsbestimmung des ursprünglichen Plättchens ist dann natürlich 6mal derjenige der Analyse der auf $1/6$ herabgesetzten Auxinkonzentration. Wenn man nun die Analyse mit einer möglichst grossen Anzahl Versuchspflanzen aus führt, kann man den mittleren Fehler so stark herabsetzen, dass man zu brauchbaren Resultaten kommt.

Bei solchen Transportversuchen soll auch der Verbrauch des Wuchsstoffes gering sein, was man dadurch erreicht, dass man für den Transport möglichst kurze, d.h. 1 mm lange Koleoptilzylinderchen verwendet.

Alle diese Bedingungen waren bei der Versuchsgruppe auf S. 825 erfüllt.

Aus den zwei unteren Zeilen jedes Versuches (man vergleiche auch die Mittelwerte) geht wohl sehr schön hervor, dass der oben verschwundene Wuchsstoff, ganz unabhängig vom gegebenen Konzentrationsgefälle, fast völlig in den unteren Plättchen angelangt ist. Die Unterschiede in der Zunahme der Wuchsstoffkonzentration unten liegen in den 4 Transportbestimmungen weit innerhalb der Fehlergrenze (man vergleiche die mittleren Fehler). In Versuch 2 hat offenbar ein deutlicher Verbrauch des Wuchsstoffes stattgefunden.

Hier wurde also direkt bewiesen, dass der Wuchsstoff unbeschränkt vom Orte einer niederen zu dem einer bis

Versuchsgruppe über die Polarität des Wuchsstofftransportes.

In jedem dieser Transportversuche war die Ausgangskonzentration des Wuchsstoffes der oberen Agarplättchen in den 4 Transportbestimmungen gleich gross. Die Ausgangskonzentration der unteren Plättchen dagegen war bzw. 0mal, 1mal, 2mal, 3mal diejenige des oberen Plättchens. Transportiert wurde mit 1 mm langen Koeptilzylinderchen. Es wurde sowohl die Abnahme der Wuchsstoffkonzentration im oberen, als die Zunahme derselben im unteren Plättchen bestimmt. Die Zahlen der Tabellen geben den Prozentsatz von der Ausgangskonzentration der oberen Agarplättchen an. Mittelwerte von 4 Bestimmungen sind zwischen Klammern angegeben.

Versuch 1

Ausgangskonzentration 100 hier gleich $14.6^\circ \pm 0.5^\circ$

Ausg.konz.	oben	100 \pm 3	100 \pm 3	100 \pm 3	100 \pm 3	
Ausg.konz.	unten	0	100 \pm 3	200 \pm 7	300 \pm 10	
Nach 330 Minuten Transport						
Auxinkonz.	oben	14	14	12	14	
Auxinkonz.	unten	87 \pm 5	193 \pm 13	284 \pm 8	378 \pm 8	
also						
Abnahme	oben	86	86	88	86	(86.5)
Zunahme	unten	87	93	84	78	(85.5)

Versuch 2

Ausgangskonzentration 100 hier gleich $12.6^\circ \pm 0.8^\circ$

Ausg.konz.	oben	100 \pm 6	100 \pm 6	100 \pm 6	100 \pm 6	
Ausg.konz.	unten	0	100 \pm 6	200 \pm 12	300 \pm 18	
Nach 250 Minuten Transport						
Auxinkonz.	oben	33	35	33	36	
Auxinkonz.	unten	60 \pm 5	159 \pm 10	255 \pm 10	352 \pm 13	
also						
Abnahme	oben	67	65	67	64	(66)
Zunahme	unten	60	59	55	52	(56.5)

3mal höheren Konzentration hin transportiert werden kann. Der schon in meiner vorigen Arbeit gezogene Schluss:

Der Wuchsstofftransport in der Avenakoleoptile ist vom Konzentrationsgefälle völlig unabhängig wird durch diese Versuche also vollkommen bestätigt.

ABSCHNITT IV.

Der Wuchsstofftransport unter Aethernarkose.

TEIL A: METHODIK.

§ 1. *Die Wahl des Narkotikums.*

Die Frage, welche ich mir in diesem Abschnitt gestellt habe, war also: *inwieferne ist die Polarität des Auxintransportes mit dem Leben der Pflanzenzelle verknüpft?* Und diese Frage wird dadurch zu lösen versucht, indem die Gesetze studiert werden, nach welchen der Wuchsstofftransport bei möglichst vollkommener Narkose verläuft ¹⁾.

Man steht dann gleich vor der Wahl des zu verwendenden Narkotikums. Als besonders geeignet hat sich Aether erwiesen. Ich habe das ganze Problem mittels Transportversuchen unter Aethernarkose lösen können und kein anderes Narkotikum verwendet. Denn es ist mir hier vollkommen gleichgültig, ob vielleicht der Auxintransport von irgendeinem anderen Narkotikum anders beeinflusst wird als vom Aether. Es liegt hier das Problem in dem möglichst vollkommenem Herabsetzen der Lebensprozesse, wobei die Narkose nur Mittel und kein Zweck ist.

Dass der Aether ein so besonders geeignetes Narkotikum für diese Versuche ist, wird sich in den nächsten Seiten ohne weiteres herausstellen.

¹⁾ Es ist nicht meine Absicht, auf das Wesen der Narkose einzugehen. Dafür verweise ich nach der Monographie von Winterstein (1919) und nach Höber (1926).

§ 2. Apparatur und Technik.

Der Transport unter Aethernarkose fand in kleinen, aus Zinkblech hergestellten Narkosekammern statt (Abb. 4). Eine solche Narkosekammer war zusammengestellt aus einem Behälter (Bodenfläche 5.5×13 , Höhe 8 cm) und einem doppelt darauf schliessenden Deckel. Am Boden des Behälters befand sich während der Narkose 100 cc einer wässrigen Aetherlösung (Ae-W); je 1 und 2 cm oberhalb der Flüssigkeitsfläche war ein Drahtgeflecht (g) angebracht worden. Jedes Drahtgeflecht stützte mit den beiden umgebogenen Seiten auf dem Boden des Behälters. Auf dem oberen Drahtgeflecht konnten kleine Glasplatten (Gp) mit Transportgestellen (Tg) hingestellt werden. Das untere Drahtgeflecht diente dazu, die auf dem oberen Geflecht befindlichen Transportgestelle bei Bewegung der Narkosekammer nötigenfalls gegen den Kontakt mit dem Aetherwasser zu schützen. Ein Transportgestell besteht bekanntlich aus einem unteren (meistens wuchsstofffreien) Agarplättchen, darauf 12 Koeptilzylinderchen, und darauf das obere (meistens wuchsstoffhaltige) Agarplättchen.

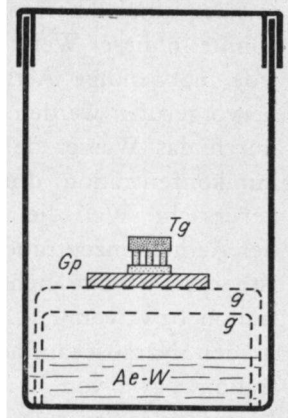


Abb. 4. Narkosekammer
im Querschnitt.
Beschreibung im Text.

6 derartige Narkosekammern konnten gleichzeitig in einem Thermostat stehen, der auf 23° geheizt wurde. Dieser Thermostat war deshalb notwendig, weil die Narkoseversuche nicht in dem Zimmer mit konstanter Temperatur und Feuchtigkeit ausgeführt werden konnten, wo Avenakulturen wachsen, weil sonst eine Beeinflussung des Wachstums der Avena durch das Narkotikum zu befürchten war. Anstatt eines anderen „konstanten“

Zimmers wurde nun dieser mittels einer 40 Watt-lampe elektrisch geheizte Thermostat in einem nicht konstanten Zimmer verwendet.

Diese Versuchsanordnung war bequem und sicher, denn in den im Thermostat befindlichen Narkosekammern konnte in dieser Weise bei einer Luftfeuchtigkeit von 100 % jede notwendige Aetherkonzentration in der Atmosphäre hervorgerufen werden. Die Luftfeuchtigkeit wurde nämlich durch das Wasser der 100 cc Aetherlösung, die Narkotikumkonzentration durch den darin befindlichen Aether verursacht. Weil die Aetherkonzentration der Atmosphäre der Aetherkonzentration der wässrigen Lösung proportional ist, so kann man leicht Aetheratmosphären in der Konzentration bzw. von 1 : 2 : 3 : 4 usw. erreichen, indem man in den Narkosekammern Aetherlösungen in der Konzentration bzw. von 1 : 2 : 3 : 4 usw. bringt. Und diese Lösungen lassen sich einfach herstellen, indem man reines Wasser und aethergesättigte Lösung mischt. Ich hatte dazu immer in einem grossen Scheidetrichter eine solche gesättigte Aetherlösung in Vorrat, welche dadurch gesättigt gehalten wurde, dass sich über der wässrigen Lösung noch ungelöster Aether befand.

Wenn ich in der vorliegenden Arbeit von einer 40-prozentigen Aetherlösung spreche, so meine ich damit eine Lösung in einer Konzentration gleich 40 % einer gesättigten wässrigen Lösung. 100 cc einer solchen Lösung ist aus 40 cc gesättigte Aetherlösung und 60 cc reines Wasser zusammengestellt worden. Ich spreche auch von einer Aetheratmosphäre von 40 % und meine damit diejenige Atmosphäre, welche sich mit einer „40-prozentigen“ Aetherlösung im Gleichgewicht befindet.

Jede Narkosekammer (alle 6 Kammern waren einander vollkommen gleich) wurde gleich vor dem Versuch mit 100 cc Aetherlösung gefüllt. Diese 100 cc Lösung bildet auch ein Aetherreservoir, das etwa 12 mal die Aethermenge

der Atmosphäre in der Narkosekammer enthält¹⁾. Wenn die Kammer also während des Versuches einen Augenblick geöffnet wird und dabei etwas Aether aus der Atmosphäre der Kammer verschwindet, so wird dieser Aether doch gleich wieder von dem aus der Lösung verdunstenden Aether nachgefüllt. Findet das nicht zu oft statt, und lässt man die Kammer nicht offen stehen, so ändert sich darin die Konzentration der Aetheratmosphäre nicht wesentlich.

Es ist natürlich wichtig, dass eine möglichst grosse Fläche des Transportgestells der Narkotikumatmosphäre ausgesetzt ist. Ich habe deshalb bei diesen Versuchen auf dem Gebrauch der sogenannten Transportapparate (Van

¹⁾ Bei 23° löst sich 65 g Aether in 1000 cc Wasser. Eine „50-prozentige“ Aetherlösung enthält also 31.4 g Aether pro Liter. Von einer solchen Lösung bestimmte ich den Dampfdruck des Aethers auf 136 mm Quecksilberdruck bei 23°. 1 Liter Aetherdampf von diesem Dampfdruck enthält bei 23° $\frac{1}{22.4} \times \frac{136}{760} \times \frac{273}{296}$ Mol Aether, oder, weil das Molekulargewicht von Aether gleich 74 ist, $\frac{74 \times 136 \times 273}{22.4 \times 760 \times 296}$ ist gleich 0.57 g Aether. Die Aetherkonzentration der Flüssigkeit ist also $\frac{31.4}{0.57}$ oder 54 mal diejenige der dazugehörigen Atmosphäre. — Nun enthält eine Narkosekammer während des Versuches 100 cc Flüssigkeit und 470 cc „Atmosphäre“. Die Flüssigkeit enthält dann $\frac{100}{470} \times 54$ oder 11.5 mal die Aethermenge der Atmosphäre.

Ich weise noch darauf hin, dass die 100 cc „50-prozentige“ Aetherlösung nicht mehr „50-prozentig“ ist, nachdem sich das Gleichgewicht in der Narkosekammer eingestellt hat. Eine bzw. „10-, 20-, 50-prozentige“ Aetherlösung ist dann nur noch $\frac{11.5}{12.5}$ mal bzw. „10-, 20-, 50-prozentig“, sodass alle derartige Werte der vorliegenden Arbeit eigentlich mit $\frac{11.5}{12.5}$ ist gleich 0.92 multipliziert werden müssen.

der Weij 1932, S. 401) verzichtet und die Transportgestelle ohne Hilfsmittel aufgebaut. Ausserdem wurden die oberen, meistens doppelt dicken (1.8 mm) Agarplättchen mit Wuchsstoff bis gleich vor dem Transport in der zu verwendenden Narkotikumatmosphäre aufbewahrt, damit sie möglichst aethergesättigt auf die Koleoptilzylinderchen hingestellt werden konnten.

Nach Beeindigung des Transportes soll das Narkotikum wieder aus den zu analysierenden Agarplättchen hinaus diffundieren, weil diese selbstverständlich nur narkotikumfrei auf ihrem Auxingehalt untersucht werden können. Auch deshalb ist auf die Verwendung eines sehr flüchtigen und schnell diffundierenden Narkotikums Wert zu legen.

Die Gründe, weshalb der Aether ein für meine Versuche so geeignetes Narkotikum ist, sind also folgende:

- a. Es ist flüchtig. (Nicht flüchtige Narkotika kommen hier nicht in Betracht).
- b. Es ist verhältnismässig gut wasserlöslich. Deshalb kann eine wässrige Lösung in einer Narkosekammer ein Narkotikumreservoir bilden.
- c. Verschieden starke Narkotikumatmosphären sind in allen erwünschten Konzentrationen leicht herzustellen und konstant zu erhalten.
- d. Aether diffundiert schnell, sowohl in die Teile eines Transportgestells hinein, als aus diesen Teilen hinaus, wenn es sich darin in gelöstem Zustand befindet.

Es ist vielleicht gut, dass ich hier den ganzen Gang eines Transportversuches unter Narkose noch einmal kurz skizziere. Ich gehe dann davon aus, dass

- a. die wuchsstoffhaltigen oberen Agarplättchen sich in den Narkosekammern in den erwünschten Narkotikumatmosphären befinden.
- b. die unteren wuchsstofffreien Agarplättchen auf einer kleinen Milchglassplatte im Avenakulturzimmer (von

konstanter Temperatur und Feuchtigkeit) liegen, wobei sich bis 4 Agarplättchen auf einer Milchglasplatte befinden.

Es werden nun in der üblichen Weise (Van der Weij 1932, S. 496 ff.) die Koleoptilzylinder geschnitten und zu jedesmal 12 auf die Agarplättchen hingestellt. Darauf werden die Milchglasplatten mit darauf befindlichen unteren Agarplättchen und Transportzylinderchen in das Zimmer des Thermostaten mit den Narkosekammern gebracht, dort zuerst mit den oberen, wuchsstoffhaltigen Agarplättchen versehen und dann in den Narkosekammern in den Thermostat hingestellt. Nach bestimmten, meistens untereinander verschiedenen Zeiten werden dann die unteren Plättchen von den oberen Plättchen und den Koleoptilzylinderchen befreit und gleich wieder in die Narkosekammer im Thermostat hingestellt. Wenn der Transport von allen Transportgestellen beendet ist, werden die sich noch immer auf den Milchglasplatten befindlichen unteren Agarplättchen in einen grösseren narkotikumfreien Raum gebracht und während der Nacht in diesem Raum im Kühlschrank aufbewahrt, nachdem sie mit einem Tropfen Alkohol desinfiziert worden sind. Am nächsten Tage folgt dann die Wuchsstoffanalyse in der üblichen Weise (van der Weij 1931). Während des ganzen Versuches werden die Koleoptilzylinderchen nur im orange-farbigem Licht behandelt.

Es sei noch darauf hingewiesen, dass man mit im Kühlschrank aufbewahrten zu analysierenden Agarplättchen sehr umsichtig umgehen muss. Sie sind ja fast immer mehr oder weniger eingetrocknet. Es ist selbstverständlich für eine genaue Analyse notwendig, dass sie ihr ursprüngliches Volum wieder einnehmen. Das ist dadurch möglich, dass man jedesmal einen kleinen Wassertropfen auf ein solches Agarplättchen bringt und es darauf umdreht. Die Praxis lehrt einem bald, wann das Agarplättchen wassergesättigt ist.

TEIL B. VERSUCHE.

Weil die in diesem Teil des IV. Abschnittes beschriebenen Versuche sonst schwer zu übersehen wären, so fange ich damit an, die Einteilung der Versuche und ihre Resultate schon jetzt zu erwähnen.

Der Hauptschluss, wozu die Versuche führen, lautet: *Die Polarität der Avenakoleoptile für den Wuchsstofftransport lässt sich durch eine vollkommen reversible Aethernarkose völlig aufheben.*

Die Versuche sind folgende:

§ 1. *Der Verlauf des Wuchsstofftransportes in verschieden starken Aetheratmosphären.*

Resultat: *Eine nicht vollständige Narkose beeinflusst die Geschwindigkeit des Wuchsstofftransportes nicht; seine Intensität dagegen nimmt bei zunehmender Aetherkonzentration ab.*

§ 2. *Gibt es eine Aetherkonzentration, bei welcher die Polarität des Wuchsstofftransportes verschwindet?*

Transportbestimmungen in verschieden starken Aetheratmosphären während einer einzigen Transportzeit, bei welchen von gleich dicken oberen und unteren Agarplättchen mit gleicher Wuchsstoffkonzentration ausgegangen und sowohl die Abnahme im oberen, als die Zunahme im unteren Agarplättchen bestimmt wird.

Resultat: *Bei einer bestimmten Narkotikumkonzentration, bei welcher die Koleoptilzylinder noch vollkommen turgeszent bleiben, verschwindet die Polarität des Wuchsstofftransportes mehr oder weniger plötzlich.*

§ 3. *Der nicht polare Auxintransport bei vollständiger Aethernarkose.*

Resultat: *Alle Polaritätserscheinungen sind hier verschwunden, denn:*

- a. *der Transport in normaler Richtung erfolgt nach dem Diffusionsschema. (Diffusion wie bei 0°).*
- b. *die relative Intensität des Wuchsstofftransportes in normaler*

- Richtung ist von der Auxinkonzentration unabhängig. (reine Diffusion! anders als bei 0°).*
- c. *Der normale und der inverse Transport haben genau den gleichen Wert.*
- d. *eine „40-prozentige“ Aetherkonzentration narkotisiert reversibel.*

Bestimmungen des Wuchsstofftransportes sowohl in normaler als in inverser Richtung vor, nach und während der Narkose beweisen, dass die von der Narkose in den Koleoptilzellen hervorgerufenen Aenderungen vorübergehend sind; m.a.W. dass diese Narkose vollkommen reversibel ist.

- § 4. *Die Werte für den Transport unter vollständiger Narkose sind auf Diffusion ausserhalb der Koleoptilzellen zurückzuführen.*

Aus dem Vergleich der Transportbestimmungen, welche in § 1, 2 und 3 beschrieben wurden, ist zu schliessen, dass die Transportwerte bei vollständiger Narkose, sowohl normal als invers, ebenso wie die Werte des inversen nicht narkotisierten Transportes der Diffusion im interzellularen und anhaftenden Wasser (also der Diffusion ausserhalb der lebenden Zellsubstanz!) zugeschrieben werden muss.

- § 1. *Verlauf des Wuchsstofftransportes in verschieden starken Aetheratmosphären.*

Die in diesem Paragraphen beschriebenen Versuche sind mit den Transportversuchen bei verschiedener Temperaturen von meiner Arbeit von 1932 (Abschn. VII, S. 464 ff.) vergleichbar.

Bei verschiedenem Narkosegrad, z.B. 0, 10, 20, 30 % Aether (d.h. also: am Boden einer Narkosekammer befand sich 100 cc einer Aetherlösung von einer Konzentration gleich bzw. 0, 10, 20, 30 % einer gesättigten wässrigen Aetherlösung) wurde der Wuchsstofftransport nach je 4 verschiedenen Zeiten für jeden Narkosegrad bestimmt.

Abb. 5 zeigt das Ergebnis von zwei solchen Versuchen

(29 und 31). Ausgangskonzentration und Zylinderlänge sind in der Abbildung angegeben. Die Ordinate der Abb. 5A und 5B stellen die Transportwerte nach verschiedenen Zeiten (Abszisse) dar. (Für den Masstab des Transportes siehe Van der Weij 1932 S. 425). Die experimentellen

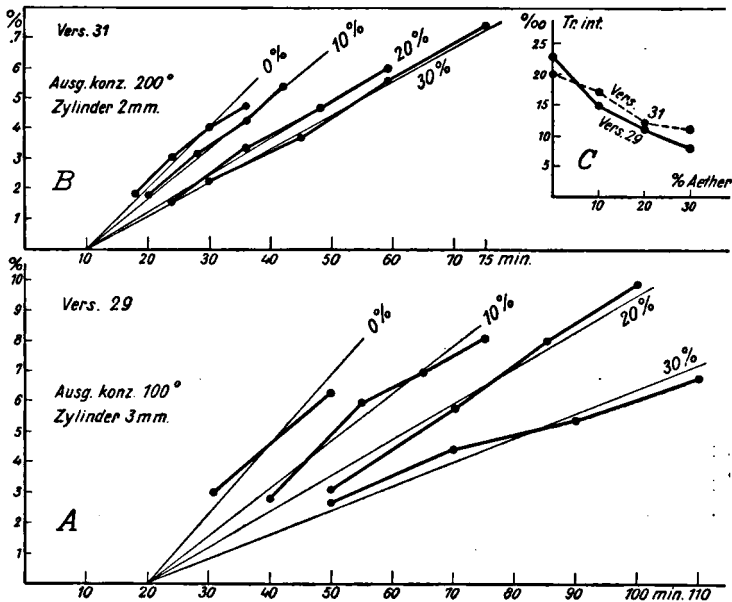


Abb. 5A und B. Transport in verschieden starker Aetheratmosphäre. Die Länge der Koleoptilzylinderchen, die Ausgangskonzentration des Auxins, und die zu den verschiedenen Kurven gehörigen Aetherkonzentrationen sind in den Abb. angegeben.

Ordinate: Transport nach verschiedener Zeit (Abszisse).

Abb. 5C. Transportintensität (Ordinate) in Abhängigkeit von der Aetherkonzentration der in A und B dargestellten Versuche.

Werte, welche zu einer bestimmten Narkotikumkonzentration gehören, sind durch dick ausgezogene Linien verbunden worden. Bei jeder Narkotikumkonzentration habe ich ausserdem die m.E. wahrscheinlich geltende Kurve dünn ausgezogen eingezeichnet.

Man sieht, dass alle diese wahrscheinlich geltenden Kurven in einem Punkt der Abszisse zusammentreffen, genau so wie die Kurven auf S. 468 und S. 470 meiner Arbeit von 1932, welche für den Transport bei verschiedenen Temperaturen gelten. Ich kann im vorliegenden Falle nur wiederholen, was ich schon damals bezüglich der damaligen Kurven gesagt habe: der Schluss, dass alle Kurven eines Versuches in den einen Punkt der Abszisse zusammentreffen, ist nicht *absolut* zwingend. Wenn aber die Sachlage wirklich so ist, wie sie von den „wahrscheinlich“ geltenden Kurven dargestellt wird, so kann sie durch das Experiment nicht besser bestätigt werden als eben in unserem Falle, sodass es mir durchaus berechtigt vorkommt, hier von einem „Beweis“ zu reden.¹⁾

¹⁾ Du Buy und Nuernbergk (1932) werden durch den Kurvenverlauf meiner vorigen Arbeit (1932) nicht von der Konstanz der Geschwindigkeit des Wuchsstofftransportes bei verschiedenen Temperaturen überzeugt. Das ist natürlich ihre Sache und darauf brauche ich hier nicht zu antworten. Anders wird es aber, wenn sie die von mir festgestellte Unabhängigkeit der Transportgeschwindigkeit von der Ausgangskonzentration einfach leugnen und dabei so weit gehen, dass sie, indem sie sich auf meine Versuchsergebnisse „gründen“, zu entgegengesetzten Schlüssen kommen. Sie sagen nämlich auf Seite 507: „Die Transportgeschwindigkeit ändert sich ausserdem noch innerhalb gewisser Grenzen mit der Konzentration“. Sie schliessen dann, dass in bestimmten Fällen bei verschiedener Ausgangskonzentration „die relative Transportintensität die gleiche ist und sich mit der Konzentration nicht ändert“, während „bei höherer Konzentration die Transportgeschwindigkeit zunimmt“.

Wie diese Autoren, die meine auf vier Versuchen mit insgesamt 18 Kurven und 64 Bestimmungen gegründeten Schlüsse in Abrede stellen, auf einzelne dieser 64 Bestimmungen von nur zwei der vier Versuche, welche Bestimmungen sie ausserdem noch aus ihrem Zusammenhang reissen, ohne jeden Grund und ohne mit der Genauigkeit der Transportanalyse Rechnung zu halten, zu den oben erwähnten entgegengesetzten „Schlüssen“ kommen, welche von du Buy (1933, S. 824) ohne weiteres übernommen werden, ist mir nicht verständlich.

Weil der Schnittpunkt der „wahrscheinlichen“ Transportkurven mit der Abszisse die Geschwindigkeit des Transportes bestimmt, so können wir mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit schliessen, dass bis zu einer Aetherkonzentration von 30 % hin die Geschwindigkeit des Wuchsstofftransportes durch Aethernarkose nicht beeinträchtigt wird.

Die Intensität des Auxintransportes (also die Zunahme der Wuchsstoffkonzentration des unteren Agarplättchens pro Minute, ausgedrückt als Tausendstel der am Versuchsbeginn vorhandenen Auxinkonzentration des oberen Plättchens) ist dagegen stark von der Narkotikumkonzentration abhängig. Ich habe die Werte für die Transportintensität bei den verschiedenen Aetherkonzentrationen der beiden Versuche 29 und 31 in der Abbildung 5C dargestellt. Abszisse: Aetherkonzentration. Ordinate: Transportintensität.

Der zweite Schluss, der aus diesen Versuchen gezogen werden kann, lautet also: Die Intensität des Wuchsstofftransportes nimmt bei zunehmender Narkotikumkonzentration ab, allerdings bis zu einer Aetherkonzentration von 30 % hin.

Der Wuchsstofftransport wird also von einer zunehmenden Aetherkonzentration im gleichen Sinne beeinflusst, wie durch zunehmende Temperaturerniedrigung, wenn man z.B. von dem Transport bei 23° ausgeht.

Der Einfluss von sehr geringer Aetherkonzentration auf den Auxintransport ist hier nicht studiert worden. Es ist möglich, dass der Wuchsstofftransport, genau so wie andere Lebenserscheinungen, von sehr geringen Konzentrationen gerade stimuliert wird. Für derartig geringe Konzentrationen gelten die hier gezogenen Schlüsse natürlich nicht.

§ 2. *Gibt es eine Aetherkonzentration, bei welcher die Polarität des Wuchsstofftransportes verschwindet?*

Den in diesem Paragraphen beschriebenen Versuchen liegen folgende Erwägungen zu Grunde.

Gehe ich von einem Transportgestell mit vollkommen gleichen oberen und unteren Agarplättchen aus, welche die gleiche Auxinkonzentration besitzen, so nimmt während des Versuches diese Wuchsstoffkonzentration oben ab, unten zu. Bei zunehmendem Narkotikumgehalt der Atmosphäre wird diese Ab-, bzw. Zunahme in einer bestimmten Zeit geringer. Es fragt sich nun, ob eine derartige Narkotikumatmosphäre zu finden ist, in der diese Ab-, bzw. Zunahme gleich 0 ist und ausserdem die Pflanzenzylinder am Ende des Versuches noch vollkommen turgeszent sind. Wenn das gelingen würde, und wenn ausserdem gezeigt werden könnte, dass die in dieser Weise wegnarkotisierte Polarität für den Wuchsstofftransport nach der Narkose zurückkehren würde, so wäre damit eindeutig gezeigt, dass die Polarität an der lebenden Pflanzenzelle gebunden ist.

Die diesbezüglichen Versuche wurden nun in der Weise ausgeführt, dass gleichzeitig 7 vollkommen gleiche Transportgestelle sich gleich lang in 7 verschiedenen Aetheratmosphären befanden. Die Ausgangskonzentration war dabei immer gering (höchstens 9.2°), damit nach Beendigung des Transportes die Wuchsstoffanalyse direkt, (d.h. ohne vorhergehende Herabsetzung der Wuchsstoffkonzentration der zu analysierenden Plättchen) erfolgen konnte. Um den Verbrauch des Auxins möglichst gering zu halten, wurde hier mit 1 mm langen Transportzylinderchen gearbeitet, welche (wie übrigens immer in den in dieser Arbeit beschriebenen Versuchen) aus nicht zuvor dekapitierten Koleoptilen geschnitten wurden.

Die Versuchsergebnisse findet man in den drei graphischen Darstellungen von Abb. 6. Die Ordinate geben die Auxinkonzentration des oberen (gestrichelt) und des unteren (ausgezogen) Agarplättchens nach Beendigung des Trans-

portes in verschieden starken Narkotikumkonzentrationen (Abszisse) an. Diese Auxinkonzentrationen sind als Prozentsatz der Ausgangskonzentration (100) angegeben worden. Diese 100-Linie findet man als dünn ausgezogene horizontale Linie in jeder Darstellung. Ausserdem ist die Summe der Ausgangskonzentrationen „oben und unten“ als dünn ausgezogene 200-Linie neben der Summe der Endkonzentrationen als —.—.Kurve dargestellt worden. Wird überhaupt kein Wuchsstoff während des Transportes verbraucht, so ist die Summe „oben und unten“ am Versuchsende also 200; gibt es wohl einen Wuchsstoffverbrauch, so ist diese Zahl geringer. Enthalten die Koleoptilzylinderchen dagegen am Versuchsbeginn sozusagen einen Ueberschuss an Auxin, so kann die Summe am Ende sogar grösser als 200 sein.

Transportdauer und Ausgangskonzentration sind bei jedem Versuch angegeben worden.

Es findet sich in jeder Darstellung schliesslich noch ein Kreuz am unteren Ende einer gestrichelten vertikalen Linie. Damit ist die narkotische Grenzkonzentration angegeben; also diejenige Aetherkonzentration, welche die Koleoptilzylinderchen eben noch aushalten können.

Man sieht, dass die Grenze immer zwischen zwei Aetherkonzentrationen liegt, bei denen Bestimmungen ausgeführt wurden. Bei der höheren Aetherkonzentration waren die Zylinderchen am Ende des Transportes nicht mehr vollkommen turgeszent, bei der niedrigeren dagegen noch wohl.

Betrachten wir zuerst Versuch 37. Hier finden wir einen beträchtlichen Auxinverbrauch; in aetherfreier Atmosphäre konnte im oberen Plättchen sogar kein Wuchsstoff mehr nachgewiesen werden, die Auxinkonzentration unten hat sich hier nur um 26 % erhöht. Ein Verbrauch also von 74 %. Die nächste Bestimmung ist bei 30 % Aether ausgeführt worden. Es ist zu erwarten, dass ein stärker narkotisierter Koleoptilzylinder weniger verbraucht. Das

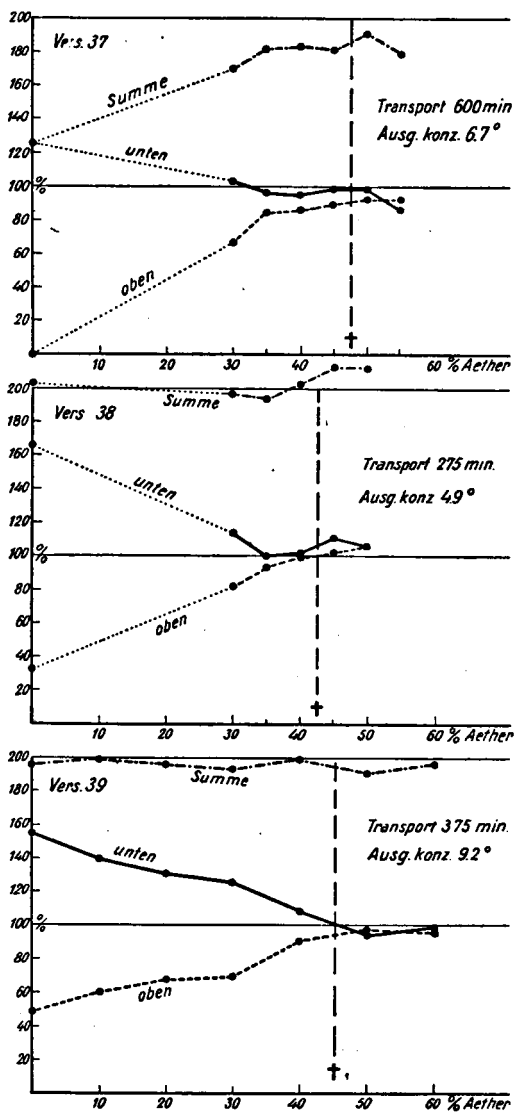


Abb. 6. Drei Transportversuche, in welchen von derselben Auxinkonzentration gleicher oberen und unteren Agarplättchen ausgegangen wurde. Zylinderchen 1 mm. Transportzeit und Ausgangskonzentration sind bei jedem Versuch angegeben. Ordinate: Auxinkonzentration der unteren und der oberen Plättchen und deren Summe als Prozentsatz der Ausgangskonzentration nach gleich langem Transport in verschieden starker Aetheratmosphäre (Abszisse).

finden wir hier tatsächlich. Bei den nächsthöheren Aetherkonzentrationen ist der Verbrauch noch geringer.

Besonders interessant ist die Divergenz der Kurven für „oben“ und „unten“ von 35 % Aether an nach links, neben dem parallelen Verlauf dieser beiden Kurven von 35 % Aether an nach rechts. In den letzten Fällen ist kein reeller Unterschied zwischen den Werten für „oben“ und „unten“ mehr da. Die Polarität des Wuchsstofftransportes ist hier also praktisch verschwunden. Die Unterschiede zwischen „oben“ und „unten“, insofern man sie noch anerkennen will (es sind ja unterhalb der Grenzkonzentration *alle* Werte für „unten“ grösser als die für „oben“) dürfen wohl dem Transport in den ersten Minuten zugeschrieben werden, also bevor die Koleoptilzylinder ihren endgültigen Narkosegrad in der Narkosekammer erreicht haben. Dass die Summe von „oben“ und „unten“ hier nirgends 200 ist, ist vielleicht den Versuchsfehler bei der Bestimmung der Ausgangskonzentration zuzuschreiben. An und für sich beeinträchtigt das das wesentliche Resultat des Versuches aber nicht.

In Versuch 38 ist von einem Auxinverbrauch kaum die Rede; bei 45 und 50 % Aether, wo die Zylinder am Versuchsende tot waren, ist sogar eine geringe Steigerung der Summe von „oben“ und „unten“ bis 213 vorhanden, welche die Fehlergrenze der Wuchsstoffanalysen aber nicht überschreitet. Möglich ist es natürlich, dass etwas vom anfangs in den Koleoptilzylinderchen vorhandenen Wuchsstoff in die Agarplättchen übergegangen ist.

Im Wesen stimmt Versuch 38 also vollkommen mit Versuch 37 überein; bei 30 % Aether noch eine deutliche Polarität, welche dann von 35 % an verschwindet. Nur die narkotische Grenzkonzentration liegt hier etwas tiefer.

Am schönsten ist wohl Versuch 39, wo das ganze Narkosegebiet bis 60 % Aether untersucht worden ist. Hier finden wir die Summe von „oben“ und „unten“

praktisch überall gleich 200. Und was oben verschwunden ist, findet man unten fast völlig zurück. Eine deutliche Polarität besteht hier noch bei 30 % Aether, aber auch bei 40 % ist davon noch etwas übrig. Letzteres ist vielleicht dem Transport in den ersten Minuten zuzuschreiben. Überhalb der narkotischen Grenzkonzentration sind die Werte für „oben“ und „unten“ vollkommen gleich.

Ich will noch auf den deutlichen Knick hinweisen, welchen alle Kurven zwischen 30 % und 35 oder 40 % Aether aufweisen. Eben dieser Knick deutet sehr deutlich auf ein mehr oder weniger plötzliches Verschwinden der Polarität oberhalb einer bestimmten Narkotikumkonzentration hin.

Das wird durch die Versuche des nächsten Paragraphen eindeutig bewiesen, Ausserdem wird dort gezeigt, dass es sich hier um eine vollkommen reversible Narkose handelt.

§ 3. *Der nicht polare Auxintransport (Diffusion) bei vollständiger Narkose in einer „40-prozentigen“ Aetheratmosphäre.*

Aus den in Abb. 6 dargestellten Versuchen ist zu entnehmen, dass ein vollständiges Verschwinden der Polarität des Wuchsstofftransportes in einer 40-prozentigen Aetheratmosphäre zu erwarten ist. Hier wäre also ein grosser Unterschied mit dem Wuchsstofftransport bei 0° vorhanden, welche zwar nach dem Fick'schen Diffusionsgesetz erfolgt (die Intensität des Transportes ist der Länge der verwendeten Koleoptilzylinderchen umgekehrt proportional. (Vergl. Van der Weij 1932, S. 433)), aber dennoch rein polar ist. (Während in normaler Richtung sogar ein Transport vom Orte einer niederen zu dem einer höheren Auxinkonzentration möglich ist, (S. 452, Vers. 169), so findet gar kein oder höchstens nur ein ganz geringer Transport in inverser Richtung statt. (S. 449, Abb. 18)). Diese auch bei 0° vorhandene Polarität kommt schliesslich noch darin zum Ausdruck, dass die *relative* Transportinten-

sität nicht von der Ausgangskonzentration unabhängig ist (wie bei einer rein physikalischen Diffusion!), sondern mit steigender Ausgangskonzentration abnimmt. (S. 462, Abb. 20).

Ich habe nun ausser den im vorigen Paragraphen erwähnten Versuchen das vollständige Verschwinden *aller* Polaritätserscheinungen in einer 40-prozentigen Aetheratmosphäre bei einer Temperatur von 23° direkt nachweisen können, und zwar:

- a. Der Wuchsstofftransport in normaler Richtung erfolgt nach dem Diffusionsschema. (Diffusion! wie bei 0°).
- b. Die relative Intensität des Wuchsstofftransportes ist unabhängig von der Auxinkonzentration. (reine Diffusion! anders als die „polare Diffusion“ bei 0°).
- c. Der normale und der inverse Transport haben genau den gleichen Wert. (reine Diffusion! anders als die „polare Diffusion“ bei 0°).

Schliesslich habe ich nachweisen können:

- d. Die „40-prozentige“ Aetheratmosphäre narkotisiert reversibel.

- a. Der Wuchsstofftransport in normaler Richtung erfolgt nach dem Diffusionsschema.

In dem hier zu erwähnenden Versuch benutzte ich Koleoptilzylinder von bzw. 1, 2 und 3 mm und wählte dabei die Transportzeiten im Verhältniss 1 : 2 : 3. Nach dem Fick'schen Gesetz ist nämlich bei Verwendung von 1 mm langen Zylinderchen nach einer Zeit a der gleiche Transportwert zu erwarten wie bei Verwendung von 2 mm langen Zylinderchen nach einer Zeit $2a$, von 3 mm langen Zylindern nach einer Zeit $3a$, usw. Die zu vergleichenden Transportwerte stehen in der nächsten Tabelle in einer vertikalen Reihe, deren untere Zahl den Mittelwert aus den drei zusammengehörigen Bestimmungen darstellt.

Versuch 20. Transport in normaler Richtung in 40-prozentiger Aetheratmosphäre. Durch bzw. 1, 2 und 3 mm lange Koleoptilzylinder wurde der Transport nach Transportzeiten von bzw. a , $2a$ und $3a$ Minuten bestimmt. Hierbei hatte a verschiedene Werte. Ausgangskonzentration 400° .

a . in Minuten	19	26	33	40
Zylinder 1 mm. Transport a Min.	1.3	2.45	3.2	—
„ 2 „ „ $2a$ „	1.25	2.4	3.75	—
„ 3 „ „ $3a$ „	1.25	2.25	3.35	4.5
Mittelwerte.....	1.27	2.37	3.43	—

Die Versuchsergebnisse beweisen also vollkommen eindeutig einen Transport nach dem Fick'schen Gesetz. Der Transport verläuft hier also in dieser Hinsicht dem nicht narkotisierten bei 0° ähnlich.

b. Die relative Intensität des Wuchsstofftransportes ist unabhängig von der Auxinkonzentration.

Ich bin in dem desbezüglichen Versuch von Wuchsstoffkonzentrationen im Verhältnis 1 : 2 : 4 ausgegangen und habe bei jeder Konzentration während 40, 55, 70, 85 und 100 Minuten transportieren lassen. Die Endkonzentrationen in den unteren Plättchen in welchen Auxin von der Konzentration „2“ transportiert war, wurden vor der Analyse auf $\frac{1}{2}$, diejenigen von der Konzentration „4“ auf $\frac{1}{4}$ herabgesetzt.

Die Ergebnisse dieses Versuches findet man in der nächsten Tabelle. In horizontalen Reihen stehen die relativen Transportwerte, welche zu der gleichen Transportzeit gehören, nebeneinander. Die Übereinstimmung zwischen diesen Zahlen ist so gross, dass ich es für überflüssig gehalten habe, hier den mittleren Fehler anzugeben.

Versuch 40. Transport von Auxin in der Konzentration von 80, 160 und 320° in 40-prozentiger Aetheratmosphäre. Koleoptilzylinderchen 2 mm.

Transportzeit	Ausgangskonzentration		
	80°	160°	320°
40 Minuten	4.1 %	4.0 %	4.1 %
55 "	5.5 %	5.5 %	5.7 %
70 "	7.0 %	6.8 %	6.8 %
85 "	8.1 %	8.1 %	8.0 %
100 "	10.1 %	9.9 %	9.8 %

Mit diesem Versuch ist also bewiesen, dass in 40-prozentiger Aetheratmosphäre die *relative* Intensität des Wuchsstofftransportes unabhängig von der Auxinkonzentration ist; oder m.a.w. die absoluten Transportwerte sind der Ausgangskonzentration proportional.

Auch in dieser Hinsicht scheint der Wuchsstofftransport in 40-prozentiger Aetheratmosphäre also eine vollkommen physikalische Diffusion zu sein und steht er dem Transport bei 0°, welche man eine „polare Diffusion“ nennen kann, gewissermassen gegenüber.

c. Der normale und der inverse Transport haben genau den gleichen Wert.

Ich will hier zunächst Versuch 50 besprechen, dessen Ergebnisse man in der nächsten Tabelle findet. Es wurde hier *normal und invers* sowohl mit 1 mm langen Zylinderchen während 20, 30, 40 und 50 Minuten als mit 2 mm langen Zylinderchen während doppelt so grossen Zeiten (40, 60, 80 und 100 Minuten) transportiert. Im Falle einer reinen Diffusion, wo also die Polarität vollkommen verschwunden ist, wird man nach einer Transportzeit *a* bei Verwendung von 1 mm langen Zylinderchen *sowohl für den normalen als für den inversen Transport* die gleichen Transportwerte finden wie bei Verwendung von 2 mm

langen Zylinderchen nach einer Transportzeit $2a$. Das finden wir hier tatsächlich. Alle vier zu vergleichenden Werte, welche sich in der Tabelle in einer horizontalen Reihe befinden, sind praktisch gleich. Die Tabelle braucht keine weitere Erklärung.

Versuch 50. Transport in normaler und in inverser Richtung in 40-prozentiger Aetheratmosphäre. Zylinder von 1 und 2 mm. Ausgangskonzentration 80° .

Transport- zeit	1 mm		2 mm		Transport- zeit
	Normal	Invers	Normal	Invers	
20 Min.	3.7 ± 0.7	3.6 ± 0.9	3.6 ± 0.5	2.9 ± 0.9	40 Min.
30 „	5.5 ± 0.8	5.1 ± 0.7	5.0 ± 0.2	4.6 ± 0.5	60 „
40 „	7.9 ± 1.0	7.4 ± 0.6	7.5 ± 0.6	7.6 ± 0.6	80 „
50 „	9.3 ± 0.7	9.6 ± 1.0	9.5 ± 0.7	9.2 ± 0.9	100 „

In diesem Versuch ist also die Polarität der Koleoptilzellen bezüglich des Wuchsstofftransportes vollkommen verschwunden. Später wird bewiesen, dass es sich hier um eine reversible Narkose handelt.

Es sei noch einmal darauf hingewiesen, dass wir es hier also mit einer nicht polaren Diffusion zu tun haben, im Gegensatz zu der „polaren“ Diffusion bei 0° . Es fragt sich nun, ob es vielleicht ein Narkosestadium gibt, in welchem der Wuchsstofftransport nach den gleichen Gesetzen verläuft wie der nicht narkotisierte Transport bei 0° . Um diese Frage zu lösen, habe ich Transportbestimmungen in 30-prozentiger Aetheratmosphäre zum Teil neben Bestimmungen in 40-prozentiger Aetheratmosphäre ausgeführt. Die Aetherkonzentration von 30 % wurde deshalb gewählt, weil bei dieser Konzentration in den in Abb. 6 dargestellten Versuchen noch immer eine deutliche Polarität da ist.

Ich will in diesem Zusammenhang noch bemerken, dass die Grenzkonzentrationen für das Verschwinden der Pola-

rität und für das Leben der Koleoptilzellen überhaupt in den verschiedenen Versuchen nicht ganz gleich sind. Man könnte diesbezüglich von dem physiologischen Zustand sprechen, welcher sich z.B. beim Aelterwerden der Koleoptilen stark ändert und im Verhalten der Koleoptilzellen den verschiedensten Einflüssen gegenüber zum Ausdruck kommt. Man vergleiche u.a. Du Buy 1933, S. 826 und 842.

Betrachten wir jetzt die in der nächsten Tabelle festgelegten Ergebnisse von Versuch 51. Hier ist der Transport in normaler Richtung durch 1 und 2 mm lange Zylinderchen in einer 30 und in einer 40-prozentigen Aetheratmosphäre untersucht worden. In einer horizontalen Reihe findet man hier die zu vergleichenden Werte: „1 mm, Zeit a, 30 % Aether“, „1 mm, Zeit a, 40 % Aether“, „2 mm, Zeit 2a, 30 % Aether“ und „2 mm, Zeit 2a, 40 % Aether“ nebeneinander.

Versuch 51. Transport in normaler Richtung in 30- und in 40-prozentiger Aetheratmosphäre. Zylinderchen 1 und 2 mm. Ausgangskonzentration 90°.

Transport-zeit	1 mm		2 mm		Transport-zeit
	30 %	40 %	30 %	40 %	
25 Min.	4.3 ± 0.7	3.4 ± 0.6	4.9 ± 0.8	3.6 ± 0.4	50 Min.
35 „	7.7 ± 0.6	7.0 ± 0.9	7.8 ± 0.7	6.5 ± 0.5	70 „
45 „	10.7 ± 0.7	11.5 ± 1.1	12.1 ± 0.7	10.7 ± 0.9	90 „

Die Unterschiede zwischen den in einer horizontalen Reihe befindlichen Werten liegen nicht ausserhalb der Fehlergrenzen. Es scheint hier die Polarität des Wuchsstofftransportes also schon bei einer 30-prozentigen Aetherkonzentration fast völlig verschwunden zu sein.

Ein geringer Unterschied zwischen dem Transport in 30-prozentiger und in 40-prozentiger Aetheratmosphäre finden wir dagegen in dem in der nächsten Tabelle festge-

legten Versuch 55. Man findet hier in einer horizontalen Reihe die für eine bestimmte Transportzeit gültigen Werte für 30 % Aether, normal und invers, und diejenigen für 40 % Aether, ebenfalls normal und invers nebeneinander.

Versuch 55. Transport in 30-prozentiger und in 40-prozentiger Aetheratmosphäre in normaler und in inverser Richtung. Zylinder 2 mm. Ausgangskonzentration 100°.

Transportzeit	30 % Aether		40 % Aether	
	Normal	Invers	Normal	Invers
50 Minuten	4.2 ± 0.5	3.9 ± 0.5	4.1 ± 0.5	3.7 ± 0.4
70 „	6.0 ± 0.8	5.5 ± 0.4	5.6 ± 0.5	5.7 ± 0.7
90 „	10.0 ± 0.8	8.3 ± 0.9	8.7 ± 0.9	8.5 ± 0.8

Es sind hier die Transportwerte im ersten Spalt alle grösser als die damit zu vergleichenden Werte in den drei anderen Spalten, welche untereinander gleich sind. Zwar gehen diese Unterschiede nicht über die mittleren Fehler hinaus, allein die Tatsache, dass alle Transportwerte im ersten Spalt grösser als sämtliche damit zu vergleichenden Werte in den drei anderen Spalten sind, berechtigt, diese Unterschiede als reell zu betrachten. Ausserhalb des in den drei letzten Spalten vorhandenen Transportes, das wohl einer rein physikalischen Diffusion zugeschrieben werden muss, scheint also der im ersten Spalt dargestellte Transport zum Teil auf einem anderen Transportmechanismus zu beruhen. Wahrscheinlich spielt der „normale“ Transport nach dem Strömungsschema, (vergl. van der Weij 1932) der in diesem Falle noch nicht ganz „wegnarkotisiert“ sein wird, hier noch eine gewisse Rolle.

Versuch 53 ist nur in einer 30-prozentigen Aetheratmosphäre ausgeführt worden. Es wurde während bzw. 30, 45 und 60 Minuten durch 1 mm lange Koleoptilzylinderchen, und während 60, 90 und 120 Minuten durch 2 mm. lange Zylinderchen normal und invers transportiert.

Versuch 53. Transport in normaler und inverser Richtung in 30-prozentiger Aetheratmosphäre. Zylinder von 1 und 2 mm. Ausgangskonzentration 100°.

Transport-zeit	1 mm		2 mm		Transport-zeit
	Normal	Invers	Normal	Invers	
30 Min.	4.2 ± 0.7	4.5 ± 0.6	4.6 ± 0.5	4.3 ± 0.7	60 Min.
45 „	10.1 ± 0.5	7.4 ± 0.4	12.0 ± 0.5	7.8 ± 0.8	90 „
60 „	—	9.6 ± 1.0	—	9.4 ± 0.8	120 „

Zu diesem Versuch ist Folgendes zu bemerken Erstens ist der 90 Minuten-Wert für „2 mm, normal“ wesentlich grösser als der damit zu vergleichende Wert für „1 mm, normal“. Das weist darauf hin, dass hier der Transport nach dem Strömungsschema noch eine gewisse Rolle spielt. Damit in Übereinstimmung ist die Tatsache, dass die Werte des inversen Transportes deutlich gegen diejenigen des Transportes in normaler Richtung zurückstehen. Die zu vergleichenden Werte des inversen Transportes durch 1 und durch 2 mm lange Koleoptilzylinderchen sind gleich gross; der inverse Transport beruht also auf Diffusion. Es kommt mir wahrscheinlich vor, dass diese Diffusion hier beim normalen und beim inversen Transport eine gleich grosse Rolle spielt; und dass beim Transport in normaler Richtung der Strömungstransport noch dazu kommt, welcher bei Verwendung von 2 mm langen Koleoptilzylinderchen eine relativ grössere Bedeutung als bei Verwendung von 1 mm langen Zylinderchen hat. Ich komme darauf noch zurück. (S. 853 ff.).

Wir können aus den letzten drei Versuchen schliessen, dass der Wuchsstofftransport unter Aethernarkose in keinem Stadium nach den gleichen Gesetzen wie der nicht narkotisierte Transport bei 0° erfolgt, also sozusagen niemals eine „polare Diffusion“ ist.

d. Die „40-prozentige“ Aetheratmosphäre narkotisiert reversibel!

In den hier zu erwähnenden Versuchen zeigt sich die vollkommene Reversibilität der Narkose infolge einer 40-prozentigen Aetheratmosphäre.

Bei diesen Versuchen, welche also die Frage beantworten, inwieferne die verwendete Narkose reversibel ist, war auf einige Einzelheiten zu achten, ohne welche man nicht zu vollkommen vergleichbaren Werten kommt. So braucht es z.B. einige Zeit, um ein Koleoptilzylinderchen, das narkotisiert war, aetherfrei zu erhalten. Eine andere Schwierigkeit ist dass die Zylinderchen weder während, noch nach der Narkose eintrocknen dürfen. Sie wurden deshalb während der Zeit, in der sie nicht transportierten, auf feuchtem Filtrierpapier aufbewahrt. Es versteht sich auch, dass ein frisch aus einer Koleoptile geschnittenes Zylinderchen nicht ohne weiteres mit einem Koleoptilzylinderchen vergleichbar ist, welches zuerst während einer Stunde in einer Narkotikumatmosphäre auf feuchtem Filtrierpapier gestanden und darauf wiederum während einer Stunde in einer narkotikumfreien Atmosphäre auf anderem, frischem feuchtem Filtrierpapier verweilt hat.

Die Transportwerte von *vor*, *während*, und *nach der Narkose* transportierenden Zylinderchen sind am besten nach der folgenden Vorbehandlung vergleichbar.

Vor der Narkose. Die frisch geschnittenen Koleoptilzylinderchen werden zuerst während 1 Stunde auf feuchtem Filtrierpapier aufbewahrt. Erst darauf werden sie für den Transport verwendet.

Während der Narkose. Die frisch geschnittenen Zylinderchen stehen zuerst während 1 Stunde auf feuchtem Filtrierpapier. Darauf werden sie für den Transport in der Aetheratmosphäre benutzt.

Nach der Narkose. Die frisch geschnittenen Zylinderchen werden gleich während 1 Stunde auf feuchtem Filtrierpapier narkotisiert. Darauf werden sie während 1 Stunde in aetherfreier Atmosphäre auf frischem feuchtem Filtrierpapier aufbewahrt. Erst dann werden sie für den Transport verwendet.

Für alle Fälle gilt, dass die Zylinderchen gleich vor dem Transport sorgfältig an der Ober- und an der Unterseite getrocknet werden müssen, damit die Diffusion durch anhängendes Wasser möglichst gering bleibt. Ich komme darauf noch zurück.

In den letzten zwei (54 und 57) der hier zu erwähnenden drei Versuche wurde dieser Weg ganz gefolgt. Es wurde dabei also kein Koleoptilzylinderchen mehr als einmal verwendet.

Im ersten Versuch (52) wurde der Transport *während* und *nach der Narkose* mit den gleichen Zylinderchen bestimmt. Die Transportbestimmungen *vor* und *während der Narkose* wurden hier mit frisch geschnittenen Zylinderchen ausgeführt; diejenigen Zylinderchen, welche unter Narkose transportiert hatten wurden dann während 1 Stunde auf feuchtem Filtrierpapier in aetherfreier Atmosphäre aufbewahrt und darauf für den Transport *nach der Narkose* verwendet. Die Werte von *vor* und *nach der Narkose* sind in diesem Falle also nicht so *vollkommen* vergleichbar, wie bei Verwendung von in der oben beschriebenen Weise behandelten Zylinderchen. Hier wurden ja die Zylinderchen von „*vor der Narkose*“ gleich nach ihrem „Entstehen“ verwendet, während diejenigen von „*nach der Narkose*“ zwischen ihrem „Entstehen“ und ihrer Verwendung schon allerhand „erlebt“ hatten. Dagegen aber ist dieser Versuch deshalb wichtig, weil hier der „normale“ Transport noch einmal mit denselben Zylinderchen bestimmt wurde, welche schon unter Narkose transportiert hatten.

Die Ergebnisse von Versuch 52 sind in der oberen Darstellung von Abbildung 7 in der üblichen Weise wieder-

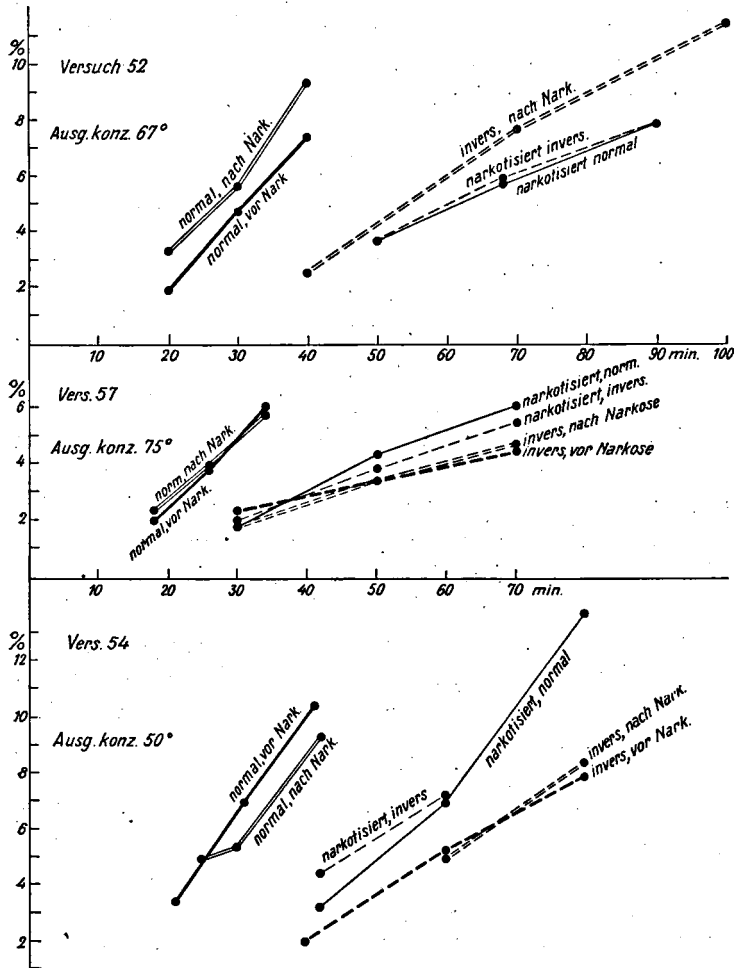


Abb. 7. Transport in normaler und in inverser Richtung durch 2 mm lange Koleoptilzylinderchen: vor, während und nach der Narkotisierung in einer „40-prozentigen“ Aetheratmosphäre. Ordinate: Transport nach verschiedener Zeit (Abszisse).

gegeben worden, also: Ordinate: *Transport*; Abszisse *Zeit*. In diesem Versuch wurde der Transport bestimmt: „*vor der Narkose, normal*“, „*narkotisiert, normal*“ und „*narkotisiert, invers*“, „*nach der Narkose, normal*“ und „*nach der Narkose, invers*“. Es fehlt hier also leider die Bestimmung: „*vor der Narkose, invers*“. Die Werte des normalen Transportes sind immer ausgezogen, die Werte des inversen Transportes gestrichelt dargestellt.

Wir sehen, dass die Narkose auch hier die Polarität vollkommen aufgehoben hat, denn die Werte für *narkotisiert, normal*“ und „*narkotisiert, invers*“ sind genau gleich. Die Werte für „*normal, vor*“ und „*normal, nach der Narkose*“ sind nur wenig verschieden. Eine vollkommene Uebereinstimmung ist hier, wie gesagt, nicht zu erwarten. Schliesslich sei bemerkt, dass die Werte für „*invers, nach Narkose*“ ziemlich gross sind, und dass der Unterschied zwischen diesen Werten und denjenigen für „*narkotisiert, normal*“ und „*narkotisiert, invers*“ verhältnismässig gering ist. Ich komme darauf im nächsten Paragraphen zurück.

Die Versuche 57 und 54 (Abbildung 7) wurden also derart vorgenommen, dass die Transportwerte möglichst vergleichbar sind. Die Transportzylinderchen wurden hierbei nur einmal benutzt. Hier sind alle 6 Transportmöglichkeiten nebeneinander untersucht worden. In beiden Versuchen sind die Werte für „*normal, vor*“ und „*normal, nach Narkose*“ praktisch gleich. Das gilt auch für „*invers, vor*“ und „*invers, nach Narkose*“. Auch hier zeigen die praktisch gleichen Werte für „*narkotisiert, normal*“ und „*narkotisiert, invers*“ das vollständige Verschwinden der Polarität während der Narkose.

Diese Versuche beweisen also eindeutig, dass die durch die verwendete Aethernarkose hervorgerufenen Aenderungen der Koleoptilzellen in Bezug auf ihr Wuchsstofftransportvermögen vollkommen reversibel sind, dass die Koleoptilzellen in dieser

Hinsicht also nicht durch diese Narkose geschadet werden.

§ 4. *Die Werte für den Transport unter vollständiger Narkose sind auf Diffusion ausserhalb der Koleoptilzylinderchen zurückzuführen.*

Vergleichen wir in Abbildung 7 die Werte für den *inversen Transport vor*, für den *inversen Transport nach der Narkose* und die Werte für den *normalen und den inversen narkotisierten Transport* untereinander, so fällt es auf, dass alle diese Werte nur verhältnismässig wenig verschieden sind. Einmal sind die Werte für den *narkotisierten Transport* etwas grösser (Versuch 57 und 54), ein anderes Mal diejenigen für den *nicht narkotisierten inversen Transport* (Versuch 52). An und für sich sind diese letzten Werte erheblich grösser als diejenigen, welche ich in meiner Arbeit von 1932 für den inversen Transport gefunden habe. Man vergleiche Seite 446 ff. Ich habe damals die für den inversen Transport erhaltenen Werte der Diffusion durch anhängendes Wasser zugeschrieben. Als ich die Menge des anhaftenden Wassers möglichst gering zu erhalten versuchte, gelang es mir, die Werte für den inversen Transport sehr stark, bisweilen fast bis auf 0 herabzusetzen. (Abb. 17, S. 447). Ich war und bin auch jetzt noch überzeugt, dass ein Transport von Wuchsstoff in inverser Richtung durch die Zellsubstanz nicht stattfindet. Es fragt sich dann, wie es kommt, dass die in den jetzt beschriebenen Versuchen erhaltenen Werte für den inversen Transport verhältnismässig so gross sind.

Wir müssen dazu bedenken, dass alle für den Transport unter Narkose verwendeten Koleoptilzylinderchen zuvor auf feuchtem Filtrierpapier gestanden haben. Ueberall, wo in diesen Versuchen Transport in verschiedenen Richtungen und mit verschieden langen Zylinderchen nebeneinander untersucht wurde, sind beim Aufschneiden der Koleoptilen in Zylinderchen letztere abwechselnd für die

verschiedenen Transportarten verwendet worden. Infolgedessen war es notwendig, die geschnittenen Transportzylinderchen so lange auf feuchtem Filtrierpapier aufzubewahren, bis alle für die zu vergleichenden Transportbestimmungen benötigten Zylinderchen geschnitten worden waren. Bei diesem Aufenthalt auf feuchtem Filtrierpapier haben die Interzellularen zwischen den Koleoptilzellen alle Gelegenheit, sich mit Wasser zu füllen, was dann eine beträchtliche Diffusionsbahn bildet. Das Abtrocknen der Zylinder bevor sie für den Transport verwendet werden, reicht natürlich nicht aus, um sie vom interzellulär aufgenommenen Wasser zu befreien.

Ich mache jetzt noch auf die Tatsache aufmerksam, dass der *normale Transport in 40-prozentiger Aetheratmosphäre* gleich dem *inversen Transport in 40-prozentiger Aetheratmosphäre* (Vers. 50, S. 845; Vers. 55, S. 847; die in Abb. 7 dargestellten Versuche) gleich dem *inversen Transport in 30-prozentiger Aetheratmosphäre* (Vers. 55, S. 847) gleich dem *inversen nicht narkotisierten Transport* (Abb. 7) ist. Das ist nur dadurch zu erklären, dass die Diffusionsbahn in allen diesen Fällen gleich gross war. Weil nun die Diffusionsbahn äusserst gering ist, wenn die Koleoptilzylinderchen nicht auf feuchtem Filtrierpapier gestanden haben (bei solchen Zylinderchen findet praktisch kein Transport in inverser Richtung statt (vergl. van der Weij 1932, Abb. 17, S. 447)), so muss man wohl annehmen, dass die Diffusionsbahn beim Aufenthalt der Zylinderchen auf dem feuchten Filtrierpapier als kapillar aufgenommenes Wasser entsteht. Ich weise diesbezüglich auch noch auf die Bemerkungen zu den Versuchen 55 (S. 847) und 53 (S. 848) hin.

Das Verschwinden der Polarität des Wuchsstofftransportes durch die Narkose bedeutet m.E. also nichts anderes, als ein Aufhören des (vitalen) Strömungstransportes. Alle Werte eines unter Ausschluss von den Strömungsmechanismen stattfindenden Transportes sind also lediglich auf

Diffusion durch interzelluläres, anhaftendes und vielleicht in den Gefäßbündeln befindliches Wasser zurückzuführen. Eine etwaige Diffusion von Zelle zu Zelle spielt hier wohl keine in Betracht kommende Rolle.

Nur die „polare Diffusion“ bei 0°, welche gewissermaßen als vital zu betrachten ist, wird wohl auch durch die lebende Zellsubstanz stattfinden und denselben Weg wie der Strömungstransport folgen.

Zusammenfassung.

Abschnitt I.

Es werden die von Haagen Smit eingeführten Verbesserungen in der Went'schen Aufzuchtmethode der Avenakoleoptilen besprochen.

Abschnitt II.

Bemerkungen über den Begriff „Transportgeschwindigkeit“.

Abschnitt III.

Es wird direkt bewiesen, dass der Wuchsstoff durch 1 mm lange Koleoptilzylinderchen unbeschränkt vom Orte einer niederen zu dem einer 3mal höheren Konzentration hin transportiert werden kann.

Abschnitt IV ¹⁾.

1. Bis zu einer bestimmten Aetherkonzentration der Atmosphäre hin nimmt die *Intensität* des Auxintransportes mit zunehmender Aetherkonzentration ab, während sich die *Transportgeschwindigkeit* dabei nicht ändert.
2. Die Polarität der Avenakoleoptile für den Wuchsstofftransport lässt sich durch eine vollkommen reversible Aethernarkose restlos „wegnarkotisieren“.

¹⁾ Eine ausführlichere Zusammenfassung der Versuchsergebnisse von Abschnitt IV findet man auf S. 833.

Es findet dann nur noch ein rein diffusionsartiger unpolarer Transport statt, der dem nicht narkotisierten Transport bei 0° („polare Diffusion“) gewissermassen gegenüber steht.

3. In keinem Stadium der Aethernarkose verläuft der Wuchsstofftransport nach den gleichen Gesetzen wie der nicht narkotisierte Transport bei 0°.
4. Der Wuchsstofftransport unter vollkommener Aethernarkose kann auf Diffusion im ausserhalb der Koleoptilzellen befindlichen Wasser zurückgeführt werden.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Laboratorium der Reichsuniversität Utrecht ausgeführt. Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. F. A. F. C. Went danke ich vielmals für sein reges Interesse und für die grosse Freiheit, welche mir in seinem Institut zuteil wurde.

Literaturverzeichnis.

- Buy, H. G. du, (1933). Über Wachstum und Phototropismus von *Avena sativa*. Rec. d. Trav. bot. néér. 30, S. 798.
- und Nuernbergk, E., (1932). Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. I. Teil. Ergeb. d. Biol. 9, S. 358.
- Höber, R., (1926). Physikalische Chemie der Zelle und Gewebe. 6. Auflage. Leipzig.
- Honert, T. H. van den, (1932). On the Mechanism of the Transport of Organic Materials in Plants. Proc. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam 35, S. 1104.
- Kögl, F., Haagen Smit, A. J. und Erxleben, H., (1933). Über ein Phytohormon der Zellstreckung. Hoppe Seyler's Ztschr. f. physiol. Chem. 214, S. 241.
- Kok Ali C. A., (1932). Über den Transport körperfremder Stoffe durch parenchymatisches Gewebe. Rec. d. Trav. bot. néér. 30, S. 23.
- Maskell, E. J. and Mason, T. G., (1930). Studies on the transport of nitrogenous substances in the cotton plant III. Annals of Bot. 44, S. 233.
- Mason, T. G., and Maskell, E. J., (1928). Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant. I and II. Annals of Bot. 42, S. 189 and 571.

- , (1931). Further studies on the transport in the cotton plant. I. Preliminary observations on the transport of phosphorus, potassium and calcium. *Annals of Bot.* 45, S. 125.
- Overbeek, J. van, (1933). Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei *Raphanus*. *Rec. d. Trav. bot. néerl.* 30, S. 537.
- Schumacher, W., (1933). Untersuchungen über die Wanderung des Fluoreszeins in den Siebröhren. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 77, S. 685.
- Weij, H. G. van der, (1931). Die quantitative Arbeitsmethode mit Wuchsstoff. *Proc. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam* 34, S. 875.
- , (1932). Der Mechanismus des Wuchsstofftransportes. *Rec. d. Trav. bot. néerl.* 29, S. 379.
- Went, F. W., (1928). Wuchsstoff und Wachstum. *Rec. d. Trav. bot. néerl.* 25, S. 1.
- , (1932). Eine botanische Polaritätstheorie. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 76, S. 528.
- Winterstein, H., (1919). Die Narkose. *Monogr. a. d. Gesamtgeb. d. Physiol. d. Pfl. u. Tiere.* Bd. 2.