

## WUCHSSTOFF UND WACHSTUM

von

F. W. WENT.

### ABSCHNITT I.

#### Einführung.

„Jeder unmittelbare Ausdruck einer Tatsache ist in der Wissenschaft werthvoller als die temporären Abstractionen und Schematisierungen, welche zeitweilig nöthig sind, um sich vorläufig theoretisch zurecht zufinden, die aber jedesmal aufgegeben oder corrigirt werden müssen, wenn sich ein herrschend gewordenes Schema unzulänglich erweist.“

Julius Sachs, Stoff und Form der Pflanzenorgane.

In der vorliegenden Arbeit werde ich auf Grund meiner im letzten Jahre ausgeführten Untersuchungen einige physikalische Eigenschaften des wachstumsfördernden Stoffes, der in der Koleoptilspitze von *Avena* gebildet wird, und dessen Rolle beim Wachstum und bei der phototropischen Krümmung besprechen.

Das Resultat einiger vorläufigen Versuche habe ich schon mitgeteilt (Went 1926); hier sei in kurzen Zügen die Methode nochmals erwähnt. Wenn man eine gewisse Anzahl von abgeschnittenen Koleoptilspitzen auf Agar, Gelatine oder Kieselsäure-Gallerte einige Zeit stehen lässt, so diffundiert ein wachstumsfördernder Stoff in die Gallerte. Werden die Spitzen wieder abgenommen, dann ist die Konzentration dieses Stoffes im Agar so hoch, dass er das Wachstum merklich zu steigern vermag. Das lässt sich zeigen, indem man den Agar einseitig auf dekapitierte

(From the German)

(1)

# **GROWTH SUBSTANCE AND GROWTH**

**By**

**F. W. WENT.**

## **SECTION I.**

### **INTRODUCTION.**

*"Any direct expression of a fact in science is valuable as temporary generalities and schemes, which are at times necessary to preliminary navigate theory, but need to be always checked or corrected, when a rule which has become a scheme, proves inadequate."*

Julius Sachs, 'Fabric and Shape of Plant Organs'.

In this paper I will discuss on the basis of my investigations in recent years carried out some physical properties of the growth-promoting substance that is formed in the Coleoptile tip of *Avena*, and its role in the growth and the phototropic curvature.

As was the result of some preliminary tests, I already discussed (Went 1926), the methods should be briefly mentioned again. If you cut off a certain number of Coleoptile tip on Agar, gelatin or gelatin-silica, can stand for some time as a growth-promoting substance diffused into the jelly. The tops taken off again, then the concentration of this substance in the Agar is so high that it can increase growth significantly. This can be demonstrated by the Agar-side on decapitation.

Keimlinge setzt; das Wachstum der Flanke unter dem Agar wird dann gegenüber demjenigen der anderen Flanke gesteigert, so dass eine vom Agar abgekehrte Krümmung resultiert. Da ich im Weiteren zeigen kann, dass die Krümmung der Konzentration des genannten Stoffes direkt proportional ist, besteht also die Möglichkeit von diesem Stoffe zu untersuchen:

1. die Bildung in der Spitze,
2. den Transport von der Spitze nach den wachsenden Teilen,
3. die Wirkung auf die wachsende Zone und
4. seine Rolle bei tropistischen Krümmungen.

In diesem Abschnitt werde ich jetzt einen kurzen historischen Überblick über die Fragen, die ich untersucht habe, geben.

Eine vollständigere Zusammenfassung der Literatur findet man bei Söding (1927) und Stark (1927).

Der oben genannte wachstumsfördernde Stoff ist schon von verschiedenen Autoren unter dem Begriffsnamen Hormon gebracht worden. Darum möchte ich zuerst diese Frage etwas näher betrachten.

Ein Hormon im Tierkörper ist „eine gelöste Substanz, die durch irgend eines der flüssigen Medien des Körpers, meistens das Blut, von einem zum anderen Komponenten der Korrelation überführt wird.“

Nach dieser Definition ist ein Hormon funktional der Nervenleitung gleichzustellen. Die Tiere besitzen also zwei Möglichkeiten um zu einer Zusammenwirkung der verschiedenen Organe zu gelangen, nämlich das Nervensystem und die Hormone.

Die Pflanzen entbehren der Nerven, aber viele Untersuchungen lehren uns, dass eine stoffliche Beziehung zwischen den Zellen oder Organen einer Pflanze besteht, die meistens mit dem Namen Korrelation bezeichnet wird.

Aus diesen Überlegungen ist zu schliessen, dass in einer

(2)

Seedlings sets, the growth of the flank below the Agar, is then increased compared to that of the other side, facing away from the Agar so that a curvature results. In addition, I further can show, that the curvature of the concentration of that substance is directly proportional, so it is possible to examine this material:

- 1.the formation in the tip.
- 2.transport from the apex to the growing parts.
- 3.the effect of the growing zone.
- 4 its role in tropism curvatures.

In this section I shall now give a brief historical overview of the issues that I have examined.

A more complete summary of the literature can be found at Söding (1927) and Stark (1927).

The above growth-promoting substance has been taken already by various authors under the name term *hormone*. Therefore, I would first consider this question in more detail.

A hormone in the body is *"a dissolved substance is transferred by any of the liquids of the body, usually the blood, from one to the other components of the correlation."*

By this definition, a hormone is functionally equivalent to the nerve conduction. The animals thus have two ways to get to an effective combination of various organs, namely the nervous system and hormones.

The plants do without the nerves, but many studies show us that a material relationship between the cells or organs of a plant exists, which is usually designated by the name correlation.

allgemeinen Physiologie die Hormone einerseits und die pflanzlichen Korrelationsträger andererseits unter einem Begriff zusammengefasst werden müssen. Jedoch ist es vielleicht besser den Namen Hormon nicht für pflanzliche Korrelationsträger zu gebrauchen, weil man sonst mit dem Begriffe s.s. auch Nebenbegriffe und weitere Einzelheiten übernimmt, die der Pflanzenphysiologie mehr Nach als Vorteile bringen. Hierfür darf vielleicht auf den Reizbegriff hingewiesen werden, der sofort mit der Nervenleitung verknüpft auf Pflanzen übertragen worden ist.

Die wichtige Tatsache, dass Korrelationen bei den Pflanzen auf stofflicher Beeinflussung beruhen können, ist in der Pflanzenphysiologie zuerst von Sachs erkannt und eingehend behandelt worden in seiner Arbeit: Stoff und Form der Pflanzenorgane (1880 und 1882), also bevor der Hormonbegriff in der Tierphysiologie aufgestellt worden war. Seitdem ist man bei den Pflanzen nicht viel weiter gekommen. Von einigen Korrelationen konnte man zeigen, dass sie durch irgendwelche Substanz zustandekommen, aber die Substanz wurde kaum näher untersucht.

Sachs (1887) beschreibt eine blütenbildende Substanz, die in den Blättern einer Tropaeolum-Pflanze unter dem Einfluss ultra-violetter Strahlen gebildet und von dort dem Vegetationspunkt zugeführt wird. Ohne diese Substanz, die nicht als Nährstoff aufgefasst werden kann, können keine Blüten gebildet werden.

Haberlandt (1913, 1914, 1919) konnte zeigen, dass man bei kleinen isolierten Gewebefragmenten aus der Kartoffelknolle nur Zellteilungen bekommt, wenn sich Leptom in dem Gewebestück befindet. Ist kein Leptom anwesend, so kann man dennoch Zellteilungen erzielen, wenn man ihm ein leptomhaltiges Stück aufklebt. Hier hat man also mit einer stofflichen Korrelation zwischen Leptom und Parenchymzellen zu tun.

Ricca (1916) hat einen Stoff aufgefunden, der gebildet

(3)

For these considerations are close to that need to be in the general physiology of plant hormones. On one hand they correlate, and support on the other. These are brought together under one term. However, it is perhaps better not to use the name for plant hormone support correlation, because otherwise it takes the concepts, even secondary concepts and other details, that bring the plant physiology by more than advantages. For this purpose, we may perhaps to mention the stimulus term that has been transferred, now associated with the nerve pathways in plants.

The important fact that correlations based on the plant of dissimilar influences in plant physiology was first recognized by Sachs. He discussed it in detail in his thesis: *Substance and Form of the Plant Organs* (1880 and 1882). This was before the hormone concept had been established in animal physiology. Since then it has not progressed very far in plants. Some correlations could be shown that occur on any substance, but hardly what the substance investigated.

Sachs (1887) described a bloom-forming substance in the leaves of a plant *Tropaeolum* under the influence of ultra-violet rays, created from the growing point. Without this substance, which can not be regarded as a nutrient, no flowers are formed.

Haberlandt (1913, 1914, 1919) was able to show that you get on small tissue fragments isolated from the potato tuber cell division only when Leptom (*sieve elements*) is in the piece of tissue. If Leptom is not present, it is still possible achieve cell division, if you it stuck a piece containing Leptom. Here it is to be done with a material correlated between Leptom and parenchymal cells.

wird bei der Reizung von Mimosa-Sprossen, und dessen Transport auch durch eine eingeschaltete, mit Wasser gefüllte Röhre stattfindet. Er weist auch auf die Tatsache hin, dass dieser Stoff den tierischen Hormonen gleichzustellen sei. Obwohl seine Versuche oft angezweifelt wurden, hat neuerdings Snow (1924 b) eine völlige Bestätigung erbracht. Seidel (1923) versuchte der chemischen Natur dieses Reizstoffes näher zu kommen; zu einem eindeutigen Resultat ist er aber nicht gelangt.

Wie Sachs (1880) hat auch van der Lek (1925) für die Wurzelbildung an Stecklingen ein im Phloem herabwanderndes Hormon (Sachs: wurzelbildende Substanz) angenommen, das in den austreibenden Knospen gebildet wird.

Neulich hat Coster (1927) in Anschluss an Fr. Kastens (1924) sich wieder ausgesprochen für eine hormonale Korrelation zwischen den auswachsenden Laubtrieben und der Zuwachszonenbildung des Holzkörpers.

Es liessen sich noch manche Beispiele anführen, da aber die Substanzen selbst nicht aufgefunden wurden, erübrigt sich eine weitere Aufzählung. Weil es sich in dieser Arbeit nur um Korrelationsträger handelt, brauche ich nicht weiter über gallenbildende Substanzen, Nekro- und Wundhormone (Haberlandt 1921 a und b) und Auximone (Bottomley 1915) einzugehen, denn entweder sind es Stoffe, die von aussen her in den Organismus eingeführt werden oder sie sind als Abbauprodukte toter Zellen zu betrachten. Diese Stoffe sind also nicht als Vermittler der Koordination der verschiedenen Teile einer Pflanze aufzufassen.

Nummehr kann ich zur Besprechung der von mir untersuchten Stoffe übergehen.

Es kommt erst darauf an, einen passenden Namen für diesen Stoff zu suchen. In der vorläufigen Mitteilung (Went 1926) habe ich den neutralen Namen Wachstumsregulator (Fr. Seubert 1925) gebraucht, weil noch nicht

(4)

Ricca (1916) had found a substance that is formed in the stimulation of mimosa sprouts, and its transport by a branch-twig, taking place with water-filled tube. He also points out the fact that this material is equivalent to the animal hormones. Although his attempts were often questioned. Snow has recently (1924 b) provided a complete confirmation. Seidel (1923) attempted the chemical nature of the irritant to come closer, at an unambiguous result, but it is not reached.

As Sachs (1880) had, well as van der Lek (1925), found for the rooting of cuttings, a hormone migrating down the phloem (*Sachs Root-Forming Substance*) which is formed in the sprouting buds.

Neulich has recently (1927), in connection to Miss Kastens (1924), again argued for a hormonal relationship between the shoots and leaves growing out the growth stratification of wood body.

I can still give some more examples, but because the substances were not found itself, it is unnecessary to further enumeration. Because in this work I give only correlated support, I need not continue on gall-forming substances to enter into necrosis wound hormones (Haberlandt 1921 a and b) and Auxin (Bottomley 1915), because either there are substances introduced from outside into the organism. These are to be regarded as degradation products of dead cells. These substances are not regarded as an intermediary in coordinating the various parts of a plant.

I can now proceed to discuss the material examined by myself.



bekannt war, ob etwa neben wachstumsfördernden Stoffen auch wachstumshemmende anwesend waren und, die das Wachstum beeinflussten. Daher ist diese Benennung zu unbestimmt. Wuchsenzym ist sicher unrichtig, weil es kein Enzym ist (siehe S. 64). Aus den oben angeführten Gründen ist es besser nicht von Wuchshormon (Söding 1923) zu reden. Auch Auximone ist gebraucht worden (van Dillewijn 1927). Diesen Namen hat aber Bottomley (1915) schon benutzt für Stoffe die in Kulturmedien anwesend sind und das Wachstum von Organismen anregen und die also von aussen her in den Pflanzenkörper eindringen und nichts mit Korrelationsträgern zu tun haben. Obwohl ich die Möglichkeit, dass der wachstumsfördernde Stoff chemisch mit den Auximonen verwandt oder identisch ist, nicht von der Hand weise, so glaube ich dennoch, dass der Name nicht auf erstere zu übertragen ist, weil es ganz andere Begriffe sind. Man könnte nämlich den folgenden Parallelismus zwischen Tier- und Pflanzenphysiologie aufstellen: wachstumsfördernder Stoff — Hormon, und Auximon — Vitamin. Dazu kommt noch der Wuchsstoff. Dieser Name scheint mir sehr angebracht, weil er andeutet, dass der Stoff Wachstum bedingt.

Zuerst ist der Stoff bei den Keimlingen der Gräser untersucht worden; nachher sind die hier gewonnenen Ansichten auch auf Dicotylen-Keimlinge (Beyer 1925 und Cholodny 1926) und Blütenschäfte (Söding 1926) übertragen worden.

Paál (1914, 1919) hatte schon die wachstumsfördernde Wirkung der Koleoptilspitze aus seinen Versuchen gefolgert. Söding (1923, 1925) hat diese Resultate durch direkte Wachstumsmessungen bestätigt. Denn dekapitierte Avena-Keimlinge wachsen während der ersten 5 Stunden langsamer als intakte Pflanzen, aber auch langsamer als dekapitierte Koleoptilen, auf denen die abgeschnittene Spitze wieder aufgeklebt war. Auch Cholodny (1924), Beyer (1925), Frl.

(5)

It's only a matter of looking for a suitable name for this substance. In the preliminary communication (Went 1926) I have used the neutral name of *Growth Regulator* (Miss. Seubert 1925), because it still was not known whether or not it is present as co-growth promoting substances and growth inhibitors which influence the growth. Therefore, this designation is too vague. *Growth enzyme* is certainly incorrect, because there is no enzyme (see p. 64). For the above reasons, it is better not to use *growth hormone* (Söding 1923). *Auxin* also has been used (van Dillewijn 1927). However, using the name Bottomley (1915) had already been applied to substances that are present in culture media and the watchtower of the organisms that stimulate and penetrate from the outside. So, in the plant body it has nothing to do with correlation carriers. Although I have a possibility that the growth-promoting substance chemically related or identical to the Auxin is wise, not from the hand, I still believe that the name can not be transferred to the former. There are very different concepts. For one might establish the following parallelism between tie around plant physiology: *Growth Promoting Substances - Hormones, and Auxin - Vitamin*. Added to this is the *Growth Substance*. This name seems very appropriate because it implies that the material caused growth.

Firstly the substance in the seedlings of grasses have been investigated, after the opinions are obtained here on dicotyledonous seedlings (Beyer Cholodny 1925 and 1926) and Stark (Söding 1926) were transferred.

Paal (1914, 1919) had already concluded the growth-promoting effect of Coleoptile tip from his experiments. Söding (1923, 1925) has confirmed these results by direct growth measurements. Because decapitated *Avena* seedlings grow during the first five minutes slower than intact plants, but that is slower than the decapitated Coleoptile, where the cut-off point was again stuck. Also, Cholodny (1924), Beyer (1925), Miss Seubert (1925) and Dolk (1926) obtained similar results

Seubert (1925) und Dolk (1926) haben ähnliche Resultate bekommen. Die Versuche Paál's mit einseitigem Aufsetzen der abgeschnittenen Spitzen, bei denen sich die Stümpfe von der Spitze weg krümmen, sind auch wiederholt (Nielsen 1924, Snow 1924 a, Beyer 1925 und Dolk 1926). Über die wachstumsfördernde Wirkung der Spitze ist man also zu einer völligen Übereinstimmung gelangt.

Setzt man Koleoptilringe einseitig auf Stümpfe, dann sind die Krümmungen positiv gerichtet (Stark 1921, Nielsen 1924, der indessen eine Ausnahme fand für den Ring direkt unter der Spitze, Dolk 1926) und daraus wird auf eine wachstumshemmende Wirkung der Ringe geschlossen.

Nach den Versuchen von Frl. Gorter (1927) ist es sehr wahrscheinlich, dass diese Wachstumshemmung nur vorgetäuscht wird durch die Neubildung einer physiologischen Spitze, die 2-3 Stunden nach Dekapitation auftritt, so dass nur innerhalb dieser Zeit ausgeführte Versuche beweisend sind. Bei den Versuchen den wachstumsfördernden Stoff aus den Keimlingen zu extrahieren indem man Presssaft von Spitzen, mit Agar gemischt, einseitig auf Stümpfe klebt, bekam man immer eine sogenannte Wachstumshemmung (Stark 1921, Nielsen 1924, Frl. Seubert 1925). Auch hier gilt dieselbe Kritik: die Wachstumshemmung ist nur scheinbar, und in Wirklichkeit haben Extrakte gar keinen Einfluss auf das Wachstum.

Schliesslich muss ich die Versuche von Frl. Seubert (1925) und Frl. Gorter (1927) noch erwähnen, welche den Einfluss verschiedener chemischen Stoffe auf das Wachstum untersucht haben. Das Resultat ist hier: Speichel, Diastase und Maltase wirken wachstumsfördernd, auch wenn sie gekocht sind; die Wachstumförderung wird also nicht von Enzymen bewirkt. Alle anderen bis jetzt untersuchten Stoffe geben nicht eher als 2-3 Stunden nach dem Aufsetzen eine positive Krümmung, beeinflussen das Wachstum also nicht.

(6)

The experiments with Paal's unilateral placement of the cut-off points, where the stumps are gone from the top curve, that was repeated (Nielsen 1924, Snow 1924 a, 1925 and Beyer Dolk 1926). The growth-promoting effect of the tip have been reached, therefore a complete match.

Putting to one side Coleoptile stumps, then the curvatures are positive directed (Stark 1921, Nielsen 1924, however, was an exception for the ring directly under the tip, Dolk 1926), it causes a growth-inhibiting effect of the rings.

After the experiments of Miss Gorter (1927), it is very likely that this growth inhibition is only simulated by the formation of a physiological tips which occurs 2-3 hours after decapitation. Only conclusive tests were carried out within this period.

In the experiments, to extract the growth-promoting substance from the seedlings, by mixing with peaks of press juice Agar, stumps stuck of one side, you always obtain a so-called *growth inhibition* (Stark 1921, Nielsen 1924, Miss Seubert 1925). Again, The same criticism: the growth inhibition is only apparent, and in fact extracts have no effect on growth.

Finally, the attempts by Miss Seubert (1925) and Miss Gorter (1927) mention that the influence of various chemical substances have been studied on growth. The result is here: saliva, diastase and maltose affect growth-promoting, even if they are cooked, not the growth promotion is so effected by enzymes. Until now the affect of all other examined substances give no more than 2-3 hours after putting a positive curvature, therefore there is no growth.

Ein anderes Problem, über das die Untersuchungen mit dem wachstumsfördernden Stoff weitere Aufschlüsse geben können, ist die Reizleitung. Den Anstoss zu den neueren Untersuchungen über Reizleitung hat Boysen-Jensen (1910, 1911, 1913) gegeben, indem er zeigte, dass bei *Avena-Koleoptilen* der phototropische Reiz, der bekanntlich in der Spitze perzipiert wird, auch nach dem basalen Teil übertragen wird, wenn der organische Zusammenhang durch Abschneiden und nachheriges Wiederaufkleben der Spitze unterbrochen wird. Im Jahre 1919 hat Paál in seiner grossen Arbeit den Beweis erbracht, dass die Änderung, welche das Licht in der Spitze anregt, durch Stoffe weiter geleitet wird. Zweitens zeigte er, wie oben erwähnt, dass die Koleoptilspitze eine wachstumsfördernde Wirkung hat, und drittens hat er, was ich als das schönste Resultat betrachte, den Zusammenhang aufgedeckt zwischen der Wachstumsförderung der Spitze und dem Phototropismus. Er betrachtet nämlich eine phototropische Krümmung als die Folge einer einseitigen Änderung in der Menge des sonst allseitig herabwandernden Korrelationsträgers.

So konnte er auch die positiv traumatotropischen Krümmungen erklären. Leider bekommt man den Eindruck, dass die theoretischen Resultate Paál's nie richtig geschätzt worden sind. In der letzten Zeit treten Beyer (1925) und Frl. Tendeloo (1927) wieder für Paál's Erklärung des Traumatotropismus ein und nehmen Stellung gegen Stark, der spezifische traumatotropische Reizstoffe annimmt. Nach Stark wird nämlich das Wachstum in der Koleoptile wohl gefördert durch die wachstumsregulierenden Stoffe, die in der Spitze gebildet werden, aber diese Förderung ist immer gleich gross. Jede Wachstumsänderung, die infolge vorhergehender Reizung eine Krümmung hervorruft, würde der Bildung eines spezifischen Reizstoffes zuzuschreiben sein. Hierbei stützt er sich an erster Stelle auf Versuche Boysen Jensen's (1910, 1911), die aber anfechtbar sind

(7)

Another problem that can provide information about the investigations with the growth-promoting substance has further clues of conduction. The impetus for the recent investigations on conduction has Boysen-Jensen (1910, 1911, 1913) given by showing that in *Avena coleoptiles* the phototropic stimulus, which is known to be perceived in the head, even after the basal part when the organic connection, and subsequent reconstruction by cutting the tip sticking interrupted. In 1919 Paal has provided in his great work to prove that the change, which stimulates the light at the top, by materials forwarded. Second, he showed, as mentioned above, that the *Coleoptile* tip has a growth-promoting effect, and thirdly he has what I consider to be the best result of the relationship revealed between the tip growth and the promotion of phototropism. He considered namely a phototropic curvature as the result of a unilateral change in the amount of the downsides otherwise wandering correlation carrier.

He could also explain the positive trauma tropism curvatures. Unfortunately, one gets the impression that the theoretical results Paal's have never been properly appreciated. Lately, Beyer (1925) and Miss Tendeloo (1927) come back for Paal's statement from the and take a stand against Stark, who takes on specific trauma tropical irritants. Namely, heavy growth of the *Coleoptile* is probably encouraged by the growth-regulating substances which are formed in the tip, but this support is always constant. Any change in growth, which causes a curvature as a result of previous stimulation would be due to the formation of a specific irritant.

(Ramaer 1926, van Dillewijn 1927); auch in Abschnitt V werde ich eine andere Deutung dieser Versuche geben. An zweiter Stelle glaubt er spezifische traumatotropische Hemmungstoffe gefunden zu haben, wie auch Nielsen (1924) und Fr. Seubert (1925) wachstumshemmende Stoffe beschreiben. Wie schon oben gesagt, muss man diese Resultate anders deuten.

Eine sehr schöne Stütze für Paál's Erklärung der tropischen Krümmungen hat Dolk (1926) gegeben, indem er zeigte, dass in demselben Augenblick, wo wieder wachstumsfördernde Stoffe im oberen Teil einer dekapitierten Koleoptile entstehen, auch die phototropische und geotropische Empfindlichkeit zurückgekehrt ist. Der direkte Beweis für Paál's und gegen Stark's Theorie ist hiermit zwar nicht erbracht, aber in Abschnitt V glaube ich die Richtigkeit von Paál's Auffassung des Phototropismus beweisen zu können.

Schliesslich muss ich noch die Arbeiten Priestley's (1926, 1927) erwähnen. Aus rein theoretischen Überlegungen lehnt er die Annahme von wachstumsregulierenden Stoffen in der Avena-Koleoptile ab und glaubt alle Krümmungen in erster Instanz zurückführen zu können auf eine verschieden grosse Wasseraufnahme der Zellen. Nach seiner Anschauung ist das Wasser also in allen Fällen „limiting factor“ für das Wachstum. Nach den Resultaten, die ich im Abschnitt IV mitteilen werde (speziell (38)) glaube ich letzteren Satz bestimmt abweisen zu müssen. Söding (1927) hat auch schon Einwände gegen diese Ausführungen erhoben.

Ohne eine detaillierte Kritik zu geben, möchte ich doch noch folgendes bemerken.

1. Versuche, die ich angestellt habe mit dem Auxanometer von Koningsberger zeigen keine Wachstumsänderung bei Schwankungen der Luftfeuchtigkeit von 70 %—92 %.

(8)

This review shall take place on the first trials of Boysen Jensen's (1910, 1911), which are contestable (Rama 1926, van Dillewijn 1927). In Section V I want to give a different interpretation of these experiments. In second place, he believes he has found specific traumatic tropic inhibiting substances, as well as described by Nielsen (1924) and Miss Seubert's (1925) as growth-inhibiting substances. As I said above, these results must be interpreted differently.

A very nice pair statement for the declaration of tropism curvatures was done by Dolk (1926); given by showing, at the very moment, that from recurring growth- promoting substances in the upper part a decapitated coleoptile, the phototropic and geo-tropic sensitivity has returned. The direct evidence against the pair, and Stark's theory, is not hereby provided, however I feel in Section V to prove the correctness of the view of the pair to phototropism.

Finally, I still must continue work that Priestley's (1926, 1927) mentioned. From a purely theoretical considerations, he rejects the assumption of growth-regulating substances in the Avena Coleoptile and believe all back bends in the first instance may be a different size water uptake of the cells. According to him the water is so in all cases "*limiting factor*" for growth. According to the results that I want to announce in Section IV (especially (38)) I feel I must reject the latter sentence. Söding ( 1927) has already objected to these remarks.

Without giving a detailed critique, I would just like to note the following.

1. Experiments that have I done by Auxanometer Koningsberger show no growth change with variations in humidity of 70% -92%.



2. Wenn Keimlinge zu guttieren anfangen, treten keine Krümmungen auf.

3. Die Existenz eines Wuchsstoffes wird im Abschnitt III einwandfrei bewiesen.

4. Zwei Versuche Paál's, deren Resultate von Priestley (1926) nur erklärt werden können, wenn bei dem einen die Spitzen mit, bei dem anderen dagegen ohne Gelatine wieder aufgesetzt werden, habe ich unter Benutzung von Gelatine wiederholt.

Es wurde nämlich eine ganze Reihe von Koleoptilen dekapitiert. Während auf einigen Koleoptilen die Spitzen einseitig mittels Gelatine wieder aufgeklebt wurden, klebte ich auf andere die Spitzen (auch mittels Gelatine) mit einseitiger Zwischenschaltung eines Glimmerplättchens, allseitig auf. Das Resultat war aber demjenigen Paál's gleich, nämlich Krümmung von den einseitig aufgesetzten Spitzen hinweg:  $5.9^{\circ} \pm 1.4$ ; Krümmung dem Glimmerplättchen zugekehrt:  $6.2^{\circ} \pm 1.6$ .

Ich glaube, dass es besser ist die weitere Literatur über Wachstum und Phototropismus in den diesbezüglichen Abschnitten zu erwähnen, und gehe jetzt zur Beschreibung meiner eigenen Versuche über.

In Abschnitt II wird die Aufzucht des Materials und die Methodik besprochen.

In Abschnitt III gebe ich alle Daten, die ich über Bildung, Wirkung und Eigenschaften des Wuchsstoffes gesammelt habe.

In Abschnitt IV wird versucht mittels der vorher gegebenen Analyse eine Synthese des Wachstums zu geben, nebst einigen Daten zur Stütze meiner Auffassung und einigen Folgerungen.

Und schliesslich habe ich in Abschnitt V zu zeigen versucht, in wiefern meine Methode brauchbar ist, um ein anderes, auf Wachstum beruhendes Problem, nämlich den Phototropismus, zu analysieren.

(9)

2. When seedlings begin well, there are no bends..

3. The existence of a Growth Substance is proved in Section III perfectly.

4. Two experiments couple results of Priestley (1926) can only be explained if in the one with the tips, and the other on the other hand without gelatin are then replaced. I've repeated using gelatin.

It was in fact a whole series of decapitated coleoptiles. While some were of the tips of coleoptiles unilaterally glued using gelatin again, I stuck of the other tips (also using gelatin) with unilateral interposition of a mica plate, of all sides. But the result was that of Paal's the same, for example: : curvature by the tops, over one-sided patch  $5.9^\circ \pm 1.4.$ ; curvature facing the mica platelets  $6.2^\circ \pm 1.6.$

I think it is better to further literature on growth and phototropism in the related sections to mention, and am now going on to describe my own attempts.

In Section II, the raising of the material and the methodology is discussed.

In Section III, I give all the data I have collected about education, action and properties of the Growth Substance.

In Section IV attempts using the previously given analysis, a synthesis of growth to give, with some data to support my view and some conclusions.

And finally, I have tried to show in Section V, what you consider my method useful to one another, to analyze growth based problem, namely the phototropism.

## ABSCHNITT II. MATERIAL UND METHODIK.

### 1. Das Dunkelzimmer.

Alle Versuche, deren Beschreibung folgen wird, sind in dem einen der zwei im Keller des botanischen Instituts neu-gebauten Dunkelzimmer ausgeführt worden. Da sie in einigen Hinsichten wesentlich von dem früheren Dunkelzimmer abweichen, sei eine kurze Beschreibung der beiden gegeben.

Wie schon gesagt sind sie in einem Kellergeschoss eingebaut, ganz abgeschlossen vom übrigen Institut, mit einer eigenen Ventilation, damit nie Laboratoriumsluft hineindringen kann. Bevor man die Zimmer betritt, passiert man zwei kleine Räume, licht- und luftdicht verschliessbar, die als Schleusen wirken. Jedes Zimmer hat seine eigene Thermo- und Hygro-Regulation und Ventilation.

Für die Ventilation wird von einem elektrischen Ventilator Luft aus dem zweiten Schleusenraum ins Zimmer geblasen. Die Luft kommt direkt von aussen, passiert aber erst noch eine Röhre, worin sich Heizkörper der Zentralheizung befinden, und wird also bei kaltem Wetter vorerwärmt.

Die Luft verlässt das Zimmer durch eine Ventilationsröhre, die am Dach des Instituts mündet. So wird auch ohne Hilfe der Ventilatoren eine ständige Durchlüftung bewirkt, die man nach Belieben mittels Klappen regulieren kann, die vor der Zu- und Abfuhröffnung der Luft angebracht sind. Diese Regulation der Ventilation ist besonders wichtig, wenn man eine Konstanz der Luftfeuchtigkeit erzielen will. Für die Wärme-Isolation ist gesorgt worden, indem die Wände alle aus einer doppelten Steinmauer (mit einer isolierenden Luftschicht dazwischen) bestehen. Für die grobe Vorheizung kann ein Heizkörper der Zentralheizung dienen, die eigentliche genaue Regulierung der Heizung geschieht mittels elektrischer Widerstandsdrähte, die unten an den

## SECTION II

### MATERIALS AND METHODS.

#### 1. THE DARK ROOM.

All experiments, their description will follow are in one the two in the basement of the botanical institute newly dark room had been carried out. Since they differ significantly in some respects from the earlier dark room, a brief description is given of both.

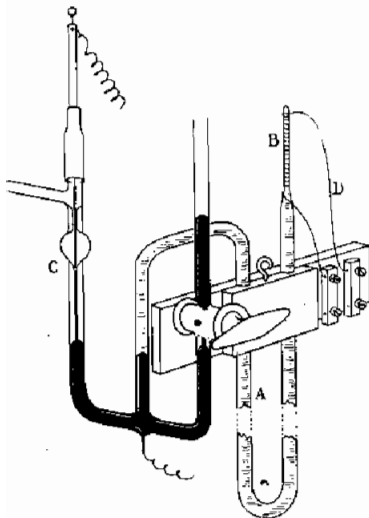
As said before they are installed in a basement, completely finished by the other institution, with its own ventilation So that it can never penetrate laboratory air. Before entering the room, you pass two small rooms, light-and air-tight manner, Which act as locks. Each room has its own thermo and hydro regulation and ventilation.

For the ventilation there is an electric fan blowing air from the second lock space into the room. The air comes directly from the outside, but however has yet to happen, a pipe. There is a central heating radiator for pre-heating use in cold weather.

The air leaves the room through a ventilation pipe, which leads to the roof of the Institute, is accomplished without the help of constant ventilation fans. Air is regulated at will by means of flaps which are above the inlet and outlet opening. This regulation of ventilation is important if one wants particularly to achieve a constancy of the humidity. For the heat, insulation is ensured by the double walls of a stone wall (with an insulating layer of air in between ). Coarse preheating be can served by a central heating radiator. The actual exact regulating of the heating is done by means of electrical resistance wires which are stretched along the bottom of the four walls.

vier Wänden entlang gespannt sind. So erreicht man erstens eine gleichmässige Heizung des ganzen Raumes, und zweitens ist die Trägheit des Heizkörpers bis auf ein Minimum reduziert; die Schwankungen der Temperatur waren in dieser Weise etwa dreimal niedriger beim Gebrauch eines Kontakt-Thermometers, als wenn gewöhnliche elektrische Öfen eingebaut waren.

Der frühere Metallthermoregulator konnte, ebenso wie ein neuer sehr empfindlicher Toluolregulator, der versucht wurde, wegen seiner Trägheit die Schwankungen der Lufttemperatur nicht weiter herabsetzen als bis auf etwa  $0.3^{\circ}\text{C}$ . Darum habe ich einen neuen Toluol-Thermoregulator gebaut, der erstens sehr empfindlich ist, zweitens wenig träge und drittens eine intermittierende Heizung mit sehr kleiner Periode (10 Sekunden) herbeiführt. Der Regulator (Figur 1) besteht aus einer langen dünnen, dünnwandigen



Figur 1. Toluolthermoregulator.

Glasröhre A, die in der Mitte zweimal rechtwinklig gebogen, sich am einen Ende verjüngt zu einem etwa 3 cm langen Fortsatz B, am anderen Ende die elektrische Kontaktvorrichtung C trägt, wie aus der Figur ersichtlich ist.

Um den sehr dünnen Fortsatz B, der ebenso wie die Röhre selbst mit Toluol gefüllt ist, ist ein Stückchen Widerstandsdraht D gewunden, das vom elektrischen Heizstrom durchströmt wird. So wird erreicht, dass sobald der Heiz-

strom geschlossen wird, das Toluol im Fortsatz erwärmt wird, so dass schon sehr bald der Quecksilberkontakt C

(11)

Thus, one reaches first, a uniform heating of the whole space, and secondly, the inertia of the heater until reduced to a minimum, the fluctuations of temperature in this way were about three times lower when using a contact thermometer, as if ordinary electric furnaces were installed.

The former metal thermal regulator could, just as a new very sensitive Toluolregulator, who was trying to reduce because of its inertia, the fluctuation of air temperature no further than to about  $0.3^{\circ}\text{C}$ . So I built a new toluene-thermal regulator, Which is very sensitive, first, second, third, a little sluggish and intermittent heating with very small periods (10 seconds). The regulator (FIGURE 1) consists of a long, thin, thin-walled glass tube, A, in the middle bent twice at right angles, tapers at one end to about 3 cm long extension B, at the other end of the electrical contact device C transmit, as the character is evident.

## FIGURE 1

### Thermo Regulator

To the very thin extension B, which is just like the tube itself, is filled with toluene, a piece of resistance wire is wound D, which is traversed by the electric heating current. To ensure that when the heater is closed, the toluene is heated in the extension, so that very soon the mercury contact C is closed, open thereby using the heater relay.

geschlossen wird, wodurch mittels Relais der Heizstrom geöffnet wird. Der Fortsatz B kühlt dann wieder ab u.s.w. Sinkt die Temperatur des Zimmers, dann verkleinert sich das ganze Toluolvolum um soviel, dass die Volumvergrößerung im Fortsatz aufgehoben ist und der Heizstrom konstant geschlossen wird. Die normalen Schwankungen der Zimmertemperatur sind jetzt nicht grösser als  $0.1^{\circ}\text{C}$ ; grössere Temperaturschwankungen werden sehr schnell reguliert. Diese Art von Thermoregulation ist speziell für physiologische Arbeitszimmer zu empfehlen, da in dieser Weise auch ohne Ventilation innerhalb des Zimmers eine hohe Konstanz der Temperatur zu erreichen ist.

Da bei meinen Versuchen die Luftfeuchtigkeit von grösster Bedeutung war, habe ich auch eine automatische Regulation der Feuchtigkeit angebracht, die ausgezeichnet funktioniert.

An der Decke des Zimmers befindet sich ein Wasserbehälter A (Figur 2), der mittels eines fein regulierbaren Hahns C mit der Wasserleitung verbunden ist. Am Boden des Behälters ist ein elektrischer Heizkörper B angebracht, der das Wasser erwärmt. Das warme Wasser strömt durch kleine Löcher in einem Abfuhrrohr D an einem Tuch E entlang, das über die ganze Höhe des Zimmers ausgespannt ist. In dieser Weise ist die Luftfeuchtigkeit erstens abhängig von der Durchströmungsgeschwindigkeit des Wassers, zweitens von seiner Erwärmung und drittens von der Ventilation.

Wenn man jetzt einen dieser 3 Faktoren variiert, während man die anderen konstant hält, kann man die Luftfeuchtigkeit auf jeder gewünschten Höhe erhalten. Die einfachste Regulation erzielt man, wenn man die Stromstärke des elektrischen Stromes im Heizkörper wechseln lässt. Mittels eines Relais G wird im Stromkreis des Heizkörpers B ein Widerstand F ein- und ausgeschaltet. Bei

(12)

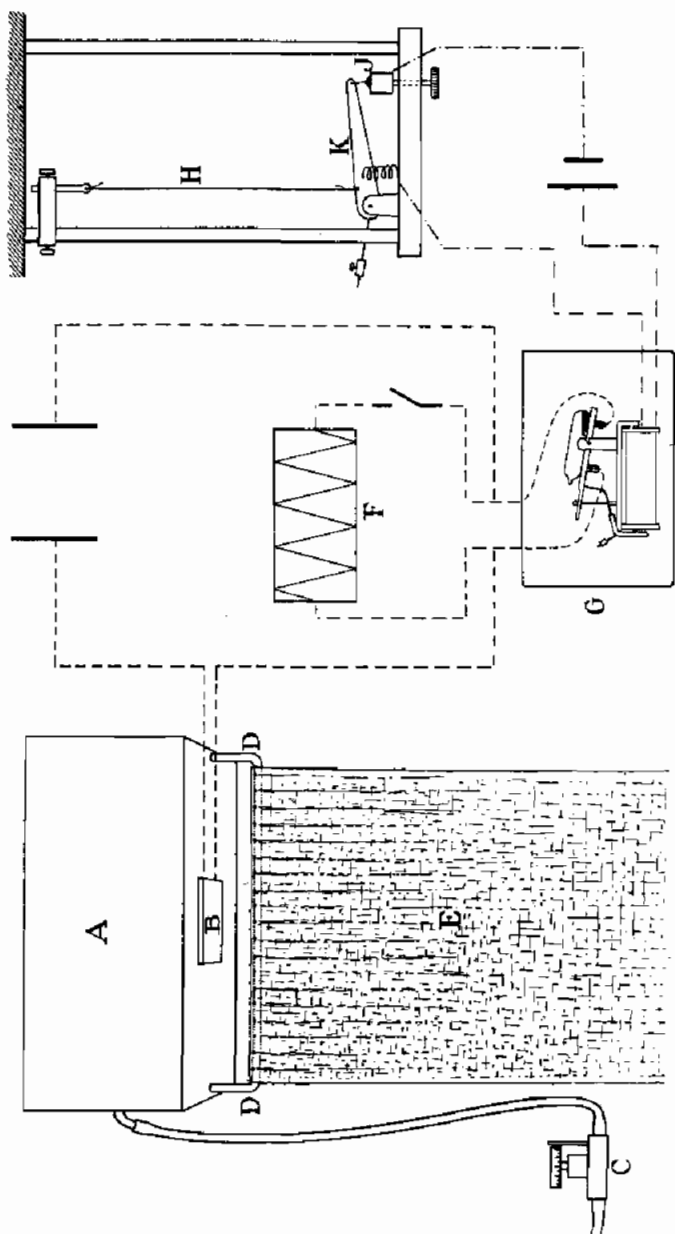
The extension B is then cooled off again, etc. If the temperature of the room, then the whole toluene volume is reduced by heat so much that the increase of volume is repealed in extension and the constant flow is closed. The normal fluctuations in room temperature are now no bigger than  $0.1^{\circ}$  C greater temperature fluctuations can be regulated very quickly. This type of thermal regulation is especially recommended for physiological study, as is achieved in this way even without ventilation of the room within a high constancy of temperature.

There was with my experiments, the humidity of the utmost importance, I have also attached to automatic regulation of the moisture that works extremely well.

On the ceiling of the room. There is a water tank A (FIGURE 2), Which is connected by a finely adjustable valve C to the water line. At the bottom of the container, an electric heater is mounted B, Which heats the water. The warm water flows through small holes in a discharge tube D to E along a cloth that is stretched over the entire height of the room. In this way, the humidity is firstly dependent upon the flow velocity of the water, secondly, thirdly, from its heating and ventilation.

If we now vary one of these three factors, while the other keeps constant, the humidity can get to any height. The easiest regulation is achieved when you can change the amperage of the electrical current in the radiator. By means of a relay in the circuit of G is a resistance heater B F on and off.





Figur 2. Automatische Regulation der Luftfeuchtigkeit.

(13)

FIGURE 2

Automatic Regulation of the Humidity

einer bestimmten Durchströmungsgeschwindigkeit des Wassers (welche ich immer gleich gross sein liess) und einer sehr geringen Ventilation (Klappen der Zu- und Abfuhröffnungen für die Luft fast geschlossen) erreicht die Luftfeuchtigkeit z.B. 95 % falls der Widerstand ausgeschaltet und 85 % wenn der Widerstand eingeschaltet ist. Wenn ich jetzt eine Luftfeuchtigkeit von 91 % beibehalten will, so brauche ich nur den Widerstand in geeigneter Weise einzuschalten, wenn die Feuchtigkeit über diesen Wert steigt, und auszuschalten, wenn sie darunter sinkt. Diese Regulation wird von einem Haar H bewirkt, das bei seiner Verlängerung einen Hebelarm K mit Kontaktspitze senken lässt, wobei letztere dann in Quecksilber J getaucht wird und so den primären Strom im Relais G schliesst. Wenn die Tür des Zimmers nur nicht zu oft geöffnet wird, schwankt die Luftfeuchtigkeit nur sehr wenig (etwa 1 %), was vollkommen für meinen Zweck genügt. Kleine (konstante) Temperaturdifferenzen in den verschiedenen Teilen des Zimmers haben zur Folge, dass dort auch die Feuchtigkeit verschieden ist. Diese Unterschiede sind aber konstant, und wenn man seine Versuche nur immer am selben Ort im Zimmer ausführt, hat man vollkommene Konstanz der Bedingungen.

## 2. Aufzucht der Keimlinge.

Als Versuchspflanzen wurden ausschliesslich Keimlinge von *Avena sativa* gebraucht. Ich bin Herrn Dr. Åkermann sehr verpflichtet für die Übersendung des Samenmaterials, das alles von einer Ernte von Svalöfs „Sieges“-Hafer stammte und den höchsten Anforderungen entsprach.

Um eine gleichmässige Keimung zu erzielen, werden alle Körner entspelzt. Vier Tage vor jedem Versuch werden die entspelzten Körner während 2—3 Stunden in Wasser geweicht, und auf feuchtem Filtrierpapier in einer Glasdose im Dunkelzimmer bei 25° C. gelegt um zu keimen. Etwa 20

(14)

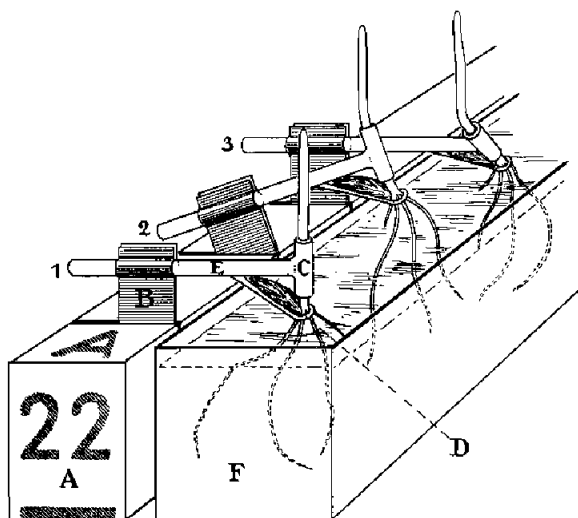
By a certain flow rate of water (which I let always be of equal size) and (closed valves of the inlet and outlet openings for the air almost) a very little ventilation, reached the humidity z. B. 95% if turned off the resistance and 85% if the resistance is on. If I now want to maintain a humidity of 91%, so I need only turn on the resistance to in appropriate manner, when the humidity rises above this value, and off when it drops below. This regulation is effected by a hair H, the extension of a lever arm at its K with contact tip, The latter is then dipped in mercury J, and so the primary current in the relay closes G. When the door of the room will not only open to often, the humidity varies only very slightly (about 1%), Which is quite sufficient for my purpose. Small (constant) temperature differences in different parts of the room have the consequence that there is also the moisture differently. These differences are constant, and when running experiments in the same place in the room you have the perfect consistency conditions.

## **2. REARING OF SEEDLINGS.**

I only used test plants of seedlings of *Avena sativa*. I am very obliged to Dr. Akermann for sending me the seed material, it all came from a crop of Svalöf "*Victory*" oats and corresponded to the highest standards.

In order to achieve uniform germination, all seeds are Miss lled. Four days before each test, the grains are soaked in water de-husked for 2-3 hours, and on moist filter paper in a glass jar at 25° C. They were placed in a glass box in a dark room to germinate.

Stunden später ist die Keimung dann so weit fortgeschritten, dass man sie pflanzen kann. Das Pflanzen geschieht in zweierlei Weise. Die Keimlinge, deren Spitzen zur Extraktion des Wuchsstoffes später abzuschneiden sind, werden in der üblichen Weise zu 20 in Zinkgefässe mit Erde gepflanzt. Die Keimlinge aber, die später für die quantitative Bestimmung des Wuchsstoffes dienen sollen und die ich im Weiteren Reaktionspflanzen nenne, müssen äusserst sorgfältig aufgezogen werden. Darum habe ich die



Figur 3. Aufzucht der Reaktionspflanzen in gläsernen Behältern.

Aufzucht der Reaktionspflanzen in Erde aufgegeben; und schliesslich bin ich zur Herstellung kleiner gläserner Behälter gelangt (Figur 3). Jeder Behälter enthält einen Keimling, dessen Wurzeln sich in Wasser entwickeln. Statt Wasser habe ich auch Versuche mit Knoppscher Nährlösung ausgeführt; die Reaktionspflanzen entwickeln sich darin aber sehr schlecht.

Der Behälter besteht aus einem dünnen Glasstab E, der

(15)

About 20 hours later, the germination is then advanced so far that you can plant them. Planting is done in two ways. The seedlings, the tips for the extraction of Auxin are cut later in the usual way, planted to 20 vessels with zinc in soil. But the seedlings that will later serve for the quantitative determination of the Growth Substance, and which I call the planned addition reaction, must be very carefully drawn. That is why I have the

### FIGURE 3

Breeding Plants of the response in Glass Containers.

Raising the response abandoned plants in soil, and eventually I have come to production of small glass container (FIGURE 3). Each container contains one seedling, which develop roots in water. Instead of water I have also carried out experiments with Knoppscher Nutrient Solution, the plants develop in response very badly.

in eine federnde Klemme B gesteckt wird und der am einen Ende ein senkrecht stehendes Glasröhrchen C von 1.7 mm Durchmesser und etwa 6 mm Länge trägt. Am Glasstab ist einige mm vor der Glasröhre ein dünnes Glasstäbchen D angeschmolzen, das schräg nach unten geht und an seinem Ende ösenförmig umgebogen ist. Das Korn wird zwischen diesem Stäbchen und der Glasröhre in der Weise eingeklemmt, dass die Koleoptile durch die Röhre und die Wurzeln durch die Öse im Wasser eines darunter stehenden Zinkgefässes F wachsen.

Die Glasröhrchen werden an der Innenseite paraffiniert, weil sie so nahe an die Oberfläche des Wassers reichen, und sie sonst kapilläres Wasser aufsaugen würden, wodurch das Wachstum der Koleoptile unterdrückt wird. Die Klemmen aus Messingblech, die die Behälter tragen, werden zu 12 in die Spalten eines Holzbrettchens A von  $20 \times 2 \times 3$  cm derartig eingeklemmt, dass sie in einer senkrechten Fläche drehbar sind (2). Da die Behälter auch in den Klemmen gedreht werden können (3), kann man den auswachsenden Koleoptilen jeden Stand geben.

Die Vorteile dieser Aufzucht-Methode sind viele.

1. Gibt es keinen Kontaktreiz mit der Erde, der durch seine Unregelmässigkeit Krümmungen veranlassen könnte.

2. Da event. Krümmungen unbekannter Herkunft hauptsächlich im unteren Teile der Koleoptile auftreten, kann man die Pflanzen wieder senkrecht stellen, so dass der obere Teil gerade wächst;

3. Das Auswachsen des Mesokotyls ist nicht mehr hinderlich, weil es sich herausstellt, dass dabei fast keine Krümmungen auftreten.

4. Die Wurzeln wachsen immer unter denselben Bedingungen; ungleichmässige Feuchtigkeit der Erde kann keine Rolle mehr spielen, so dass Guttation immer bei derselben Luftfeuchtigkeit anfängt.

5. Die Pflanzen können jede gesondert aus dem Holz-

(16)

The container consists of a thin glass rod E, which is inserted into a resilient terminal B and the bearing at one end of a vertical glass tube C of 1.7 mm in diameter and about 6 mm in length carries. At the glass rod a few mm in front of the glass tube is a thin glass rod melted D, which passes obliquely downward and is bent on this eye-shaped end. The grain is between this rod and the glass tube is clamped in such a way that the coleoptile to grow through the pipe and the roots through the hole in the water of a vessel below it Zinc F.

The glass tubes are waxed on the inside, because they range so close to the surface of the water and capillary water, otherwise they would absorb, making the growth of the Coleoptile suppressed. The clamps of brass plate bearing the container, to 12 trapped in the columns of a wooden board of A 20 X 2 X 3 cm so that they can be rotated into a vertical surface (2). Since the containers can then be rotated in the clamps (3), one can stand the outgrowing of each Coleoptile. The advantages of this rearing method are many.

1. There is no irritant contact with the soil that could cause its irregular curvature.
2. The event. Curvatures of unknown origin occurring in the upper primary parts of the Coleoptile, you can put the plants back upright so that the upper part grows straight.
3. The outgrowth of Mesokotyl is no longer a hindrance because it turns out that there is almost no curvature.
4. The roots continue to grow under the same conditions, uneven soil moisture can play no role, such that guttation (appearance of drops of xylem sap on the tips or edges of leaves) always begins at the same relative humidity
5. The plants can all be taken out separately from the wooden boards for decapitation, etc.



brettchen herausgenommen werden zur Dekapitation u.s.w.

6. Keimlinge von derselben Länge können zusammengestellt werden; es wird in dieser Weise möglich ein gleichmässiges Material für eine Versuchsreihe auszuwählen.

7. Auch zum Gebrauch im Auxanometer Koningsberger's (1922) sind diese Pflanzen sehr geeignet.

8. Die allgemeinen Bedingungen, unter denen die Keimlinge aufwachsen, sind so gleichmässig wie nur möglich, was aus der Tatsache hervorgeht, dass immer mindestens 70 % der Keimlinge für die Reaktionen zu verwenden ist.

9. Ein sehr merkwürdiger physiologischer Unterschied zwischen den in dieser Weise aufgezogenen und den in Erde wachsenden Pflanzen wird nachher besprochen werden, es besteht die Möglichkeit eine weitere Analyse des Wachstums auf Grund dieser Tatsachen zu geben.

Da die ganze Aufzucht immer im Dunkelzimmer bei einer konstanten Temperatur von 25° C. stattfindet, so haben die Reaktionspflanzen 2½ bis 3 Tage nach dem Pflanzen die gewünschte Länge von 30—50 mm erreicht.

### 3. Herstellung der Agarplättchen.

Um Agarscheibchen von stets derselben Dicke zu bekommen habe ich folgende Methode verwendet. Eine 3-prozentige Agarlösung wird ausgegossen in Glasschälchen und hieraus werden rechtwinklige Stücke A (Figur 4) von etwa 20 × 12 × 12 mm geschnitten. Hierauf wird dann ein U-förmiger Paraffinmantel B herumgegossen und zwar in der Weise, dass die zwei kleineren und eine der längeren Seitenflächen des Agars frei bleiben. Das ganze Gestell wird auf dem Mikrotomtisch festgeklebt. Zum Schneiden wird ein Gillette-Messer verwendet, das in einer geeigneten Fassung C vollkommen horizontal aufgestellt ist. Mit diesem Messer wird jetzt in horizontaler Richtung ein Einschnitt in den Agar gemacht. Sodann wird die Schraube, die den Agar in die Höhe bewegt, um eine bestimmte Anzahl von Zähnen

(17)

6. Seedlings of the same length can be collected, it is possible to choose in this way a uniform material for a test series.
7. Using the Auxanometer Koningsberger's (1922), these plants are very suitable.
8. The general conditions under which the seedlings are growing up, as evenly as possible, as evidenced by the fact that at least 70% of the seedlings can be used for the reactions.
9. A very remarkable difference between the physiological and raised in this way the plants growing in soil will be discussed later. There is the possibility of a further analysis of growth on the basis of these facts.

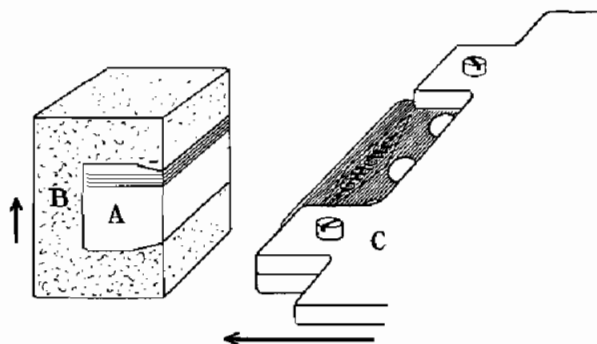
Because the entire breeding always takes place in a dark room at a constant temperature of 25 ° C., so plants have the response 2 ½ to 3 days following the plant reaching the desired length of 30-50 mm.

### **3. PRODUCTION OF AGAR BLOCKS.**

To always get the same thickness of Agar blocks, I used the following method. A 3-percent Agar solution is poured into a glass bowl, and from this are rectangular pieces A (FIGURE 4) cut of about 20 X 12 x 12 mm. This will be one. U-shaped sheath B paraffin poured around and remain free in such a way that the two smaller and one of the longer sides of the Agar. The whole frame is glued to the Microtome. Gillette blades used to cut one-meter, the C version is in a suitable set up perfectly horizontal. This knife is now being made in the horizontal direction, a cut in the Agar. Then, the screw that moves the Agar in the air, a certain number of teeth turned, and made a new incision.

gedreht, und ein neuer Einschnitt hergestellt. Nachher werden die so entstandenen Agarscheibchen von einander getrennt und zum Spülen in Wasser gelegt um event. vorhandene wachstumsregulierende Stoffe zu entfernen.

Die Zahl der Zähne, über welche der Agar zwischen zwei Einschnitte in die Höhe gedreht wird und die je  $5.7 \mu$  entsprechen, gibt ein Mass für die Dicke der Scheibchen. Die meist benutzte Dicke war 108, also 0.62 mm. Die Wägung von sechs dieser Schnitte gab als Resultat: 85.5;



Figur 4. Das Schneiden der Agarscheibchen.

88; 85.5; 84; 86.5; 84 mg, oder 0.63 mg pro  $\text{mm}^2$  Oberfläche.

Die Scheibchen werden aufbewahrt in 90 % Alkohol und vor dem Gebrauch  $\frac{1}{2}$ —1 Stunde in einer Petri-Schale gewässert. Das Gewicht ist nach dem Wässern 0.66 mg pro  $\text{mm}^2$  Oberfläche.

Aus den Agarscheibchen stanzt man dann mit einem Apparate gleich grosse Stücke (siehe Figur 6, 1), welche ich im weiteren Verlaufe Agarplättchen nennen werde. In den Versuchen 1—430 waren sie  $4.2 \times 4.2$  mm gross; von Versuch 431 an war ihre Oberfläche  $4.5 \times 6$  mm. Die Agarplättchen kann man daraufhin auf nummerierten Objektträgern in einer feuchten Kammer aufbewahren. Statt

(18)

Afterwards they are separated from each other. The resulting Agar slices are placed in water in order to flush, remove existing growth-regulating substances.

The number of teeth through which the Agar from two incisions in height is rotated and the 5.7  $\infty$  match, a measure of the thickness of the slices. The most commonly used thickness was 108, therefore 0.62 mm. The weighing of six of these cuts were as result: the most commonly used thickness was 108, for example 0.62 mm. The weighing of six of these cuts were as a result: 85.5, 88, 85.5, 84, 86.5 and 84 mg, or 0.63 mg per mm<sup>2</sup> surface.

#### FIGURE 4

The Cutting of the Agar Block.

The slices are stored in 90% alcohol, before use 1/2-1 hours in a petri dish soaked. The weight is after watering 0.66 mg per mm<sup>2</sup> surface.

From the Agar block you then punch with an apparatus of the same size pieces (see FIGURE 6, 1), which I'll call in the further course Agar plates. In the experiments, they were tall 1-430 4.2 x 4.2 mm, from 431 to test their surface was 4.5 X 6 mm. One can then store the Agar plates on numbered slides in a moist chamber.

gewöhnliche Objektträger kann man besser Glasplatten aus schwarzem Glas oder Hartgummiplatten mit aufgeklebtem Deckglas benutzen; gegen den schwarzen Hintergrund heben sich die Spitzen und der Agar besser ab, was bei dem nicht zu starken roten Licht, wobei immer gearbeitet werden muss, besonders wichtig ist.

Die Kieselsäure und Gelatinplättchen, die in verschiedenen Versuchen zur Extraktion des Wuchsstoffes dienen, wurden in einer anderen Weise hergestellt. Zu 1 cc Wasserglas (11° Beaumé) wird etwa 0.75 cc einer normalen Salzsäurelösung gefügt und dieses Gemisch wird sofort ausgegossen auf eine paraffinierte Glasplatte. Auf diese wird auf etwa 1 mm hohe Glasfüsse eine zweite ebenfalls paraffinierte Glasplatte gelegt. Sobald die Kieselsäure erstarrt ist, wird die zweite Glasplatte abgehoben und das Kieselsäureplättchen, das jetzt frei liegt, zum Spülen in Wasser gelegt. Statt des Wasserglas-Salzsäuregemisches kann man auch flüssige 15-prozentige Gelatine zwischen den paraffinierten Glasplatten erstarren lassen.

#### 4. Der Arbeitstisch.

Bevor ich zur Beschreibung der eigentlichen Versuche übergehe, muss ich noch einiges bemerken. Die Versuchsmethodik ist so subtil, dass es gilt, die peinlichste Vorsicht in acht zu nehmen. Wenn ich während der Versuche nicht vollkommen ruhig arbeitete, so rächte sich das sofort, indem der mittlere Fehler viel zu gross wurde. Weiter habe ich im Dunkelzimmer alles so bequem wie möglich eingerichtet. Auf dem erhöhten Arbeitstisch steht ein mit zwei Armstützen versehener Holzblock.

Die zu operierenden Pflanzen stehen auf diesem Holzblock genau in gleicher Höhe mit meinen Augen. Über dem Tisch befindet sich eine rote Lampe, die ihr Licht nur auf den Tisch wirft, so dass kein direktes Licht das Auge trifft. Unter die Tischplatte lege ich die gedruckten Protokoll-

(19)

Instead of ordinary microscope slide one can better use glass plates of black glass or hard rubber sheets with glued-on cover glass, against the black background. Raise the tips and the Agar performed better. It is particularly important to always carry out in not too strong red light.

The silica and Gelatin platen serving in various experiments to extract the Growth Substance, were prepared in a different ways. To 1 cc of water glass (11° Beaume) is about 0.75 cc of normal hydrochloric acid solution added and this mixture is now poured paraffin on a glass plate. This is down to about 1 mm high glass feet a second glass plate also paraffin. Once the silica solidified, the second glass plate is lifted and the silica plate, which is now free, placed in water for rinsing. Instead of hydrochloric acid, water glass and liquid mixture can be 15 percent gelatin glass plates between the paraffin to solidify.

#### **4. THE WORK TABLE.**

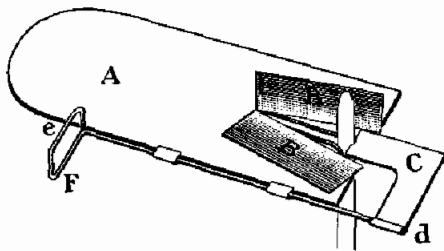
Before describing the actual tests will pass over, I noticed a few things. The test methodology is so subtle that there is true, the most embarrassing caution to be careful. When I am not completely calm during the experiments worked, then the immediate avenged by the average error was too large. Next I have everything set up in a dark room as comfortable as possible. Working on the raised table stands a wooden block provided with two armrests.

The plants are being operated on this block of wood are in exactly the same level with my eyes. Above the table there is a red lamp that casts its light only on the table so that no direct light hits the eye. Under the table I put the printed protocol forms, after which everything is recorded on the test.

formulare, worauf alles den Versuch betreffend aufgezeichnet wird. Die Pflanzen stehen hinter mir, so das sich während einer Versuchsreihe nicht aufzustehen brauche.

### 5. Extraktion des Wuchsstoffes.

Hierbei gilt es in möglichst kurzer Zeit eine gewisse Anzahl von Koleoptilspitzen abzuschneiden und auf ein Agarplättchen zu setzen. Obgleich es, wie wir später noch sehen werden, keinen Unterschied gibt, ob die Spitzen nach dem Abschneiden sofort oder erst nach einiger Zeit auf den Agar gesetzt werden, so habe ich doch bei fast keinem Versuch mehr als 2—5 Minuten zwischen dem Abschneiden und dem Aufsetzen verlaufen lassen.



Figur 5. Das Dekapitationsmesser.

Zum Abschneiden der Spitzen benutzte ich ein sogenanntes Dekapitationsmesser (Figur 5), mit dem ich innerhalb 3 Minuten etwa 20 Spitzen abschneiden kann. Es besteht aus einer Metallplatte A, auf die zwei kleine Messer B, deren Schneiden einen Winkel von  $30^\circ$  bilden, gelötet sind. Das Plättchen C ist beweglich in der Richtung d-e und führt die Koleoptile zwischen zwei kleinen Federn zu den Messern; mit dem Handgriffe F kann es gerade soweit geführt werden, dass die Koleoptile zweiseitig ein wenig angeschnitten wird. Wenn man jetzt das ganze Gestell in die Höhe bewegt, reisst man den oberen Teil der Koleoptile ab, während das primäre Blatt zwischen den Messern hindurchgleitet. Die abgeschnittene Koleoptilspitze bleibt auf den Messern stehen und man kann sofort eine neue Spitze abschneiden; so fährt man fort, bis die gewünschte Zahl von Spitzen neben ein-

Zum Abschneiden der Spitzen benutzte ich ein sogenanntes Dekapitationsmesser (Figur 5), mit dem ich innerhalb 3 Minuten etwa 20 Spitzen abschneiden kann. Es besteht aus einer Metallplatte A, auf die

(20)

The plants are behind me, so that need not stand up during a test series

## 5. EXTRACTION OF AUXIN.

Assure the shortest possible time for a certain number of Coleoptile tip cutting to be put on the Agar plates. Although, as we shall see later, there is no difference if the tips are placed immediately after cutting or only after some time on the Agar, so I have almost no attempt at more than 2-5 minutes between the performance and the placement can proceed.

### FIGURE 5

#### The Decapitation Maker

To cut off the tips I used a so-called Decapitation Maker (FIGURE 5), with which I can cut about 20 points in 3 minutes. It consists of a metal plate A, B on the two small knives whose blades form an angle of  $30^\circ$ , are soldered. C. The wafer is moved in the direction and leads to de Coleoptile between two small springs to the knives, the handles with F, it can be done just so far that the Coleoptile is cut on two sides a little. If you now move the entire frame into the air, rips off the top of the Coleoptile, while the primary leaf through fall from the blades. The truncated Coleoptile tip remains on the knives; you can immediate cut off a new tip, so you can continue until the desired number by tips are standing next to each other.



ander steht. Da es sich herausgestellt hat, dass die Länge der abgeschnittenen Spitzen keinen merklichen Einfluss auf die Menge des extrahierten Wuchsstoffes ausübt, so habe ich keine besondere Vorrichtung, um die Spitzen immer in gleicher Länge abzuschneiden, angebracht.

Nunmehr kann das Aufsetzen der Spitzen auf Agar erfolgen (Siehe Figur 6, 2). In der vorläufigen Mitteilung (Went 1926) habe ich angegeben, dass die Spitzen erst noch etwa 5 Minuten auf feuchtem Filtrierpapier standen, um den Inhalt der angeschnittenen Zellen zu entfernen. Da einige Vorversuche aber gezeigt hatten, dass die Menge des Wuchsstoffes von der Anwesenheit dieses Zellinhaltes unabhängig war, habe ich bei meinen hier mitgeteilten weiteren Versuchen immer die Spitzen vom Dekapitationsmesser sofort auf den Agar übertragen. Das Übertragen soll mittels einer sehr leicht beweglichen Pinzette geschehen, weil man sonst leicht die Spitzen beschädigt. Auf dem zuvor mit Filtrierpapier getrockneten Agarplättchen werden die Spitzen regelmässig verteilt und es wird dafür gesorgt, dass sie mit ihrer ganzen Schnittfläche den Agar berühren.

Jetzt werden in ein Protokoll eingetragen: das Datum, die Länge der dekapitierten Pflanzen, event. die Länge der abgeschnittenen Spitzen, die Dicke des Agars, die Zeit des Anfangs und des Endes des Aufsetzens und das Mittel zwischen diesen beiden, die Nummer des Objektträgers und schliesslich alle weiteren Einzelheiten.

Während der ganzen Zeit, welche die Spitzen auf dem Agar stehen, wird der Objektträger samt Agar und Spitzen in der feuchten Kammer aufbewahrt.

Dabei hat es sich herausgestellt, dass Verunreinigung der Luft in der feuchten Kammer (z. B. von noch nicht ganz trockner Ölfarbe herrührend) entweder die Bildung oder den Transport des Wuchsstoffes ungünstig beeinflusst, oder ihn selbst unwirksam macht.

Nachdem die Spitzen entfernt sind, wird ein kleiner

(21)

As it turned out that the length of the cut. Tips have no noticeable effect on the amount of extracted Auxin exerts, so I have no special device to cut off the tops still attached in the same length.

Now, the placement of the points made on Agar (see FIGURE 6, 2). In the preliminary communication (Went 1926) I stated that the tips were only about 5 minutes on wet filter paper to remove the contents of cut cells. As some preliminary tests had shown that the amount of Growth Substance by the presence of this cell content was independent, I have in my other tests reported here always the tips of Decapitation Maker immediately transferred to the Agar. The transfer should be done very easily using a movable pair of tweezers, because otherwise one easily break the tips. On the previously dried with filter paper Agar plates the tips are distributed regularly and it is ensured that they touch with their entire cut surface of the Agar.

Now enter in a log: the date, the length of the decapitated plants, event. the length of the cut-off points, the thickness of the Agar, the time of the beginning and end of the touchdown and the mean between these two, the number of the slide, and finally all the other details.

During the whole time, which tips on the Agar, are the slides, including Agar and tips, kept in a moist chamber.

It was been shown that contamination of the Air in the moist chamber (for example: not yet completely oil dry stem) either the formation or the transport of Auxin adversely affected, or ineffective, after the tips are removed

Tropfen Alkohol auf das Agarplättchen gebracht und, wenn der Agar länger als einige Stunden aufbewahrt werden soll, noch ein Tropfen Wasser um Austrocknung zu verhindern. Dann wird die ganze feuchte Kammer in einem Eisschrank aufgehoben. In dieser Weise bleibt der Wuchsstoff sehr lange erhalten; später wird erörtert werden, dass z. B. Bakterienentwicklung ungünstig auf die Erhaltung einwirkt (7).

Es soll hier nochmals nachdrücklich betont werden, dass der Kniff der Methode in dem Abfangen des stetig sich bildenden Wuchsstoffes sitzt, und dass nur in dieser Weise der Stoff aus den lebendigen Spitzen zu extrahieren ist. Jeder Versuch den Stoff aus getöteten und zerriebenen Spitzen zu bekommen ist bis jetzt fehlgeschlagen, und theoretisch ist es auch nicht zu erwarten, dass er je gelingen wird.

Die Belichtung geschieht in einem Kasten, dessen oberer Teil eine verstellbare Argentalampe enthält, während die Pflanzen sich im unteren Teil befinden. Mit Hilfe von Spiegeln kann nach Belieben entweder von oben, oder ein oder zweiseitig horizontal belichtet werden. Beide Teile sind durch einen Wasserbehälter mit gläsernem Boden getrennt, um das Durchdringen von Wärmestrahlen zu verhindern.

## 6. Die quantitative Bestimmung des Wuchsstoffes.

Wie schon gesagt, werden hierfür die speziell aufgezogenen Reaktionspflanzen benutzt. Ich habe all meine Versuche ausgeführt mit Pflanzen, die vom Samen ab gemessen 40—60 mm lang waren, also 30—50 mm aus den Glasröhren emporragten. Kürzere Pflanzen sind nicht gut brauchbar, weil bei ihnen unter dem gekrümmten Teil kein deutlich ungekrümmtes Stück mehr übrig bleibt und man daher den Krümmungswinkel nicht genau bestimmen kann.

(22)

After the spikes are removed, a small drop of alcohol placed on the Agar plates and when the Agar is more than a few hours should be kept to prevent even one drop of water to dry out. Then all the humidity chamber is lifted in a refrigerator. In this way the Growth Substance is a very long time, will be discussed later, such as bacteria that adversely affects the development of conservation (7).

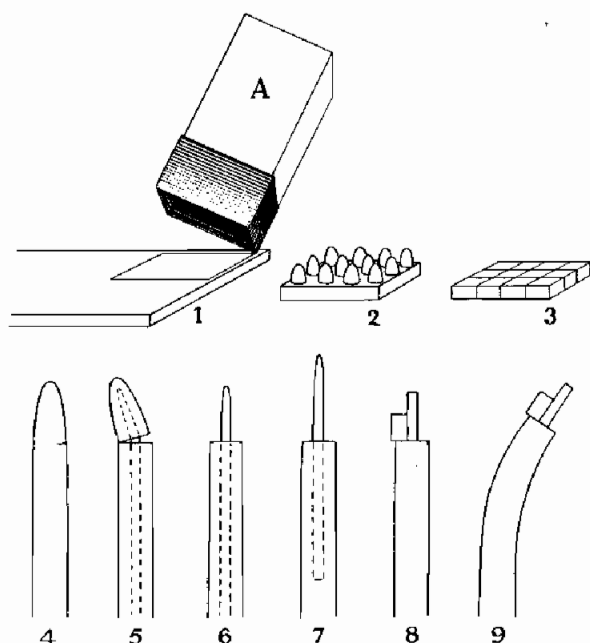
It should again be emphasized here that the trick is sitting in the method of intercepting the steadily forming Growth Substance, and that is only in this way to extract the substance from the tips of living. Any attempt to get the material from dead and crushed lace has failed until now, and theoretically there is no grounds to expect that it will ever succeed.

The exposure is done in a box whose upper part contains an adjustable Argentalampe, while the plants are located in the lower part. With the help of mirrors can at will, either from above or one or both sides are exposed horizontally. Both parts are separated by a water tank with a glass floor to prevent the penetration of heat rays.

## **6. THE QUANTITATIVE DETERMINATION OF THE GROWTH SUBSTANCE.**

As I said, the best raised response plants are used. I've carried out all my tests with plants from seed were measured from 40-60 mm long, 30-50 mm therefore tips from the glass tubes. Shorter plants are not quite useful, because by them under the curved portion substantially non-curved piece no longer remains, and therefore we can not determine the exact angle of curvature.

Die Dekapitation geschieht in der üblichen Weise, ungefähr wie Stark und Drechsel (1922) es beschreiben. Die Pflanzen werden, 5—8 mm von der Spitze (Figur 6, 4) mit einem scharfen Messer einseitig eingeschnitten. Die



Figur 6. Schematische Darstellung der Analyse des Wuchsstoffes. 1. Ausstanzen der Agarplättchen aus den Agarscheibchen. 2. Aufsetzen der Spitzen auf Agar. 3. Das Agarplättchen in 12 Würfel geteilt. 4. Einseitiger Einschnitt in die Koleoptile. 5. und 6. Entfernung der Spitze. 7. Herausziehen des primären Blattes. 8. Einseitiges Aufsetzen eines Agarwürfels. 9. Gekrümmte Reaktionspflanze.

Spitze wird dann etwas umgebogen (6, 5) und mit einem Ruck abgezogen (6, 6). Bünning (1927) gibt an, dass diese Art der Dekapitation Anlass zu gerichteten Krümmungen gibt. Das habe ich aber *nie* beobachtet. Mit grosser Sorgfalt

## FIGURE 6

### Schematic Representation

#### Analysis of the Growth Substance.

1. punching the Agar plates from Agar slices.
2. touchdown of the tips on Agar.
3. the Agar plates divided into 12 cubes.
4. sided incision in the Coleoptile.
- 5 and 6. removal of the tip.
7. pulling out of the primary leaf.
8. sided one touchdown Agar cubes.
9. Curved response plant.

\*\*\*\*

The decapitation is done in the usual way, about how Stark and Drechsel (1922) describe it. The plants, cut 5-8 mm from the tip (FIGURE 6, 4) with a sharp knife on one side. The tip is then bent slightly (6, 5) and pulled with a jerk (6, 6). Bünning (1927) indicates that this type of curvature is directed to cause decapitation.

soll das hervorragende primäre Blatt etwa 5 mm weit herausgezogen werden (6, 7), dabei muss man die Wurzeln festhalten damit die Pflanze sich nicht vom Samen löst. Die Operationen werden leicht ausgeführt, indem jede Pflanze in ihrem oben beschriebenen Behälter, individuell behandelt werden kann.

Nach erfolgter Dekapitation lasse ich die Pflanzen einige Zeit ruhig stehen und erst nach 40—50 Minuten wird der Agar einseitig aufgeklebt. Diese Zeit dient hauptsächlich, um etwaige Krümmungen, die als Folge der Dekapitation auftreten, zu entdecken. Direkt vor dem Gebrauch werden die dekapitierten Pflanzen ausgesucht und zu 12 in einem Holzbrettchen zusammengestellt. Nur diejenigen die in ihrem wenigstens 25 mm langen oberen Teil vollkommen gerade sind, werden für die Reaktionen gebraucht, alle anderen entfernt.

Das Agarplättchen, dessen Wuchsstoffgehalt bestimmt werden soll, muss jetzt in 9 oder 12 gleich grosse Agarwürfel geteilt werden (Figur 6, 3). Bis zum 430 ten Versuch schnitt ich sie aus der Hand; später habe ich einen von Dolk vorgeschlagenen Apparat benutzt, der das Agarplättchen sehr genau in 12 Teile zerlegt.

Zum Aufkleben dieser Agarwürfel bediene ich mich 15-prozentiger Gelatine, die ich auf einem kleinen elektrischen Ofen immer flüssig bereit halte (bei etwa 40° C). Ein kleiner Tropfen dieser Gelatine wird auf die linke oder rechte Seite der Schnittfläche des Koleoptilstumpfes gebracht und mit einer kleinen Spatel wird der Agarwürfel auf den Stumpf übertragen, wo er sofort festklebt (Figur 6, 8). Nur bei sehr starker Guttation kann er sich wieder lösen.

Die wichtigste Versuchsperiode beginnt jetzt, denn es kommt darauf an, die Luftfeuchtigkeit fortwährend in solcher Höhe zu halten, dass einerseits die Koleoptilstümpfe nicht guttieren, andererseits aber die Agarwürfel nicht austrocknen.

(24)

I have watched before with great care the excellent primary leaf about 5 mm should be pulled far (6, 7), making sure you hold the roots so the plant from seed is not dissolved. The operations are easily carried by each plant in its container described above, can be treated individually.

After decapitation, I let the plants stand quietly for some time and only after 40-50 minutes the Agar glued on one side. This time is used primarily to discover any curvatures which occur as a result of decapitation. Directly before use the decapitated plants are selected and compiled into a wooden board to 12 marriages. Only those who are in their upper part, at least 25 mm long are perfectly straight, is needed for the reactions, all others removed.

The Agar plates whose Growth Substance content should be determined, it is now divided into 9 or 12 equal size Agar cubes (FIGURE 6, 3). Up to 430th attempt, I cut them out of hand, but later I used one proposed by Dolk apparatus that separates the Agar plates very accurate in 12 parts.

For affixing these Agar cubes I use 15-percent gelatin, which I believe to a small electric oven always liquid ready (at about 40° C). A small drop of gelatin is placed on the left or right side of the cut surface of the Coleoptile stumps and with a small spatula of Agar cubes is transmitted to the stump where it can immediately stuck (FIGURE 6, 8). Only at very high guttation it may come off again.

The most important test period starts now, because there is important to keep the humidity to continuously at such a height that, while not Coleoptile stumps on the other hand, the Agar cubes does not dry out.



Eine ausreichende Konstanz der Luftfeuchtigkeit wird aber mit der vorher beschriebenen Regulation erreicht; nur wenn die Tür des Dunkelzimmers zu oft geöffnet wird, kann die Feuchtigkeit vorübergehend unter die gewünschte Höhe sinken.

Nach dem Aufsetzen werden wieder alle weiteren Daten, wie der Zeitpunkt der Reaktion, die Länge der abgeschnittenen Spitzen, die Zeit der Dekapitation und des Aufsetzens, die Anzahl der Würfel in die der Agar geteilt ist, und die Nummer des Holzbrettchens in das Protokoll eingetragen.

Nach 120 (Versuche 1—282) oder 110 (von Versuch 283 an) Minuten werden die Reaktionspflanzen photographiert, indem mittels einer Bogenlampe ein Schattenbild der Pflanze in natürlicher Grösse auf Bromsilberpapier geworfen wird. Es braucht kaum gesagt zu werden, dass die Strahlenrichtung immer senkrecht zu der Krümmungsrichtung war. Das Schattenbild wird nach dem Entwickeln auf das zugehörige Protokoll geklebt. So hat man alle Einzelheiten und das Resultat von jedem Versuche zusammengefügt, so dass das Ergebnis nach Belieben nachgeprüft werden kann. Alle meine Protokolle bleiben im botanischen Institut in Utrecht aufbewahrt.

## 7. Die Messung der Krümmungen.

Schliesslich muss ich noch die Messung der Krümmungen besprechen. Weil die Dicke der Koleoptilen im Mittel bei jeder Versuchsreihe die gleiche war, ist die Winkelablenkung ein direktes Mass für die Wachstumsunterschiede der opponierten Seiten. Den direkten Beweis dafür, dass der Krümmungswinkel in geradem Verhältnis steht zu der Konzentration des Wuchsstoffes, werde ich in Abschnitt III erbringen. Die Messung des Krümmungsradius kann uns etwas über die Wachstumsverteilung in der Koleoptile lehren, für die Wuchsstoffmessungen ist er aber nur in Zusammenhang mit dem bei jedem Krümmungsradius gehörigen

(25)

A sufficient constancy of humidity is achieved but with the previously described regulation; only when the door opened to the dark room, often can fall temporarily below the desired moisture level.

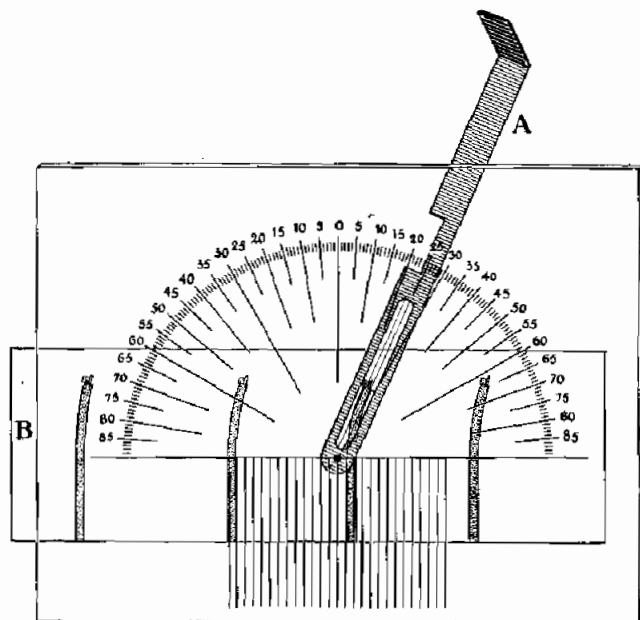
After touching down again, all other data, such as the time of reaction, the length of the cut-off points, the time of decapitation and the touchdown, the number of cubes in which the Agar is divided, and the number of *Holzbretehen*s entered in the log.

After 120 (trials 1-282) or 110 (of 283 attempts at) minutes, the response plants photographed by means of an arc lamp, a silhouette of the plant will be thrown into natural Grässer on bromide paper. It need hardly be said that the beam direction was always perpendicular to the direction of curvature. The shadow image is pasted after developing its Protocol. Then we have put together all the details and the result of each experiment, so the result can be verified at will. All my records remain stored in the Botanical Institute in Utrecht.

## **7. MEASUREMENT OF THE CURVATURE.**

Finally, I must still discuss the measurement of the curvature. Because the thickness of the Coleoptile was the same on average in each trial, the angular deflection is a direct measure of the growth differences between the opposed sides. Direct proof that the angle of curvature is in direct proportion to the concentration of Growth Substance, I will provide in Section III. The measurement of the curvature radius teach us something about the distribution of growth in the Coleoptile, the Growth Substance measurements but it is only in relation to the radius of curvature associated with each angle to use.

Winkel zu gebrauchen. Im Gegensatz zum Krümmungswinkel ist die Ablenkung der Spitze in mm bei Avena kein Mass für die Wachstumsunterschiede der opponierten Seiten, weil der gekrümmte Teil nicht immer dieselbe Länge hat und fast nie an einer Stelle lokalisiert ist; die Berechnung der Wachstumsdifferenz, wie Brauner (1922) sie ausführt ist daher unrichtig. Zur Messung des Krümmungswinkels



Figur 7. Gradbogen zur Messung des Krümmungswinkels.

habe ich einen speziellen Gradbogen benutzt. Ein halber Kreisbogen ist in  $180^\circ$  geteilt und senkrecht auf dessen Basis sind in je 2 mm Entfernung parallele Linien gezogen (Figur 7). Von dieser Zeichnung wird auf einer photographischen Platte ein Positiv aufgenommen. Im Mittelpunkt des Kreisbogens wird durch das Glas ein Loch gebohrt, das als Drehpunkt eines Zeigers A dient. Dieser

(26)

In contrast to the curvature angle is the deflection of the tip in mm. Avena not a measure for the growth differences between the opposed sides, because the curved part is not always the same length and located almost never in one place, and the calculation of the growth differential, as Brauner (1922) she performed is therefore incorrect. To measure the curvature angle, I used a special degree arc. A half circle is divided in 180 0 and perpendicular to its base in 2 mm distance parallel lines are drawn (FIGURE 7). From this drawing is on a photographic plate taken a positive. In the center of the arc is a hole drilled through the glass, which serves as a pivot point A of a pointer.

FIGURE 7

Protractor to Measure the Bending Angle.

Zeiger hat eine längliche, radiäre Öffnung von etwa  $3 \times 30$  mm; hierin sind 2 sehr dünne, parallele Metalldrähte in einer gegenseitigen Entfernung von 0.8 mm gespannt. Will man jetzt den Krümmungswinkel einer Reaktionspflanze messen, so wird der oben beschriebene Bogenmesser auf das Schattenbild B der Pflanze gelegt und der Zeiger so weit gedreht, bis die zwei darin gespannten Metalldrähte genau die Tangente der äussersten Spitze der Reaktionspflanze bilden. Weil der Stumpf der Koleoptile über die ganze Länge gleich dick ist (die konische Spitze ist ja abgeschnitten) kann man nach einiger Übung ziemlich genau die Tangente bestimmen. Ist man so weit, dann dreht man die Glasplatte um soviel, dass die unteren parallelen Linien genau parallel zum ungekrümmten Teil der Pflanze gerichtet sind. Der Zeiger gibt dann direkt den Krümmungswinkel der Koleoptile auf dem Gradbogen an.

### ABSCHNITT III.

#### BILDUNG, WIRKUNG UND EIGENSCHAFTEN DES WUCHSSTOFFES.

##### 1. Grundversuch; Besprechung der Fehlergrenzen.

Bevor ich einen Anfang mache mit der Mitteilung meiner Resultate, müssen wir uns erst einen Begriff von der quantitativen Brauchbarkeit der Methode machen.

Wenn ich ein Agarplättchen mit einer gewissen Menge des Wuchsstoffes 24 Stunden habe stehen lassen, dann bin ich sicher, dass dieselbe sich über das ganze Plättchen gleichmässig verteilt hat (vgl. Seite 55). Schneide ich das Plättchen in 12 gleich grosse Stücke, dann habe ich 12 gleiche Portionen des Wuchsstoffes erhalten. Jedoch finde ich nachdem diese 12 Würfel auf 12 dekapitierte Reaktionspflanzen einseitig aufgeklebt sind, ziemlich schwankende Werte für deren Krümmung. Das weist also darauf hin, dass die Reaktionspflanzen unter einander nicht alle gleich

(27)

This pointer has an elongated, radial opening of about 3 x 30 mm; herein are two very thin, parallel metal wires in a mutual distance of 0.8 mm stretched. Will we now measure the angle of curvature of a response plant, then the above described arc diameter is placed on the shadow image B of the plant and the pointers so far turned that form until the two is strained metal wires exactly tangent to the outermost point of the response plant. Because of the Coleoptile stump over the whole length is the same thickness (the conical tip is indeed cut off) after some practice you can pretty much determine the tangent. Is it this far, then rotate the glass plate around so much that the lower parallel lines are directed exactly parallel to the non-curved part of the plant. The pointer is then connected directly to the curvature of the Coleoptile on the degree of arc.

### **SECTION III.**

## **FORMATION, GROWTH, AND PROPERTIES OF THE GROWTH SUBSTANCE**

### **1. BASIC EXPERIMENT: DISCUSSION OF THE LIMITS OF ERROR.**

Before I make a beginning with the release of my results, we must first form an idea of the usefulness of the quantitative method.

If I have a Agar plates with a certain amount of Growth Substance for 24 hours are, then I am sure that the same has been distributed evenly over the entire plate (comp. page 55). I cut the plate into 12 equal pieces, then I get 12 equal portions of the Growth Substance. But I think after this 12 sided cubes are glued to 12 response decapitated plants, rather fluctuating values for the curvature.

sind. Bestimme ich aber die Winkel von einer grösseren Anzahl von Reaktionspflanzen, auf denen alle die gleiche Portion des Wuchsstoffes einseitig aufgesetzt worden ist, dann kann man die erhaltenen Zahlen in der Form einer Binomialkurve anordnen. Das Resultat von diesem Grundversuch ist in Tabelle I dargestellt.

Versuchsreihe 496—501. Sämtliche 6 Agarplättchen, auf denen je 4 Spitzen während 120 Minuten gestanden haben, werden in 12 Würfel geteilt. Diese 72 Würfel werden einseitig auf 72 Reaktionspflanzen gesetzt; die Krümmung wird nach 110 Minuten photographiert und gemessen.

TABELLE I.

Krümmungswinkel . . .	6°	7°	8°	9°	10°	11°	12°	13°	14°	15°	16°	17°
Anzahl der Pflanzen . .	0	3	6	8	12	12	10	8	8	4	0	1
Berechnete Anzahl . . .	1	2.5	5	8	11	12.5	12	9	6	3	1.5	0

In der oberen Reihe stehen die Winkel, über welche die Krümmungen der Versuchsreihe 496—501 sich verteilen. Darunter steht die Anzahl der Pflanzen, welche den genannten Ablenkungswinkel zeigten, während in der letzten Reihe diese Zahlen bei einer binomialen Verteilung berechnet sind. *Diese typische Verteilung beweist die physiologische Einheitlichkeit des Materials* . . . . . (1).

Sie tritt aber nur auf bei optimalen Versuchsbedingungen. Ist die Luftfeuchtigkeit nur etwas zu niedrig gewesen, dann sind verschiedene Agarwürfel vertrocknet, so dass der Wuchsstoff nicht in dem Stumpf gelangt ist; ist dagegen die Luftfeuchtigkeit zu hoch gewesen, dann kann der Wuchsstoff durch Guttationswasser verdünnt werden. In beiden Fällen sind die resultierenden Krümmungen zu klein, und die Krümmungswinkel einer Versuchsreihe sind nicht mehr in der Form einer Binomialkurve über die Krümmungsklassen verteilt, sondern die Kurve ist schief. Als Beispiel gebe ich die Ver-

It has also indicated that the response of plants identical with each other, not all are but I Determine the angle from a larger number of response plants on which all the same portion of the Growth Substance is placed on one side, then you can rearrange the numbers obtained in the form of a binomial curve. The result of this basic experiment is shown in TABLE I. Series of experiments, 496-501. All Agar plates 6, each of which four have been on top for 120 minutes, divided into 12 cubes. These 72-sided cubes are placed on 72 response plants and the curvature is photographed and measured after 110 minutes.

\*\*\*\*

### TABLE I

Curvature angle  
 Number of plants  
 Calculated number

\*\*\*\*

In the top row are the angular spread over which the curvatures of the test series is 496-501. Among them is the number of plants which showed the aforementioned deflection angle, while the last row are calculated in these figures for a binomial distribution. *This distribution shows the typical physiological uniformity of the material ... ( 1).*

It occurs only at optimal experimental conditions. If the humidity was only slightly too low, then different Agar cubes dried up, so that the Growth Substance is not entering the stump, however, the humidity was too high, then the Growth Substance is diluted by guttation. In both cases, the resulting curves are too small and the curvature angle A series of tests are no longer in the form of a spread over the binomial curve classes, but the curve is skewed. As an example I give the test series (187, 188, 189 and 194), where the humidity was too low:



suchsreihe (187, 188, 189 und 194), bei der die Feuchtigkeit zu niedrig war:

Krümmungsklassen 0-1.5°-3.5°-5.5°-7.5°-9.5°-11.5  
 Aufgefundene Krümmungen 3 4 6 11 9 2

*Solche Versuchsreihen sind kaum brauchbar und nur qualitativ zu verwerten* ..... (2).

In einzelnen Fällen kommt es vor, dass bei sonst guten Versuchsreihen dennoch eine oder zwei Pflanzen nicht oder kaum gekrümmt sind. Wenn es sich bei der Berechnung zeigt, dass diese Werte weit ausserhalb der (binomialen) Verteilung der übrigen Krümmungen liegen, dann brauchen sie nicht mitgezählt zu werden, denn es sind offenbar Versuchsfehler. Als Beispiel führe ich Versuch 490 an: Krümmung der einzelnen Pflanzen 1°, 1°, 6°, 6°, 6°, 7°, 7°, 7°, 7°, 9°, 9°, und 9°. Hier darf ich die Krümmungen von 1° bei der Berechnung des Mittelwertes ruhig ausschalten. Bei Versuch 483 waren die Zahlen: 0°, 7°, 8°, 8°, 9°, 10°, 11°, 11°, 11°, 11°, 12° und 12°. Auch hier sieht man sofort, dass der 0° Wert aus der Reihe fällt.

*Im Allgemeinen darf man dem Prozentsatz der gekrümmten Avena-Stümpfe keinen quantitativen Wert beimessen, denn in dieser Weise bestimmt man nur die Grösse des Versuchsfehlers* ..... (3).

Paál, der am ersten den Prozentsatz von gekrümmten dekapitierten Pflanzen, auf denen die phototropisch zu reizende Spitze wieder aufgesetzt worden ist, bestimmt hat, zieht nur qualitative Schlüsse aus seinen Versuchen. Später haben Stark (1921, 1922), Fr. Seubert (1925) u. A. diesen Prozentsatz aber quantitativ verwertet. Das ist nicht gestattet. Ich habe ganze Versuchsreihen bei denen 100 Prozent der Reaktionspflanzen gekrümmt sind, und bei anderen Serien, die quantitativ dieselbe Krümmung ergaben, sind nur 90 % gekrümmt. Bei der Bestimmung von sogenannten Schwellenwerten für phototropische oder geotropische Reizung ist die Sache natürlich anders; dort bestimmt man eigent-

(29)

Curvature classes	0-1.5 °	-3.5 °	-5.5 °	-7.5 °	-9.5 °	-11.5 °
Discovered curves	3	4	6	11	9	2

*Such trials are hardly useful and only be to utilized qualitatively ... (2).*

In some cases it is possible that little or no curvature in otherwise good trials but one or two plants. If it's calculation shows that these values are far beyond the (binomial) distribution of the other curves, then they need not be counted because there are obviously experimental error. As an example, I am trying to 490: curvature of the individual plants 1°, 1°, 6°, 6°, 6°, 7°, 7°, 7°, 7°, 9°, 9° and 9°. Here I must turn off the curvatures of the calculation of the mean quiet. At trial, the figures were 483: 0°, 7°, 8°, 8°, 9°, 10°, 11°, 11°, 11°, 11°, 12° and 12°. Once again, we see immediately that the 0° value falls out of line. In general, *one may attach to the percentage of the curved Avena stumps no quantitative value, as determined in this way is only the size of experimental error ... (3).*

Paal, the first on the percentage of curved decapitated plants on which the phototropic to lovely top has been re-placed, has determined moves, only qualitative conclusions can be made from his experiments. Later, Stark (1921, 1922), Miss Seubert (1925) and others utilized this percentage but quantitatively. This is not allowed. I have whole series of experiments in which 100 percent of the curved response plants, and in other series, which were quantitatively the same curvature, only 90% curved. In the determination of so-called threshold for phototropic or geotropic stimulation of the matter is different, of course, there is actually determined

lich die Variationskurve, wobei die Mediane die Schwelle der eben sichtbaren Krümmung bildet. Alle Krümmungen die hier auftreten, sind dann auch sehr klein; das ist nicht der Fall bei Stark, wo die Krümmungen, falls sie auftreten, recht beträchtlich sind.

Da einerseits eine Versuchsreihe nie mehr als etwa 100 Reaktionspflanzen umfassen kann, und meistens nur aus 60 besteht, und andererseits ein Versuchsnummer, ebenfalls aus praktischen Gründen, aus 12 Reaktionspflanzen besteht, so muss ich hier weiter zeigen, inwiefern die Krümmung von einer einzigen Versuchsnummer quantitativ brauchbar ist. Als Beispiel führe ich wieder die Versuchsreihe 496—501 an, von der ich oben die Variationskurve mit der binomialen Kurve verglichen habe.

Die einzelnen Versuche sind in Tabelle II angeführt.

TABELLE II.

Versuchsnummer.	Krümmung.	Abweichung vom Mittelwert.
496	11.5 ± 0.65	+ 0.3
497	10.8 ± 0.5	- 0.4
498	11.2 ± 0.6	0.0
499	11.2 ± 0.9	0.0
500	11.0 ± 0.6	- 0.2
501	11.3 ± 0.75	+ 0.1

Für jede Versuchsnummer haben 4 Spitzen während 120 Minuten auf dem Agarplättchen gestanden. Das Plättchen ist in 12 Würfel geteilt, die auf 12 Reaktionspflanzen einseitig aufgesetzt wurden, Mittelwert der Versuchsreihe  $11.20 \pm 0.26^*$ ).

Hieraus ersieht man eine gute Übereinstimmung zwischen den einzelnen Versuchen und deren Mittelwert; die Ab-

\*) Den mittleren Fehler, den ich all meinen Mittelwerten beigebe, habe ich berechnet nach  $m = \pm \sqrt{\frac{\sum p x^2}{n(n-1)}}$

(30)

the variation curve, and the median threshold of the curvature is just visible. All the curves appear here, then even very small, this is not the case in Stark, where the curves, if they occur, are quite considerable.

On the one hand may include a series of experiments, never more than about 100 response plants, and usually consists of only 60, and the other a test number, also for practical reasons, consists of 12 response plants, so I must show you further how the curvature quantitatively from a single experiment number is useful. As an example I refer again to the test series, 496-501, of which I am above the variation curve

Compared with the binomial curve.

The individual tests are given in TABLE II.

\*\*\*\*

## TABLE II

Experiment Number - Curvature - Deviation from the Mean.

\*\*\*\*\*

For each experiment number 4 tips for 120 minutes have been on the Agar plates. The plate is divided into 12 cubes that were placed unilaterally on 12 response plants, mean of test series  $11.20 \pm 0.26$  \*).

This tells us something is good agreement between the individual experiments and their average;

\*\*\*\*

\*) The average error, which I add all my averages, I have calculated for  $m \pm \sqrt{\sum(p x^2/n [n-1])}$

weichung ist nicht grösser als der mittlere Fehler. Ich könnte noch mehr ähnliche Versuchsreihen anführen; es genüge aber die Mitteilung, dass auch sonst eine ähnliche Übereinstimmung zu finden ist. (Siehe Versuch 417-421, Seite 41; dort betragen die Unterschiede zwischen den äussersten Werten nur 4 %). Weil ich meistens mehrere Versuchsreihen angestellt habe, um ein bestimmtes Resultat zu sichern, kann ich bei den folgenden Versuchen *die quantitativen Resultate innerhalb der Grenzen des mittleren Fehlers somit als real betrachten* .....(4).

Bakterien können die Menge des Wuchsstoffes während des Aufbewahrens herabsetzen, eine solche Änderung kommt aber nicht im Krümmungswinkel oder mittleren Fehler zum Ausdruck. Ob die Menge sich verändert hat, ist nur mittels Parallelversuche zu bestimmen, welche ich fast immer angestellt habe.

Ich werde aber nicht alle Versuchsreihen anführen, weil die Übereinstimmung meistens sehr befriedigend war; nur wenn die Unterschiede zu gross sind, sollen sie erwähnt sein.

Nach diesen einführenden Versuchen kann ich zur Mitteilung einiger Kontrollversuche übergehen.

## 2. Kontrollversuche.

Die ersten Versuche, die ich anführe, beziehen sich auf die Kontrolle der Gallerte. Dazu setze ich Würfel von reinem Agar, Gelatine oder Kieselsäure-Gallerte einseitig auf dekapitierte Keimlinge. Das Resultat ist eindeutig: werden die Würfel 40-50 Minuten nach dem Dekapitieren aufgesetzt und die Pflanzen nach abermals 120-110 Minuten (also 160 Minuten nach der Dekapitation) kontrolliert, dann sind alle Pflanzen noch vollkommen gerade, eine einzige event. zufällige (ungerichtete) Krümmung ausgenommen (z. B. Versuch 32). Wenn man aber nicht 160, sondern 170 oder 180 Minuten wartet, so fangen verschiedene Pflanzen an sich positiv zu krümmen (bisweilen 30 %,

(31)

the deviation is not greater than the mean error. I could cite more similar series of experiments, it was sufficient but the message that is also found elsewhere, a similar agreement. (See test 417-421, page 41, there be differences between the extreme values of only 4%). *Because I've mostly made several test runs in order to secure a certain result, I can in the following experiments, the quantitative results within the limits of the average error thus be regarded as real ... ( 4).*

Bacteria can reduce the amount of Growth Substance during storage, such a change is not in the curvature or angle mean error expressed. Whether the amount has changed is to determine only by means of parallel experiments which I have almost always employed.

But I will not list all test series, because the match was very satisfying mostly, except when the differences are too large, it should be mentioned.

After these introductory experiments on I can go to release some control experiments.

## **2. CONTROL EXPERIMENTS.**

The first experiments, which I quote, relate to the control of jelly. I use this cube of pure Agar, gelatin or silica jelly to one side of the decapitated seedlings. The result is clear, and the cubes are placed 40-50 minutes after the decapitation and the plant again after 120-110 minutes (or 160 minutes after decapitation) controlled, then all the plants are still perfectly straight, a single event. random (undirected) except curvature (for example: Versuch 32). But if one does not wait for 160, but 170 or 180 minutes, various plants bend positively to sometimes 30%, Experiment 1).

Versuch 1). Diese Resultate stehen in vollem Einklang mit denjenigen Fr. Gorter's (1927); sie erklärt dieselben durch die Bildung einer neuen physiologischen Spitze. Auch später werde ich noch darauf hinweisen, wie stark diese regenerierende physiologische Spitze das Krümmungsmass herabsetzen kann. Ich kann also schliessen, dass *innerhalb 160 Minuten nach Dekapitation reiner Agar, resp. Gelatine und Kieselsäure-Gallerte keinen messbaren Einfluss auf das Wachstum ausüben* ..... (5).

Eine andere Frage ist: sind vielleicht beim Abschneiden der Spitze frei werdende Stoffe, wie Inhaltkörper der Zellen, für die wachstumsfördernde Wirkung verantwortlich zu machen? Das war von vornherein nicht zu erwarten; Versuche haben es denn auch bewiesen. *Werden nämlich 12 Koleoptilringe, aus intakten Koleoptilen geschnitten, während 120 Minuten auf Agar gesetzt, so bekommt man keine nachweisbare Krümmung.* (Versuch 249 : Krümmung  $0.08 \pm 0.4$ ; siehe auch Versuch 166-170, Tabelle XI) ..... (6).

In der ersten Zeit hatte ich bei meinen Versuchen die Schwierigkeit, dass der Wuchsstoff im Laufe von 12-24 Stunden aus dem Agar verschwunden war. Es stellte sich aber heraus, dass höchstwahrscheinlich Bakterien hieran Schuld waren. Denn die Versuche 61 und 66 zeigen, dass Gelatine mit dem Wuchsstoff nach 18- Stündigem Aufbewahren bei  $25^{\circ}$  noch wirksam ist (Krümmung  $7^{\circ}$ ), aber nach nochmals 18 Stunden sich zu verflüssigen anfängt und keine Krümmung mehr ergibt. Bei den Versuchen 67, 68 und 69 ist die Gallerte mit der gleichen Menge des Wuchsstoffes zum Teil warm (bei  $25^{\circ}$ ) zum Teil kalt (unter  $5^{\circ}$ ) 70 Stunden aufbewahrt worden. Im ersten Fall ist die Krümmung  $1.2^{\circ}$  (Versuch 68), im zweiten Fall  $13.3^{\circ}$  und  $14.3^{\circ}$  (Kieselsäure-Gallerte und Gelatine, Versuch 67 und 69) ..... (7).

Um jede Bakterienwirkung auszuschliessen, habe ich bei den weiteren Versuchen die Gallerte mit dem Wuchsstoff

(32)

These results are fully consistent with those of Miss Gorter's (1927), she says the same through the formation of a new physiological tip. May be later I will point out to you as greatly reduce the regenerating tip of the physiological curvature. *I can therefore conclude that within 160 minutes after decapitation of pure Agar, respectively. Gelatin and silica jelly has no measurable influence on the growth ... ( 5).*

Another question is, are perhaps the tips performance of released substances, such as content of the body cells, to be held responsible for the growth factor effect? This was not expected from the outset, because experiments *have also demonstrated. Namely 12 Coleoptiles be cut from intact coleoptiles, for 120 minutes set on agar, you get no detectable curvature.* (Experiment 249: curvature of  $0.08 \pm 0.4$ , see also attempt 166-170, Table XI) ... ( 6).

The first time I had in my experiments, the difficulty was that the Growth Substance disappeared in the course of 12-24 hours from the Agar. It turned out that bacteria were most likely guilty thereto. For the experiments 61 and 66 show that gelatin with the Growth Substance after 18 hours of storage at 25 0 is still effective ( $7^\circ$  curvature), but after another 18 hours begins to liquefy and is no longer bend. In the experiments, 67, 68 and 69, the jelly with the same amount of Growth Substance has been partly warm ( $25^\circ$ ) partially kept cold (below  $5^\circ$ ) 70 hours. In the first case, the curvature of  $1.2^\circ$  (test 68) is, in the second,  $13.3^\circ$  and  $14.3^\circ$  (silica-gelatin and gelatin, trial 67 and 69) ... ( 7).



immer in einem Eisschrank aufbewahrt, und dabei noch vorher die Gallerte mit einem Tropfen Alkohol desinfiziert, Ich musste also erst untersuchen, ob in dieser Weise der Wuchsstoff nicht beeinflusst wird. Resultat: *es hat keinen Einfluss wenn Alkohol zum Agar mit Wuchsstoff zugefügt wird* (mit Alkohol  $11.1 \pm 0.8$ , ohne Alkohol  $10.3 \pm 0.85$ , Versuch 236 und 237) ..... (8).

Aus praktischen Gründen muss ich, bevor ich weitergehe mit der Besprechung der Kontrollversuche, die Hauptversuche mitteilen.

### 3. Die Hauptversuche.

Bisher habe ich nur die Frage erörtert, inwiefern eine bestimmte Menge des Wuchsstoffes bei den verschiedenen Reaktionspflanzen die gleiche Krümmung hervorruft. Die wichtigste Frage ist aber die, ob die Krümmung ein quantitatives Mass für die Menge des Wuchsstoffes ist? Aus dem Vorhergehenden lässt es sich vermuten; der Beweis muss aber noch erbracht werden. Dazu habe ich erst auf ein Paar Agarplättchen je 6 Spitzen während 60 Min. stehen lassen. Nachher wird auf ein solches Plättchen mit Wuchsstoff ein gleich grosses Plättchen reinen Agars einige Stunden lang gelegt, bis die Konzentration in den beiden Plättchen dieselbe geworden ist. (Für den Beweis dieser Behauptung siehe (28)). Dieses Verfahren wird nochmals wiederholt, so dass ich auch eine vierfache Verdünnung erhalte. Die Krümmungen, die die Plättchen nachher ergeben, habe ich gemessen und in Tabelle III zusammengestellt.

TABELLE III.

Versuchsnummer.	Anzahl Spitzen.	Unverdünnt	1 Mal verdünnt.	2 Mal verdünnt.
153, 155 159, 161, 163	6	$11.2 \pm 0.5$	$5.5 \pm 0.4$	$2.8 \pm 0.8$
157, 162, 165	12		$11.2 \pm 0.4$	$5.8 \pm 0.4$

(33)

In order to exclude any bacterial action, I have with the other experiments, the jelly with the Growth Substance always kept in a freezer, and still before the jelly is disinfected with a drop of alcohol, I only had to examine whether in this way will not affect the Growth Substance. *Result: it has no effect when alcohol is added to the Agar with Growth Substance* (alcohol  $11.1 \pm 0.8$ ,  $10.3 \pm 0.85$  without alcohol, try 236 and 237) ... ( 8).

For practical reasons, I must say before I go on with the discussion of the control experiments, the main experiments.

### 3. THE MAIN EXPERIMENTS

So far I have discussed only the question of how a certain amount of Growth Substance in the different response plants the same curvature causes. The most important question is the whether the curvature is a quantitative measure of the amount of Growth Substance? Suspect from the foregoing it can be, and the proof must be provided, but still. I have to leave only a pair of 6 Agar plates tips during 60 min. Later on is such a growth-plate with an equally large pure Agar plates down for several hours until the concentration in the two plates has become the same. (For the proof of this claim see (28)). This procedure is repeated again, so I also get a four-fold dilution. The curvatures arising after the platelets have, I measured and summarized in TABLE III.

\*\*\*\*

#### TABLE III.

Experiment Number -

Number of Tips - Undiluted - Spray One Time - Spray Two Times

Wir können daraus folgern, dass der Krümmungswinkel der Konzentration des Wuchsstoffes proportional ist . . . (9).

Eine Begrenzung dieser Regel wird in (14) gegeben. Hier schliessen sich sofort die Versuche an, bei denen ich eine verschiedene Anzahl von Spitzen dieselbe Zeit auf Agar setze. Ich kann hier unmöglich alle Versuche anführen; die folgenden mögen aber genügen.

Versuch 496-504. Es werden 2 oder 4 Spitzen während 120 Min. auf Agar gesetzt. Jedes Agarplättchen wird in 12 Würfel geschnitten, und jeder Würfel wird einseitig auf eine Reaktionspflanze geklebt.

Versuchsn. 496-501, 4 Spitzen 120 Min. auf Agar  $11.20^\circ \pm 0.26$

„ 502-504, 2 „ 120 „ „ „  $5.47^\circ \pm 0.25$

Die Krümmungen, welche auftreten, wenn 2 Spitzen auf Agar gesetzt werden, sind also die Hälfte derjenigen, die 4 Spitzen, dieselbe Zeit auf Agar gesetzt, ergeben; die Differenz liegt innerhalb der Grenze des mittleren Fehlers . . . (10).

Denn wenn ich die Krümmung von 2 Spitzen verdoppele, so bekomme ich  $10.94^\circ \pm 0.50$ ; die Differenz mit der Krümmung von 4 Spitzen ist  $0.26 \pm 0.57$  und kann also vernachlässigt werden. In der Tabelle IX findet man noch einen Fall vollkommener Proportionalität zwischen Krümmung und Anzahl aufgesetzter Spitzen, wenigstens bei 3 und 4 Spitzen.

TABELLE IV.

Versuchsnummer.	Anzahl Spitzen.	Zeit auf Agar.	Krümmung.	Zeit auf Agar.	Krümmung.
140, 141 und 142	4	30 Min.	$7.1 \pm 0.2$	60 Min.	$13.0 \pm 0.3$
146 -152	6	40 „	$6.6 \pm 0.3$	80 „	$11.9 \pm 0.4$
153, 154, 157 und 158	6	30 „	$6.1 \pm 0.4$	60 „	$11.2 \pm 0.3$

Macht man dasselbe bei gleichbleibender Spitzenanzahl und wechselnder Extraktionszeit, so bekommt man etwas abweichende Resultate; die Krümmungen bei der kürzeren

(34)

*We can conclude that the Curve Angle is proportional to the concentration of Growth Substance ... ( 9).*

A limitation of this rule is given in (14). Here join immediately to the trials in which I use a different number of tips the same time on Agar. I can not possibly mention all the experiments, the following may suffice, however.

Experiment 496-504. It will put two or four points during 120 minutes on Agar. Each is Agar plates. cut into 12 cubes, each cube is glued to one side of a response plant.

Test number 496-501, 4 tips 120 Min on Agar  $11.2^\circ \pm 0.26$   
" 502-504, 2" 120 "" "  $5:47^\circ \pm 0.25$

*The curves, which occur when two tips are placed on Agar are so half of those who have 4 points, same time on Agar yield, the difference is within the limit of the average error ... ( 10).*

Because when I double curvature of the two tips, so I get  $10.94^\circ + 0.50$ ; the difference with the curvature of four tips is  $0.26 \pm 0.57$  and can therefore be neglected. In TABLE IX, we find another case of perfect proportionality between the curvature and number of spikes attached, at least at 3 and 4 tips.

\*\*\*\*

**TABLE IV**

Experiment Number  
- Number of Top Isolated on Agar - Curvature - Time on Agar - Curvature

Extraktionszeit sind immer etwas zu hoch für eine genaue Proportionalität zwischen der Krümmung und der Zeit, während welcher die Spitzen auf Agar stehen. Tabelle IV gibt die gefundenen Zahlen aus 3 Versuchsserien.

Wenn man diese Zahlen umrechnet, erhält man Tabelle V, wo ich die Zahlen für die kürzere Extraktionszeit verdoppelt habe und die Differenz mit den anderen Zahlen in der letzten Spalte angebe; man sieht daraus, dass *bei längerem Aufsetzen die Spitzen in der ersten Zeit prozentisch mehr Wuchsstoff absondern als später* und dass die Differenz konstant und real ist .....(11).

Um zu entscheiden, ob die Ursache dieser Erscheinung eine physikalische oder biologische ist—d. h. ob etwa

TABELLE V.

Anzahl Spitzen.	2 × Zeit auf Agar.	Krümmung.	Zeit auf Agar.	Krümmung.	Differenz.
4	2 × 30 Min.	14.2 ± 0.4	60 Min.	13.0 ± 0.3	— 1.2 ± 0.5
6	2 × 40 „	13.2 ± 0.6	60 „	11.9 ± 0.4	— 1.3 ± 0.7
6	2 × 30 „	12.2 ± 0.8	60 „	11.2 ± 0.3	— 1.0 ± 0.8

die Diffusion aus den Spitzen kleiner wird bei steigender Konzentration des Wuchsstoffes im Agar in der nächsten Umgebung der Spitzen, oder ob die Spitzen weniger Wuchsstoff bilden— habe ich folgende Versuche angestellt. 20 Spitzen werden, nachdem sie 30 Min. auf ein Agarplättchen gestanden haben, übergesetzt auf ein neues Agarplättchen, auf dem sie wieder 30 Min. stehen; das wird so noch zweimal wiederholt, so dass ich schliesslich die Menge des Wuchsstoffes, die in 2 Stunden in den Spitzen gebildet wird, in 4 in gleichen Zeiten gebildeten Portionen geteilt habe.

Tabelle VI gibt das Resultat von zwei Versuchsserien. Man kann daraus entnehmen, dass *in gleichen Zeiten die*

(35)

If one makes the same point at a constant number and varying extraction time, so you get slightly different results, the curves at the shorter Extraction time are always a bit too high for an exact proportionality between the curvature and the time during which the tips on Agar. TABLE IV gives the numbers found in three test series.

\*\*\*\*

### TABLE V.

If one converts these numbers, we obtain TABLE V, where I've doubled the numbers for the shorter extraction time and indicate the difference with the other numbers in the last column, *one sees from the fact that percentage table for a long time putting the tips in the first period more secrete growth-promoting than later and that the difference is constant and real ... ( 11).*

To decide whether the cause of this phenomenon, a physical or biological is-that is, whether about the diffusion of small from the tips is at increasing concentration of Auxin in the Agar in the immediate vicinity of the tips, or whether the tips less growth-I form, have the following experimented. Be 20 points, after standing for 30 minutes on one Agar plates, about to set a new Agar plates on which they stand again for 30 minutes, which is repeated twice so still, so I finally the amount of Growth Substance, which in 2 hours formed in the tips, will have divided into four portions formed in equal times.

TABLE VI gives the results of two test series. *One can conclude from this that in the same time same amount of Growth Substance diffuses from a point beyond ... ( 12).*

gleiche Menge des Wuchsstoffes aus einer Spitze hinausdiffundiert ..... (12).

TABELLE VI.

Zeitliche Reihenfolge des Aufsetzens.	K r ü m m u n g.	
	Versuchsnummer 310, 313, 315, 319	Versuchsnummer 323, 328, 330 und 332
erste halbe Stunde	11.7 ± 0.8	7.0 ± 0.4
zweite „ „	11.5 ± 0.8	7.3 ± 0.9
dritte „ „	7.6 ± 0.6	6.1 ± 0.4
vierte „ „	10.3 ± 1.0 <sup>1)</sup>	7.2 ± 0.4

Eine Ausnahme machen die Zahlen für die dritte halbe Stunde; ob das nur zufällige Versuchsfehler sind, wie ich vermute, oder ob es wirkliche Abweichungen sind, habe ich nicht näher untersucht. Die Versuche, die in den Tabellen XX und XXI dargestellt sind, zeigen aber keinerlei Abweichung in der dritten halbe Stunde. Man sieht aber jedenfalls, dass die Differenzen der Tabelle V nicht zu erklären sind mit einer geänderten Herausdiffusion des Wuchsstoffes aus der Spitze während der zweiten halben Stunde.

Wir haben konstatiert, dass wenn zweimal mehr Spitzen auf den Agar gesetzt werden, eine zweimal so grosse Menge des Wuchsstoffes hinausdiffundiert. Das lässt sich nur dadurch erklären, dass die Konzentration des Stoffes in der Spitze sehr hoch ist im Vergleich zu derjenigen im Agar. Wenn man also findet, dass in aufeinander folgenden gleichen Zeiten die Menge des hinausdiffundierten Wuchsstoffes in demselben Agarplättchen geringer wird, so liegt die Erklärung offenbar hierin, dass jetzt das Diffusionsgefälle geringer ist.

<sup>1)</sup> Weil die Wurzeln der Reaktionspflanzen nicht alle in Wasser tauchten, waren einige Agarwürfel vertrocknet, die Krümmungen sind deshalb zu klein.

\*\*\*\*

**TABLE VI.**

Chronological Order Standing up - Curvature

Trials Trials

The exceptions are the FIGURES for the third half hour, whether these are just random experimental error, as I suspect, or whether there are real differences, I have not been studied in detail. The tests, which are shown in TABLES XX and XXI show, but no deviation in the third half hour. But one sees in any case that the differences are in TABLE V can not be explained with a modified diffusion out of the Growth Substance from the tip during the second half hour.

We have analyzed that if two more points are placed on the Agar, diffuses out one twice as large amount of Growth Substance. This can only be explained by the fact that the concentration of the substance in the tip is very high compared to that in the Agar therefore if you find that is lower in successive equal periods, the amount of Auxin also diffused in the same Agar plates, so herein lies the explanation seems that now the diffusion gradient is less.

\*\*\*\*

1) Because the roots of the plants do not show any response in water, some Agar cubes were dried up, the curves are therefore too small.



Der Beweis der Proportionalität zwischen Konzentration des Wuchsstoffes und Krümmungswinkel ist noch weiter geführt, indem ich die Verdünnungen mit Agarplättchen verschiedener Dicke ausgeführt habe. Als Beispiel können die Versuche 190 und 194 dienen. Auf ein 0.61 mm dickes Plättchen Agar haben 8 Spitzen während 125 Min. gestanden. Nachher ist ein Plättchen reinen Agars, 0.46 mm dick, und von genau demselben Durchmesser, auf das erste Plättchen gelegt und es ist so lange liegen geblieben bis angenommen werden konnte, dass der Wuchsstoff sich gleichmässig verteilt hatte. Nach dem in (9) gesagten durfte man eine Verteilung des Wuchsstoffes im Verhältnis  $0.61 : 0.46 = 4 : 3$  erwarten (proportional der Dicke der Agarplättchen). Als Krümmung habe ich erhalten: Dicke des Agars 0.61 mm :  $8.6^\circ \pm 0.5$ ; Dicke des Agars 0.46 mm :  $6.4^\circ \pm 0.7$ . Bei einer idealen Verteilung im Verhältnis 4 : 3 hätten diese Zahlen 8.57 und 6.43 sein müssen.

Bei den Versuchen 333-335 habe ich auf ein Agarplättchen (Dicke 0.61 mm) auf das 10 Spitzen während 180 Min. gestanden hatten, noch 2 Plättchen reinen Agars gelegt, das eine 0.46 mm und das andere 0.92 mm dick. Das Verhältnis war also 4 : 3 : 6. Das 0.46 mm dicke Plättchen ist in 9, die beiden anderen sind in 12 Würfel geteilt. Die Krümmungen dieser 3 Versuchsnummern waren:  $7.2^\circ \pm 0.6$ ;  $7.1^\circ \pm 1.0$  und  $10.3 \pm 0.4$ . Das Verhältnis hätte sein müssen

$$\begin{array}{ccc} 4 & 3 & 6 \end{array}$$

(Siehe (13))  $\frac{—}{12} : \frac{—}{9} : \frac{—}{12} = 7.0 : 7.0 : 10.5$ . Die Überein-

stimmung ist wieder vollkommen, so dass ich hier in etwas anderer Weise das Resultat von (9) bestätigt habe.

Es sind noch ein Paar Versuche ausgeführt, die beweisen, dass die Krümmung der absoluten Menge des Wuchsstoffes proportional ist. Weil bis jetzt die einseitig aufgesetzten Würfel mit Wuchsstoff immer dieselbe Grösse hatten, so war nur die Konzentration bestimmend für die

(37)

The proof of the proportionality between the concentration of Auxin and Angle of curvature is still continued, as I have explained the Agar plates dilutions with different thickness. As an example, the experiments are 190 and 194. To a 0.61 mm thick Agar plates 8 tips have been during 125 min. After a pure Agar plates, 0.46 mm was still thick, and placed on exactly the same diameter, on the first tile and it's so long to be assumed that the Growth Substance had been distributed evenly. After in (9) could be predicted a distribution of Growth Substance in the ratio 0.61: expect 3 (proportional to the thickness of the Agar plates): 0.46 4. When I received curvature: 0.61 mm thickness of Agar:  $8.6^\circ + 0.5$ ; 0.46 mm thickness of Agar:  $6.4^\circ \pm 0.7$ . In an ideal distribution in the ratio 4: 3, these figures should have been 8.57 and 6.43.

In the experiments 333-335 I had been on a Agar plates (0.61 mm thickness) on the top 10 for 180 minutes, still down two pure Agar plates containing a 0.46 mm and 0.92 mm thick and the other. The ratio was thus 4: 3: 6 The 0.46 mm thick plate is divided into 9, the other two are in 12 cubes.  $7.2^\circ \pm 0.6$ ;  $7.1^\circ \pm 1.0$  and  $10.3 \pm 0.4$ : The curvatures of these three experimental numbers were. The ratio would need to be

(See (13))

$$4 / 12 : 3 / 9 : 6 / 12 \quad 7.0 : 7.0 : 10.5$$

The agreement is again perfect, so I have confirmed here in a slightly different way, the result of (9).

There are still a couple of tests carried out to prove that the curvature of the absolute amount of Growth Substance is proportional. Because until now the one-sided cubes with attached Growth Substance is always the same size, had only the concentration determined the curvature.

Krümmung. Ich habe aber von 2 gleich grossen Agarplättchen das eine in 9 und das andere in 12 Würfel geteilt. In dieser Weise entspricht die absolute Menge des Wuchsstoffes der Konzentration nicht mehr. Beim Versuch 176 hatten 8 Spitzen während 60 Min. auf Agar gestanden, beim Versuch 180 (derselben Versuchsreihe) 4 Spitzen 60 Min. Die Konzentration verhält sich in den beiden Plättchen wie 2 : 1. 176 ist darauf in 12, 180 in 9 Würfeln geschnitten. Die absoluten Mengen des sich in jedem Würfel befindlichen Wuchsstoffes verhalten sich also

$$\frac{2}{12} : \frac{1}{9} = 9 : 6. \text{ Die gefundenen Krümmungen sind:}$$

Versuch 176 :  $9.1 \pm 0.4$  und Versuch 180 :  $6.0 \pm 0.5$ .

Versuche 181 und 182. 181 : 4 Spitzen standen während 120 Min. auf einem Agarplättchen, das nachher in 9 Würfel geteilt worden ist. Krümmung :  $8.3 \pm 0.6$ . Versuch 182 : 4 Spitzen standen während 180 Min. auf einem Agarplättchen, das in 12 Würfel geteilt ist. Krümmung  $9.1 \pm 0.6$ . Das Verhältnis hätte sein sollen Versuch 181 : Versuch 182

$$= \frac{120}{9} : \frac{180}{12} = 8.3 : 9.2.$$

*Die Krümmung ist also bei gleicher und bei ungleicher Würfelgrösse der absoluten Menge des Wuchsstoffes proportional . . . . . (13).*

#### 4. Der Grenzwinkel.

Ich habe schon ein paar Mal bei der Besprechung der quantitativen Resultate darauf hingewiesen, dass die Proportionalität zwischen der Krümmung und der Menge des Wuchsstoffes nicht unbeschränkt ist. Die paar Beispiele in Tabelle VII werden genügen, um das oben gesagte zu verdeutlichen.

But I have two of the same size Agar plates divided into nine one and the other in 12 cubes. In this way, no longer corresponds to the absolute amount of Auxin concentration. When trying 176 had 8 points stood for 60 min on Agar, while attempting to ISO (the same test series) 4 points 60 min, the concentration behaves in the two plates as 2: 1 176 is cut out in 12, 180 at 9 dice. The absolute quantities of each cube contained in Auxin behave

2/12: 1/9 9 : 6

Trial 176:  $9.1 \pm 0.4$  and 180 experimental:  $6.0 \pm 0.5$ .

The curves are found:

Experiments 181 and 182 181: 4 tips were for 120 min on a Agar plates, which was later divided into 9 cubes. Curvature:  $8.3 \pm 0.6$ .

Trial 182: 4 tips were for 180 min on an Agar plate, which is divided into 12 cubes. Curvature of  $9.1 \pm 0.6$ . Should be the ratio would try 181: try 182

120/9 : 180/12 8.3 : 9.2

*The curvature is thus proportional to equal and unequal in substance cube of the absolute amount of Growth Substance ... ( 13).*

#### **4. THE CRITICAL ANGLE.**

I have already referred a few times in the discussion of quantitative results the fact that the proportionality between the curvature and the amount of Growth Substance is unlimited. The few examples in TABLE VII are sufficient to clarify the above statement.

TABELLE VII.

Zeit auf Agar.	20 Spitzen	4 Sp.	8 Sp.	8 Sp.	16 Sp.	6 Sp.	12 Sp.
30 Min.		7.1 ± 0.2	13.0 ± 0.5	7.9 ± 0.8	11.9 ± 1.1	6.1 ± 0.4	
60 "	16.5 ± 1.2	13.0 ± 0.6	15.1 ± 1.2	12.8 ± 0.8		11.2 ± 0.5	17.1 ± 0.8
120 "	16.7 ± 1.1	15.6 ± 1.3		13.0 ± 1.5			
180 "	14.9 ± 1.4						

In dieser Tabelle sind die Zahlen aus 4 Versuchsreihen zusammengestellt, d.h. in der 1ten Spalte die Versuche 62, 63 und 64, in der 2ten und 3ten Spalte die Versuche 139-144, in der 4ten und 5ten Spalte die Versuche 125-129 und in der 6ten und 7ten Spalte die Versuche 153, 154, 156, und 158.

Ist ein Krümmungswinkel von  $10^{\circ}$ - $20^{\circ}$  erreicht, so wird dieser nicht mehr überschritten, auch wenn man mehr Spitzen längere Zeit auf Agar stehen lässt. Hierfür gibt es zwei Erklärungsmöglichkeiten. Erstens könnte man sich vorstellen, dass die Konzentration des Wuchsstoffes eine bestimmte Grenze nicht überschreiten kann. Zweitens wäre es möglich, dass die Reaktionspflanzen sich nicht stärker krümmen können.

Um die erste Möglichkeit zu prüfen, habe ich folgendes versucht. Versuchsreihe 91-97. Werden 4 Spitzen während 30 Minuten auf Agar gesetzt, so ist die Krümmung  $5.8^{\circ}$ ; wenn aber 8 oder 12 Spitzen 30 Minuten, oder 4, 8 und 12 Spitzen 60 Minuten auf Agar gestanden haben, ist die Krümmung in allen Fällen ungefähr dieselbe und im Mittel  $10.0^{\circ}$ . Darum habe ich 4 Agarplättchen, auf die je 5 Spitzen während 90 Minuten gestanden hatten, aufeinander gesetzt und austrocknen lassen, bis sie zusammen die Dicke von einem Agarplättchen erreicht hatten. Die Krümmung welche dieses System im Mittel ergab war  $10.5^{\circ}$ . Das ist keine Folge des Austrocknens; der Wassergehalt des Agars ist nur von 97 % bis 88 % zurückgegangen. Da jedes der 4 Plättchen soviel Wuchsstoff enthielt, dass es eine Krümmung

(39)

\*\*\*\*

## TABLE VII

Time on Agar

\*\*\*\*

In this table the figures are compiled from four test series, ie in the 1st column experiments 62, 63 and 64 in the 2nd and 3rd column experiments 139-144, in the 4th and 5th column experiments and in the 125-129 6th and 7th column of the tests 153, 154, 156, and 158.

Is a curvature angle reaches  $10^{\circ}$  - $20^{\circ}$ , so this is not exceeded, even if you have more tips on Agar can be a long time. There are two possible explanations. First, one could imagine that the concentration of Growth Substance can exceed a certain limit. Second, it is possible that the plant response can not bend more.

To test the first possibility, I have tried the following. Test series 91-97. 4 tips for 30 minutes on Agar were set, the curvature is  $5.8^{\circ}$ , but when 8 or 12 tips, 30 minutes, or 4, 8 and 12 tips have been 60 minutes on Agar, the curvature is in all cases approximately the same and on average 10.0 degrees. So I have 4 Agar plates, depending on the 5 tips had been standing for 90 minutes, another set and dry out until they had achieved together, the thickness of one Agar plates. The curvature of this system which was revealed on average  $10.5^{\circ}$ . This is not a result of the drying, the water content of the Agar is decreased only by 97% to 88%. Since each of four plates contained as much Growth Substance, that there is a curvature could arise from  $10^{\circ}$  so you can see from this experiment that the amount of Growth Substance beyond a certain limit can be increased at will to surrender without a stronger curvature.

von  $10^\circ$  ergeben könnte, so kann man aus diesem Versuch entnehmen, dass die Menge des Wuchsstoffes oberhalb einer bestimmten Grenze nach Belieben erhöht werden kann ohne eine stärkere Krümmung zu ergeben. *Innere Faktoren in den Reaktionspflanzen beschränken in diesem Falle also die Krümmungsmöglichkeit*, was ich im Folgenden andeuten werde mit der Bezeichnung, dass der *Grenzwinkel* der Reaktionspflanzen erreicht ist ..... (14).

In anderen Versuchen kann ich das oben Gesagte noch anschaulicher machen. Erstens werde ich die Versuchsreihe 153-165 ausführlich besprechen an der Hand der Tabelle VIII. In den Tabellen III, IV und VII habe ich schon einige Daten daraus entnommen.

TABELLE VIII.

Anzahl Spitzen.	60 Min.	30 Min.	23 Min.	60 Min. 1 Mal verd.	60 Min. 2 Mal verd.
6 Spitzen	$11.2 \pm 0.5$	$6.1 \pm 0.4$	$4.6 \pm 0.4$	$5.5 \pm 0.4$	$2.8 \pm 0.8$
12 Spitzen	$17.1 \pm 0.8$			$11.2 \pm 0.4$	$5.8 \pm 0.4$

Zahlen der Versuchsreihe 153-165 entnommen; 1 Mal verdünnt heisst auf die Hälfte verdünnt; 2 Mal verdünnt = bis auf ein Viertel verdünnt.

Man sieht also auch hier: die Reaktionspflanzen können eine gewisse Krümmung (Grenzwinkel =  $17^\circ$ ) nicht überschreiten.

Die Menge des Wuchsstoffes entspricht aber genau der Anzahl aufgesetzter Spitzen, was für 12 Spitzen 60 Minuten nur nach erfolgter Verdünnung bewiesen werden kann. Denn 6 Spitzen 60 Min. auf Agar geben  $11.2^\circ$ ; 12 Spitzen 60 Minuten auf Agar sollten  $22.4^\circ$  geben, in Wirklichkeit ist die Krümmung aber  $17.1^\circ$ . Bei Verdünnung auf die Hälfte ist die Krümmung aber  $11.2^\circ$ , was man bei genauer Proportionalität auch erhalten muss.

(40)

*Internal factors limiting plant response in this case, therefore, the possibility of curvature, which I will indicate below the name, that the critical angle is reached the response plants ... ( 14).*

In other experiments I can do the above, more descriptive. First I will discuss in detail the series of tests 153-165 in the hands of TABLE VIII in TABLES III, IV and VII, I've removed some data from it.

\*\*\*\*

### **TABLE VIII**

Numbers 153-165 Taken from the Test Series:

Diluted

One Time Is Diluted by Half;

Two Times Diluted up to a Quarter.

So you can see here: the response plants can not exceed a certain curvature (critical angle  $17^\circ$ ).

The amount of Growth Substance but corresponds exactly to the number attached tips, which can be proved for 12 points only 60 minutes of dilution. 6 tips for 60 minutes to give Agar  $11.2^\circ$ , 12 points 60 minutes on Agar should be  $22.4$  degrees, but in reality the curve is  $17.1^\circ$ . When diluted to half the curvature is  $11.2^\circ$ , what you also must be obtained from exact proportionality.



Die Versuchsreihe 414-421 gibt uns Aufschluss über die Frage wie der Grenzwinkel erreicht wird. Aus vorigen Versuchen war schon hervorgegangen, dass z. B. bei  $12^\circ$  der Grenzwinkel die Krümmungen noch gar nicht beeinflusst, während er schon bei  $17^\circ$  vollkommen beschränkt. Die gewonnenen Daten sind in Tabelle IX zusammengestellt, und wegen der Wichtigkeit der Resultate sind die auftretenden Krümmungen bei steigender Spitzenzahl in Figur 8 eingetragen.

TABELLE IX

Versuchsnummer.	Spitzenanzahl.	Krümmung.
414	3	$8.9 \pm 0.4$
415	4	$11.8 \pm 0.5$
416	5	$14.3 \pm 0.5$
417	6	$15.5 \pm 0.7$
418	7	$15.9 \pm 0.8$
419	8	$16.2 \pm 0.8$
420	9	$15.7 \pm 0.5$
421	10	$15.7 \pm 0.7$

Die Spitzen haben alle während 120 Minuten auf Agar gestanden. Die so behandelten Agarplättchen sind in 12 Würfel geteilt und einseitig auf je 12 Reaktionspflanzen gesetzt.

Die Besprechung der Resultate lässt sich am besten an der Hand der Figur 8 ausführen.

Bei 3 und 4 Spitzen ist die Krümmung der Spitzenanzahl proportional. 7, 8, 9 und 10 Spitzen ergeben alle ungefähr dieselbe Krümmung, im Mittel  $15.9^\circ$ . Der Grenzwinkel ist also deutlich erreicht. Betrachten wir jetzt die Krümmung, die 5 Spitzen ergeben, so sehen wir, dass sie bei genauer Proportionalität mit der Spitzenanzahl in der gestrichelten

(41)

The test series 414-421 tells us about the issue as the critical angle is reached. From previous experiments had already emerged, for example, that  $2^\circ$  of the critical angle, the curves still do not influence while it was already completely restricted at  $170^\circ$ . The data obtained are summarized in TABLE IX, and because of the importance of the results are the curves that occur with increasing tip number recorded in FIGURE 8.

\*\*\*\*

### TABLE IX

Experiment Number - Number of Tips - Curvature

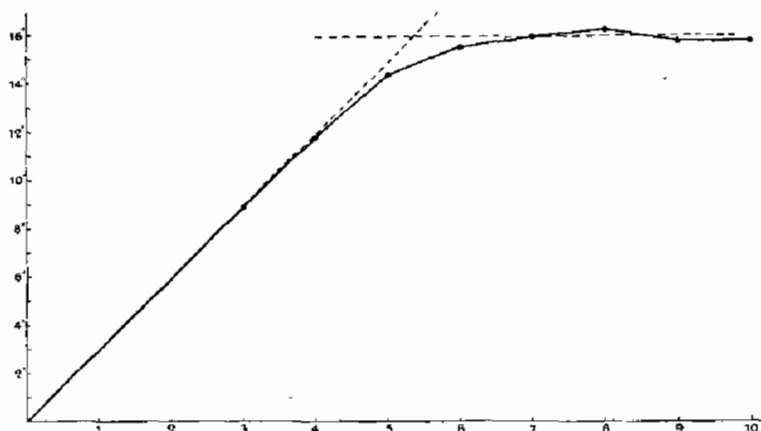
The points have all been standing for 120 minutes on Agar. The treated Agar plates are divided into 12 cubes and put to one side of each 12 plants reaction.

The discussion of the results can be best carried out by the hand of the FIGURE 8.

Tips at 3 and 4, the curvature of the tip number is proportional. 7, 8, 9 and 10 points all give approximately the same curvature, mean  $15.9^\circ$ . The critical angle is achieved so much. Consider now the curvature resulting five tips, we see that they are closer to proportionality with the number of tips in the dashed

Linie, die durch den 0- Punkt geht, hätte fallen müssen. Die Krümmung hätte also  $14.8^\circ$  sein müssen; sie ist  $14.3^\circ$ ; die Abweichung ( $0.5^\circ$ ) ist, obwohl noch ziemlich klein, dennoch deutlich. Die Abweichung der Krümmung von 6 Spitzen ist viel grösser, nämlich  $17.8^\circ - 15.5^\circ = 2.3^\circ$ .

Das ist aber selbstverständlich, weil der Grenzwinkel  $15.9^\circ$  beträgt und daher die Krümmung unmöglich  $17.8^\circ$  hätte sein können. Die Abweichung vom Grenzwinkel ist



Figur 8. Beziehung zwischen Wuchsstoffmenge und Krümmungswinkel. Abszisse: Wuchsstoffmenge. Ordinate: Krümmungswinkel.

dagegen nur  $0.4^\circ$ . So sieht man, dass alle Krümmungen sich in zwei gerade Linien anordnen; die grössten Abweichungen betragen nicht mehr als  $0.5^\circ$  und  $0.4^\circ$ .

Die erste Linie entspricht einer Proportionalität zwischen der Krümmung und der Menge des Wuchsstoffes; man könnte es auch so ausdrücken, dass die Krümmung durch die Menge des Wuchsstoffes beschränkt wird (der Wuchsstoff ist also „limiting factor“ für das Wachstum im Sinne Blackman's). Die zweite Linie läuft parallel zur Ordinate und weist keine Beziehung zur Menge des Wuchsstoffes auf. Ihr Verlauf ist eine Folge von inneren

(42)

Line passing through the 0-point, would have to fall. The curvature should have been  $14.8^\circ$ . So, it is  $14.3^\circ$ , the deviation ( $0.5^\circ$ ), although still quite small, yet distinctive. The deviation of the curvature of 6 points is much larger, namely  $17.8^\circ - 15.5^\circ = 2.3^\circ$ .

That is, of course, because the critical angle is  $15^\circ$  and therefore the curvature of  $17.8^\circ$  could be impossible. The deviation from the critical angle, however, is only  $0.4^\circ$ . Thus we see that all curves are arranged in two straight lines, the greatest deviations of no more than  $0.5^\circ$  and  $0.4^\circ$ .

#### FIGURE 8

Relationship Between Auxin and Bend Angle Amount.

Abscissa: Amount of Growth Substance.

Ordinate: Angle of Curvature.

The first line corresponds to a proportionality between the curvature and the amount of Growth Substance, you could also say that the curvature is limited by the amount of Growth Substance (the Growth Substance is thus "*limiting factor*" for growth in the sense Blackman's). The second line runs parallel to the ordinate and has no relationship to the amount of Growth Substance.

Faktoren, die beschränkend für das Wachstum sind. *Diese zwei beschränkenden Faktoren geben Anlass zu einer typischen Blackman-Kurve, mit einem sehr kleinen Übergangsgebiet* ..... (15).

Das Resultat kommt mir ziemlich überraschend vor, weil in letzter Zeit die Gültigkeit der Theorie Blackman's speziell für das Wachstum, angezweifelt wird (Romell 1926). In meinem Falle sind es aber innere Faktoren, die in direkter Weise und völlig beschränkend auftreten, während in den andren Versuchen es immer äussere Faktoren sind, wie die Menge der zugeführten Nährstoffe, die das Wachstum indirekt beeinflussen und es nicht völlig beschränken, und die einander mehr oder weniger vertreten können. Die Sachlage ist hier aber viel komplizierter als im Falle des Wuchsstoffes, wodurch der Gegensatz zu erklären ist<sup>1)</sup>.

Der Grenzwinkel ist eigentlich jeden Tag ein anderer und er schwankt bei den in Wasser gezogenen Reaktionspflanzen zwischen  $10^\circ$  und  $20^\circ$ . Darum muss ich an jedem Tage, an dem ich einen quantitativen Versuch ausführe, aufs Neue den Grenzwinkel bestimmen. Weil auch die Menge des Wuchsstoffes, die während bestimmter Zeit aus einer Spitze hinausdiffundiert, schwankt, so habe ich auch diese Menge bei jedem Versuch bestimmt.

Es sind also *nur die Zahlen einer Versuchsreihe*, die jedesmal an einem Tag ausgeführt wird, *untereinander vergleichbar*. Leider kann ich den Grund für dieses Schwanken nicht mit Sicherheit angeben.

Jedoch glaube ich, dass das Wetter (trübes oder sonniges) sogar im Dunkelzimmer noch einen Einfluss auf die Pflanzen ausübt. Ich habe keine Daten gesammelt, um diese Be-

---

<sup>1)</sup> Hier muss ich auf die Tatsache hinweisen, dass Brauner (1925) bei der Lichtturgorreaktion der Blattgelenke von *Phaseolus* auch eine völlige Beschränkung der Bewegung durch einen inneren Faktor gefunden hat. Ob eine Vergleichung zwischen dieser Beschränkung und dem Grenzwinkel erlaubt ist, vermag ich nicht zu entscheiden.

(43)

*Their course is a series of internal factors that are limiting for growth. These two limiting factors give rise to a typical Blackman-Curve, with a very small transition area ... (15).*

The result to myself happens to be quite surprising because in recent times the validity of the theory of Blackman's designed for growth, has been questioned (Romell 1926). In my case, but there are internal factors that translate directly and completely limiting, occur while the other attempts, there are always external factors, such as the amount of the supplied nutrients that affect growth indirectly, and it does not limit completely, and the other more or less able to represent. The situation here is much more complicated than in the case of Auxin, which explain the contrast is to 1).

The critical angle is actually another every day and it varies with the water drawn in plant response between  $10^\circ$  and  $20^\circ$ . So I have every day when I perform a quantitative test to determine again the critical angle. Because the amount of Growth Substance, diffuses out during specific time ranges from a tip, so I also have this amount determined in each experiment.

Thus, only the numbers of a series of tests that will be executed each time in a day, compared with one another. Unfortunately I can not explain the reason for this vacillation with certainty.

However, I believe that the weather (cloudy or sunny) exerts even more influence in a dark room on the plants.

\*\*\*\*

1) Here I must point out the fact that found by Brauner (1925) in the leaf joints of *Phaseolus* Lichtturgorreaktion a complete restriction on the movement of an inner factor. Whether a comparison between this restriction and the critical angle is allowed, I can not decide.

hauptung zu stützen; nach allem was wir von den Schlabewegungen der Pflanzen wissen (siehe z.B. Brouwer 1926) ist es aber nicht unmöglich, dass trotz den gleichmässigen Bedingungen im Versuchsraum Wachstumsänderungen irgend einem von aussen induzierten Faktor zuzuschreiben sind. Es muss aber auch mit der Möglichkeit gerechnet werden, dass Bakterien, die sich immer mehr oder weniger im Wasser, in dem die Wurzeln der Reaktionspflanzen wachsen, entwickeln, das Wachstum und vor allem den Grenzwinkel beeinflussen.

Im Anschluss an diese Versuche kann ich noch einige erwähnen, die ich erst in Abschnitt IV deuten werde. Ich hatte nämlich aus anderen Versuchen den Eindruck bekommen, dass der Grenzwinkel von Reaktionspflanzen in Wasser gezüchtet, verschieden sein musste von demjenigen von normal in Erde gezogenen Pflanzen (dieselben werde ich „Erdpflanzen“ nennen). Die Versuchsreihe 448-452 löst diese Frage und zeigt zu gleicher Zeit, dass in den Spitzen dieser beiden Gruppen von Pflanzen dieselbe Menge des Wuchsstoffes gebildet wird (siehe Tabelle X).

TABELLE X.

Versuchsnummer.	Spitzen von Pflanzen gezogen in	Spitzenanzahl.	Zeit auf Agar.	Reaktionspflanzen gezogen in	Krümmung.
450	Wasser	7	67 Min.	Wasser	$8.1 \pm 0.5$
451	Erde	7	66 „	„	$8.2 \pm 0.5$
448	„	7	66 „	Erde	$8.3 \pm 0.5$
449	„	12	150 „	Wasser	$16.2 \pm 0.8$
452	„	12	150 „	Erde	$31.2 \pm 1.2$

Die Agarplättchen wurden in 12 Teile geschnitten. Alle 12 Würfel sind auf 12 Reaktionspflanzen, deren Krümmungswinkel nachher bestimmt wurde, einseitig aufgesetzt worden. Aus der Tabelle X ist zu entnehmen, dass: erstens die in Wasser gezogenen Reaktionspflanzen und die Erdpflanzen

I have collected no data to support this claim, after all, what we know about the sleep movements of plants (see Brouwer 1926) but it is not impossible that, despite the most uniform growth conditions in the experimental space changes some are due to an externally induced factors. But it must be that bacteria that grow more and more or less in the water in which the roots of the plant response, develop, grow and affect mainly the critical angle, with the possibility counted.

Following these attempts, I can mention a few that I will only indicate in Section IV. I had gotten the impression from other experiments that the critical angle response of plants grown in water, had to be different from that of normal plants grown in soil (the same I will call "*terrestrial plants*"). The test series 448-452 solves this issue and shows at the same time, that is formed in the tips of these two groups of plants the same amount of Growth Substance (see TABLE X).

\*\*\*\*

#### **TABLE X.**

The Agar plates were cut into 12 parts. Every 12 to 12 cubes have been response plants, whose angle of curvature was determined afterwards, placed on one side. From Table X it shows that: first, *the response in water drawn plants and the soil-grown plants respond the same amount of Growth Substance with the same curvature* (trials 449 and 451) ... . (16)



- auf dieselbe Menge des Wuchsstoffes mit derselben Krümmung reagieren (Versuche 449 und 451).....(16)*  
*zweitens : die Spitzen dieser beiden Gruppen von Pflanzen bilden in demselben Augenblick auch die gleiche Menge des Wuchsstoffes (Versuche 450 und 451).....(17)*  
*drittens : der Grenzwinkel von Reaktionspflanzen erreicht nicht einmal die Hälfte desjenigen von Erdpflanzen (Versuche 449 und 452) .....(18).*

Denn wenn man berechnet, wie gross die Krümmung von 12 Spitzen 150 Min. auf Agar ist für den Fall, dass sie der Krümmung von 7 Spitzen 66 Min. auf Agar proportional sein würde, so erhält man  $31.4^\circ$ , das ist praktisch gleich der gefundenen Krümmung ( $31.2^\circ$ ). Der Grenzwinkel ist also bei den in Erde gewachsenen Pflanzen noch höher als  $31.2^\circ$ .

Man könnte die Frage stellen, warum ich doch immer die in Wasser gezogenen Reaktionspflanzen benutzt habe obwohl ihr Grenzwinkel ziemlich klein ist. Einige der Gründe habe ich schon (Seite 16-17) auseinandergesetzt. Dazu kommt noch, dass die Variabilität, und somit auch der mittlere Fehler, zunimmt bei grösseren Winkeln, so dass die Beweiskraft der Versuche kleiner wird.

## 5. Analyse der Fehlerquellen.

Eigentlich hätte ich die jetzt folgenden Versuche schon eher besprechen müssen, aber ohne die Kenntnis der Proportionalität zwischen Krümmung und Menge des Wuchsstoffes hätte die Besprechung keinen Sinn.

Erstens muss ich die Bildung des Wuchsstoffes in den Spitzen von Pflanzen verschiedener Länge besprechen. Das ist wichtig, erstens aus praktischen Gründen bezüglich der Extraktion des Wuchsstoffes, und zweitens theoretisch für eine eventuelle Erklärung der grossen Periode des Wachstums. Darum ist es zu bedauern, dass ich nicht mehr Versuche hierüber anführen kann. An erster Stelle kann ich als

(45)

Secondly, *the tips of these two groups of plants at the same moment are also the same amount of Growth Substance* (trials 450 and 451) ... (17)

Third, *the critical angle of plant response not even reached half of that of the plants* (trials 449 and 452) ... (18).

Because if you calculate how large the curvature of 12 tips for 150 min on Agar is the case that the curvature of her seven points 66 minutes would be proportional to Agar, the result is  $31.4^\circ$ , which is practically equal to the found curvature ( $31.2^\circ$ ). The critical angle is therefore in the plants grown in soil even higher than  $31.2^\circ$

One might ask why I always have used the response in water drawn plants although their critical angle is quite small. Some of the reasons I have already explained (page 16-17). Add to this that the variability, and thus also the mean error increases at higher angles, so that the probative value of the smaller trials.

## **5. ANALYSIS OF ERROR SOURCES.**

Actually, I would discuss the next few attempts have been more, but without the knowledge of the proportionality between curvature and amount of Auxin had no sense of the meeting.

First, I need to discuss the formation of Auxin in the tips of plants of different length. This is important, firstly, for practical reasons relating to the extraction of the Growth Substance, and second, theoretically a possible explanation for the great period of growth. Therefore, it is regrettable that I can not give more attempts over here. In the first place as I can give my subjective impression that the formation of Auxin in the tip is independent of the length of the seedling.

meinen subjektiven Eindruck geben, dass die Bildung des Wuchsstoffes in der Spitze unabhängig von der Länge des Keimlings ist. Nur für einen Fall kann ich diese Auffassung mit Zahlen beweisen. In der Versuchsreihe 149-152 habe ich Spitzen abgeschnitten von 20-30 mm langen Keimlingen, sowie von 55-65 mm langen Pflanzen. Es wurden jeweils 6 Spitzen 40 oder 80 Min. auf Agar gesetzt, mit folgendem Resultat. Spitzen auf Agar während:

40 Min.	{	Pflanzen 20 mm lang, Krümmung	$7.1 \pm 0.5$
		„ 60-65 mm „ „	$6.8 \pm 0.5$
80 Min.	{	„ 20-30 „ „	$12.0 \pm 0.8$
		„ 55-60 „ „	$11.8 \pm 0.8$

Ich kann also folgern, dass *höchstwahrscheinlich die Länge der Koleoptilen gar keinen Einfluss auf die Bildung des Wuchsstoffes in den Spitzen ausübt* ..... (19).

Würden andere Forscher dennoch einen solchen Einfluss finden, so kann das meine übrigen Schlüsse kaum ändern, weil ich bei der Extraktion des Wuchsstoffes soviel wie möglich dafür Sorge getragen habe bei einer Versuchsreihe die Spitzen von Pflanzen von gleicher Länge zu schneiden. Übrigens habe ich auf jedes Protokoll diese Länge eingetragen, so dass später eine eventuelle Berichtigung meiner Zahlen möglich wäre.

Wieder eine andere Frage ist, inwiefern die Länge der abgeschnittenen Spitzen die Menge des in den Agar hineindiffundierenden Wuchsstoffes beeinflusst. In der Versuchsreihe 166-170 habe ich diese Frage, zu gleicher Zeit mit derjenigen der Lokalisation der Wuchsstoffbildung, untersucht. Ich habe 10 Spitzen von einer gewissen Länge abgeschnitten und auch die direkt darauf folgenden Koleoptilzylinder von einer Länge von  $1\frac{1}{2}$  mm. Diese beiden Gruppen habe ich nachher während 60 Min. auf 2 Agarplättchen gesetzt. Die erhaltenen Krümmungen sind in Tabelle XI zu finden.

(46)

Only one case I can prove this view with numbers. In the series of experiments 149-152 I cut off tips of 20-30 mm long, seedlings, and 55-65 mm long from plants. There were six tips in each set 40 or 80 minutes on Agar, with the following result. Tips on Agar as:

40 min	(plants 20 mm long,	$7.1 \pm 0.5$	Curvature
	" 60-65 mm	$6.8 \pm 0.5$	
80 min	" 20-30 mm	$12.0 \pm 0.8$	
	" 55-60 mm	$11.8 \pm 0.8$	

*So I can conclude that most probably the length of the Coleoptiles did not influence the formation of Auxin in the tips of exercises ...*  
(19).

Would other researchers do not find such an influence, then the rest of my conclusions hardly change because I'm in the extraction of Growth Substance as much as possible to ensure through cut in a series of experiments, the tips of plants of the same length. Incidentally, I've registered on any protocol that length, so that later would be a possible correction of my numbers possible.

Yet another question is how the length of the cut-off points affect the amount of diffusing into the Agar Growth Substance. In the series of experiments 166-170 I have this question, studied at the same time with that of the localization of Auxin formation. I cut off 10 points of a certain length and also the immediately following Coleoptile cylinder of 1-1/2mm of a length. These two groups I have subsequently set for 60 minutes to 2 Agar plates. The resulting curves are given in TABLE XI.

Aus dieser Tabelle geht deutlich hervor, dass *der Wuchsstoff nur in der äussersten Spitze (<0.7 mm) gebildet wird.* (20) und dass es für *die Bildung des Wuchsstoffes ziemlich gleichgültig ist, wie lange die abgeschnittenen Spitzen sind.* (21).

Bei all meinen Versuchen war die Länge der Spitzen etwa 1.5 mm, und schwankte zwischen 1 und 2 mm als äusserste Grenzen.

TABELLE XI.

Versuchsnummer.	Länge der Spitzen.		Krümmung.
166	0.7 mm	Spitzen	$9.2 \pm 0.9$
167		Koleoptilzylinder unterhalb 166	0
168	1.5 mm	Spitzen	$9.4 \pm 0.9$
169		Koleoptilzylinder unterhalb 168	0
170	2.5-3 mm	Spitzen	$9.0 \pm 1.1$

Ich habe auch noch einmal untersucht, ob der Wuchsstoff in den abgeschnittenen Spitzen zu konzentrieren wäre, indem man die Spitzen nach dem Abschneiden nicht sofort auf Agar setzt, sondern sie erst einige Zeit bei 100 % Feuchtigkeit auf einem Objektträger aufbewahrt. Versuchsnummern 454, 455 und 458. Grenzwinkel =  $18,7^\circ \pm 0.7$ . 8 Spitzen während 75 Min. auf Agar ergeben eine Krümmung von  $12.8^\circ \pm 0.6$ . Die korrespondierende Krümmung von 7 Spitzen während 30 Min. auf Agar sollte also ungefähr  $4.8^\circ$  sein. Und 7 Spitzen, die bevor sie während 30 Min. auf Agar gestanden haben, erst 73 Min. auf einen Objektträger aufbewahrt sind, ergeben eine Krümmung von  $4.7^\circ \pm 0.5$ . Ich kann also folgern, dass *wenn keine Abführung des Wuchsstoffes aus der Spitze stattfindet, die Konzentration im Innern der Spitze sich dennoch nicht erhöht* . . . (22).

Die folgenden Versuche werden sich auf die Reaktionspflanzen beziehen. Erstens werde ich den Einfluss ihrer Länge auf die Krümmung behandeln. Dazu habe ich von

(47)

*From this table it is clear that the Growth Substance is formed only in the outermost tip (<0.7 mm) ... (20).*

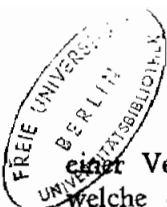
*and that for the formation of Growth Substance, as long as the tips are cut off ... (21).*

In all my tests, the length of the tips is about 1.5 mm, and ranged between 1 and 2 mm as the outermost limits.

\*\*\*\*

### **TABLE XI.**

I've also re-examined whether the growth-would be concentrated in the tips cut off by the tips after the cutting is not immediately on Agar, but they kept until some time at 100% humidity on a slide. Experiment numbers 454, 455 and 458th Critical angle  $18.7^\circ \pm 0.7$ . 8 tips for 75 min on Agar yield a curvature of  $12.8^\circ \pm 0.6$ . The corresponding curvature of 7 points for 30 min on Agar should therefore be about 4.8 0th And 7 tips that have stood before it for 30 minutes on Agar, only 73 minutes are kept on a slide, give a curvature of  $4.7 \pm 0.5$  0. *So I can conclude that if no transfer takes place from the top of Auxin, the concentration inside the top do not yet increased ... (22).*



einer Versuchsreihe die verschiedenen Versuchsnummern, welche dieselbe Krümmung aufwiesen, ausgewählt und die Reaktionspflanzen zusammen gestellt und ihrer Länge nach in einige Klassen eingeteilt. Von jeder Klasse habe ich den mittleren Krümmungswinkel bestimmt.

TABELLE XII.

Versuchsnummern 150, 151, 154, 158, 159 und 165	} Längenklassen Krümmung	25-30,	31-34,	35-38,	39-44	mm.		
		6.5°	6.2°	6.4°	6.4°			
Versuchsnummern 337, 338, 339, 342, 344 und 345	} Längenklassen Krümmung	28-30,	31-33,	34-36,	37-39,	40-42	mm.	
		14.2°	12.8°	12.6°	14.0°	14.3°		
Versuchsnummern 496-501.	} Längenkll. Krümm.	20-23,	24-26,	27-29,	30-32,	33-35,	36-40	mm.
		13.2°	12.3°	12.2°	11.1°	10.4°	9.5°	

Die Tabelle XII lässt keinen sicheren Schluss zu. Denn in 2 der 3 Fälle ist kein Einfluss der Länge zu erkennen und im dritten Falle ist der Einfluss sogar sehr deutlich. Ich weiss nicht, wie dieser Gegensatz zu erklären ist; ich hatte aber im Laufe meiner Versuche auch den Eindruck bekommen, dass die kürzeren Pflanzen sich stärker krümmen als die längeren. Darum kann ich am besten das Resultat folgendermassen formulieren: wird die gleiche Menge des Wuchsstoffes einseitig auf verschieden lange Pflanzen gesetzt, so *krümmen die kürzeren Pflanzen sich wahrscheinlich stärker als die längeren* ..... (23).

Dieser Befund ist, wie ich schon betont habe (19), gleichfalls von untergeordneter Bedeutung für die quantitativen Resultate, weil die Reaktionspflanzen der verschiedenen Versuchsnummern von einer nämlichen Versuchsreihe im Mittel doch die gleiche Länge haben.

Auch die Dicke der Reaktionspflanzen könnte einen merklichen Einfluss auf ihre Krümmung ausüben. Ich habe nur eine Versuchsreihe darauf hin untersucht in derselben Weise, als ich es in Tabelle XII für die Länge angegeben habe. Als Versuchsnummern habe ich 150, 151, 154, 158, 159 und 165 benutzt. Die Pflanzen sind in 3 Klassen verteilt,

The following experiments will relate to the response of plants. First I will discuss the influence of its length to the curvature. In addition I have of a series of tests the various test numbers, which showed the same curvature, and asked the selected response plants along its length and divided into several classes. Of every class I have determined the mean angle of curvature.

\*\*\*\*

## TABLE XII.

TABLE XII does not allow any certain conclusion. For in two of the three cases, no influence of length and can be seen in the third case, the influence of even very clear. I do not know how this contradiction can be explained. I obtained during my tests the impression that the shorter plants bend more than the longer ones. *So I can best express the result as follows: the same amount of Growth Substance on one side set to different lengths of plants, so the bend shorter plants are probably stronger than the longer ... (23).*

This finding, as I have already emphasized (19), also of minor importance for the quantitative results, because the response of plants have the same numbers from a different experimental test series, but on average the same length.

The thickness of the response plants could exert a marked effect on its curvature. I have only one set of experiments then examined in the same way as I have indicated in TABLE XII for the length. When I test numbers 150, 151, 154, 158, 159 and 165 used. The plants are divided into three classes,



nämlich von 34—35, 36—38 und 39—41 Teilstrichen des Okularmikrometers (Dicke mittels eines Mikroskops an den Schattenbildern gemessen). Die Krümmungen dieser 3 Klassen waren resp.  $6.44^\circ$ ,  $6.36^\circ$  und  $6.39^\circ$ . Es scheint somit, alsob *die Krümmung der Reaktionspflanzen nicht beeinflusst wird von ihrer Dicke* ..... (24).

Ich habe auch noch untersucht, ob das Durchbrechen des ersten Blattes durch die Koleoptile das Krümmungsvermögen der Reaktionspflanzen herabsetzt. Es werden 12 Reaktionspflanzen ausgesucht, bei denen das erste Blatt schon 2—5 mm aus der Koleoptile hervorragt. Von diesen sind in der üblichen Weise die obersten 6 mm der Koleoptile abgeschnitten und das primaire Blatt herausgezogen worden. Auf diese Pflanzen habe ich dann die 12 Würfel eines Agarplättchens, auf dem 10 Spitzen während 60 Minuten gestanden haben, einseitig aufgesetzt. Die Krümmung ist  $6.6^\circ \pm 0.5$ . Auf  $2 \times 12$  Reaktionspflanzen von etwa der gleichen Länge, bei denen aber das erste Blatt noch nicht durchgebrochen ist, werden  $2 \times 12$  Würfel zweier Agarplättchen, auf denen je 20 Spitzen während 30 Min. gestanden haben, geklebt. Von diesen Pflanzen ist die Krümmung  $7.1^\circ \pm 0.5$ . Wenn man in Betracht zieht, dass nach (11) die Krümmung von 20 Spitzen — 30 Min. grösser sein soll als diejenige von 10 Spitzen — 60 Min. auf Agar, kommt man zu dem Schluss, dass *das Krümmungsvermögen der Reaktionspflanzen quantitativ völlig unabhängig ist vom Durchbrechen der Koleoptile durch das erste Blatt*. ..... (25).

Auf Seite 43 und 44 ist schon ein Beispiel gegeben von Änderungen in qualitativer und quantitativer Hinsicht, die bei den dekapitierten Keimlingen auftreten 170 Minuten nach der Dekapitation und die der Bildung einer neuen physiologischen Spitze zuzuschreiben sind. Dort habe ich schon bemerkt, dass der Krümmungswinkel von dem Augenblicke an stark herabgesetzt wird. Das geht sehr deutlich hervor aus den in Tabelle XIII angeführten Daten.

(49)

(measured thickness using a microscope to the shadows) namely 34-35, 36-38 and 39-41 ticks of the ocular micrometer. The curvatures of these 3 classes were, respectively.  $6.44^\circ$ , and  $6.36^\circ$ ,  $6.39^\circ$ . *It appears, therefore, thus, as-if the curvature of the plant response is not influenced by their thickness ... ( 24).*

I have also examined whether the breaking of the first leaf through the Coleoptile curvature of the asset reduces the plant response. There are 12 selected plant response, which protrudes at the first leaf had 2-5 mm of the Coleoptile. Of those in the usual way, cut the top 6 mm of the Coleoptile and the leaf primaire been pulled out. In this plant, I then flake the 12 cubes of Agar, have stood on the top 10 for 60 minutes, placed on one side. The curvature is  $6.6^\circ \pm 0.5$ . response to 2 x 12 plants of about the same length, which is but the first leaf not yet broken through, 2 x 12 cubes are two Agar plates, which have been on 20 points each for 30 minutes stuck. Of these

Plants is the curvature  $7.1^\circ \pm 0.5$  Taking into account that by (11) the curvature of 20 points -30 min should be greater than that of 10 points -60 min on Agar, *we come to the conclusion that the curvature property of the response is quantitative plant completely independent by piercing the Coleoptile through the first sheet. ... ( 25).*

On page 43, and 44 already given an example of changes in qualitative and quantitative terms, which occur in the decapitated seedlings and 170 minutes after the decapitation of the formation of a new physiological tip are due. There, I've noticed that the angle of curvature is reduced from that moment on strong. This emerges very clearly from the data listed in TABLE XIII.

Die Versuche 92 und 95 sind einen Tag vor, der Versuch 103 ist einen Tag nach den Versuchen 98—101 ausgeführt. Die Agarwürfel von 98—101 sind etwa 30 Min. nach der Dekapitation einseitig aufgesetzt, und nach nochmals 180 Min. photographiert worden.

TABELLE XIII.

Versuchsnummer	Spitzenanzahl	Zeit auf Agar	Photographiert nach	Krümmung
100	4	30 Min.	180 Min.	1.7 ± 0.8
98	4	60 „	180 „	2.3 ± 1.0
101	12	30 „	180 „	3.9 ± 0.6
99	12	60 „	180 „	7.3 ± 0.8
92	4	30 „	120 „	5.8
95	4	60 „	120 „	10.5
103	12	60 „	120 „	17.3 ± 0.9

Man sieht, dass die Krümmung, die 12 Spitzen 60 Min. auf Agar ergeben (die etwa 17° hätte sein müssen) bis 7.3° zurückgegangen ist. Die Versuche mit 4 Spitzen 30 und 60 Min. auf Agar geben genau dasselbe Resultat. Bei einer anderen Versuchsreihe (114—118) wurden die Pflanzen erst 170—175 Min. nach der Dekapitation photographiert; hier waren Krümmungen, die 6°—7° und 3°—3.5° hätten sein müssen, bis auf 4.5° und 0.4° zurückgegangen. Hieraus ist der Schluss zu ziehen, dass *vom Augenblick der Entstehung der neuen physiologischen Spitze an* (bei 25° etwa 170 Min. nach der Dekapitation), *die mit einseitig aufgesetztem Wuchsstoff erzeugten negativen Krümmungen schnell zurückgehen* ..... (26).

Meine vorläufigen Versuche (Went 1926) sind bei 20° C. ausgeführt. Daher wurde wahrscheinlich die physiologische Spitze nach Dekapitation erst später gebildet, als in den hier besprochenen Versuchen, so dass trotzdem die Krümmungen erst 210—220 Min. nach der Dekapitation photographiert wurden, keine allzu grossen Fehler dadurch auf-

The tests are 92 and 95 the day before, an attempt 103 is one day after the tests carried out 98-101. The Agar cubes of 98-101 are about 30 minutes after the decapitation, placed on one side, and were photographed again after 180 min.

\*\*\*\*

### TABLE XIII.

One sees that the curvature resulting 12 tips 60 min on Agar (which would have to be about  $17^\circ$ ) has decreased to  $7.3^\circ$ . The experiments with four tips 30 and 60 min on Agar give exactly the same result. In another series of experiments (114-118), the plants were photographed only 170-175 min after decapitation, there were curves, the  $6^\circ - 7^\circ$  and  $3^\circ - 3.5^\circ$  would have to be up to  $4.5^\circ$  and  $0.4^\circ$  declined. Hence *the conclusion is drawn that from the moment of emergence of new physiological tip at ( $25^\circ$  to about 170 minutes of decapitation), which go back quickly with an attached one-sided Growth Substance produced negative curvature ... (26).*

My preliminary tests (Went 1926) are performed at  $20^\circ$  C. Was therefore probably the physiological tips after decapitation formed until later, as in the experiments discussed here, so that the curves still only 210-220 min after decapitation were photographed, not too large errors result.

getreten sind. Beim einseitigen Aufsetzen von reinem Agar waren immer etwa 50 % der Pflanzen schwach positiv gekrümmt; der Einfluss der regenerierten physiologischen Spitze ist also sehr deutlich.

Im Anschluss an die Versuche Dolk's (1926) habe ich versucht den Wuchsstoff aus der regenerierten physiologischen Spitze zu extrahieren.

Dazu habe ich 20 Spitzen von Koleoptilen abgeschnitten und sie 90 Min. auf Agar stehen lassen. Als Krümmung bekam ich dann  $15.6^\circ \pm 1.1$  (Grenzwinkel). 7 Stunden nach der Dekapitation habe ich 12 der neuen physiologischen Spitzen (die oberen 2 mm der dekapitierten Keimlinge) abgeschnitten und während 105 Min. auf Agar gesetzt. Die Krümmung, die dieses Agarplättchen ergab war  $6.4^\circ \pm 0.6$ . Dieses Resultat soll man vergleichen mit (6) und (20), so dass ich zum selben Schluss als Dolk gelange, nämlich: *wird die Spitze von einer Koleoptile abgeschnitten, so kann der obere Teil des Stumpfes, der in intakten Koleoptilen gar keinen Wuchsstoff bildet, zu seiner Bildung übergehen . . . . .*(27).

## 6. Der Diffusionskoeffizient und das Molekulargewicht des Wuchsstoffes.

Wie ich noch näher zeigen werde, ist die absolute Menge des Wuchsstoffes, welche in einer Spitze gebildet wird, verschwindend klein. Darum sind seine physikalischen Konstanten der Analyse unzugänglich. Eine Ausnahme macht der Diffusionskoeffizient, den ich bestimmt habe. Daraus ist das Molekulargewicht annähernd zu berechnen. Denn Thovert und speziell Öholm (1909, 1912) haben gezeigt, dass die Quadratwurzel des Molekulargewichts (M) eine Funktion des Diffusionskoeffizienten (D) ist:

$$D \sqrt{M} = C$$

Es hat sich herausgestellt dass für Nicht-Elektrolyten in Wasser für  $D_{\infty 20} C = 7.0$  und dass innerhalb des

(51)

When unilateral placement of pure Agar were always about 50% of the plant weak positive curvature, the influence of the regenerated physiological tip is very clear.

Following the trials Dolk's (1926) I have tried the Growth Substance from the regenerated tip physiological extract.

I have to cut 20 points from Coleoptiles and let it stand 90 minutes on Agar. Curvature as I obtained  $15.6^\circ \pm 1.1$  (critical angle). 7 hours after decapitation, I cut 12 of the new physiological tip (the upper 2 mm of the decapitated seedlings) and set at 105 min on Agar. The curvature, which resulted in this Agar plates was  $6.4^\circ \pm 0.6$ . This result should be compared with (6) and (20), so I to the same conclusion as Dolk succeeded, namely, *the tip is cut from a Coleoptile, then the upper part of the stump, which forms in intact Coleoptiles no Auxin to go over his training ...* (27).

## **6. THE DIFFUSION COEFFICIENT AND THE MOLECULAR WEIGHT OF THE GROWTH SUBSTANCE.**

As I shall show in more detail, the absolute amount of Auxins, which is formed in a tip, is vanishingly small. Hence his analysis of the physical constants are inaccessible. An exception is the diffusion coefficient, which I have prepared. This measurement approximates the molecular weight calculated. And especially because Thovert Öholm (1909, 1912) have shown that the square root of molecular weight (M) is a function of diffusion (D) is:

$$D \sqrt{M} \quad C$$

It turns out that for non-electrolytes in water for  $D_{20} \quad C \quad 7.0$  and that within the

Intervalls  $M = 50-500$  die obige empirische Formel mit grosser Genauigkeit gilt.

Bei der Bestimmung des Molekulargewichts aus dem Diffusionskoeffizienten muss die Voraussetzung gemacht werden, dass der Wuchsstoff nicht oder nur äusserst schwach dissoziiert ist. Ich muss gleich gestehen, dass es a priori gar keinen Grund für eine solche Annahme gibt. Jedoch ist der gefundene Diffusionskoeffizient ziemlich klein, so dass das Molekulargewicht zwischen 300 und 400 liegt; es ist also kaum möglich, dass wir mit einem stark dissoziierten Stoff zu tun haben, da bei Kohlenstoffverbindungen (vergleiche hierzu Seite 58) die Dissoziation bei steigender Anzahl der Kohlenstoffatome stark abnimmt.

Bei der Bestimmung des Diffusionskoeffizienten muss man Sicherheit haben, dass man es mit einem einzigen Stoff und nicht mit einem Stoffgemisch zu tun hat. Auch hierfür lagen von vornherein keine zwingenden Gründe vor. Man müsste dann entweder die Annahme machen, dass es mehrere wachstumsfördernde Stoffe gibt, die zusammen in einer Spitze gebildet werden, oder man muss behaupten, dass der Wuchsstoff aus zwei oder mehr Komponenten besteht, die nur zusammen eine wachstumsfördernde Wirkung haben. Durch diese Annahmen wird die Sache aber ganz unnötig kompliziert, und wir werden aus den Diffusionsversuchen dann auch ersehen, dass die Diffusion des Wuchsstoffes der Gesetzmässigkeit einer einfachen Substanz folgt.

Jetzt kann ich zur Beschreibung der diesbezüglichen Versuche übergehen. In einigen Vorversuchen (260—268, 269—274) war die Diffusionsgeschwindigkeit annähernd bestimmt. Die Versuchsreihe 277—282 gibt uns eine brauchbare Messung, die in Tabelle XIV angeführt ist.

Auf dem Agarplättchen N. 278, 0.61 mm dick, haben 12 Spitzen während 180 Min. gestanden. Nachher sind 3, ebenfalls 0.61 mm dicke und gleich grosse Plättchen

Interval 50-500 M, the above empirical formula is valid with great accuracy.

Be made in determining the molecular weight of the diffusion coefficient, the condition that the Growth Substance is not or only very weakly dissociated. I must confess right away that there is no priori reason for such an assumption. However, the found diffusion coefficient is quite small, so is that the molecular weight between 300 and 400, so it is hardly possible that we are dealing with a strongly dissociated material, since carbon compounds (see also page 58) the dissociation with increasing number of carbon atoms decreases sharply.

In the determination of diffusion coefficients have to have confidence that it has a single substance and not dealing with a mixture of substances. Even before this were a priori no compelling reasons. One would then either make the assumption that there are several growth-promoting substances, which are formed together in a point, or you need to argue that the Growth Substance is composed of two or more components, which together have only one growth-promoting effect. By these assumptions, the whole thing becomes unnecessarily complicated, and we are from the diffusion experiments will also be seen that the diffusion of the Growth Substance of the legality of a simple substance follows.

Now I can go on to describe the attempt to do this. In some preliminary tests (260-268, 269-274), the diffusion rate was determined approach. The test series 277-282 gives us a useful measurement that is listed in TABLE XIV.

On the Agar plates N. 278, 0.61 mm thick, 12 tips have been standing for 180 minutes. Afterwards are 3, 0.61 mm thick and also the same size chips



reinen Agars auf das erstgenannte Plättchen gesetzt, in der Weise dass sie einander völlig bedeckten. Nach 30 Min. sind die 4 Plättchen wieder von einander getrennt worden so dass die Diffusion unterbrochen war. Die Krümmung von jedem der 4 Plättchen ist hierauf bestimmt worden.

TABELLE XIV.

Versuchsnummer	Spitzenanzahl	Zeit auf Agar	Stand der Agarplättchen während der Diffusion	Krümmung
277	4	180 Min.		$7.9 \pm 0.5$
279	12	180 „		$11.1 \pm 0.7$
278	12	180 „	das untere Plättchen	$5.0 \pm 0.7$
282			„ zweite „	$4.0 \pm 0.4$
281			„ dritte „	$3.0 \pm 0.7$
280			„ obere „	$1.9 \pm 0.5$

Da die Krümmungen ja direkt auf die Konzentration des Wuchsstoffes in den Plättchen schliessen lassen, kann man mit Hilfe dieser Krümmungen den Diffusionskoeffizienten berechnen. Nur soll man den Einfluss des Agars als Diffusionsmedium berücksichtigen. Nach Voigtländer bringt Agar-Agar in 1, 2, 3 und 4-prozentiger Lösung keine merkbare Änderung in dem Diffusionskoeffizienten. Öholm hat einen kleinen Einfluss von 2—10 % Gelatine auf die Diffusion gefunden.

Man geht aber ziemlich sicher, wenn der Diffusionskoeffizient in 3 % Agar demjenigen in Wasser gleichgestellt wird. Der so gemachte Fehler ist jedenfalls klein im Verhältnis zu den übrigen Fehlerquellen (Bestimmung der Konzentration des Wuchsstoffes!). Die Berechnung des Diffusionskoeffizienten ist mittels der Interpolationsformel von Bruins (1922) ausgeführt.

In der Tabelle XV sind in der ersten Spalte die erhaltenen Krümmungen eingetragen. In der zweiten Spalte sind die relativen Mengen des Wuchsstoffes in den 4 Plättchen um-

pure Agar plates placed on the former, in the way that they line up completely covered. After 30 minutes, the four plates were again separated from each other so that the diffusion was interrupted. The curvature of each of four plates was then determined.

\*\*\*\*

#### TABLE XIV

Since the curvatures can even directly connect to the concentration of Growth Substance in the platelets, can be calculated using these curves the diffusion coefficients. Only one should take into account the influence of the Agar as diffusion medium. After Voigtländer Agar-Agar brings in 1, 2, 3 and 4-percent solution, no appreciable change in the diffusion coefficient. Öholm has found little impact of 2-10% gelatin on the diffusion.

It is however pretty sure that if the diffusion coefficient in 3% Agar is identical to that found in water. The error thus made is certainly small in relation to other sources of error (determination of the concentration of Growth Substance!). The calculation of diffusion coefficients is carried out by means of interpolation by Bruins (1922).

In TABLE XV in the first column, the resulting curves are registered. The second column shows the relative amounts of Growth Substance in the 4 platelets

gerechnet für eine totale Menge von 10.000 in den 4 Plättchen zusammen. In der dritten Spalte sind die Werte für 10.000 x nach Bruins (1922) berechnet. Aus diesem x kann man den Diffusionskoeffizienten D berechnen, nach

$$D = \frac{h^2}{4 t x}$$

h ist die Dicke der Agarplättchen in cm; t die Zeit in Tagen.  $\frac{h^2}{4 t}$  ist in unserem Falle = 0.045.

TABELLE XV.

Krümmung-Konzentration	Totale Menge des Wuchsstoffes = 10.000	10.000 x	D	p	p D
1.9	1360	1225	0.37	165	60.5
3.0	2160	955	0.47	73	34.5
4.0	2870	1032	0.44	67	29.5
5.0	3600	1165	0.38	171	66.0

Die Werte für D sind in der vierten Spalte gegeben, während endlich p (das jeweilige Gewicht der Messungen) und das Produkt p D in der fünften und sechsten Spalte stehen. Der eigentliche Diffusionskoeffizient bei 25° C ist dann nach diesem Versuch:

$$\frac{\sum p D}{\sum p} = 0.40$$

Nach Öholm ist:

$$D_{20} = \frac{D_{25}}{1 + \alpha \times 5}$$

$\alpha$  ist gleich 0.035 bei Diffusionskoeffizienten im Betrage von etwa 0.4, also in unserem Falle lässt sich daraus berechnen  $D_{20} = 0.34$ .

Die Versuchsreihe 472—478 gibt eine andere Bestimmung

(54)

converted for a total amount of 10,000 in the 4 tiles together. In the third column shows the values for 10,000 x to Bruins (1922) are calculated. For this x can calculate the diffusion coefficient D, according

$$D = h^2 / 4tx$$

h is the thickness of the Agar plates in cm, t is time in Days.

$$h^2 / 4t = 0.045 \text{ in our case}$$

\*\*\*\*\*

### TABLE XVI.

The values for D are given in the fourth column, while finally p (the relative weight of measurements) and the product p D in the fifth and sixth column was the actual diffusion coefficient at 25°C then after this experiment:

$$\sum pD / \sum p = 0.40$$

After Öholm is:

$$D_{20} = D_{25} / 1.05 \times 5$$

x is equal to 0.035 in the diffusion coefficient in the amount of about 0.4, which in our case can be used to calculate  $D_{20} = 0.34$ .

The test series is another provision 472-478

des Diffusionskoeffizienten. Hier sind aber 5 Agarplättchen während 30 Min. aufeinander gelegt, so dass ich interpolieren musste zwischen den Zahlen der gefundenen Krümmungen. In Tabelle XVI sind die Versuchsdaten gegeben; für die Erklärung siehe diejenige der Tabelle XIV. Die letzte Spalte enthält die interpolierten Zahlen für eine Diffusion durch 4 Agarplättchen von je 0.76 m-m Dicke.

TABELLE XVI.

Versuchsnummer	Spitzenanzahl	Zeit auf Agar	Stand der Agarplättchen während der Diffusion	Krümmung	Interpolierte Zahlen
472	10	40 Min.		$7.2 \pm 0.5$	
473	10	90 "		$9.7 \pm 0.6$	
474	20	90 "	das untere Plättchen	$9.1 \pm 0.7$	9.0
475			" zweite "	$7.2 \pm 0.4$	6.2
476			" dritte "	$4.9 \pm 0.6$	
477			" vierte "	$3.3 \pm 0.4$	3.8
478			" obere "	$2.3 \pm 0.3$	2.4

Für  $D_{20}$  lässt sich in derselben Weise als in Tabelle XV für die Versuchsreihe 277—282 ein Wert von 0,39 berechnen.

Als Mittelwert für den Diffusionskoeffizienten aus den beiden Versuchsreihen 277—282 und 472—478 erhalten wir  $D_{20} = 0.36$  ..... (28)

In unserem Falle können wir  $D_{20}$  ruhig  $D_{\infty 20}$  gleichsetzen, und es lässt sich sodann das Molekulargewicht berechnen:

$$D \sqrt{M} = C$$

$$\sqrt{M} = \frac{7.0}{0.36} = 19.4$$

$$M = 376 \dots \dots \dots (29)$$

Das Molekulargewicht ist also ziemlich gross und von der Grössenordnung des Rohrzuckers. Meine Schlüsse betreffs Dissoziation des Wuchsstoffes waren also berechtigt.

the diffusion coefficient. But here are five Agar plates for 30 minutes each set, so I had to interpolate between the numbers of detected curvatures. In TABLE XVI, the experimental data are given; for explanation see TABLE XIV that of the last column contains the interpolated FIGURES for diffusion by 4 per Agar plates of 0.76 mm thickness.

\*\*\*\*

### TABLE XVI.

For  $D_{20}$  can be in the same way as in TABLE XV for the Test series 277-282, a value of 0.39 calculated. As for the mean diffusion coefficient from the two test series 277-282 and 472-478, we obtain  $D_{20} = 0.36 \dots$  (28)

In our case we can equate  $D_{20} = D_{0j} / 20$ , and it can then calculate the molecular weight:

$$D \sqrt{M} = C$$

$$\sqrt{M} = 7.0/3.63 = 19.4$$

$$M = 376$$

... (29)

The molecular weight is therefore quite large and the magnitude of cane sugar. My conclusions as to the dissociation of the Growth Substance was therefore justified.

## 7. Der Transport des Wuchsstoffes in der Koleoptile.

Obwohl die Frage des Transports des Stoffes in der lebenden Koleoptile nicht hierher gehört, so kann sie doch vielleicht am Besten hier besprochen werden, weil sie eng verknüpft ist mit der Diffusionsfrage.

In der Pflanze kann der Stoff nicht allein durch Diffusion weiter geleitet werden, weil sonst der Transport viel zu lange dauern würde (ohne Verbrauch unterwegs würde nach 2 Stunden die Konzentration 25 mm unterhalb der Spitze etwa  $4 \times 10^4$  derjenigen in der Spitze betragen). Es muss also eine andere Art des Transports geben.

Mit de Vries (1885) kann man die Protoplasmaströmung als den wichtigsten Transportfaktor betrachten. Brauner (1922) glaubt auch, dass sein hypothetischer wachstumshemmender Stoff durch Protoplasmaströmung transportiert wird und beschreibt, wie er diese wirklich in der intakten Koleoptile gesehen hat. Ich habe diesen Versuch wiederholt und konnte an intakten Keimlingen bei mikroskopischer Beobachtung mit rotem Lichte Protoplasmaströmung beobachten, sogar in den Zellen nahe der Spitze, wenngleich die Strömung dort auch langsam war. Einige Messungen der Strömungsgeschwindigkeit ergaben einen Wert von 0.5—1 mm in der Minute bei 25° C. *Dieser Wert reicht vollkommen aus, um die Transportgeschwindigkeit des Wuchsstoffes zu erklären* ..... (30)

Theoretisch kann man sich die Sache also folgendermassen denken. Innerhalb der Zellen findet der Transport demnach mittels Protoplasmaströmung statt, von der einen Zelle zur anderen muss eine Diffusion durch die Zellwand angenommen werden (je kürzer die Zellen, desto kleiner wird die Transportgeschwindigkeit sein; diese wird also auch nach der Spitze zu abnehmen). Die Diffusion geschieht daher durch die Zellwand von Protoplast zu Protoplast; in der Zelle bleibt der Wuchsstoff höchstwahrscheinlich im Protoplasma und kann beim

## 7. THE TRANSPORT OF AUXIN IN THE COLEOPTILE.

Although the issue is one of the transport of material not in the Coleoptile living here so they can perhaps best be discussed here because it is closely linked with the question of diffusion.

In the plant, the material can be forwarded not only by diffusion, because it would take far too long otherwise the transport (no consumption on the road would be after 2 hours, the concentration of 25 mm below the tip about  $4 \times 10^4$  of those at the top). There must therefore another mode of transportation.

With de Vries (1885), one can consider the flow of protoplasm as the most important transportation factor. Brauner (1922) also believes that its hypothetical turn awake retardant material is transported by cytoplasmic streaming, and describes how he has really seen this in the intact Coleoptile. I have repeated this experiment and was observed in intact seedlings under microscopic observation with red light cytoplasmic streaming, even in the cells near the tip, although the current was too slow there. Some measurements of flow rate gave a value of 0.5-1 mm per minute at 25° C. *This value is quite sufficient to explain the transport rate of Growth Substance ... (30).*

Theoretically, one can also think of the matter as follows. Within the cells, the transport occurs accordingly using light Proto plasma streaming, from one cell to another must be a diffusion be assumed by the cell wall (the shorter the cells, the smaller the transport rate will be and this will be to diminish after the tip). The diffusion is done so through the cell wall from protoplast to protoplast, the cell remains the most likely Growth Substance in the cytoplasm and is able to



Transport nicht in die Vakuole übergehen, weil er sonst jedesmal 2 Grenzflächen mehr zu passieren hätte. Da ich nicht glaube, dass das Protoplasma von zwei jungen nebeneinander liegenden Zellen diskontinuierlich ist, dass es also eine Grenzfläche zwischen beiden gibt, so glaube ich auch nicht, dass Permeabilitäts-Änderungen, wenn überhaupt anwesend, irgend einen Einfluss auf die Transportgeschwindigkeit des Wuchsstoffes ausüben können (vergleiche z.B. Brauner 1922 und 1924).

Ich habe auch einige Versuche ausgeführt, um den Transport des Wuchsstoffes durch Koleoptilzylinder zu zeigen. Dazu werden 4 Koleoptilzylinder von genau derselben Länge mit ihren basalen Schnittflächen auf ein Plättchen reinen Agars gesetzt. Oben auf diese Zylinder wird dann ein Agarplättchen mit Wuchsstoff gelegt, und nach einiger Zeit wird das ganze System wieder abgebrochen. Hat man die Länge der Zylinder und die Transportzeit richtig gewählt, so wird man bei der nachherigen Analyse finden, dass ein Teil des Wuchsstoffes des oberen Plättchens ins untere transportiert ist. In der Versuchsreihe 508, 511, 514, 519 und 520 z.B. haben 10 Spitzen während 120 Minuten auf Agar gestanden. Dieser Agar würde sodann eine Krümmung von  $26,0^\circ$  ergeben können, denn 4 Spitzen 120 Min. auf Agar ergeben  $10.4 \pm 0.5$ . Bei einer Transportzeit von 75 Minuten und bei einer Zylinderlänge von 2.3 mm ist im unteren Plättchen gelangt  $10.2 \pm 0.6$ ; im oberen ist übrig  $13.5 \pm 0.7$ ; in den Zylindern ist also verbraucht worden 2.3. Bei einer Zylinderlänge von 4.2 mm sind diese Zahlen:  $5.1 \pm 0.4$ ,  $14.9 \pm 0.4$  und 6.0.

Der Schluss aus diesem Versuch ist erstens, dass *in abgeschnittenen Koleoptilzylindern ein reger Transport des Wuchsstoffes nachzuweisen ist* (eine ungefähre Berechnung hat erwiesen, dass etwa 200 mal mehr Wuchsstoff transportiert wird, als durch einfache Diffusion möglich wäre). . (31)

Zweitens, dass *eine gewisse Wuchsstoffmenge, die ungefähr*

(57)

Transport are not transferred into the vacuole, because otherwise it would have to happen every time two more boundaries. Since I do not believe that the protoplasm of two young adjacent cells is discontinuous, that it also is a boundary between the two, so I do not think that permeability changes, if at all present, some have an influence on the rate of transport of Auxin can (for example, compare 1922 and Brauner 1924).

I've also performed some experiments to demonstrate the transport of Auxin through Coleoptile cylinder. This set of four Coleoptile cylinder be exactly the same length with their basal cut surfaces on a pure Agar plates. On top of this cylinder is then placed Agar plates with growth, and after some time the whole system is broken again. If you have chosen the length of the cylinders and the transport time properly, it will be found in the ex post analysis, that part of the Growth Substance of the upper plate is transported to the bottom. In the test series 508, 511, 514, 519 and 520 as 10 points during 120 minutes on Agar have been. This Agar was then able to produce a curvature of  $26.0^\circ$ , 4 points for 120 min on Agar yield  $1004 \pm 0.5$ . For a transport time of 75 minutes and at a barrel length of 2.3 mm in the lower reaches platelets  $10.2 \pm 0.6$ ; in the upper left is  $13.5 \pm 0.7$ , is thus used in the cylinders were 2.3. With a barrel length of 4.2 mm, these numbers:  $5.1 \pm 0.4$ ,  $14.9 \pm 0.4$  and 6.0.

The conclusion from this experiment is, first, *that evidence in truncated Coleoptile cylinder an active transport of Auxin is (a rough calculation has shown that about 200 times more Auxin is transported, as would be possible by simple diffusion) ... ( 31)*

der Zylinderlänge entspricht, in den Zylindern verbraucht wird ..... (32)

Aus (31) und (32) ist zu schliessen, dass die Vorstellung Paál's (1919) des Wuchsstofftransportes nicht richtig sein kann, weil keine neue Substanz gebildet und nur die ursprüngliche Menge weiter befördert wird.

Aus anderen Versuchsreihen (523—531 und 542—549), die aber keinen quantitativen Wert besitzen, kann geschlossen werden, dass *der Transport des Wuchsstoffes bei invers gestellten Koleoptilzylindern nicht stattfindet, dass er also polar erfolgt* ..... (33)

Denn bei normalem Stand der 2 mm langen Zylinder und 60 Minuten Transportzeit sind die Mengen im oberen und im unteren Plättchen  $9.9 \pm 0.8$  und  $5.3 \pm 0.3$ ; bei inversem Stand sind diese Zahlen  $12.7 \pm 0.9$  (Grenzwinkel) und  $0.2 \pm 0.3$ ; in einem anderen Fall war sogar bei inversem Stande nach 120 Minuten bei einer Zylinderlänge von 2.0 mm gar kein Transport nachweisbar ( $13.2 \pm 0.4$  und  $0.2 \pm 0.3$ ).

### 8. Die chemische Eigenart des Wuchsstoffes.

Hierüber lässt sich leider nur sehr wenig, und hauptsächlich Negatives, sagen, was aber zu erwarten war. Denn die Menge des Wuchsstoffes, die aus 100 Spitzen während 4 Stunden hinausdiffundiert, ist verschwindend klein und nicht oder kaum nach Verdunstung als Residuum nachweisbar. Und dazu kommt noch, dass dieser Rückstand grösstenteils bestehen wird aus den im Zellsaft gelösten Substanzen. Aus Versuchen van Dillewijn's (1927, S. 565) ist zu entnehmen, dass längere Zeit nach dem Abschneiden von Spitzen noch Elektrolyte aus den Zellen herausdiffundieren. Das ist natürlich auch mit den anderen im Zellsaft gelösten Stoffen wie Zucker, u.s.w. der Fall.

Dass der Wuchsstoff nicht anorganischer Natur ist, kann man als sehr wahrscheinlich betrachten. Denn die Ionen

(58)

Second, *that a certain amount of Growth Substance, which is approximately the length of the cylinder, is used in the cylinders ... (32)*

From (31) and (32) is close to the idea that the pair (1919) of Auxin transport can not be right, because no new substance is formed and only the original amount will be further promoted.

From other trials (523-531 and 542-549), but do not have a quantitative value that can be fired, *that the transport of Auxin in inverse Coleoptile cylinder asked not to take place so that it is polar ... (33)*

For normal state of the 2 mm-long cylinder and 60 minutes transport time, the amounts in the upper and lower plates  $9.9 \pm 0.8$  and  $5.3 \pm 0.3$ ; with inverse level, these numbers are  $12.7 \pm 0.9$  (critical angle) and  $0.2 \pm 0.3$  and in another case was detectable even after 120 minutes with inverse able at a barrel length of 2.0 mm, no transport ( $13.2 \pm 0.4$  and  $0.2 \pm 0.3$ )

## **8. THE CHEMICAL NATURE OF THE GROWTH SUBSTANCE.**

About This can unfortunately only very little, and mostly negative things to say, what was to be expected. Because the amount of Growth Substance, diffuses out 100 points for 4 hours, is vanishingly small, and little or no residue after evaporation than detectable. And what's more, that this residue is composed largely of the substances dissolved in the cell sap. From tests van Dillewijn's (1927, p. 565) show that diffuse a long time after being cut from lace or electrolytes from the cells. This is of course also with the other in the cell sap solutes such as sugar, etc., of the case.

Is that the Growth Substance is not an inorganic nature, can be regarded as very likely.

dieser Stoffe müssen als solche vom Samen oder von den Wurzeln zur Spitze geführt werden; man würde sodann eine Korrelation zwischen Samen und wachsender Zone statt zwischen Spitze und wachsender Zone erwarten. Auch Frl. Seubert (1925) hat bei keinem einzigen anorganischen Stoff eine wachstumsfördernde Wirkung gefunden.

Und schliesslich spricht auch das hohe Molekulargewicht gegen die anorganische Natur des Wuchsstoffes, denn man muss dabei bedenken, dass derselbe löslich ist.

Von speziellen organischen Stoffen kann man sich sehr gut vorstellen, dass sie in der Spitze aus Nahrungsstoffen gebildet werden. Der einzige Weg, um der chemischen Natur dieser Stoffe näher zu kommen, wird wohl sein, alle möglichen reinen organischen Substanzen von einem Molekulargewicht zwischen 300 und 400 auf ihre Wirkung zu prüfen. Dabei soll man nicht mit solchen komplizierten Stoffen wie Diastase oder Speichel anfangen, wie Frl. Seubert (1925) es tut. Denn die wachstumsfördernde Wirkung ist hierbei jedenfalls der Anwesenheit sehr kleiner Mengen irgend einer Verunreinigung zuzuschreiben; die Enzyme selbst sind nämlich unwirksam, da 15 Minuten langes Kochen des Speichels u.s.w. keinen Einfluss auf die Wachstumsförderung ausübt.

Ich habe aber doch noch einige orientierende Reaktionen des Wuchsstoffes untersucht:

1. Reduktion von Fehling. Hierzu werden in der üblichen Weise abgeschnittene Koleoptilspitzen und -zylinder während verschiedenen Zeiten auf Plättchen von Kieselsäure-Gallerte gesetzt. Die Gallerte wird nachher auf ihre reduzierende Wirkung untersucht. Das Resultat ist in Tabelle XVII wiedergegeben.

Die Werte sind das Mittel von verschiedenen Bestimmungen. 0 bezeichnet keine, +? sehr schwache, + deutliche und ++ starke Reduktion. Aus dieser Tabelle ersieht man, dass die grösste Menge der reduzierenden Stoffe die ersten

(59)

For the toning of these substances must be managed as such from seed or from roots to tip, then one would expect a correlation between seed and growing zone occurs between the tip and growing region. Even Miss Seubert (1925) has found no single inorganic substance is a growth-promoting effect.

And finally, the high molecular weight of evidence against the inorganic nature of the Growth Substance, since - must bear in mind that the same is soluble.

Of specific organic materials you can very well imagine that they are formed in the top of nutrients. The only way to get closer to the chemical nature of these substances will be well to consider all possible pure organic substances with a molecular weight between 300 and 400 on their effect. It should not begin with such complicated materials as diastase or saliva, as Miss Seubert (1925) does. Because the growth-promoting effect of this is in any case the presence of very small amounts of some attribute of an impurity, namely the enzymes themselves are ineffective, because 15 minutes long cooking exercise of saliva, etc. have no influence on the growth promotion.

But I have still some exploratory reactions of the Growth Substance studied:

1.Reduction of Fehling. For this, in the usual way and cut Coleoptile tip cylinder set during different times on plates of silica jelly. The curd is subsequently examined for their reducing effect. The result is shown in TABLE XVII.

The values are the means of various provisions. O is not the name, +? very weak, ++++ strong and significant reduction. From this table it is seen that the largest quantity of reducing substances, the first

TABELLE XVII.

Anzahl Spitzen oder Zylinder.	Zeit auf Gallerte.	Reaktion
10 Spitzen	1 Stunde	+ ?
10 "	$\frac{1}{2}$ "	+
10 "	5 Minuten	++
	nächste Stunde	0
2 Zylinder direkt unter der Spitze	$1\frac{1}{2}$ Stunde	+
2 " 1 cm. " " "	$1\frac{1}{2}$ "	++
8 " direkt " " "	5 Minuten	++
	nächste $1\frac{1}{2}$ Stunde	+ ?

5 Minuten nach dem Abschneiden in die Gallerte übergehen. Weil die Zucker diese Reduktion grösstenteils hervorrufen werden, und da diese hauptsächlich im Zellsaft gelöst vorkommen, ist dieses Resultat ganz gut zu verstehen. Der Inhalt der angeschnittenen Zellen wird nämlich gleich beim Aufsetzen austreten. Da die Länge der Zellen in basaler Richtung zunimmt, wird auch die Menge des austretenden Zellsaftes und zu gleicher Zeit die reduzierende Wirkung zunehmen. Wenn man Spitzen längere Zeit auf Agar stehen lässt, so verschwinden die ursprünglich ausgetretenen, reduzierenden Stoffe, sie werden also wieder von den Spitzen aufgenommen (vergl. van Dillewijn, 1927; S. 565). *Die Menge des Wuchsstoffes ist also in keiner Weise der Menge der ausgetretenen reduzierenden Stoffe proportional* .....(34).

2. Diastatische Enzyme. In der Literatur stösst man dann und wann (z.B. Janse 1922) auf theoretischen Erörterungen, in denen das Wachstum zu erklären versucht wird durch eine Spaltung von Stärke in Zucker, die einen höheren osmotischen Wert des Zellsaftes herbeiführt. Zur Erklärung des Wachstums braucht man dann nur eine diastatische Wirksamkeit anzunehmen, und hierin ist auch wohl einer der Gründe zu suchen, warum Frl. Seubert

\*\*\*\*

**TABLE XVII**

Number Tips or Cylinders - Jelly Time - Response

5 minutes after cutting pass into the jelly. Because the sugar will cause most of this reduction, and because these occur mainly solved in the cell sap, this result can be understood quite well. The contents of cut cells will emerge that is equally at touchdown. Since the length of the growing cells in basal direction, the amount of the exiting cell sap and grow at the same time reducing the impact. If you tip a long time on Agar can be so worn away the original, reducing substances, so they will resume from the tips (see van Dillewijn, 1927, p. 565). *The amount of Growth Substance is therefore in no way the amount of reducing substances leaked proportional ... ( 34).*

2. Diastatic enzymes. In the literature one encounters now and then (for example: Janse 1922) for theoretical discussions, in which growth is attempted to be explained by a splitting of starch into sugar, which causes a higher osmotic value of the cell sap. To explain the growth then you need only to accept a diastatic activity, and here is also looking at probably one of the reasons why Miss Seubert



(1925) gerade die Wirkung von Diastase und Speichel untersucht hat. Darum war es notwendig die Bildung von diastatischen Enzymen in der Koleoptile zu untersuchen. Ihre Bestimmung geschieht, indem Spitzen oder Koleoptilzylinder auf Kieselsäure-Gallerte, der bei ihrer Herstellung etwas Stärkelösung zugefügt ist, gesetzt werden. Mit Iod wird nachher untersucht, ob und wieviel Stärke von der Diastase umgesetzt worden ist.

Von der Ausscheidung der diastatischen Enzyme lässt sich fast dasselbe sagen, als von den reduzierenden Substanzen. Auch sie werden am besten als Inhaltskörper der Zellen angesehen, weil sie grösstenteils während der ersten zehn Minuten nach dem Abschneiden in die Gallerte übergehen. Irgend eine Proportionalität zwischen der Zeit, während welcher die Spitzen auf der Gallerte stehen und der diastatischen Wirksamkeit ist nicht zu finden. Koleoptilzylinder stehen Spitzen nicht nach in der Ausscheidung der Enzyme. Zusammenfassend können wir sagen, dass *ebensowenig wie in (34) hier eine Zusammenhang zwischen der Bildung des Wuchsstoffes und der Ausscheidung der diastatischen Enzyme zu finden ist* ..... (35).

Es bleibt mir jetzt noch übrig die Versuche, die ich über die Photo- und Thermo-Stabilität des Wuchsstoffes angestellt habe, zu besprechen.

Erst kommen die Versuche über den Einfluss des Lichtes auf den isolierten Wuchsstoff, weil die Frage nach diesem Einfluss von Interesse ist für eine nähere Erklärung des Phototropismus, wie auch Lange (1927) das erörtert hat.

Unter diesem Einfluss des Lichtes wird natürlich weisses Licht verstanden, weil die Anwesenheit von rotem Lichte bei den Versuchen nicht zu umgehen ist. Für unseren Zweck genügt das, weil Koleoptilen phototropisch ja fast unempfindlich gegen rotes Licht sind.

Die Versuche sind in folgender Weise ausgeführt worden. Für eine Versuchsreihe wird in einer gewissen Anzahl

(61)

Examined (1925) is precisely the action of diastase and saliva. Therefore it was necessary to the formation of enzymes in the Coleoptile diastatic investigate. Their determination is done by spikes or Coleoptile cylinder on silica jelly, which during their manufacture something is added for strengthening in the solution. With iodine is subsequently examined whether and how much power has been implemented by the diastase.

On the excretion of enzymes diastatic can almost say the same punch as the reducing sub. Also, they are best viewed as Poorer content of the cells, because they run mostly during the first ten minutes after cutting into the jelly. Some proportionality between the time during which the tips on the jelly and the diastatic effectiveness can not be found. Coleoptile cylinder tips are not for the secretion of enzymes. In summary we can say that *just as in (34) here is a link between the formation of Growth Substance and excretion is to find the diastatic enzymes ... (35)*.

It remains for me now to discuss the attempts I've made over the photo and thermal stability of the Growth Substance.

Only the tests come on the influence of light on the isolated growth-promoting substance, because the question is after this impact is of interest for a more detailed explanation of phototropism, also Lange (1927) discussed that.

Under this influence of light, white light is naturally understood because the presence of red light in the experiments can not be avoided. For our purposes, suffice it because Coleoptile are almost insensitive to red light phototropic.

von Agarplättchen dieselbe Menge des Wuchsstoffes extrahiert, indem auf alle dieselbe Anzahl von Spitzen gleich lange gesetzt wird. Nachher werden diese Plättchen im vorher beschriebenen Belichtungskasten im Dunkelzimmer bei 25° C. mit verschiedenen grossen Lichtmengen belichtet. Sodann werden die sich in den Plättchen befindlichen Wuchsstoffmengen mit Hilfe von Reaktionspflanzen analysiert. Tabelle XVIII enthält die Zahlen zweier Versuchsreihen.

TABELLE XVIII.

Agarplättchen mit Wuchsstoff belichtet mit	Versuchsnummer	Krümmung	Versuchsnummer	Krümmung
unbelichtet	397	8.0 ± 0.6	407	15.2 ± 1.1
100 M.K. während 1 Sekunde	398	7.8 ± 0.6	408	13.7 ± 0.8
100 " " 10 "	399	8.0 ± 1.2	409	14.5 ± 0.5
100 " " 100 "	400	8.3 ± 0.6	410	14.1 ± 0.6
100 " " 1000 "	401	8.0 ± 0.8	411	14.7 ± 0.6

Bei der Versuchsreihe 397—401 haben jeweils 8 Spitzen während 65 Min. auf einem Agarplättchen gestanden; bei der Versuchsreihe 407—411 4 Spitzen während 210 Min. Die Belichtung wurde mit einer Argentalampe senkrecht über den Agarplättchen ausgeführt.

Aus dieser Tabelle sieht man, dass die gebrauchten Lichtmengen nicht den geringsten Einfluss auf den Wuchsstoff ausüben. Darum habe ich auch noch ein Paar Versuche mit Tageslicht und ultraviolettem Licht ausgeführt. Aber auch diesem Lichte gegenüber verhält der Wuchsstoff sich vollkommen indifferent. Versuche 198 und 202: Wuchsstoff im Dunkeln: Wuchsstoff 1000 Sek. am Fenster im hellen Tageslicht = 8.7° : 8.1°; Versuche 462 und 466 (Grenzwinkel 19.3°) Wuchsstoff im Dunkeln: Wuchsstoff 60 Sek. mit Bogenlicht (4 Amp. in 10 cm Abstand) belichtet = 12.5° ± 1.1 : 12.8° ± 0.9. Das Resultat dieser Versuche

The experiments were performed in the following way. For a test series in a certain number Agar plates by the same amount of Growth Substance extracted by making all the same number of points equal to last long. Later, these platelets in the previously described exposure box in a dark room at 25° C. exposed to large amounts of light differently. Which are then analyzed in the platelets contained Auxin response quantities with the help of plants. TABLE XVIII contains the numbers of two test series.

\*\*\*\*

### **TABLE XVIII.**

In the test series 397-401 each have eight points during 65 minutes standing on a Agar plates; was in the test series, 407-411 4 The tips during 210 min exposure with a Argenta lamp running perpendicularly across the Agar plates.

From this TABLE we see that the used amounts of light do not exercise the slightest influence on the Growth Substance. That's why I'm still running a pair of experiments with natural light and ultraviolet light. But even that light behaves towards the Growth Substance is completely indifferent. Experiments 198 and 202: Growth Substance in the dark: Growth Substance 1000 s at the window in the bright daylight 8.7°: 8.1°; trials 462 and 466 (critical angle 19.3°) Growth Substance in the dark: growth-60s with arc light (4 amps at 10 cm distance) exposure 12.5° ± 1.1: 12.8° ± 0.9.

ist also: *der Wuchsstoff ist Licht jeder Intensität und Zusammensetzung gegenüber vollkommen stabil.* ..... (36).

Die Erwärmung des Wuchsstoffes in Agar hat mir grössere Schwierigkeiten bereitet, so dass ich eigentlich nur qualitative Resultate verzeichnen kann.

Erst habe ich die Agarplättchen in kleinen Wägeflaschen in warmes Wasser der gewünschten Temperatur untergetaucht. Ein grosser Nachteil dieser Methode ist das Austrocknen der Agarplättchen bei längerer Erwärmung. Dieser Schwierigkeit kann man aber entgegenkommen, indem auf das ausgetrocknete Plättchen ein Plättchen reinen Agars gelegt wird (Versuch 426). Diese zwei Plättchen werden dann zusammen in 12 Würfel geteilt und so auf 12 Reaktionspflanzen einseitig aufgeklebt. Die so erhaltenen Krümmungen waren: Versuch 425, 1 Min. bei  $60^{\circ}\text{C}$ . erwärmt  $8.3^{\circ} \pm 0.8$ ; Versuch 426, 10 Min. bei  $90^{\circ}\text{C}$ . erwärmt  $7.2^{\circ} \pm 0.6$ ; Versuch 427, Kontrolle, unerwärmt,  $8.2^{\circ} \pm 0.6$ .

Später sind die Agarplättchen in einer anderen Weise erwärmt worden. In ein etwa 0.6 mm dickes Zelluloidplättchen ist ein rechteckiges Loch von derselben Grösse eines Agarplättchens geschnitten. Zum Erwärmen wird letzteres in dieses Loch gelegt, das Zelluloidplättchen wird zwischen zwei paraffinierten Objektgläsern geklemmt und das ganze Gestell in warmes Wasser untergetaucht. Auch diese Methode hat Nachteile, weil kleine Luftbläschen, die beim Erwärmen entstehen, einen Teil des Agars lösen. Versuchsreihe 479—481 (Grenzwinkel  $15.2^{\circ} \pm 0.7$ ) Versuch 479: Agar während 10 Min. erwärmt bei  $92^{\circ}\text{C}$ ., 10-20 % des Agars verloren durch entstehende Luftbläschen, Krümmung  $7.6^{\circ} \pm 0.4$ ; Versuch 480, Kontrolle, nicht erwärmt, Krümmung  $9.2 \pm 0.8$ .

Aus diesen Versuchen möchte ich den Schluss ziehen, dass *Erwärmung auf  $90^{\circ}\text{C}$ . keine Änderung in der Wirksamkeit des Wuchsstoffes hervorruft* ..... (37).

Durch diese Versuche ist, noch von dem Molekular-

(63)

The result of these experiments is therefore that *the Growth Substance at any light intensity and composition is completely stable ...* (36).

The heating of the Auxin in Agar caused me more difficulty, so that I can actually only reported qualitative results.

First I have gone into hiding in the small Agar plates Weighing bottles in warm water to the desired temperature. A major disadvantage of this method is the drying up of Agar plates by prolonged heating. This difficulty, but you can meet by the dried Agar plates clean a tile is placed (test 426). These two plates are then divided into 12 cubes together and so glued to one side of 12 response plant. Try 425, I min at  $60^{\circ}$  C. warmed  $8.3^{\circ} \pm 0.8$ : The resulting experimental curves were 426, heated for 10 min at  $90^{\circ}$  C.  $7.20 \pm 0.6$ : Experiment 427, control, unheated,  $8.20 \pm 0.6$  .

Later, in another way Agar plates have been heated. In an about 0.6 mm thick plates of celluloid, a rectangular hole of the same size of a Agar plates is cut. To heat the latter is placed in this hole, the celluloid plate is clamped between two object glasses waxed and immersed in warm water the whole frame. This method also has disadvantages because detach small air bubbles formed during heating, a portion of the Agar. Series of experiments, 479-481 (critical angle  $15.2^{\circ} \pm 0.7$ ) test 479: heated Agar for 10 min at  $92^{\circ}$  C., lost 10-20% of the Agar produced by air bubbles, curvature  $7.6^{\circ} \pm 0.40$ ; test 480, Control, not heated , curvature of  $9.2 \pm 0.8$ .

I take from these experiments, *forces suggest warming to  $90^{\circ}$ C. causes no change in the effectiveness of the Growth Substance ...* (37).

gewicht abgesehen, die nicht-enzymatische Natur des Wuchsstoffes bewiesen. Frl. Seubert (1925) hatte auch schon bewiesen, dass der wachstumsfördernde Stoff, den sie in Speichel und Diastase nachweisen konnte, hitzebeständig war.

Schliesslich muss ich noch eine Versuchsreihe erwähnen, die auf Anregung von Prof. Dr. L. Baas-Becking und mit ihm zusammen ausgeführt worden ist. Wir haben aus sehr verschiedenen Stoffgruppen Repräsentanten herausgenommen und auf ihre wachstumsregulierende Wirkung untersucht. Alle untersuchten Stoffe haben sich dabei als *völlig* wirkungslos ausgestellt. Untersucht wurden: Aqua dest;  $\text{Na}_3 \text{P O}_4$  0.5 %;  $\text{Na}_2 \text{H P O}_4$  0.5 %;  $\text{Na H}_2 \text{P O}_4$  0.5 %; Glycerin 1 %; Stearinsäure; Na-Stearat 0.5 %;  $\text{N H}_4 \text{C N S}$  0.5, 0.1 und 0.003 %; Ureum 0.5, 0.1 und 0.003 %; Glykokoll 0.1 und 0.003 %; Kreatin 0.1 und 0.003 %; Coffein, Hippursäure, Guanin und Asparagin gesättigt; Thioureum 0.5 und Hexosebiphosphat 0.01 %.

## ABSCHNITT IV.

### ANALYSE UND SYNTHESE DES WACHSTUMS VON INTAKTEN KOLEOPTILEN.

#### 1. Einführung.

Im vorigen Abschnitt habe ich einen der Komponenten des Wachstums analysiert und dabei bin ich zu bestimmten Schlüssen gelangt. Jetzt erhebt sich naturgemäss die Frage, ob diese Resultate nicht zu verwerfen sind, um zu einem tieferen Einblick in das Wachstum der Avena-Koleoptile zu gelangen.

Aus meinen Versuchen war hervorgegangen (9), dass das Wachstum der Reaktionspflanzen völlig beschränkt wird von der Menge des Wuchsstoffes. So wurde es sehr wahrscheinlich, dass es bei völliger Abwesenheit des Wuchsstoffes kein Wachstum gibt. Da dieser Satz für die folgenden

Through these experiments, nor of the molecular Weight aside, the proven non-enzymatic nature of the Growth Substance. Miss Seubert (1925) had already proved that the promotional material that could be detected in saliva and diastase, was heat resistant.

Finally, I must mention a series of tests that has been carried out at the suggestion of Prof. Dr. L. Baas-Becking and together with him. We have taken very different groups of substances authorized and tested for their effect increased growth-regulating. All investigated substances have been issued in the form completely ineffective. Were tested: distilled water,  $\text{Na}_3 \text{P O}_4$  0.5%;  $\text{Na}_2 \text{H P O}_2$ - 0.5%;  $\text{Na H}_2 \text{P O}$ - 0.5%; Glycerin 1%; Stearic acid 0.5%  $\text{NH}_4\text{CNS}$  0.5, 0.1 und 0.003%; Uric 0.5, 0.1 and 0.003% Glycol 0.1 and 0.003% Kreatin 0.1 and 0.003%; Coffee, Hippuric, Guanine and Asparagine saturated; Thorium 0.5 and Hexo-bi- phosphate 0.01%

## SECTION IV

### ANALYSIS AND SYNTHESIS OF GROWTH OF INTACT COLEOPTILE.

#### 1. INTRODUCTION.

In the previous section, I analyze one of the components of growth and yet I have come to certain conclusions. Now the question naturally arises whether these results can not be recycled in order to get a deeper insight into the growth of the Avena Coleoptile

Emerged from my experiments, (9) that the growth response of plants is quite limited on the amount of Growth Substance. So it was very likely that in the complete absence of Growth Substance is no growth.



Betrachtungen äusserst wichtig ist, bin ich sehr froh, dass ich hier das Resultat von einigen noch nicht publizierten Versuchen von Dolk mitteilen darf. Für diese Freundlichkeit bin ich ihm sehr verpflichtet.

Mit seiner früher beschriebenen Methodik (Dolk 1926) hat er die oben gestreifte Frage durch direkte Wachstumsmessungen untersucht. Er hatte schon gezeigt, dass einmalige Dekapitation das Wachstum stark herabsetzt bis es nach etwa 3 Stunden wieder ansteigt, da eine neue physiologische Spitze entsteht, so dass aufs Neue eine wachstumsfördernde Substanz gebildet wird. Bei seinen jetzt ausgeführten Versuchen hat er seine Pflanzen nach 2 Stunden zum zweiten Male dekapitiert, um jeder Neubildung des Wuchsstoffes (27) vorzubeugen. Das Resultat war, dass das Wachstum immer weiter sank bis fast völliger Wachstumsstillstand. Dieser Stillstand konnte nach Belieben aufgehoben werden durch Zufügung von Wuchsstoff. Nach Versuchen von Dolk gibt es also *ohne Wuchsstoff kein Wachstum* . . . (38).

Aus diesem Ergebnis, kombiniert mit (9), geht sofort hervor, dass *das Wachstum jeder Zone der Koleoptile der sich dort befindenden Menge des Wuchsstoffes entspricht* . . . (39).

Weil das Wachstum der absoluten Menge des Wuchsstoffes proportional ist (3) und weil das Wachstum reversibel bis auf 0 herabgesetzt werden kann (38), muss man schliessen, dass *der Wuchsstoff beim Wachstum aufgebraucht wird und somit verschwindet* . . . (40).

Nach (20) wird der Wuchsstoff nur in der äussersten Spitze gebildet; *hier ist seine Konzentration also am höchsten, während sie basalwärts abnimmt, weil dort kein neuer Stoff gebildet wird und er unterwegs aufgebraucht wird* . . . (41).

Aus (39) und (41) wäre nun zu entnehmen, dass die Wachstumsintensität von der Basis nach der Spitze zu ständig zunimmt. Das Wachstum kann aber nicht unbeschränkt zunehmen mit steigender Wuchsstoffmenge, da an einem gewissen Augenblick ein neuer Faktor (im Weiteren

(65)

The following set of data is extremely important. I am pleased to inform the results of unpublished experiments by Dolk. For this kindness I am indebted.

With its previously described methodology (Dolk 1926) he examined the question of striated top by means of direct growth measurements. He had already shown that one-decapitation growth decreases sharply until it rises again after about 3 hours, as a new physiological tip occurs, so that will be formed anew a growth-promoting substance. In his experiments, he has now carried his decapitated plants after 2 hours for the second time, to any formation of Growth Substance (27) to prevent. The result was that growth fell further and further to nearly complete suspension growth. This stoppage could be waived at will by the addition of Growth Substance. After attempts by Dolk so *there is no growth without Growth Substance ...* ( 38).

From this result, combined with (9), it follows immediately that *the growth of Coleoptile corresponds to each zone of all their crowd of Auxin ...* ( 39).

*Because the growth in the absolute amount of Growth Substance is proportional to (3) and because growth can be reversibly reduced to 0 (38), you must assume that the Growth Substance is consumed during growth and thus disappear ...* ( 40).

*By (20) Auxin only in the outermost tip is formed, where its concentration is therefore the highest, while it decreases basal, because there is no new substance is formed and it is used up the road ...* (41).

From (39) and (41) would now be seen that the growth intensity of the base to the tip to constantly increasing. *Growth can not increase indefinitely with increasing amount of Growth Substance, because at a certain moment, a new factor*

Z. S. M. zu nennen, weil ich weiter unten zeigen werde, dass er wahrscheinlich auf die Menge des Zellstreckungsmaterials beruht) beschränkend wird, wie in (14) gezeigt worden ist. Voraussichtlich wird also die Wachstumsintensität der verschiedenen Zonen der Koleoptile in zwei Gebiete zerfallen. Erstens gibt es von der Spitze an eine Strecke wo der Faktor Z. S. M. beschränkend wirkt, und in einer gewissen Entfernung von der Spitze fängt das zweite Gebiet an, wo der Wuchsstoff das Wachstum beschränkt. Wie diese zwei Gebiete sich zu einander verhalten, wie also die Wachstumsintensität in den einzelnen Fällen sich gestaltet, kann nur durch direkte Messungen bestimmt werden. Darum habe ich die Wachstumsgeschwindigkeit der Zonen eines Avenakeimlings unter verschiedenen Bedingungen untersucht.

## 2. Methodik der Messungen.

In der Literatur sind schon einige derartige Messungen zu finden. Rothert (1893) hat nämlich die Wachstumsverteilung bei verschieden langen Avena-Pflanzen gemessen, indem er auf die Koleoptilen 3 mm lange Querzonen markiert, deren Verlängerung nach 24 Stunden bestimmt wird. Da meine eigenen Bestimmungen völlig mit denjenigen Rothert's (Tabelle auf Seite 28) übereinstimmen, brauche ich sie hier nicht näher zu besprechen. Nur will ich seine Schlüsse wiederholen. Bei 12—15 mm langen Keimlingen steigt das Wachstum basalwärts ohne ein Maximum zu erreichen. Bei längeren (18—24 mm) Pflanzen nimmt die Wachstumsintensität von der Spitze bis zum Maximum (etwa 6—9 mm von der Spitze) rapid zu, um dann nur allmählig zu fallen.

Pinkhof (1924) gibt eine Methode zur Messung des Zonenzuwachses, Zahlen gibt er nur für die Wachstumsgeschwindigkeit von einer Zone (2—3 mm von der Spitze) an. Andere Bestimmungen der Wachstumsverteilung be-

(in addition to ZSM mentioned, because I will show further below, that it is probably based on the amount of cell elongation material) is limiting, as has been shown in (14). Is expected to decompose thus the growth intensity of the different zones of the coleoptile in two areas. First, there is a distance from the tip to where the factor limiting ZSM acts, and at a certain distance from the tip begins the second area, where the growth-restricted growth. How these two areas are to each other, so how the growth intensity in individual cases, designed, can be determined only by direct measurements. Therefore I have the rate of growth of the fields *Avena* seedlings studied under different conditions.

## **2. METHODOLOGY OF THE MEASUREMENTS.**

In the literature several such measurements are already to be found. Rothert (1893) has in fact the distribution of growth with different lengths *Avena* plants measured by marking the coleoptiles 3 mm long transverse zones, whose extension is determined after 24 hours. Since my own determination totally with those Rothert's (TABLE on page 28) match, I need not discuss them here in detail. I just want to repeat his conclusions. At 12-15 mm long seedlings increases the basal growth without reaching a maximum. With longer (18-24 mm) plants, the growth of the peak intensity increases to maximum (approximately 6-9 mm from the tip) to rapidly, only to drop just gradually.

Pinkhof (1924) gives a method for measuring the growth zone, he gives figures just monitored around the rate of a zone (2-3 mm from the tip) to. Other provisions monitored around the distribution relate to other objects and are therefore not usable for my purpose.

ziehen sich auf andere Objekte und sind somit nicht brauchbar für meinen Zweck.

Meine hier mitgeteilten Messungen sind alle im Dunkelmzimmer bei 25° C. und 85—90 % Luftfeuchtigkeit ausgeführt worden. Auf die zu messenden Koleoptilen werden in gewissen Abständen ( $\frac{1}{2}$ —2 mm) möglichst feine Tuschemarken angebracht. Bei der von mir gebrauchten Ablesevergrößerung ist es nicht möglich Zonen von genau gleicher Länge zu markieren. Weil ich auch meistens mehrere Messungen an einem Objekt vorgenommen habe, wären die Zonen doch schon bei der zweiten Bestimmung ungleich gross gewesen, so dass ich keinen besonderen Wert auf eine gleichmässige Zonenmarkierung gelegt habe. Ein grosser Nachteil hiervon ist, dass es zeitraubender Umrechnungen bedarf beim Auftragen der Wachstumskurven. Die Ablesungen sind mit einer Horizontallupe (Vergrößerung etwa 10-fach) mit eingebautem Okularmikrometer in gewissen Zeitabständen (2, 6, 8 oder 12 Stunden) ausgeführt worden, wobei die Abstände der oberen Tuschemarkränder bestimmt werden. Die Keimlinge werden bei auffallendem rotem Lichte gemessen, das obwohl ziemlich stark, keine wahrnehmbaren phototropischen Krümmungen auslöst. Ich unterlasse es die Messresultate in Tabellenform anzuführen, weil sie entweder unübersichtlich (bei genauer Wiedergabe) oder nur annähernd richtig sein würden (bei Interpolierung). Bei der gebrauchten Messmethode kann man die Zahlen der verschiedenen Pflanzen auch nicht ohne Weiteres addieren, weil die Zonen nicht die gleiche Länge haben. Genaue Interpolierung ist unmöglich, da bisweilen die Messungen um einen Mittelwert schwanken, wie die Figur 10a zwischen 8 und 16 mm zeigt. Man würde sich zu leicht durch seine eigene subjektive Auffassung leiten lassen, deshalb reproduziere ich hier nur die Kurven 9, 10, 11 und 12 mit den zugehörigen beobachteten Zahlen. Sie genügen aber, um das Bild, das ich von der

(67)

Run my reported here measurements are all in the dark room 25C, and 85-90% humidity was, on the to be measured Coleoptile are periodically ( $\frac{1}{2}$  - 2 mm) mounted as fine ink marks., When I used a magnifying reading it is not possible to mark zones of the same length, because, I have mostly made several measurements on an object. The zones were already at the second determination were of unequal size. I have put no particular value to a uniform zone marker, A big disadvantage of this is that it requires time-consuming conversions when plotting the growth curves. The readings are horizontal with a magnifying glass (magnification about 10 - fold) was built with a micrometer eyepiece executed at certain time intervals (2, 6, 8 or 12 hours), whereby the distances between the upper edges of ink marks determined. The seedlings will be measured by reflected red light, even though pretty much triggers, no perceptible phototropic curvatures. I omit the measurement results in tabular form to lead, either because it would be confusing (for accurate reproduction), or just moving closer (with interpolation). In the used measuring method, one can add the numbers of different plants not too readily, because the zones have the same length. Accurate interpolation is impossible, because sometimes the measurements fluctuate around a mean, as the FIGURE 10a between 8 and 16 mm shows. It would be easy to manage by his own subjective opinion, so I reproduce here only the curves 9, 10, 11 and 12 associated with the observed figures.

Wachstumsverteilung ungleich langer und unter verschiedenen Umständen gezogenen Pflanzen gewonnen habe, deutlich wiederzugeben. Denn es stellt sich heraus, dass Pflanzen von derselben Länge, die unter den gleichen Bedingungen aufgewachsen sind, oft fast genau dieselbe Wachstumsverteilung ergeben, so dass sich ihre Kurven decken.

### 3. Limitierung des normalen Wachstums durch den Wuchsstoff.

Jetzt werde ich, bevor ich zur Erklärung des ganzen Wachstums übergehe, für einen Fall den Beweis liefern, dass der Wuchsstoff in der normalen Pflanze wirklich das Wachstum der Basis beschränkt. Aus weiter unten mitzuteilenden Versuchen hatte ich den Eindruck bekommen, dass falls die basalen Zonen einer Koleoptile nicht mehr wachsen, die Ursache dieser Erscheinung in der Tatsache zu suchen ist, dass die Konzentration des Wuchsstoffes zu niedrig geworden ist. Um diese Behauptung zu prüfen habe ich die Wachstumsverteilung bei einer ganzen Reihe von Avena-Keimlingen verfolgt, und sie so lange wachsen lassen, bis die Basis über eine Länge von 10—20 mm überhaupt nicht mehr wuchs und sich sogar verkürzte (siehe für die Erklärung dieser Erscheinung Seite 88). In dieser Weise hatte ich die Verfügung über normale, nicht mehr wachsende Zellen, die nach der üblichen Vorstellung erwachsen waren, d.h. nicht mehr wachsen können, die aber nach meiner Auffassung durch Mangel an Wuchsstoff ihr Wachstum eingestellt hatten. Von diesen Keimlingen habe ich sodann den oberen wachsenden Teil abgeschnitten, das erste Blatt ausgezogen und auf diesen Stumpf einen Agarwürfel mit Wuchsstoff gelegt\*). Sodann habe ich das

---

\*) Die Wuchsstoffmenge wurde nicht genau analysiert, weil es mir nur darum zu tun war, qualitativ das erneute Wachstum zu zeigen. Die Würfel erhielt ich, indem ein Agarplättchen, auf dem 7 Spitzen während 4 Stunden gestanden hatten, in 9 Würfel geteilt wurde.

But they comply to the image I of the growth, unequal distribution of long and have won under different circumstances, plants grown to play well. For it turns out that plants arise from the same length, which are grown under the same conditions, often almost exactly the same distribution of growth, so that their corners meet.

### **3. LIMITATION OF NORMAL GROWTH BY THE GROWTH SUBSTANCE.**

Now I will, before I provide an explanation of all the growth going on, for a case to prove that the Growth Substance in the normal plant really limited the wax from the base. From below to be notified attempts I had gotten the impression that if the basal zone of Coleoptile grow no more, the cause of this phenomenon is to be sought in the fact that the concentration of Growth Substance has become too low. To check this perhaps I have followed the distribution of growth in a number of Avena seedlings, and grow as long as they can until the base grew no longer than a length of 10-20 mm and even shorter (see the explanation this phenomenon, page 88). In this way, I had to dispose of normal, no longer growing cells that were grown by the usual idea that can not grow, but they had set in my opinion due to lack of their growth promotion. Of these seedlings I have growing then the upper part cut off, pulled the first sheet and on this one stump Agar cubes placed with growth \*).

\*\*\*

\*) The growth-rate was not analyzed in detail, because I was only trying to show qualitatively the re-growth. I obtained the cubed Agar plates, had stood on the 7 tips for 4 hours, was divided into 9 cubes.



Wachstum während der ersten 3 Stunden nach dem Aufsetzen des Wuchsstoffes gemessen, und nach Ablauf dieser Zeit einen neuen Würfel mit Wuchsstoff aufgesetzt und das Wachstum der folgenden 3 Stunden gemessen. Um die Möglichkeit, dass erneutes Wachstum dieses nicht mehr wachsenden Teiles nur eine Folge der Dekapitation ist, zu prüfen, habe ich bei einer Pflanze diesen Teil ohne Zufügung von Wuchsstoff gemessen. Die Resultate der Messungen habe ich als Mittelwert in Tabelle XIX komprimiert dargestellt.

TABELLE XIX.

Wachstum während	12 St.	3 St.	Dekapitation	3 St.	3 St.
Verlängerung $\frac{0}{100}$ } pro Stunde	10	— 4.9	mit Wuchsstoff	6.1	6.7
	12.2	— 6.3	ohne „	0	3.2

Das Wachstum habe ich während 15 Stunden verfolgt bevor die Pflanzen dekapitiert wurden. Man sieht daraus, dass die Zonen, die nach Dekapitation verwendet wurden, in den ersten 12 Stunden noch beträchtlich gewachsen sind. Die folgenden 3 Stunden sind sie aber gar nicht mehr gewachsen; die meisten Zonen haben sich sogar verkürzt. Dann habe ich den oberen wachsenden Teil abgeschnitten und auf drei Pflanzen ist ein Agarwürfel mit Wuchsstoff gesetzt; eine andere Pflanze ist nur dekapitiert worden. Das Resultat ist überzeugend; die Stümpfe mit Wuchsstoff fangen sofort wieder zu wachsen an, und bleiben 6 Stunden lange wachsend. Ohne Wuchsstoff zeigt die Pflanze überhaupt kein Wachstum während den ersten 3 Stunden; weil ich aber nach dieser Zeit nicht zum zweiten Male dekapitiert habe, konnte eine physiologische Spitze regeneriert werden. Und so erklärt sich die Tatsache, dass in den zweiten 3 Stunden diese Pflanze wieder etwas gewachsen ist. Aus diesem Versuch können wir schliessen, dass *in einer normalen Koleoptile die basalen Zellen ihr Wachstum einstellen durch*

Then I have the growth during the first 3 hours after the mounting of Growth Substance measured, and placed after this time a new cube with growth and measured the growth of the next 3 hours. To test the possibility that renewed growth is no longer growing this part is only a result of decapitation, I have a plant in this part measured without the addition of Growth Substance. The results of the measurements I've compressed presented as mean value in TABLE XIX.

\*\*\*\*

### TABLE XIX.

The growth I've been following for 15 hours before the plants were decapitated. From this we see that the zones that were used by decapitation, in the first 12 hours are still grown substantially. The following three hours but they are no longer grown, and most zones have been even shorter. Then I cut off the upper part and on growing plants in a three Agar cubes is set with growth, only one other plant has been decapitated. Practice the result is decapitation; the stumps with growth beginning to grow again immediately, and remain six hours long growing. Without Auxin through the plant shows no growth at all while the first 3 hours, because I'm not after that time, decapitated a second time, a physiological tip could be regenerated. And this explains the fact that in the second 3 hours, this plant has grown a bit again. From this experiment we can conclude *that in a normal Coleoptile adjust the basal cell growth by their lack of Growth Substance, and that the latter allows basal cells to adjust their growth again ...* (42).

*Mangel an Wuchsstoff, und dass Zufügung von letzterem aufs neue Wachstum dieser Zellen ermöglicht . . . . . (42).*

Hiermit ist bewiesen worden, dass in der Basis wirklich der Wuchsstoff das Wachstum limitiert. Der erwachsene Zustand einer Zelle ist also sehr relativ; die Zellen haben nicht ihre absolute Endlänge erreicht, nur durch eine gewisse Konjunktur wachsen sie nicht aus. Diese Erscheinung ist wahrscheinlich sehr verbreitet im Pflanzenreich. Denn viele Zellen können bei Gallenbildung sich stark vergrößern, was sie im normalen Fall nicht tun. Vielleicht wird auch Zwerg- und Riesenwuchs in vielen Fällen mit einer Änderung der Wuchsstoffmenge zu erklären sein.

#### **4. Limitierung des normalen Wachstums durch den Faktor Z. S. M.**

Nach dem Beweis, dass der Wuchsstoff das Wachstum in der Basis beschränkt, muss jetzt gezeigt werden, dass in der Spitze ein anderer Faktor limitiert. Die einfachste Methode, um diese Behauptung zu prüfen, wird sein, indem in der Spitze eine einseitige Änderung in der Wuchsstoffmenge hervorgerufen wird. Diese Änderung darf dann nicht sofort in einer Krümmung zum Ausdruck kommen, sondern erst in einiger Entfernung von der Spitze, wo der Wuchsstoff zu limitieren anfängt, wird die erste Andeutung einer Krümmung auftreten.

Um die einseitige Änderung des Wuchsstoffes in der Spitze zu erzielen, habe ich diese einseitig belichtet mit 20 oder 1000 M. K. S. In Abschnitt V werde ich beweisen, dass als Folge dieser Belichtung auf der Vorderseite weniger Wuchsstoff basalwärts transportiert wird, als auf der Hinterseite. Durch diese Änderung wird die phototropische Krümmung bedingt. Nach Arisz (1915) fängt die erste sichtbare Krümmung an mit einer Asymmetrie der Spitze. Diese Beobachtung ist aber schon mehrfach bestritten worden (Brauner 1922, Lange 1927). Wegen der Unsicherheit in

This has been proven that really limited the growth in the base material growth. The adult state of a cell is very relative, and the cells have not reached their absolute final length, only by a certain stimulus, they do not grow out of. This phenomenon is probably widespread in the Plant Kingdom. Because many cells can greatly increase in bile production, what they do in the normal case. Maybe dwarf and giant stature in many cases with a change in the amount of Growth Substance will be explained.

#### **4. LIMITATION OF NORMAL GROWTH BY A FACTOR OF ZSM**

By the proof. be that the growth-limited growth in the base, has now shown that in the limited tip another factor. The easiest way to test this claim, will be caused by the tip of a unilateral change in amount of Growth Substance. This change may not come immediately then in a curve to the expression, but only at some distance from the tip, where the material begins to limit growth to occur at the first hint of a bend.

To achieve the unilateral amendment of Auxin in the tip, I have this exposed on one side with 20 or 1000 MKS In Section V, I'm going to prove that is transported as a result of this exposure on the front less Auxin basal than on the back. This change is due to phototropic curvature. After Arisz (1915) begins with the first visible curvature of an asymmetry of the tip. This observation has been disputed, but several times (Brauner 1922, Long 1927).

dieser Hinsicht habe ich die phototropische Krümmung genau zu verfolgen versucht.

Dazu habe ich eine „Universal-Kinamo“-Filmcamera mit panchromatischem Film benutzt. Die Keimlinge werden nach der Beschreibung von Lundegårdh (1922) und von Buder (1926) als Schattenbilder aufgenommen; der Hintergrund wird von einer mit schwachem rotem Licht belichteten Milchglasplatte gebildet. Der Antrieb der Filmcamera geschieht mittels des neuen intermittierenden Klinostaten de Bouter's (dessen Beschreibung noch stattfinden muss). Diese Methode besitzt den grossen Vorteil, dass die Belichtungszeit verdoppelt wird im Vergleich mit einem gewöhnlichen Klinostaten-Antrieb. Der intermittierende Klinostat wird so reguliert, dass jede zwei Minuten eine ganze Umdrehung erfolgt und der Film also plötzlich um ein Bild weiter gedreht wird (die Klinostatenachse ist mit dem Einzelbildkurbel verbunden).

Die belichteten Keimlinge werden zu 6 oder 7 in einer Reihe vor der Camera aufgestellt und das erste Bild wird schon 1 bis 3 Minuten nach der Belichtung aufgenommen. Die Krümmung wird so während 2 bis 3 Stunden verfolgt. Weil es mir nur um die ersten Krümmungsstadien zu tun war, habe ich die Pflanzen nicht auf dem intermittierenden Klinostaten rotieren lassen. Die Bilder werden nach Entwicklung mit einem Projektionsapparat vergrössert und die Konturen der Keimlinge beim Anfang des Versuches auf einem Papier nachgezeichnet. Sodann werden alle folgenden Bilder projiziert und das gezeichnete Bild wird so gelegt, dass jedesmal dessen Spitze genau mit derjenigen des projizierten Bildes zusammenfällt. Es ist in dieser Weise möglich, sehr genau die sich krümmende Zone aufzudecken. Und wirklich erscheint (bei 25° C. und 91 % Feuchtigkeit) die erste sichtbare Krümmung bei einseitiger Belichtung einer Erdpflanze mit 1000 M. S. K. etwa 3 mm von der Spitze und nach ungefähr

(71)

Because of the uncertainty in this regard, I have tried to follow the phototropic curvature exactly.

In addition I have a "*Universal Kinamo*" - Camera film used with panchromatic film. The seedlings are as described by Lundegardh (1922) and Buder (1926) recorded as silhouettes, the background is formed by a weak red light with illuminated glass of milk. The drive of the film camera is done via the new intermittent cinema de Bouter's (whose description yet to be held).

This method has the great advantage that the exposure time is doubled compared with a conventional drive-cinema. Intermittent cinema is regulated so that every two minutes is a complete revolution and the film is so suddenly turned to one frame (the cinema axis is connected to the frame crank). The seedlings are exposed to 6 or 7 installed in a row in front of the camera and the first image is already taken one to three minutes after exposure. The curve is thus traced for 2 to 3 hours. Because I was concerned only with the first stages of curvature, I can not rotate the plants on the cinema intermittent. The images are enlarged to development with a projector and traced the contours of the seedlings at the beginning of the experiment on a paper. Then all of the following images are projected, and the picture painted is placed so that each time the tip coincides exactly with that of the projected image. It is possible in this manner, very accurately reveal the writhing zone. And really seems (at 25° C. and 91% humidity), the first visible curvature in unilateral exposure of terrestrial plants by 1000 MSK about 3 mm from the tip, and after about 20 minutes.

20 Minuten. Bei einer in Wasser gezogenen Reaktionspflanze ist diese Krümmungszone sogar 8—10 mm von der Spitze entfernt und tritt erst 30 Minuten nach einer Belichtung mit 20 M. K. S. zu Tage. Einige genauere Messungen des Krümmungsverlaufes hoffe ich später noch zu publizieren. Hier genügt aber die Feststellung der Tatsache, dass die erste sichtbare Krümmung in einer Entfernung von 3—10 mm der Spitze auftritt. *In der Spitze kann die Menge des Wuchsstoffes die Grösse des Wachstums also nicht bestimmen, letztere wird dagegen limitiert von einem anderen Faktor, den wir Z. S. M. genannt haben* (Seite 66) \*) .....

### 5. Die Wachstumsverteilungskurven.

Wir haben gesehen, dass es in einer Koleoptile mindestens zwei Faktoren gibt, die die Wachstumsintensität in den verschiedenen Zonen bestimmen. Wir werden jetzt die Frage, ob die ganze Wachstumsverteilung zu erklären ist mit Hilfe dieser zwei Faktoren, näher betrachten. Dazu müssen wir erst die erhaltenen Kurven der Wachstumsintensität besprechen. In diesen Kurven gibt die Abszisse die Zonen von der Spitze an gerechnet in mm, und die Ordinate die Verlängerung der Zonen in einem bestimmten Zeitverlaufe in Hundertstel der ursprünglichen Länge.

An erster Stelle bespreche ich die Kurve, die in Figur 9 abgebildet ist, und die ich als Prototyp der Wachstumsverteilung betrachte. Ich habe viele Kurven erhalten, die dieser sehr ähnlich sind. Ebenso wie die Reaktionspflanzen ist diese Pflanze in Wasser gezogen worden. Von der Spitze an steigt das Wachstum der tiefer liegenden Zonen fast logarithmisch (sehr schön ausgeprägt in der nachher zu besprechenden Kurve a, Figur 10), bis 10 cm von der Spitze an die Kurve einen scharfen Knick zeigt undw eiter

---

\*) Wie sofort gezeigt werden soll, sind diese sich nicht krümmenden Zonen wohl wachstumsfähig.

With a solid response in water zone plant is this curvature even 8-10 mm from the tip and occurs 30 minutes after an exposure of 20 days on foot. Some more precise measurements of the curvature of course I still hope to publish later. But here is sufficient to note the fact that *the first visible curvature occurs at a distance of 3-10 mm of the tip. At its tip, the amount of Growth Substance, the growth of Grässer not determine, however, the latter is limited by another Factor We have called ZSM (page 66) \*) ... (43).*

## 5. THE DISTRIBUTION OF GROWTH CURVES.

We have seen that in a Coleoptile at least two factors are that determine the growth intensity in the different zones. We are now asking whether the whole distribution of growth can be explained consider using these two factors in more detail. For this we need only discuss the obtained curves of intensity growth. In these curves, the abscissa gives the zones from the tip to expect in mm, and the ordinate the extension of the zones in a given time in hundredths of course the original length.

First, I discuss the curve, which is shown in FIGURE 9, and which I regard as the prototype of the growth distribution. I have received many curves that are very similar. Like the Reaction, this plant has been pulled into the water. From the top to increase the growth of the deeper zones almost logarithmically (beautifully pronounced in the 10 to be discussed after a curve, FIGURE 10),

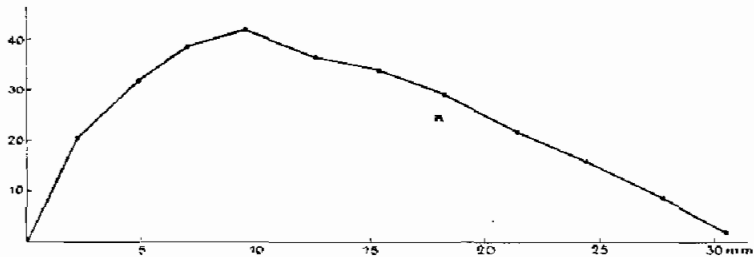
\*\*\*

\*) As will be shown at once, these are probably not capable of growth zones writhing.



ziemlich regelmässig sinkt bis zu fast völligem Wachstumsstillstand. Auf die Anwesenheit des scharfen Knickes lege ich besonderen Nachdruck; obwohl verschiedene Kurven ihn nicht aufzeigen, so ist er doch bei vielen unverkennbar (siehe auch Figur 11). Denn hier ist wirklich der Fall realisiert, der auf Seite 66 theoretisch schon erwartet wurde, dass nämlich zwei von einander unabhängige Faktoren das Wachstum jeder für sich in einem bestimmten Teil der Koleoptile beschränken.

Bevor ich den Verlauf der einzelnen Kurventeile zu erklären versuche, werde ich erst noch die anderen Kurven



Figur 9. Die Wachstumsverteilung einer in Wasser gezogenen Pflanze. Abszisse: Koleoptilzonen in mm Entfernung der Spitze. Ordinate: Prozentische Verlängerung der Zonen während 8 Stunden.

besprechen. Figur 10 zeigt uns die Wachstumsintensität der einzelnen Zonen von einer 16 mm langen in Erde gezogenen Koleoptile (a) während 8 Stunden; in dieser Zeit hat sie sich um etwa 8 mm verlängert. Dann habe ich von derselben, jetzt aber 24 mm langen Koleoptile (c) die Wachstumsverteilung in den folgenden 8 Stunden gemessen.

Es ist deutlich, dass in der Kurve a nur der Faktor Z.S.M. hervortritt. Dieser Fall liegt bei kürzeren Pflanzen immer vor, je länger sie werden, desto stärker wirkt der andere Faktor (W. = Wuchsstoff) limitierend. So habe ich unter anderen eine Kurve erhalten von einer 20 mm langen in

(73)

shows up to 10 cm from the tip of a sharp bend to the curve of unworthy, decreases rather regularly, up to almost complete standstill growth. The presence of the sharp kink, I insist, in particular, although different curves do not show, it is unmistakable to many (see also FIGURE 11). For here is really the case realized that was expected theoretically on page 66 already, namely that two mutually independent factors limiting the growth of each of them in a certain part of the Coleoptile

#### FIGURE 9

The Distribution of a Solid Growth in Water Plant.

Abscissa: Coleoptile Zone mm Distance of the Tip.

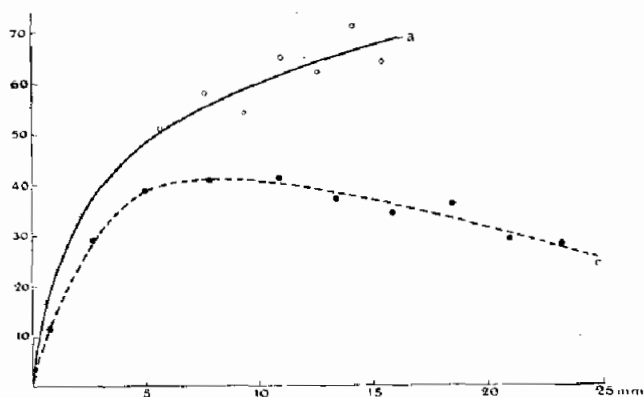
Ordinate: Percentage of the Zones During Extension Tables for 8 Hours.

Before I try to explain the behavior of each curve parts, I will discuss it first, nor the other curves. FIGURE 10 shows the growth of the individual zones of intensity of a 16 mm long in solid earth Coleoptile (a) for 8 hours, during which time it has lengthened by about 8 mm. Then I have of it, but now measured 24 mm long Coleoptile (c) the growth distribution in the next 8 hours.

It is clear that in the curve just a factor of ZSM emerges. This case is always shorter plants in front, the longer they get, the stronger the effect of another limiting factor (W Growth Substance).

Erde gezogenen Pflanze, deren erster Verlauf die Kurve a völlig deckt, aber bei 11 mm Entfernung von der Spitze einen scharfen Knick aufzeigt, so dass die Wachstumsintensität von 62 bis auf 44 fällt in den Zonen von 11 bis 20 mm.

Ein wichtiger Unterschied zwischen in Erde und in Wasser gezogenen Pflanzen besteht hierin, dass der Faktor Z.S.M. bei den ersteren eine viel grössere Wachstumsgeschwindigkeit zulässt als bei den letzteren. Das ist am Besten bei



Figur 10. Die Wachstumsverteilung einer Erdpflanze, bei a 16 mm lang, bei b 24 mm lang. Abszisse: Koleoptilzonen in mm Entfernung der Spitze. Ordinate: Prozentische Verlängerung der Zonen während 8 Stunden.

kurzen Pflanzen zu sehen, da bei ihnen nur der Faktor Z.S.M. limitiert. Hier erreichen die in Wasser gezogenen Pflanzen während 8 Stunden nie eine Verlängerung von 50 %, meistens ist sie nur 40—45 %. Pflanzen, die in Erde gezogen sind, weisen bei derselben Länge eine Zonenverlängerung von 60—70 % auf.

Schliesslich betrachten wir Figur 11. Sie ist hergestellt nach Messungen an einer in Wasser gezogenen Pflanze, deren Mesokotyl stark ausgewachsen war (bei der ersten

(74)

So I obtained another one under a curve 20 mm long in solid earth plant, whose first course completely covers the curve a, but showing at 11 mm distance from the tip of a sharp bend, so the growth intensity of 62 to 44 drops in the zones from 11 to 20 mm.

FIGURE 10

The Growth Distribution of Terrestrial Plants, with a 16 mm Long, with B 24 mm Long.

Abscissa: the Distance in Mm Coleoptile Zones Top.

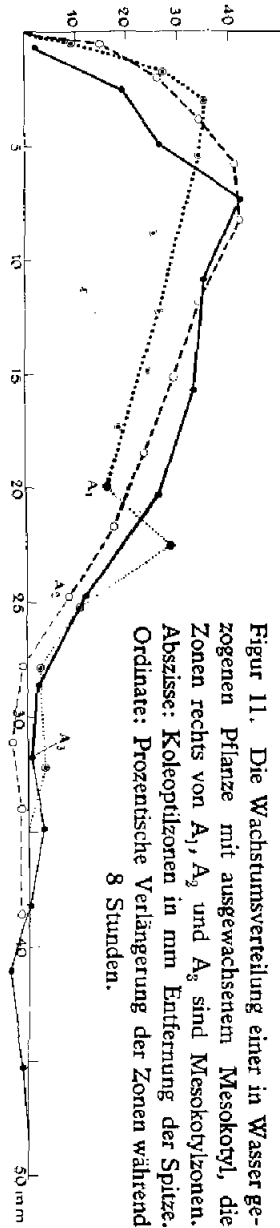
Ordinate: Percentage of Zones Extending Tables for 8 Hours.

An important difference between the earth and in plants grown in water consists herein, that the factor in the former ZSM allows a much larger growth rate than the latter. This is best seen with short plants, since their only factor of ZSM limited. Here the solid in water for 8 hours to reach plant never an extension of 50%, usually it is only 40-45%. Plants that are pulled into the earth, have the same length in a zone extending up from 60-70%.

Finally, we consider FIGURE 11 It is made according to measurements in water drawn from a plant whose Mesokotyl had grown strongly (in the first measurement: Coleoptile length 20 mm, 15 mm long Mesokotyl).

Messung: Koleoptillänge 20 mm, Mesokotyl 15 mm lang). Die erste Messung ist ausgeführt worden während eines Wachstums der Koleoptile von 20 mm bis 25 mm in 8 Stunden (punktierte Linie), die zweite Kurve (unterbrochene Linie) gilt für das Wachstum von 25 mm bis 32 mm wieder in 8 Stunden, während die ausgezogene Kurve das Wachstum in den letzten 8 Stunden, von 32 mm bis 38 mm angibt. Die Punkte  $A_1$ ,  $A_2$  und  $A_3$  markieren jedesmal die Stelle wo die Koleoptile in das Mesokotyl übergeht; die Wachstumskurve des Mesokotyls ist dünner gezeichnet worden.

Es fällt auf, dass die drei Kurven im Grossen und Ganzen gleich und gleichförmig sind, so dass alle drei denselben „Oberflächeninhalt“ haben. Der Faktor Z.S.M. ist nur kurz zu verfolgen, wegen der relativ grossen Länge der Pflanze; ein etwaiger Einfluss der Länge auf diesen Faktor wird also kaum aus diesen Kurven abzuleiten sein. Beim Faktor W. lässt sich gar kein Einfluss der Länge beobachten. Das ist, sehr auffallend aber leicht verständlich, wenn man (42) in Betracht zieht; das Wachstum wird also rein physiologisch bedingt und ist ganz unabhängig von der Morphologie und Anatomie der Ko-



Figur 11. Die Wachstumsverteilung einer in Wasser gezogenen Pflanze mit ausgewachsenem Mesokotyl, die Zonen rechts von  $A_1$ ,  $A_2$  und  $A_3$  sind Mesokotylzonen. Abszisse: Koleoptilzonen in mm Entfernung der Spitze. Ordinate: Prozentische Verlängerung der Zonen während 8 Stunden.

(75)

The first measurement was performed during growth of the Coleoptile of 20 mm to 25 mm in 8 hours (dotted line), the second curve (dashed line) is for growth of 25 mm to 32 mm again in 8 hours while the unbroken the growth curve in the last 8 hours, indicating from 32 mm to 38 mm. The dots mark every time A<sub>1</sub> A<sub>2</sub> and A<sub>3</sub>, the place where the Coleoptile is excreted in the Mesokotyl; the curve of the Mesokotyl has been drawn thinner.

It is striking that the three curves on the whole are equal and uniform so that all three have the same "*surface area*". The ZSM factor is to pursue only briefly because of the relatively large length of the plant, will be so hard to deduce from these curves, a possible influence of length on this factor. When you Factor W can be observed no influence of the length. This is very conspicuous, but easily understandable when one (42) takes into account, the growth will be purely physiological basis and is completely independent of the morphology and anatomy of the Coleoptile

#### FIGURE 11

The Distribution of a Solid Growth in Aquatic Plant with Mature Mesokotyl, the Zones of the Right A<sub>1</sub> A<sub>2</sub> and A<sub>3</sub> Are Mesokotyl Zones.

Abscissa: Removal in Mm of Coleoptile Tops.

Ordinate: Percentage of Zone Extending Tables  
For 8 Hours.

leoptile. Denn die Zonen werden vom Wuchsstoff teleskopartig ausgezogen; sobald sie in der Weise ausserhalb des Bereichs des Wuchsstoffes gekommen sind, hören sie zu wachsen auf; ihr Wachstum scheint sodann fixiert.

Man kann noch mehr aus der Figur 11 folgern. Man sieht, dass das Wachstum des Mesokotyls auch durch den Faktor *W.* bedingt wird. Ist dieser nicht mehr da, so hört es auch zu wachsen auf. Der einzige *physiologische* Unterschied zwischen Koleoptile und Mesokotyl ist in der Tatsache zu suchen, dass *die Wachstumsgeschwindigkeit, durch dne Faktor W. bedingt, bei letzterem 2—3 Mal stärker ist als bei der ersteren* . . . . . (44).

Das habe ich in mehreren Fällen beobachtet. Man soll also physiologisch keine zu starke Trennung dieser beiden morphologischen Einheiten durchführen. Phototropische Versuche, von meinem Vater über die Versuche von Frl. Bakker (1924) mitgeteilt, haben für Paniceen-Keimlingen die Berechtigung dieses Satzes schon dargetan.

Über das Auswachsen des Mesokotyls ist schon viel geschrieben worden, und fast jeder Autor hat eine andere Ursache dieser Erscheinung entdeckt. Nur Pisek (1926) und Beyer (1927a) haben in jüngster Zeit die Ansicht, zu welcher ich also auch gelangt bin, vertreten, dass das Auswachsen eine natürliche Erscheinung, das man aber durch Veränderungen in den äusseren Bedingungen herabsetzen kann, sei. Ich kann es jetzt noch etwas schärfer definieren als Beyer, dass nämlich das Auswachsen des Mesokotyls bedingt wird durch die Menge des Wuchsstoffes, die dorthin gelangt. Jede Verringerung der Wuchsstoffmenge wird also sein Auswachsen mehr oder weniger verhindern. So kann auch die Wirkung der Belichtung der keimenden Samen vielleicht in dieser Weise erklärt werden, sowie auch die Folge der Dekapitation (Beyer 1927a).

Jetzt habe ich die wichtigsten Tatsachen, die ich bei der Untersuchung der Wachstumsintensität gefunden habe,

Because the zones of Growth Substance Because the zones of Growth Substance telescoping out, once they obtained in the way outside the range of Growth Substance, they learn to grow, their growth seems then fixed.

More, can you infer from the Figure 11, we see that *the growth of Mesokotyls by a Factor W is determined; it is not there any more, so it ceases to grow. The only physiological difference between coleoptile and Mesokotyl is to be found in the fact that the growth rate, due to the Factor W, is 2-3 times stronger in the latter than the former.* ... (44).

I have observed in several cases. One should therefore perform physiologically not excessive separation of these two morphological units. Photo Tropical attempts of mine. Father about the attempts by Miss Bakker (1924) reported for seedlings of Paniceen-Keimlingen the justification of this set have already been established.

About the outgrowth of Mesokotyl much has been written, and almost every author has discovered another cause of this phenomenon. Only Pisek (1926) and Beyer (1927a) have recently been the view to which I also get so rich, argued that the outgrowth of a natural phenomenon that can be put down but by changes in external conditions, be. I can now define a little sharper than Beyer, namely that the outgrowth of Mesokotyl is determined by the amount of Growth Substance, which was obtained there. Any reduction in the amount of Growth Substance will prevent outgrowth thus be more or less. Thus, the effect of exposure of the germinating seeds may be explained in this way as well as the result of decapitation (Beyer 1927a).

Now I have the most important facts I've found in studying the growth intensity discussed, and can tie some considerations thereto.



besprochen und kann hieran einige Betrachtungen anknüpfen.

## 6. Nähere Betrachtung der Faktoren W. und Z. S. M.

Erst werden wir uns eingehender mit dem Faktor Z.S.M. beschäftigen. Dieser Faktor ist der einzig nachweisbare, der das vom Wuchsstoff zu induzierende Wachstum von intakten Koleoptilen nur innerhalb gewisser Grenzen möglich macht (43). Bei dekapitierten Keimlingen wird das Wachstum auch von irgend einem Faktor beschränkt, so dass in meinen Versuchen ein gewisser Grenzwinkel nicht überschritten werden kann (14). Wie oben schon erwähnt, steigt der Faktor Z.S.M. bei Erdpflanzen viel höher als bei in Wasser gezogenen, während in (18) gezeigt worden ist, dass auch der Grenzwinkel bei ersteren viel grösser ist. Hieraus geht hervor, dass *die Erscheinungen, die in beiden Fällen die einzig nachweisbaren „limiting factors“ der Wirkung des Wuchsstoffes darstellen, im Grunde gleich sind*, weil sie in derselben Weise von der Kultur der Pflanzen abhängen .....(45).

Es ist nicht schwierig, eine wahrscheinliche Ursache dieser Erscheinung zu geben. Denn das Wachstum einer Zelle wird doch in erster Linie bedingt durch die Anwesenheit einer bestimmten Menge von organischen und anorganischen Stoffen, die das Plasma, die Zellwand und die osmotisch wirksamen Stoffe bilden<sup>1)</sup>. Ausserdem braucht die wachsende Zelle natürlich viel Wasser, das aber bei meinen Versuchen bei 91—92 % Luftfeuchtigkeit in genügender Menge den Zellen zur Verfügung steht, weil gerade bei dem Punkt die Pflanzen zu guttieren anfangen. Und sonst ist die Saugkraft der Zellen genügend gross, um

<sup>1)</sup> Hierzu kommen vielleicht noch Stoffe spezifischer Natur, die in bestimmten Organen oder Zellen (wie in den Wurzeln) gebildet werden und die für das Wachstum notwendig sind.

## 6. MORE DETAILED CONSIDERATION OF THE FACTORS AND W AND ZSM

First we shall look closely at the factor ZSM. This factor is only detectable, which makes the Growth Substance to be induced by the growth of intact Coleoptiles only within certain limits (43). In decapitated seedlings, the growth is also limited by some factor, so that in my experiments, a certain critical angle can not be exceeded (14). As mentioned above, the ZSM factor increases with soil-grown plants much higher than that drawn in water, while it has been shown in (18), that the critical angle is much greater in the former. This shows that *the phenomena that represent, in both cases the only detectable "limiting factors" the effect of Growth Substance, basically the same, because they depend in the same way by the culture of plants ...* (45).

It is not difficult to give a likely cause of this phenomenon. Because the growth of a cell is still primarily due to the presence of a certain amount of organic and inorganic materials, which form the plasma, the cell wall and the osmotically active substances 1). You also need plenty of water, of course, the growing cell, but this is in my experiments with 91-92% humidity in sufficient quantity available to the cells begin to gutter because just at the point of the plant. And otherwise the suction force of the cells is sufficiently large to

1) To this end might come even more specific natural substances that are formed in specific organs or cells (as in the roots) and are necessary for growth.

jede gewünschte Menge Wasser aufzunehmen (im Gegensatz zur Auffassung Priestley's 1926, 1927) Durch obige Betrachtung kommt man zum Schlusse, dass die oben genannten Stoffe, die man am Besten unter dem Namen Zellstreckungsmaterial (Z.S.M.) zusammenfasst, erst nach den wachsenden Zellen geführt werden müssen, bevor das Wachstum realisierbar ist. Dieser Nährstoffstrom kann nur vom Endosperm oder von den Wurzeln herrühren, so dass man eine Korrelation zwischen der wachsenden Zone und dem Samen erwarten muss. Diese Korrelation ist auch wirklich von Beyer (1925) für *Avena* nachgewiesen worden. Wir können also schliessen, dass der Faktor Z.S.M. wirklich auf die Ernährung der wachsenden Zellen zurückzuführen ist.

Wie schon eher besprochen wurde, muss der Transport des Wuchsstoffes und *mutatis mutandis* auch des Zellstreckungsmaterials hauptsächlich von der Protoplasmaströmung bedingt sein, sonst ist die grosse Transportgeschwindigkeit nicht zu erklären. Die Zellwände würden diesem Transport die grössten Schwierigkeiten bereiten. Die Länge der Zellen nimmt in allen Geweben der Koleoptile nach der Spitze zu ab (genaue Messungen der Parenchymzellen von *Zea*-Koleoptilen liegen von Frl. Tetley und Priestley (1927) vor). Die Transportgeschwindigkeit wird also nach der Spitze zu plötzlich viel kleiner werden und schliesslich nur Bruchteile der ursprünglichen Geschwindigkeit betragen. Stellt man sich jetzt vor, wie die Verteilung des Zellstreckungsmaterials über die Zellen der Koleoptile sich gestaltet, so ist voraussichtlich nach dieser Vorstellung *die höchste Konzentration nahe beim Samen zu finden, und sie nimmt erst nur wenig und in der Nähe der Spitze immer stärker ab*, so dass wir wirklich zu einer theoretischen Verteilung des Zellstreckungsmaterials kommen, die qualitativ völlig übereinstimmt mit der gefundenen ..... (46).

include any desired amount of water (in contrast to the view Priestley's 1926, 1927) Through the above analysis one comes to the conclusion that the above substances, Which are the best under the name of cell elongation material (ZSM) sums must be performed only after the cells growing before growth is possible. This nutrient can flow only from the endosperm or from the roots originate, so expect a correlation between the growing zone and the seed must. This correlation is actually by Beyer (1925) has been demonstrated for *Avena* . We can then close that the ZSM factor is really attributable to the diet of growing cells.

As already discussed rather what, the transport of Auxin and *mutatis mutandis* of cell elongation of the material to be mainly due to cytoplasmic streaming, or else the huge transport speed is not to explain. The transportation cell walls would cause the greatest difficulties in this. The length of the cell takes in all the tissues of the Coleoptile to the tip (are accurate measurements of parenchymal cells of *Zea* Coleoptile by Miss Tetley and Priestley (1927 before)) off to transport The rate case after the tip will suddenly be much smaller and finally only a fraction of its original speed. If you imagine now how the distribution of cell elongation material on the cells of the Coleoptile turns out, *it is expected to find according to this view, the highest concentration near the seed, and it does not shrink until only a little, and near the top more and more, so that we really come to a theoretical distribution of cell elongation material, Which completely agrees qualitatively with that found ...* (46).

Hier kann vielleicht noch einmal darauf hingewiesen werden, dass die Verteilung des Wassers in der Koleoptile nie den Verlauf der Kurve des Faktors Z.S.M. erklären kann.

Der Faktor W. muss jetzt etwas näher betrachtet werden. In (41) ist schon im Voraus etwas über seinen Verlauf gesagt worden, dass er nämlich in der Spitze am Grössten sein würde und nach der Basis allmählig abnehmen würde. Und wir können sagen, dass bei längeren Pflanzen diese Ansicht völlig bestätigt worden ist. Denn von 3—8 mm von der Spitze an nimmt das Wachstum regelmässig ab. Weil auch die Menge des Wuchsstoffes an der Basis notwendig kleiner ist als in der Spitze (vergleiche (42)) und nach (39) das Wachstum jeder Zone der sich dort befindenden Menge des Wuchsstoffes entspricht, so kommt man zum Schluss, dass *der Faktor W. einfach auf die Wuchsstoffmenge in der Koleoptile zurückzuführen ist* .....(47).

Um diesen Schluss zu stützen, habe ich Messungen an dekapitierten Pflanzen ausgeführt, um die Menge des Wuchsstoffes, und damit den Faktor W. zu ändern. Dabei ist nämlich die Wirkung der Spitze ausgeschaltet, und das Wachstum findet nur dort statt, wo noch Wuchsstoff anwesend ist. Durch zweimalige Dekapitation (das zweite Mal 2 Stunden nach der ersten) habe ich jede Neubildung von Wuchsstoff während der ersten 4 Stunden ausgeschaltet. Von diesen Pflanzen ist dann die Wachstumsverteilung gemessen worden. Eine der Messungen ist in Figur 12 graphisch dargestellt. Die Linie a (gezogen) gibt das Wachstum während den ersten 2 Stunden nach Dekapitation wieder. Die Linie c (punktirt) zeigt die Wachstumsverteilung während den zweiten 2 Stunden und die Kurve d (gestrichelt gezeichnet) stellt das gesammte Wachstum während 4 Stunden dar. Bei der Interpretation dieser Kurven werden wir das Wachstum der Zonen, mehr als 20 mm von der Spitze entfernt, vorläufig nicht betrachten, weil

(79)

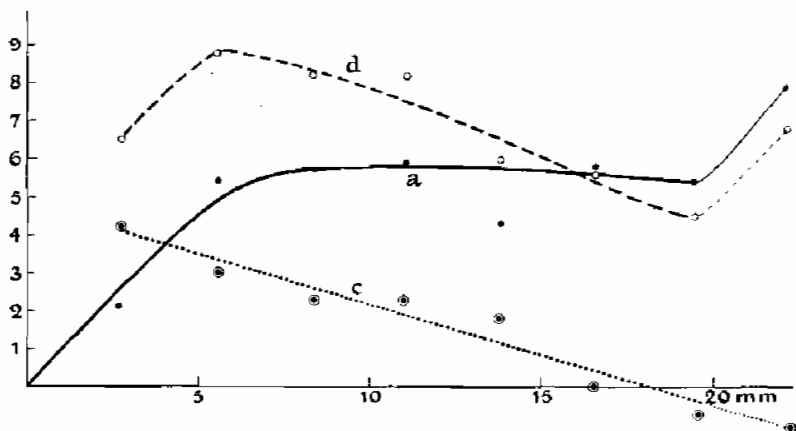
Here, perhaps to be pointed out that the distribution of water in the Coleoptile can never explain the shape of the curve factor of the ZSM.

The Factor W must be now considered in more detail. In (41) has already been said anything in advance about its history, Namely that it would be on it's highest tip and decline Gradually towards the base would. And we can say that this view is for longer plant has been fully confirmed. Because of 3-8 mm from the tip of the growth takes off on a regular basis. Because the amount of Auxin at the base is necessarily smaller than the tip (compare (42)) and after (39) the growth of each zone there are crowd of Growth Substance meets, *we come to the conclusion that the Factor W. is simply due to the amount of Auxin in the Coleoptile ...* (47).

To buttress this conclusion, I have performed measurements on decapitated plants to the amount of Growth Substance, And thus change the Factor W. Doing so is the action is off the top, and the growth takes place only where Auxin is present still. Twice by decapitation (the second time 2 hours after the first) I have turned off any new formation of Auxin during the first fourth hour Growth of these plants, then the distribution has been measured. One of the measurements is shown graphically in FIGURE 12 . The curve a (solid line) is the growth during the first 2 hours later after decapitation. The line c (dotted) shows the distribution of growth during the second two hours and the curve d (dashed line) represents the whole. Growth during in interpreting these repressive four curves, we are the growth areas, more than 20 mm from the tip away, not being considered because it relates only to the Mesokotyl.

das sich nur auf das Mesokotyl bezieht. Die Kurve d zeigt uns die Verteilung des Wuchsstoffes in der Koleoptile, wenn man an einem bestimmten Augenblick jede Neubildung unmöglich macht. Das erste Stück zeigt noch etwas vom Faktor Z.S.M. Aber von da an fällt die Kurve regelmässig und verläuft im selben Sinne als der Faktor W., wie wir erwarteten. *Die Menge des Wuchsstoffes, die an einem bestimmten Augenblick in den Zonen einer Koleoptile anwesend ist, ist also dem Faktor W. proportional* ..... (47a).

Ich bin noch nicht soweit, dass ich durch meine Ver-



Figur 12. Die Wachstumsverteilung einer dekapitierten in Wasser gezogenen Pflanze; a während der ersten zwei Stunden nach Dekapitation; b während der zweiten zwei Stunden; c während dieser 4 Stunden zusammen.

Abszisse: Koleoptilzonen in mm Entfernung der Spitze.  
Ordinate: Prozentische Verlängerung der Zonen während 2 oder 4 Stunden.

suche ein abgeschlossenes Bild geben kann. Warum nämlich die Kurve a von 5—20 mm nahezu parallel zur Abszisse verläuft, ist nicht ohne Hilfshypothesen zu erklären. Denn eigentlich hätte sie dort schon fallen müssen, weil der Faktor W. abnimmt und dieser doch höchstwahrscheinlich

Curve d shows us the distribution of Auxin in the Coleoptile, where it is impossible at a given moment each formation makes. The first piece shows a bit of a Factor ZSM But from that point on the curve regulation drops and runs in the same sense as the Factor W, as we expected. *The amount of Growth Substance is present at which a particular moment in the zones of a Coleoptile is also a factor proportional W. ... (47a).*

## FIGURE 12

### The Growth in Water Distribution of a Decapitated Plant

a after a while the first two hours of decapitation;

b while the second two hours;

c together during these 4 hours

Abscissa: Distance in Mm Coleoptile Zones the Top.

Ordinate: Percentage Tables extension of the zones for 2 or 4 hours.

I'm still not so far that I can give my attempts by a completed picture. Why is it that the curve of a 5-20 mm, nearly parallel to the abscissa runs, can not be explained without auxiliary hypotheses. Because actually it would have been there several times because W. and decreases the factor most likely already but this seems restrictive.



schon beschränkend wirkt. Das Steigen von der Spitze an muss natürlich mittels der Beschränkung des Wachstums durch den Faktor Z.S.M. erklärt werden. Die Kurve c scheint mir völlig erklärlich, den Wuchsstoff als „limiting factor“ aufgefasst, denn es ist nur sehr wenig von diesem übrig.

Schliesslich können wir noch sagen, dass das Wachstum des Mesokotyls wirklich, wie in (43) schon gefolgert wurde, bei einer geringeren Wuchsstoffmenge stärker ist als dasjenige der Koleoptile.

Die Form der Wachstumskurven, die Dolk (1926) nach ein und zweimaliger Dekapitation erhielt, könnte mit Hilfe der oben angeführten Versuche erklärt werden. Weil ich aber über zu wenig Messungen verfüge, werde ich das nicht versuchen.

Es besteht noch ein anderer Grund, um die Behauptung, der Faktor W. sei von der Menge des Wuchsstoffes und nicht etwa von einem anderen inneren, das Auswachsen bestimmenden Faktor bedingt, zu stützen. In (19) habe ich für einen Fall gezeigt, dass die Länge der Pflanzen keinen Einfluss auf die Bildung des Wuchsstoffes in der Spitze ausübt. Folglich wird auch bei längeren Pflanzen, sobald der Wuchsstoff beschränkt, das Totalwachstum sich kaum ändern. Betrachtet man die Figuren 9, 10 c und 11, dann fällt es sofort auf, dass der Inhalt der Wachstumskurven (also das Totalwachstum) ungefähr derselbe ist in den verschiedenen Fällen, sei es, dass die Pflanzen mit ihren Wurzeln in Erde oder in Wasser gezogen worden sind (vergleiche hierzu (17)). Diese Angaben stimmen aber nicht mit denjenigen Sierp's (1918), Koningsberger's (1922) und Fr. Tetley und Priestley's (1927) über die grosse Periode im Wachstum überein. Sie finden alle ein ausgeprägtes Optimum im Wachstum bei einer bestimmten Länge und es gibt keine horizontale Strecke in ihren Kurven. Ich habe aber bei Pflanzen, die im Auxanometer Koningsberger's

The rise of the tip to be naturally explained by the limitation of the growth Factor Will be the ZSM. Curve C seems to me entirely understandable interpreted the Growth Substance as a "*limiting factor*" because it is only very little of that left.

Finally, we still can say that the growth of Mesokotyl really was like in (43) have concluded, with a smaller amount of Growth Substance amount is greater than the one of the coleoptile.

The shape of the growth curves Dolk (1926) and twice after a decapitation would received with the help of the above tests are explained. Since I have but too few measurements, I will not try.

There is still another reason for the claim that the Factor W is the quantity of Growth Substance and not of another intra-determining factor due to the outgrowth of support plans in (19) I have shown for a case that the length of the exerts no influence on the formation of Auxin in the tip. Consequently, even with longer wants to plant as soon as the growth-restricted, the total growth is difficult to. change Looking at the FIGURES 9, 10 c and 11, then it is immediately apparent that the content of the growth curves (for example, the total growth) is about the same in the different cases, except that the plants moved with their roots in soil or water have been (compare (17)). This information does not agree with those Sierp's (1918), Koningsberger's (1922) and Miss Tetley and Priestley's (1927) agreed on the great period in their growth. They all find a pronounced optimum in the growth of a certain length and there is no horizontal line in their curves. I placed plants in the Koningsberger's Auxanometer

(1922) wuchsen oft beobachtet, dass es Pflanzen gibt, die eine sehr lange Zeit regelmässig dieselbe Wachstumsgeschwindigkeit aufweisen. Individuell sind die Pflanzen wenigstens verschieden in ihrer grossen Periode. Eine teilweise Erklärung von obigem Widerspruch ist wohl zu geben.

An erster Stelle wird nach der oben angeführten Auffassung des Wachstums, dasselbe erst steigen bei Verlängerung der Pflanze, weil es wohl genügend Wuchsstoff gibt, aber die Zonen nicht schneller wachsen können durch den Faktor Z.S.M. Je länger die Pflanze wird, je mehr Zonen werden eine gewisse Wachstumsgeschwindigkeit aufweisen und desto grösser wird das Wachstum. Es ist in dem Augenblick, wo der Wuchsstoff beschränkend wird ein Überschuss von diesem in der Pflanze vorhanden, weil ja nicht alles aufgebraucht worden ist. Bald sinkt aber das Wachstum bis auf einen der Bildung des Wuchsstoffes entsprechenden Wert. Das ist der Fall bei einer Länge von ungefähr 20 mm. Ist in diesem Augenblick das Mesokotyl noch im Wachstum begriffen, so wird das nach und nach aufhören zu wachsen und in dieser Weise sinkt das Totalwachstum auch (43). Und schliesslich will ich nicht in Abrede stellen, dass von etwa 40—50 mm Länge an entweder die Bildung des Wuchsstoffes herabgesetzt wird oder letzterer das Wachstum nicht mehr gleich stark beeinflusst. Für letztere Auffassung würde die allerdings nicht bewiesene Tatsache sprechen, dass längere Pflanzen eine kleinere Krümmung geben bei einseitigem Aufsetzen von Agar mit Wuchsstoff (23). Und schliesslich besitzen meine Wachstumsverteilungs-Messungen auch keinen absoluten Wert.

Es gibt aber jedenfalls auch Pflanzen, die ihr Wachstum schon eher einstellen. Nimmt man also den Mittelwert von verschiedenen Pflanzen, so ist es bei der individuellen Variabilität kaum möglich in der grossen Periode eine Strecke aufzufinden, wo das Wachstum sich bei veränderter

(1922) observed that there are often grown plants that have a very long time on a regular basis the same growth rate. Individual plants are the least different sizes in its period. A partial explanation of the above contradiction is to be comfortable.

Is in first place after the above-mentioned conception of growth, the same increase only upon renewal of the plans, because there are probably enough Growth Substance-over-the-zone can not grow faster by a factor of ZSM. The longer the plan is, the more zones are one have certain growth rate and the greater the growth. It is the moment when the growth-limiting one of this surplus is present in the plans not, because everything has been exhausted. Soon, however, decreases the growth until the formation growth of a substance corresponding value. This is the case with a length of about 20 mm. Is this the moment of silence in Mesokotyl growth, which will gradually cease to grow and in this way thus decreases the total growth (43). And finally, I will not deny that from about 40-50 mm in length, either the formation of Growth Substance is reduced or the growth of the latter no longer affected equally. For the latter view, however, not proven fact, would say that longer give plants a smaller curvature in unilateral placement of Agar with growth (23). And finally, my own growth distribution measurements so no absolute value.

But there are at least even plants adjust their growth even more. So you take the average of various plants, it is hardly possible for the individual variability to be found in the great period, a track where the growth does not change with changes in length.

Länge nicht ändert. Aus dem Vorhergehenden sieht man jedenfalls, dass es noch eingehender Untersuchungen bedarf, um die grosse Periode durch den Wuchsstoff und den Faktor Z.S.M. zu erklären. An der Möglichkeit einer solchen Erklärung zweifle ich aber nicht. Nur soll man das Wachstum vom Mesokotyl ausschliessen und die individuellen Bestimmungen, ohne Mittelwertberechnungen, benutzen.

### 7. Die Anwendung obiger Erklärung des Wachstums auf andere Objekte.

Es besteht natürlich die Frage, wiefern die an *Avena* gewonnenen Ansichten über die Gründe der Wachstumsverteilung auch weitere Gültigkeit besitzen. Da liegen an erster Stelle die Wachstumsmessungen an *Secale*-Keimlingen von Bünning (1927) vor. Auf den ersten Blick scheinen die Verhältnisse dort ganz anders zu sein. *Secale* weist bei längeren Keimlingen nämlich nur eine sehr kurze stark wachsende Zone auf, bei 24 mm langen Pflanzen z.B. 11 bis 15 mm von der Spitze. Nach beiden Seiten fällt das Wachstum der Zonen rapid fast bis auf Null. Verwundet man den Keimling einseitig unterhalb oder oberhalb der wachsenden Zone, so treten in beiden Fällen starke Krümmungen dieser Zone auf. Obwohl Bünning eine Erklärung dieser Krümmungen durch Korrelationsstörungen ablehnt, so glaube ich dennoch, dass sie am Einfachsten durch diese erklärt werden. Bünning stützt sich dabei auf Wachstumsmessungen an gereizten Koleoptilen; diese stimmen aber gar nicht mit den beobachteten Krümmungen. Nach den Wachstumsmessungen soll die Flanke, wo sich der Einschnitt befindet, stärker gewachsen sein als die abgekehrte Flanke, während sie in Wirklichkeit weniger gewachsen ist (siehe Krümmungen auf Seite 451 und Wachstumsmessungen auf Seite 441 und 442). Scheinbar sind vorläufig entweder die Verhältnisse bei einseitigem Einschnitt zu verwickelt oder die Messungsmethode ist unzuver-

From the foregoing it can be seen in any case, it still requires detailed studies to explain the great period of the growth-promoting factor and the ZSM. Not on the possibility of seeking an explanation, I doubt. Only should we exclude the growth of Mesokotyl and use the individual provisions, without averaging calculations.

## **7. THE USE OF THE ABOVE EXPLANATION OF THE GROWTH ON OTHER OBJECTS.**

Of course there is the question of how far the lessons have to Avena views about the reasons for the growth and distribution is still valid. There lie in the first place, the growth measurements of seedlings of Secale-Keimlingen of Bünning (1927). At first glance, the conditions there seem to be quite different. Secale-Keimlingen seedlings with longer has to be only one of very short high-growth area, with 24 mm tall plants, for example 11 to 15 mm from the tip. After both sides is the rapid growth of the zones to almost zero. Wounded to the seedling on one side above or below the growing zone, to meet as in both cases, strong curvature in this. zone Although Bünning refuses to explain these curves by Correlating faults, still I believe that they are most easily explained by this. Bünning relies on measurements of growth stimulated Coleoptile, but this did not agree with the observed curves. According to the edge of the growth measurements, location of the incision, have grown faster than the edge facing away, while it has grown into reality less (see curves on page 451, and growth measurements on page 441 and 442). Apparently the conditions are either being too complicated for one-sided incision or the measuring method is unreliable 1).

lässig<sup>1)</sup>. Bünning hat auch gar nicht darauf geachtet, dass an Wundflächen von (wenigstens Avena-) Koleoptilen eine Regeneration einer physiologischen Spitze auftritt (Dolk 1926, Frl. Tendeloo 1927). Um jetzt wieder auf die Korrelationsstörungen zurückzukommen, so machen die Krümmungen es sehr wahrscheinlich, dass es sowohl eine Korrelation zwischen Spitze als zwischen Basis und wachsender Zone gibt. Der Fall ist also vollkommen vergleichbar mit Avena, mit dem Unterschied, dass die zwei Faktoren schneller auf einander einwirken und eher verschwinden; wo sie zusammenkommen, findet ein explosionsartiges Wachstum statt.

Bei anderen oberirdischen Organen (ich schliesse das Wurzelwachstum aus, dabei sind die Verhältnisse anders, weil in der wachsenden Zone Zellvermehrung stattfindet) mit Spitzenwachstum liegen ähnliche Verhältnisse wie bei der Avena-Koleoptile vor. Auch dort beruht das stärkste Wachstum auf Zellstreckung, nicht auf Zellvermehrung. Es ist unmöglich hier alle Angaben über die Wachstumsverteilung bei Stengeln, Blütenstielen u.s.w. zu besprechen. Aber bei vielen Objekten hat man eine ähnliche Verteilung wie bei Avena gefunden, wo also in einiger Entfernung von der Spitze die wachsende Zone ein Maximum zeigt. Dieses Wachstum wird in derselben Weise mittels 2 Faktoren zu erklären sein. Der eine Faktor, die wachstumsfördernde Wirkung der Spitze (Blüten, Knospen u.s.w.) ist bei diesem Prozess schon gut bekannt (Söding 1926). Aber auch Angaben über Wachstumssistierung bei solchen Stengeln, wenn sie von der Pflanze abgetrennt werden, sind ziemlich verbreitet.

Dieser Parallelismus zwischen Avena-Koleoptile und Blütenstiel scheint nach den jüngsten (unveröffentlichten)

---

<sup>1)</sup> Bei der Wachstumsverteilung der Koleoptile, auf Seite 445 angeführt, ist z. B. die maximale Verlängerung in der Zone V zu finden, während sie nach der Tabelle auf Seite 437 in der Zone II hätte liegen müssen.

Bünning has not taken that to wound surfaces of (at least *Avena*) Coleoptile regeneration of a physiological tip occurs (Dolk 1926, Miss Tendeloo 1927). Returning now to the correlation noise disorder, thus making the bends it is very likely that there is a correlation between both peak as the base and the growing zones. The case is completely comparable with *Avena* Therefore, with the difference that the two factors act on each other faster and more likely to disappear, and where they come together, there is an explosive growth.

In other aboveground organs (I infer from the root growth, while the ratios are different because of the growing zone in cell proliferation takes place) with tip growth are in similar conditions as for the *Avena* Coleoptile. there even, the strongest growth is due to cell elongation, not cell proliferation. It is impossible to discuss here all details about the distribution of growth in stems, flower stalks, etc. But with many objects you have found a similar distribution as with *Avena*, where shows so at some distance from the tip of the growing zone of a maximum. This growth will be explained in the same manner by two factors. The one factor, the growth-promoting effect of the tip (flowers, buds, etc.) in this process is already well known ( Söding 1926). But also details of growth failure in such stems, if they are separated from the plant are a common occurrence.

This parallelism between *Avena* Coleoptile and flower stalk appears recently (unpublished)

\*\*\*

) Led in the distribution of Coleoptile growth, on page 445, example is to find the maximum extension in the zone V, while it would have on the TABLE on page 437 in the zone must lie II.



Untersuchungen in dem Utrechter Institut noch viel weiter zu gehen. Es ist Frl. Uyldert nämlich gelungen mit dem Wuchsstoff von *Avena* das Wachstum von den dekapitierten Blütenstielen von *Bellis perennis* wieder zu beschleunigen. Nach Cholodny (1926) wird das Wachstum von *Lupinus-Hypokotylen* von einem aus *Zea-Koleoptilspitzen* diffundierenden Stoff angeregt. Und schliesslich scheint es nach den Untersuchungen von Stark (1921) und Stark und Drechsel (1922), dass das Wachstum von *Koleoptilstümpfen* von *Gramineen* durch *Spitzen* von anderen Arten und Gattungen beeinflusst wird. Weil es wahrscheinlich *nur* wachstumsfördernde Stoffe gibt (51) *ist der Wuchsstoff (auch bei den Gramineen-Keimlingen) nicht spezifisch*<sup>1)</sup>. . . . . (48).

Als Leitungsbahnen für den Wuchsstoff können wir im allgemeinen mit Frl. Kastens (1924) die Siebröhren annehmen. Ich glaube aber, dass die Siebröhren oder das *Leptom* *nie* Wuchsstoff bilden werden.

Die Versuche von Beyer (1925) und Cholodny (1926) weisen sehr stark in dieser Richtung. Wird nämlich das *Leptom* bei *Lupinus-Hypokotylen* weggeschnitten, so wachsen die übrig gebliebenen Zylinder erheblich weniger als intakte isolierte *Hypokotylen*. *Koleoptilen* bilden eine Ausnahme, weil ihr *Leptom* kaum ausgebildet ist.

## 8. Die inneren Vorgänge beim Wachstum.

Am Ende dieses Abschnittes möchte ich die Vorstellung, die ich mir von den inneren Vorgängen in der Zelle beim

---

<sup>1)</sup> Ich vermute, dass die Unterschiedsempfindlichkeit der Stümpfe für gereizte Spitzen anderer Arten u.s.w., von Stark aufgedeckt, zuzuschreiben ist: erstens dem mehr oder weniger guten Anschluss der Spitzen an den Stümpfen, der die Anzahl der gekrümmten Pflanzen wesentlich beeinflusst (siehe Seite 29), zweitens der Menge des gebildeten Wuchsstoffes in jeder Spitze und drittens der verschiedenen Empfindlichkeit der Spitzen für Licht.

Investigations into the Utrecht Institute go much further. It is Miss Uyldert namely succeeded with the Growth Substance from the growth of the decapitated Avena blood stalks of *Bellis perennis* accelerate again. Cholodny After (1926) The growth of *Lupinus hypocotyl* is stimulated by the Zea- Coleoptile tip diffusing substance. And finally it seems after the investigations of Stark (1921) and Stark and Drechsel (1922) that the growth of grasses Coleoptile stump by tip of other species and genera will be affected. *Because there are probably only growth-promoting substances ( 51) is the Growth Substance (even with the graminaceous seedlings) are not specific to one ) ... (48).*

As pathways for growth, we can assume in general with Miss Kastens (1924), the sieve tubes. But I believe that the sieve tubes, or the form will never Leptom Growth Substance.

The attempts by Beyer (1925) and Cholodny (1926) show very strong in this direction. Namely, the Leptom (sieve elements) in *Lupinus hypocotyl* cut away so the remaining cylinders Grow Significantly less than intact isolated hypocotyl. Coleoptile are an exception because it is hardly trained Leptom.

## **8. THE INTERNAL PROCESSES INVOLVED IN GROWTH.**

At the end of this section I want to reflect the idea that I've made from the inner processes in the cell during growth.

\*\*\*

1) I suspect that the difference in sensitivity of the stumps for irritated tips of other species, etc., revealed by Stark, is due: at first the more or less well connected of the tips of the stumps, which influences the number of plants significantly curved (see page 29), second the amount of Growth Substance formed in each peak and of the third. Sensitivity of the tips for light difference.

Wachstum gemacht habe, wiedergeben. Dieser Teil meiner Arbeit ist rein theoretisch, und nicht durch direkte Versuche gestützt, wie sonst in diesem und im vorigen Abschnitt. Und dieser Teil soll nur zeigen, wie ich mir den Weg zur weiteren Analyse vorstelle.

Über die Physiologie des Zellwachstums bei der höheren Pflanze wissen wir noch wenig. Die meisten Untersuchungen sind an einzelligen oder fadenförmigen niederen Organismen ausgeführt worden wegen der einfachen Beobachtungsmöglichkeit und wegen der (wahrscheinlichen) Einfachheit der Vorgänge im Vergleich mit den höheren Pflanzen. Einige der neuesten Arbeiten sind diejenigen von Baas-Becking (1926) und Baas-Becking and Baker (1926) über *Spirogyra*. Aber in diesem Falle hat man neben- und durcheinander Zellwachstum und Zellteilung. Und das ist der Fall bei vielen anderen niederen Organismen. Das Wachstum der *Avena*-Koleoptile ist ziemlich einfach zu nennen im Vergleich mit *Spirogyra*, weil es nur durch Zellstreckung zu Stande kommt. Ich glaube, dass bei *Avena* das auf Zellstreckung beruhende Wachstum prinzipiell nicht diskontinuierlich ist; in der Hinsicht bin ich also anderer Meinung wie Baas-Becking (1926), denn mit dem Auxanometer von Koningsberger (1922) ist praktisch keine Periodizität zu entdecken.

Als die wichtigste Ursache des Wachstums soll man nach Sachs (1874) und de Vries (1877) den Druck, den der Zellinhalt auf die Zellwand ausübt, betrachten. Die Tatsache, dass bei wachsenden Zellen die Zellwand immer bis zur Elastizitätsgrenze gedehnt ist, wie es die Theorie von Sachs verlangt, hat Lepeschkin (1907) für einen Fall, wenn es auch nicht einwandfrei war, nachgewiesen (bei *Spirogyra*).

Weiter hat Overbeck (1926) eine Überdehnung der Zellwände bei normalen sich im Wachstum befindenden Zellen überzeugend bewiesen. Auch Ursprung und Blum (1924) kamen bei geotropisch gekrümmten Wurzeln zu

This part of my work is purely theoretical, and not supported by direct experiments, as elsewhere in this and the previous section. And this part is to show just how I imagine the way for further analysis.

About the physiology of cell growth in higher plants, we still know very little, most studies have been performed on single-celled or filamentous organisms because of the simple observation of lower ability and because of the (probable) simplicity of operations, in comparison with higher plants. Some of the recent work of Baas-Becking, those (1926) and Baas-Becking and Baker (1926) Spirogyra. But in this case we have next to each other and by cell growth and cell division. And this is the case with many other lower organism. The growth of the Avena Coleoptile is pretty easy to call in comparison with Spirogyra, because it only comes into existence by cell elongation. I believe that with the cell elongation in Avena based on principle not discontinuous, in the Ways I am like so Baas-Becking disagree (1926), because of the Auxanometer Koningsberger (1922) is to discover almost no periodicity.

As the main cause of growth we want, after Sachs (1874) and de Vries (1877), to consider the pressure exerted by the cell contents to the cell wall. By the fact of expanded growing cells, the cell wall reaches its elastic limit, as required by the theory of Sachs, who has requested Lepeschkin (1907) for a case, even if it was not perfectly detected (in Spirogyra).

diesem Ergebnis. Dieser Auffassung gegenüber stehen die Ansichten von Pfeffer (1893), der ein aktives Wandwachstum als Ursache der Verlängerung von Pflanzenorganen annimmt. Wie aber Overbeck (1926) schon gezeigt hat, ist diese Schlussfolgerung Pfeffer's nicht zwingend. Meiner Meinung nach besteht die Theorie von Sachs, insbesondere durch die Versuche von Overbeck (1926), zu Recht. Darum möchte ich diese zusammen mit den Versuchen von Ursprung und Blum (1924) noch genauer betrachten und sie, in etwas anderer Weise dargestellt, für die Erklärung der Wuchsstoffwirkung verwerten. Nach (9) wird das Wachstum der Avenazelle quantitativ beherrscht von der Wuchsstoffmenge; ohne Wuchsstoff gibt es kein Wachstum (38). Wachstum ist in diesem Falle also sekundär und der nicht-wachsende Zustand primär. Die Versuche der oben genannten Autoren sind nun deswegen so wichtig für mich, weil sie vollkommen vergleichbare Zellen zum Teil im nicht oder kaum wachsenden Zustand (konkave Seite der geotropisch gekrümmten Wurzel) und zum Teil im stark wachsenden Zustand (konvexe Seite) untersuchen.

Vergleichen wir jetzt den primären Zustand (kein Wachstum) mit dem sekundären, so sehen wir folgende Unterschiede. Der osmotische Wert des Zellinhaltes ist bei beiden ungefähr gleich, vielleicht bei letzterem sogar etwas kleiner. Das Wachstum wird also nicht von einer Erhöhung des osmotischen Druckes erzielt. Die Verhältnisse sind sogar umgekehrt: bei der wachsenden Zelle ist der Turgordruck am kleinsten, die Saugkraft der Zelle ist meistens hoch und wesentlich höher als bei der nicht-wachsenden Zelle. Hieraus ist zu schliessen, dass der Wanddruck stark abnimmt beim Wachstum, die Zellwand wird viel dehnbarer. Ursprung und Blum (1924) haben diesen Schluss durch direkte Messungen bestätigt, wie schon viele Autoren es vor ihnen an anderen Objekten getan hatten. Und Overbeck (1926) macht es sehr wahrscheinlich, dass

Next is Overbeck (1926), a strain of cell walls during normal growth are proven in the cells convincing. Also, Ursprung and Blum (1924) came with geotropically curved roots to this result. This view facing the views of Pfeffer (1893), who takes an active wall growth as the cause of the extension of plant organs. But how has Overbeck (1926) had shown; this conclusion of Pfeffer's is not mandatory. In my opinion, there is the theory of Sachs, in particular by the experiments of Overbeck (1926), and rightly so. Therefore, I would consider this together with the experiments of Ursprung and Blum (1924) more accurately and presented in a slightly different way, use to explain the growth-promoting effect. By (9) the growth of Avena cell is dominated quantitatively by the amount of Growth Substance, and without Growth Substance, there is no growth (38). Growth in this case, therefore, secondary and non-growing state primary. Attempts by the authors mentioned above are now so important for me because they investigate fully comparable to the cells have little or no part in the growing state (concave side of curved root geotropic) and partly in the growing state (convex side).

If we compare now the primary state (no growth) to the secondary, so we will see the following differences. The osmotic value of the cell content is about the same in both, perhaps even a bit The Latter smaller. The growth is not Achieved by an increase in the osmotic pressure. The situation is even reversed when the turgor pressure of growing cell is the smallest, the suction force of the cell is usually much higher than high and in the end non-shaft cell. From this it is found that of the wall pressure decreases rapidly during growth, the cell wall is much more elastic. Ursprung and Blum (1924) have confirmed this conclusion by direct measurements, as many authors had done before them to other objects.

diese Dehnbarkeit rein passiv ist, und nicht, wie Pfeffer und zum Teil Ursprung und Blum meinen, aktiv. In dieser Weise lässt sich die Verteilung der osmotischen Werte und der Saugkraft in einem normal wachsenden Organ zwanglos erklären. Als notwendiger Schluss aus obiger Vorstellung des Wachstums, und zu gleicher Zeit als Vervollständigung komme ich dazu, den Wuchsstoff als Ursache der Überdehnung der Zellwand anzunehmen. *Der Wuchsstoff erhöht also die Dehnbarkeit der Zellwand, derart, dass letztere plastisch von dem osmotischen Druck des Zellsaftes überdehnt und irreversibel verlängert wird* .....(49).

Zu gleicher Zeit muss aber vorausgesetzt werden, dass fortwährend genügend osmotisches Material in der Zelle gebildet wird, damit der osmotische Druck nicht zu weit herabgesetzt wird. Für diese Voraussetzung gibt es aber eine gute Stütze. Wird nämlich die Menge des Wuchsstoffes in einer Zelle zu klein und wächst sie nicht mehr in der Länge, so fängt sie an sich zu verkürzen (siehe z.B. Figur 11). Diese Verkürzung kann viele Stunden lange anhalten. Für diese Erscheinung könnte man verschiedene Erklärungen aufstellen. Erstens könnte der osmotische Wert des Zellsaftes sinken, so dass die Wand weniger ausgedehnt wird und folglich sich verkürzt. Dann würde die Koleoptile aber erschlaffen müssen, und das Gegenteil ist der Fall. Die Ursache muss also gerade in einer Erhöhung des Turgors gesucht werden, durch welche die stark in die Länge gewachsene Zelle mehr oder weniger die Kugelform anzunehmen bestrebt ist und sich in dieser Weise verkürzt. Für die Wurzelverkürzung hat de Vries (1879) eine ähnliche Erklärung gegeben. Diese Turgorerhöhung kann geschehen, indem die Saugkraft der Zelle ursprünglich ziemlich hoch ist und die Zelle allmählig mehr Wasser aufnimmt. Die in Betracht kommende Wassermenge ist aber so gering, dass sie innerhalb einer bis zwei Stunden aufgenommen werden könnte, weil den Zellen ja genügend

And Overbeck (1926), it makes it very likely that this elasticity is purely passive, and not, such as pepper and sometimes my origin and Blum, active. In this way, the distribution of values and the osmotic suction explain informally in a normally growing organ. Necessary As a conclusion from the above notion of growth, and at the same time as I come to completion, the Growth Substance as the cause of the expansion to take over the cell wall. The Growth Substance *Thus increases the elasticity of the cell wall, so that the Latter is plastically stretched by The osmotic pressure of cell sap and extended irreversible ...* (49).

At the same time must be provided, however, that will continue during osmotic enough material in the cell is formed So that the osmotic pressure is not lowered too far. For this condition there is a good support. Namely, the amount of Growth Substance in a cell too small and it is no longer growing in length, it begins to shorten (see FIGURE 11). This reduction may persist for many hours long. For this phenomenon could be up to several hypotheses. First, the osmotic value could decrease the cell sap, so that the wall is less extensive and Consequently shortened. Then the Coleoptile but would have to limp, and the opposite is the case. The cause must be found in so just to increase of turgor, through the sharp increase in Which cell length in the more or less spherical shape to take on the endeavor and is shortened in this way. For the root shortening has been de Vries (1879) given a similar explanation. This capital increase turgor pressure can take place while the suction force of the cell is initially quite high and the cell gradually absorbs more water. The amount of water coming into consideration is so low that they could be included within one to two hours because the cells so long as sufficient water is available.



Wasser zur Verfügung steht. Es bleibt also nur die Möglichkeit übrig, dass es *fortwährend eine Neubildung von osmotischen Substanzen in einer Zelle gibt*, die nicht aufhört sobald die Zelle durch Mangel an Wuchsstoff nicht mehr in die Länge wächst ..... (50).

Wie versteht sich aber die Vorstellung der Wirkung des Wuchsstoffes auf die Zellwand mit unserer jetzigen Kenntnis des Baus der Zellwand? Frey (1926) hat einwandfrei bewiesen, dass die ausgewachsene Zellwand aus Zellulose-Mizellen, die in einer intermizellaren Substanz eingelagert sind, besteht. Wie man sich letztere Substanz auch vorstellt, die Zellulose-Mizellen werden erst nach und nach in diese Substanz eingelagert (die junge Zellwand gibt sogar keine Zellulose-Reaktion, vgl. Ziegenspeck (1925)). Die Mizellen sind auch nicht verwachsen. Nach Frey ist es also sehr gut möglich, dass der Wuchsstoff nur die Elastizität der intermizellaren Substanz ändert. Die eventuell schon gebildeten Mizellen bewegen sich dann aneinander entlang und der mizellare Bau der Zellwand braucht keine Diskontinuität im Wachstum hervorzurufen.

Obwohl man noch nicht genügend unterrichtet ist über die chemische Zusammensetzung der jungen wachsenden Zellwand, so ist man doch allgemein der Ansicht, dass sie von nur wenigen Stoffen aufgebaut wird, welche Stoffe bei allen höheren Pflanzen ungefähr dieselben sind (Pektin, Zellulose; vielleicht Hemizellulosen und Fette). Die Tatsache, dass der Wuchsstoff nicht spezifisch ist (48), steht hiermit in gutem Einklang; es wäre sehr schwierig, sich die Wirkung einer einzigen Substanz auf sonst grundverschiedenen Zellen vorzustellen, weil das Resultat in allen Fällen ja dasselbe ist.

Eigentlich hätte ich schon eher, bei der Besprechung der Versuche von Dolk (Seite 65) einen Abstecher machen müssen. Er kann aber hier erfolgen. Gibt es nämlich wachstumshemmende Stoffe? Früher wurde das ganz allgemein

(89)

*There remains only the possibility that there is a constant formation of osmotic substances in a cell that does not stop when the cell is not due to lack of Growth Substance grows in length ...*  
(50)

As is understood, however, the idea of the effect of Auxin on cell wall with our present knowledge of the construction of the cell wall? Frey (1926) has proved beyond doubt that the mature cell wall made of cellulose micelles, Which are embedded in a inter-cellular substance exists. How the Latter substance presents so the cellulose micelles are only Gradually incorporated into this matter (the young cell wall is not even a cellulose reaction, see Ziegenspeck (1925). The micelles are not fused. According to Frey, so it's very possible that the Growth Substance will only change the elasticity of inter-mi cellular substance. The micelles may have already formed then move along each other and the mi-cellular structure of the cell wall requires does not produce discontinuity in the growth.

Although it is still not sufficiently informed about the chemical composition of young growing cell wall, one is still generally believe that it is constructed of only a few substances, Which substances in higher plants about are the same (pectin, cellulose, perhaps hemi- cellulose cells and fats. The fact that the Growth Substance is not specific (48), is hereby in good agreement, it would be very difficult to imagine the effect of a single substance on otherwise disparate cells, because the result is the same in all cases.

Actually, I would have rather have to make when discussing the attempts by Dolk (page 65) a visit. It can be done but here. Namely there is growth inhibitory substances'?.

angenommen. Aber nach und nach wird diese Frage für spezielle Fälle verneint. Paál (1919) war der erste der alle von ihm untersuchten Krümmungen (traumato- und phototropischen) mit einer Störung in der Zufuhr von wachstumsbeschleunigenden Stoffen erklärte. Gegen diese Auffassung haben sich Stark und viele andre erhoben, da sie die Existenz von wachstumshemmenden Stoffen annehmen. Beyer (1925) und Frl. Tendeloo (1927) haben aber jede Mitwirkung von wachstumshemmenden Stoffen beim zu Stande kommen von traumatotropischen Krümmungen abgelehnt. Frl. Gorter (1927) hat für eine Reihe von Stoffen, die als wachstumshemmend betrachtet wurden, bewiesen, dass sie das Wachstum primär nicht beeinflussen. Und jetzt zeigt sich (38), dass es primär kein Wachstum gibt. Erst wenn Wuchsstoff da ist, kann eine Koleoptile wachsen. Primär kann das Wachstum also nicht gehemmt werden. Das ist nur möglich, wenn der Wuchsstoff entweder nicht mehr gebildet, oder vernichtet, oder seine Wirkung auf die Zelle unmöglich gemacht wird. *Jede Wachstumshemmung ist also sekundär, weil sie die Anwesenheit von Wuchsstoff voraussetzt und nach unseren heutigen Kenntnissen liegen überhaupt keine Gründe vor, sie anders als durch eine Verringerung der Wuchsstoffmenge zu erklären.*..... (51).

## ABSCHNITT V.

### DIE ROLLE DES WUCHSSTOFFES BEIM PHOTOTROPISMUS.

#### 1. Einführung.

In diesem Abschnitt werden wir uns beschäftigen mit der Änderung, welche die Bildung und der Transport des Wuchsstoffes unter dem Einfluss des Lichtes erleidet. Meine Versuche über den Wuchsstoff hatten anfänglich den Zweck, eine Erklärung des Phototropismus experimentell zu begründen. Während der Versuche verlegte sich

Previously that was universally accepted. But gradually this question for specific cases is denied. Paal (1919) was the first of all the surveyed curvatures (trauma and phototropic) with a disturbance in the supply of growth-accelerating substances declared. Against this view have raised strong and many others, because they assume the existence of growth-inhibiting substances, Beyer (1925) and Miss Tendeloo (1927) have, however, any involvement of inhibitory substances during awake turn able to come from trauma tropisms curvatures rejected. Miss Gorter (1927) has demonstrated for a number of substances previously regarded as a growth retardant, that they do not affect the growth of primary. And now that we can (38) that there is no primary growth. Only when Growth Substance is there, can grow a coleoptile. Primary growth may not be thus inhibited. *This is just possible if the Growth Substance either not formed or destroyed, or its effect on the cell is rendered impossible. Wax inhibition thus is secondary, because it presupposes the presence of Growth Substance and according to our present knowledge there are no reasons at all to explain it other than by reducing the amount of Growth Substance. ... . (51)*

## **SECTION V.**

### **THE ROLE OF GROWTH SUBSTANCE IN PHOTOTROPISM.**

#### **1. INTRODUCTION.**

In this section we will deal with the changes undergone by the formation and transport of Growth Substance under the influence of light. My experiments on the Growth Substance initially had the purpose, an explanation of phototropism to Establish experimentally.

das Problem aber mehr und mehr in die Richtung des normalen Wachstums, so dass die phototropischen Fragen in den Hintergrund gerieten. Jedoch scheinen mir die erzielten Resultate wichtig in zweierlei Hinsicht. Erstens zeigen sie, dass die Methode zur Extraktion des Wuchsstoffes auch zur Analyse von abnormalen Wachstumsvorgängen, wie tropistischen Krümmungen, brauchbar ist und in verhältnismässig leichter Weise zur Erzielung zwingender Schlüsse führt. Und zweitens glaube ich, dass die Versuche, wenn auch nicht vollständig, auf verschiedene viel umstrittene Fragen ein neues Licht werfen.

## 2. Die Erklärung der Lichtwachstumsreaktion (Spitzenreaktion).

Ich werde anfangen mit der Besprechung der Lichtwachstumsreaktion. Diese ist bei *Avena* schon von zahlreichen Forschern untersucht worden; ich brauche hier aber nur die Arbeit van Dillewijn's (1927) zu berücksichtigen, weil sie weitaus die beste Analyse dieser Erscheinung enthält, und auch weil seine Versuchsbedingungen am Meisten den meinigen entsprechen. Die einschlägige Literatur ist bei ihm nachzulesen.

Ich vermutete (Went 1925) und van Dillewijn (1927) nimmt auch an, dass die Spitzenreaktion (= lange Reaktion) zu Stande kommt durch eine Änderung in der gebildeten oder nach unten transportiert werdenden Menge des Wuchsstoffes, infolge einer Belichtung der Spitze. Mit der Möglichkeit, dass der gebildete Wuchsstoff durch das Licht geändert wird, braucht nicht gerechnet zu werden (vergleiche (36)). Die obige Behauptung ist jetzt der direkten Analyse zugänglich und ich werde meine diesbezüglichen Versuche hier anführen.

Erst einige Worte über die gebrauchte Methodik. Die Hauptsache ist schon in Abschnitt II beschrieben worden. Die Pflanzen werden aber vor Dekapitation im Belichtungs-

During the experiments the problem but moved more and more in the direction of the normal growth, so that the phototropic questions fell into the background. However, the results obtained seem to me important in two respects. First, they demonstrate that the method for extraction of Auxin also for analysis of abnormal growth processes, such as Taoist curves, useful, and leads to relatively easy way to achieve compelling conclusions. And secondly, I believe that the attempts, though not completely, throw in several more controversial issues, a new light.

## **2. THE EXPLANATION OF THE LIGHT GROWTH RESPONSE (TIP RESPONSE).**

I'll start with the discussion of the light growth response. This has been studied by many researchers already in *Avena*, but I need here only the work of van Dillewijn's (1927) to consider, because it contains by far the best analysis of this phenomenon, and that is because his experimental conditions correspond to at most with mine. The relevant literature is read to him.

I suspected (Went 1925) and van Dillewijn (1927) thus Assume that the tip response (reaction time ) able to transport through a change in the formed or expectant crowd down comes the Growth Substance, as a result of exposure of the tip. With the Possibility that the Growth Substance is formed by the light changed, need not be calculated (see (36)). The above assertion is now accessible to direct analysis and I will give my attempts to do so here.

Only a few words about the methodology used. The main thing has been already Described in Section II But the plants are in the box before decapitation exposure

kasten (Seite 22) von oben her belichtet mit 100 M.K. 10 Sekunden lang. Aus meinen vorläufigen Versuchen (Went 1926) war hervorgegangen, dass diese Lichtmenge eine Verringerung der extrahierten Wuchsstoffmenge hervorruft. Sofort nach Belichtung, oder erst eine Stunde später werden die Spitzen wie üblich abgeschnitten und auf ein Agarplättchen gesetzt. Nachdem sie hierauf einige Zeit ( $\frac{1}{2}$ —1 Stunde) gestanden haben, werden sie auf ein Plättchen reinen Agars übertragen, und event. wird diese Behandlung nochmals wiederholt. Die Wuchsstoffmenge wird wie

TABELLE XX.

Versuchsnummer	Spitzen-Anzahl	Zeit auf Agar	Zeitdauer nach der Belichtung	Krümmung	Umrechnung für 20 Spitzen 30 Min auf Agar	Mittelwert
285	10	61 Min.	unbelichtet	$9.4 \pm 0.6$	100	} 100 72 88 87
283	20	30 „	erste halbe Stunde	$7.4 \pm 0.7$	73	
284	20	30 „	zweite „ „	$8.9 \pm 0.9$	88	
286	20	30 „	dritte „ „	$9.5 \pm 0.7$	94	
310	20	34 „	unbelichtet	$11.7 \pm 0.8$	100	
308	20	30 „	erste halbe Stunde	$7.9 \pm 0.7$	75	
312	20	30 „	zweite „ „	$8.0 \pm 0.8$	76	
316	20	30 „	dritte „ „	$8.2 \pm 0.7$	78	
326	10	60 „	unbelichtet	$10.5 \pm 0.5$	100	
324	20	31 „	erste halbe Stunde	$7.9 \pm 0.9$	67	
329	20	30 „	zweite „ „	$11.4 \pm 1.2$	100	
331	20	31 „	dritte „ „	$10.4 \pm 1.4$	88	

gewöhnlich mittels 12 Reaktionspflanzen analysiert. Die Versuchsergebnisse sind in den Tabellen XX und XXI zusammengestellt. Um einen Mittelwert aus diesen Zahlen zu berechnen, habe ich die Wuchsstoffmenge, die aus unbelichteten Spitzen hinausdiffundiert gleich 100 gestellt. Die Umrechnungen habe ich alle mit Berücksichtigung der in Abschnitt III erhaltenen Resultate vorgenommen. Tabelle XX enthält die Resultate von drei Versuchsreihen.

(Page 22) illuminated from above with 100 MK 10 seconds. From my preliminary experiments (Went 1926) had emerged that the amount of light causes a reduction of the extracted amount of Growth Substance. Immediately after exposure, or until an hour later, the tips are cut off as usual and placed on a Agar plates. After they have been on this for some time ( $\frac{1}{2}$  -1 hour), they are transferred to a pure Agar plates, and this event is the repeated treatment. The amount of Growth Substance is analyzed as usual by means of 12 plants reaction. The experimental results are Summarized in TABLES XX and XXI. To calculate a mean value from these FIGURES, I have a lot of Growth Substance, Which diffuses out from unexposed tips at 100th The conversions I've done all with regard to the results obtained in Section III. TABLE XX contains the results of three trials.

\*\*\*\*

**TABLE XX.**



Bei allen drei wird die aus unbelichteten Spitzen diffundierende Wuchsstoffmenge verglichen mit denjenigen, die von 13 bis 43, von 43 bis 73 und von 73 bis 103 Minuten nach vertikaler Belichtung während 10 Sekunden mit 100 M.K. aus einer gewissen Anzahl von Spitzen diffundieren.

TABELLE XXI.

Versuchsreihen 297-301, 320-322, 350-352 und 355-359.		Unbelichtet	Belichtet		
			erste Stunde	zweite Stunde	nach 1 Stunde dekapitiert
10 Spitzen 60 Min. auf Agar	Krümmung	11.7 ± 0.8	7.8 ± 0.4	10.8 ± 0.8	(1.2 ± 0.5*)
	umgerechnet	100	67	92	
10 Spitzen 62 Min. auf Agar	Krümmung	9.0 ± 0.6	7.2 ± 0.4		8.5 ± 0.4
	umgerechnet	100	80		94
10 Spitzen 45 Min. auf Agar	Krümmung	9.4 ± 0.5	8.8 ± 0.8		
	umgerechnet	100	93		
10 Spitzen 45 Min. auf Agar	Krümmung	7.3 ± 0.7	6.2 ± 0.4		
	umgerechnet	100	85		
Mittelwert		100	82	92	94

In der Tabelle XXI betragen die Extraktionszeiten 1 Stunde, also das doppelte der vorigen Tabelle. Belichtung ebenfalls mit 1000 M.K.S. Auch hier sind zum Teil dieselben Spitzen, nachdem sie eine Stunde auf Agar gestanden haben, auf ein neues Agarplättchen übertragen, auf dem sie nochmals 1 Stunde stehen bleiben. Bei zwei Versuchsreihen liess ich die Spitzen erst eine Stunde an der Pflanze um sie erst die darauf folgende Stunde auf Agar zu extrahieren.

In den beiden letzten Tabellen wird es auffallen, dass die einzelnen Versuchsreihen bisweilen beträchtliche Unterschiede aufweisen, im Gegensatz zu den Resultaten im dritten Abschnitt angeführt, wo immer eine vollkommene qualitative Übereinstimmung zwischen den verschiedenen Ver-

\*) Wuchsstoff offenbar beim Aufbewahren durch Bakterien vernichtet.

(93)

In all three of the diffusing tip growth of unexposed material amount is compared with those that diffuse 13-43, 43-73 and 73-103 minutes after exposure for 10 seconds vertical with 100 MK of a certain number of points.

\*\*\*\*

### **TABLE XXI**

In TABLE XXI, the amount extraction time 1 hour, then double the previous TABLE. Exposure Are So with 1000 MKS Again, some of the same tips, after standing for hours on Agar, transferred to a new Agar plates On which they stood again for 1 hour. plans in two series of experiments I had the tips only an hour at the in order to extract only the subsequent hours on Agar. load in the two tables it is noticed that the individual trials show Considerable differences sometimes led, in contrast to the results in the third section, whenever a complete agreement between the various qualitative

\*\*\*\*

\*) Auxin apparently destroyed in storage by bacteria.

suchsreihen gefunden wird. Diese Unterschiede sind also nicht etwa eine Andeutung einer mangelhaften Methodik, sondern sie sind die Äusserung einer grossen Variabilität der nach Belichtung auftretenden Erscheinungen. Das kann aber nicht Wunder nehmen, wenn man einmal die quantitativen Resultate der Analyse der Lichtwachstumsreaktion betrachtet. Sogar bei van Dillewijn (1927) wird es auffallen, dass die Reaktionen nach Spitzenbelichtung meistens schwanken. Nehmen wir z.B. seine Tabellen 79 und 80, die 6 Spitzenreaktionen nach Belichtung der äussersten Spitze mit  $10 \times 80$  M.K.S. geben, also mit einer Lichtmenge, die der von mir gebrauchten entspricht. Zur Vergleichung der Reaktionen gebrauche ich die Wachstumsverzögerung während der ersten und der ersten 3 Stunden nach Belichtung; die Verzögerung beträgt in den einzelnen Fällen: 50, 100, 140, 150, 160, 180 in einer Stunde und 500, 600, 670, 750, 780 und 940 in 3 Stunden. Diese Unterschiede sind ganz gewiss keinen Versuchsfehlern zuzuschreiben, sondern sie sind, wie bei mir, eine Äusserung der Variabilität der Lichtwachstumsreaktion nach Spitzenbelichtung.

Die Resultate, in den Tabellen XX und XXI festgelegt, sind aber qualitativ, und in groben Zügen quantitativ brauchbar. Zur Verdeutlichung habe ich sie in Figur 13 graphisch dargestellt. Dabei sind die Zahlen der dritten und vierten Spalte in Tabelle XXI zusammengezählt. Denn offenbar ist die Menge des Wuchsstoffes, die während der zweiten Stunde hinausdiffundiert, dieselbe, unabhängig davon, ob die Spitzen nach Belichtung die erste Stunde auf Agar stehen oder an der Pflanze gelassen werden.

Die Figuren a und b sind so gezeichnet, dass die aus unbelichteten Spitzen hinausdiffundierende Wuchsstoffmenge gleich 100 abgebildet ist. Die nach Belichtung aufgefangenen Wuchsstoffmengen sind in zeitlicher Reihenfolge eingetragen. Die ersten 5 bis 10 Minuten, die zwischen

Test series is found. These differences are not an indication of Thus a faulty methodology, but they are the manifestation of a great variability of symptoms occurring after exposure. But this can not be surprised if you even look at the results of quantitative analysis of the light growth response. Even with Dillewijn van (1927), it is noticeable that the responses vary according to tip exposure usually. Take for instance his TABLES 79 and 80, enter the top six responses after exposure to the extreme tip with 10 X 80 foot so with a light amount corresponding to the use, in my opinion. For comparison of the responses I use the growth deceleration during the first and the first 3 hours after exposure, the delay is in the individual cases: 50, 100, 140, 150, 160, 180 in one hour and 500, 600, 670, 750, 780 and 940 in three hours. These differences are certainly no attempt to ascribe failures, but they are like, me, a manifestation of the variability of the light growth response after tip exposure.

The results set out in TABLES XX and XXI, but are qualitatively and quantitatively useful in broad terms For clarification, I have plotted in FIGURE 13 The numbers of the third and fourth columns are added together in TABLE XXI. For obviously the amount of Growth Substance, diffuses out during the second hour, The Same Regardless of Whether the tips are the first hour after exposure to Agar or be left on the plans.

The FIGURES a and b are drawn So that the unexposed tips diffuses out Growth Substance amount is shown at 100. The collected after exposure Auxin quantities are entered in chronological order.

Belichtung und Aufsetzen auf Agar verstreichen, ist die Wuchsstoffmenge noch gleich 100 eingezeichnet. Das Defizit an Wuchsstoff ist schraffiert worden. Zum Vergleich habe ich die Lichtwachstumsreaktion (Figur c) bei  $25^{\circ}$  nach 3-seitiger Belichtung der Spitze mit 500 M.K.S. (aus Went 1925, Figur 4) in derselben Weise dargestellt \*). Hier wurde aber statt der Wuchsstoffmenge das Wachstum gebraucht, und die Wachstumsverzögerung ist schraffiert.

Bei Betrachtung der graphischen Darstellung a (Figur 13) fällt es auf, dass *das Licht eine starke Verringerung der Wuchsstoffmenge während der ersten halben Stunde hervorruft*. In der zweiten halben Stunde und auch noch später wird das Gleichgewicht mehr oder weniger wiederhergestellt, indem die Wuchsstoffbildung sich dem Dunkelwert wieder nähert (52). Figur 13b zeigt etwas ähnliches. Betrachten wir jetzt Figur 13c, dann sehen wir sofort, dass die Wachstumsverzögerung von derselben Grössenordnung ist wie die Verringerung der Wuchsstoffmenge, und dass diese zwei Lichtwirkungen nur einen zeitlichen Unterschied aufweisen. Die Erklärung dieser Erscheinung ist höchst einfach. Wir können sagen, dass das Licht primär eine Verringerung des aus der Spitze hinausdiffundierenden Wuchsstoffes hervorruft. Diese Änderung äussert sich nicht sofort in einer Wachstumsverzögerung, weil in der Spitze das Wachstum ja nicht von der Wuchsstoffmenge beschränkt wird. Hat die Änderung sich aber weiter nach unten fortgepflanzt, und das Gebiet wo der Wuchsstoff limitiert, erreicht, so wird sie sich äussern in einer Wachstumsverzögerung. Die Figur

---

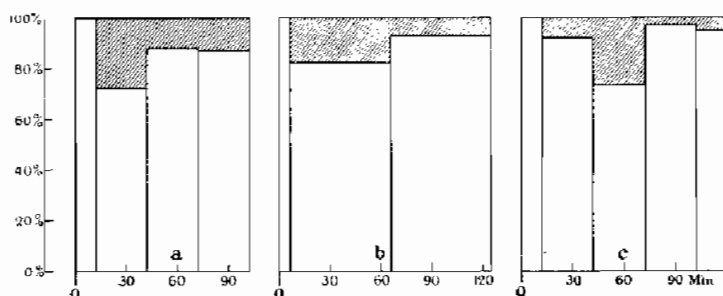
\*) Ich habe einige Kontrollversuche angestellt, ob eine Belichtung von oben her mit einer 2-seitigen vergleichbar ist. Das könnte man wirklich aus der Versuchsreihe 375—378 schliessen, denn Belichtung 2-seitig mit  $10 \text{ Sek} \times 100 \text{ MK}$  gibt  $7.2 \pm 0.4$  und Belichtung von oben her mit  $20 \text{ Sek} \times 100 \text{ MK}$  gibt  $8.2 \pm 1.0$ . Deutlicher ist es aber aus den weiter anzuführenden Versuchen mit einseitiger Belichtung zu ersehen (57).

The first 5 to 10 minutes, between the spread exposure and placement on Agar, the amount of Growth Substance yet indicated at 100th The lack of Growth Substance has been hatched. For comparison, I have the light growth response (see FIGURE 25) for 3-sided exposure of the tip at 500 MKS (Went from 1925, FIGURE 4) shown in the same way \*). But here was used instead of the amount of Auxin, growth, and growth retardation is hatched. Looking at the graphical representation of a (FIGURE 13), it is noticeable that the light of a strong reduction in the amount of growth in Flagstaff during the first half hour causes. In the second half hour and even after the equilibrium is more or less restored by the formation of Growth Substance to the dark value again approaches (52). FIGURE 13b shows something similar. Consider now FIGURE 13c, we see immediately that the growth retardation is of the same magnitude as the reduction in the amount of Growth Substance, and that these two effects of light have only a temporal difference. The explanation of this phenomenon is very simple. We can say that the light causes a reduction of the primary diffusing out of the tip Growth Substance. This change manifests itself immediately in a growth delay, because it is not in the top So the growth is limited by The amount of Growth Substance. If the change is propagated but further down, and the limited area where the Growth Substance, is reached, it will express itself in a growth delay.

\*\*\*\*

\*) I have made some attempts at control, whether an exposure is two-sided from above with a comparable. That could be really out of the test series 375 - 378 closed because exposure on 2 sides with 10 sec X 100 MK are  $7.2 \pm 0.4$  and exposure from above with 20 sec X 100 is  $8.2 \pm 1.0$  MK. But it is clear from the experiments leading to further be seen with a unilateral exposure (57).

13a ist also nichts anderes als eine verfrüht registrierte Lichtwachstumsreaktion. Meiner Meinung nach ist also in den obigen Zeilen der Beweis erbracht, dass die *Lichtwachstumsreaktion nach Spitzenbelichtung eine Folge ist von einer vom Licht induzierten Verringerung der aus der Spitze hinausdiffundierenden Wuchsstoffmenge* ..... (53).



Figur 13. a und b: Einfluss der Belichtung auf die extrahierte Wuchsstoffmenge; c derselbe auf das Wachstum. Schraffiert: Wuchsstoffdefizit oder Wachstumsverzögerung. Abszisse: Zeit in Minuten nach der Belichtung. Ordinate: Prozente der extrahierten Wuchsstoffmenge oder des Wachstums nach Belichtung. 100% = Wuchsstoffmenge oder Wachstum im Dunkeln.

### 3. Die Wachstumsänderungskurve und die Theorie von Blaauw.

Wir haben gerade die Lichtwachstumsreaktion als eine Funktion der Bildung des Wuchsstoffes kennen gelernt, und es muss jetzt natürlich geprüft werden, inwiefern die Wachstumsverzögerungskurve van de Sande Bakhuyzen's (1920) oder die Wachstumsänderungskurve van Dillewijn's (1927) auch mit der Analyse des Wuchsstoffes verständlich sind. Ursprünglich hatte ich mich vorgestellt diese Kurve genau auszuarbeiten. Denn falls die Theorie von Blaauw (1914) für die Spitzenreaktion richtig ist, und die phototropische Krümmung wirklich auf die Differenz der Lichtwachstumsreaktionen der opponierten Flanken beruht, wären die phototropischen Stimmungserscheinungen und

The FIGURE 13a is nothing more than a premature registered light growth response. So my opinion is rendered in the above lines of evidence *that the light growth response after tip exposure is a consequence of a light-induced reduction of the out of the top growth diffusing out ...* (53).

### FIGURE 13

a and b: Effect of Exposure to the Extracted Amount of Growth Substance, C the Same on Growth. Hatched: Auxin Deficiency or Growth Retardation.

Abscissa: Time in Minutes after Exposure.

Ordinate: Percentage of Extracted Growth Promoter Amount of Growth or after Exposure. 100% Molar Growth or Growth in the Dark.

### **3. GROWTH CURVE AND THE THEORY OF BLAAUW.**

We have to know precisely the light growth response as a function of the formation of Growth Substance studied, and it must now be checked naturally 'to what extent the growth retardation curve van de Sande Bakhuyzen's (1920), the Growth Curve van Dillewijn's (1927) with the analysis of the Growth Substance understandable. Originally, I had introduced to work out exactly this curve. For if the theory of Blaauw (1914) for the tip response is correct, and the phototropic curvature is actually based on the difference of the light growth reactions of opposed edges, the photo would be tropical mood symptoms and



das „Reizmengengesetz“ in schönster Weise aus den Änderungen in der Bildung des Wuchsstoffes unter dem Einfluss des Lichtes zu erklären gewesen \*). Dann wäre aber auch eine extreme quantitative Übereinstimmung zwischen den Wuchsstoffmengen, die in verschiedenen Versuchen bei einer gewissen Lichtmenge gebildet werden, zu erwarten. Wie die Tabellen XX und XXI aber zeigen ist dem nicht so, das Defizit an Wuchsstoff nach Belichtung schwankt von 7 % bis 33 %. Diese Tatsache machte mich skeptisch der Theorie von Blaauw gegenüber. Da kam noch etwas anderes hinzu. Ich hatte nämlich versucht (Went 1926) aus den Wuchsstoffmengen, die nach Belichtung mit verschiedenen Lichtdosen in den Agar diffundieren, die Wachstumsänderungskurve zu konstruieren. Ich war sehr erstaunt, als es mir nicht gelang die Resultate meiner vorläufigen Mitteilung in diesem Punkt zu reproduzieren. Denn ich war nicht im Stande eine Vermehrung des Wuchsstoffes bei Belichtung mit grösseren Lichtmengen (5.000—500.000 M.K.S.) nachzuweisen. Jedesmal bekam ich andere Wachstumsänderungskurven, die aber darin eine Ähnlichkeit aufwiesen, dass keine sich bei 10.000 bis 100.000 M.K.S. über den Dunkelwert erhob. Ich habe dann Versuche bei niedrigeren Temperaturen (16° und 20°) ausgeführt. Die Resultate waren aber so veränderlich, dass ich die Versuche nicht weiter fortgesetzt habe, denn offenbar gab es unbekannte Faktoren, die diese Veränderlichkeit veranlassten. Darum unterlasse ich auch die genaue Mitteilung der Versuchsergebnisse.

Zu gleicher Zeit habe ich versucht, um aus der Wachstumsänderungskurve von van Dillewijn (1927) die Krümmung bei einer einseitigen Belichtung mit z.B. 800 M.K.S. quantitativ zu berechnen. Und merkwürdigerweise bin ich

---

\*) Van de Sande Bakhuyzen (1920) hat umgekehrt seine Wachstumsverzögerungskurve aus den nach einseitiger Belichtung auftretenden Krümmungen und den Stimmungserscheinungen abgeleitet.

the "*amount of stimulus law*" in a wonderful way to tell from the changes in the formation of Growth Substance under the influence of light was \*). But also an extreme quantitative agreement between the amounts of Auxin, which are formed in different experiments with a certain amount of light would be expected. As TABLES XX and XXI show but is not the case, the lack of Growth Substance after exposure varies from 7% to 33%. This made me skeptical of the theory of Blaauw. There was added something else. I'd be tempted (Went 1926) from the Auxin quantities diffuse after exposure to different light doses in the Agar, to construct the growth curve change. I was very surprised when I could not release the results of my preliminary to reproduce at this point. Because I was not able to an increase of Growth Substance upon exposure to large quantities of light (5000-500000 FMD) detected. Every time I obtained other growth curves changes which showed a similarity in the fact that no rose at 10000-100000 foot on the dark value. I've done it from attempts at lower temperatures (16° and 20°). The results were so variable that I have not the tests continued, apparently because there were unknown factors that caused this variability. That is why I refrain from the exact release of test results.

At the same time I have tried to quantitatively calculate the growth curve of change van Dillewiin (1927), the curvature at a one-sided exposure with for example: 800 MKS.

\*\*\*\*

\*) Bakhuyzen Van de Sande (1920) has reversed its growth delay curve derived from the curves that occur after unilateral exposure and derived atmosphere phenomena.

zum Schlusse gelangt, dass sogar bei einer Konstellation, so günstig wie nur möglich für die Theorie von Blaauw, die errechnete Krümmung um viele Male hinter der wirklich auftretenden zurück bleibt.

Eine Berechnung unter Benutzung meiner eigenen Zahlen führt zum selben Schluss. Denn angenommen, dass die Hinterseite der Spitze bei einseitiger Belichtung mit 1000 M.K.S. (in 10 Sekunden zugeführt) gar kein Licht empfängt, und also die normale Wuchsstoffmenge bildet, und die Vorderseite die maximale Verringerung bei der oben genannten Lichtmenge gibt, wie sie in den Tabellen XX und XXI angeführt wird, so kann man daraus die resultierende Krümmung berechnen. Gesetzt, dass das Wachstum einer Koleoptile 2.4 mm während 2 Stunden bei der Bildung der normalen Wuchsstoffmenge beträgt, dann würde in diesen zwei Stunden die Vorderseite nur  $\frac{83}{100} \times 2.4 = 2.0$

mm (nach Tabelle XX) oder  $\frac{87}{100} \times 2.4 = 2.1$  mm (nach Tabelle XXI) gewachsen sein, falls wirklich die ganze Wuchsstoffverringerung sich in einer Wachstumsverzögerung kennbar gemacht hat, was keineswegs der Fall zu sein braucht. Der Krümmungswinkel ( $\alpha$ ) einer Koleoptile wird bestimmt durch die Wachstumsdifferenz ( $l_x - l_v$ ) der konkaven und der konvexen Seite und durch ihren Durchmesser (d), der 1.4 mm beträgt. Denn

$$2 \pi d \times \frac{\alpha}{360} = l_x - l_v$$

In unserem Falle ist also

$$2 \pi \times 1.4 \times \frac{\alpha}{360} = 2.4 - 2.0 \text{ oder } = 2.4 - 2.1$$

$$\alpha = 16.3^\circ \text{ oder } \alpha = 12.2^\circ.$$

Wir können mit Sicherheit sagen, dass diese errechneten Werte um einige Male zu hoch sind, weil wir den Licht-

(98)

And strangely enough I have come to the conclusion that even in a constellation, as low as possible for the theory of Blaauw, the curvature calculated at many times in the back is really occurring.

A calculation using my own numbers leads to the same conclusion. For suppose that the rear side of the tip at one-sided exposure with 1000 MKS (supplied in 10 seconds) receives no light, and so is the normal growth of amount of substance, and gives the front of the maximum reduction in the above-mentioned amount of light as in the TABLES XX and XXI is headed, so it can calculate the resulting curvature. Assuming that the growth of a Coleoptile is around 2.4 mm for 2 hours at the formation of the normal amount of Growth Substance, it would in these two hours, the front only  $83 / 100 \times 24 = 2 \text{ mm}$

(After TABLE XX) or  $87/100 \times 24 = 2.1 \text{ mm}$  to be (according to TABLE XXI) has grown, if indeed the whole growth-reduction has been discernible in a growth delay, which needs not to be the case. The curvature angle ( $^{\circ}$ ) of a Coleoptile growth is determined by the difference, ( $l_x - l_v$ ) the concave and convex side and by their diameter (d), the 1.4 mm. Because

$$2 \pi d x \propto l_x - l_v$$

In our case

$$2 \pi \times 1.4 \times x \propto /360 = 2.4 - 2.0 \text{ or } 2.4 - 2.1$$

$$\propto 16.3^{\circ} \text{ or } \propto 12.2^{\circ}$$

We can say with certainty that these values are calculated by a few times too high because we have accepted the light falling in the top of infinitely large;

abfall in der Spitze unendlich gross angenommen haben; bei einem Lichtabfall von  $\frac{4}{5}$  bis  $\frac{1}{10}$  in der Spitze (wie Lunde-gårdh 1922 annimmt) würden die Krümmungen wahrscheinlich nur ein viertel bis ein vierzigstel der hier berechneten betragen. Und dennoch sind diese Krümmungen von  $16.3^\circ$  und  $12.2^\circ$  3 bis 4 Mal zu klein, denn Versuche im Dunkelzimmer bei  $25^\circ\text{C}$ . ergaben Krümmungen von intakten Koleoptilen von  $48^\circ$ , 2 Stunden nach der einseitigen Belichtung mit 1000 M.K.S. Man sieht also: in dem untersuchten Falle kann die Theorie von Blaauw die phototropischen Krümmungen nicht quantitativ erklären. Diese Tatsache ist nicht neu; sie ist von vielen Forschern schon ausgesprochen und von einigen mit Zahlen belegt worden. Zu diesen letzteren rechne ich in erster Linie Pisek (1926) und Beyer (1927b). Eine Übersicht über den heutigen Stand der Blaauw'schen Theorie ist bei Brauner (1927) zu finden. Die Kritik Brauner's auf die Versuche von Pisek (1926) ist aber unrichtig, weil das Wachstum der oberen 14 mm nur einen Teil des Totalwachstums beträgt (in meiner Figur 10 z.B. nur  $\frac{5}{9}$ ). Auch die Kritik van Dillewijn's (1927)

gegen Pisek ist nicht stichhaltig. Natürlich würde Pisek mit der gebrauchten Methodik keine Lichtwachstumsreaktion bestimmen können, was ja nicht seine Absicht war. Aber er hätte wohl die Wachstumsdifferenz der Vorder- und Hinterseite einer sich krümmenden Koleoptile finden müssen, und diese hat er eben nicht gefunden. Darum ist seine Schlussfolgerung, dass die Blaauw'sche Theorie in seinem Falle keine Gültigkeit besitzt, völlig berechtigt.

Auch Beyer (1927b) hat in letzter Zeit in einem Falle einen einwandfreien Beweis gegen die Theorie von Blaauw erbracht. Ausgenommen den Fall von Brauner (1922), in dem aber die Berechnung der auftretenden Krümmung

(99)

a light fall of  $4/5$  to  $1/10$  in the top (as Lundegardh 1922) believe the curves would probably only one-quarter to one-fortieth of the amount calculated here. And yet these bends of  $16.3^\circ$  and  $12.2^\circ$  3 to 4 times too small for experiments in a dark room at  $25^\circ$  C. yielded curves of intact Coleoptiles of  $48^\circ$ , 2 hours after the one-sided exposure with 1000 MK So you see in the investigated case, not the theory of Blaauw that phototropic curvatures explain quantitatively This fact is not new, it is considered by many researchers have expressed and demonstrated by some with numbers has been to these last I count primarily Pisek (1926) and Beyer (1927b). An overview of the current state of the theory is by Stand Blaauw'schen and theory by Bruner (1927).

The criticism of Brauner's attempts to Pisek (1926) is incorrect because the growth of the upper 14 mm, only one part of the total growth (is in my five FIGURE 10 for example, only  $5/9$ ).

The criticism van Dillewijn's (1927) against Pisek is not valid. Of course, Pisek would be able to determine with the used methodology is no light growth response, which was not his intention. But probably the difference in the growth front and rear would have to find a writhing Coleoptile, and this has not just found. why is his conclusion that Blaauw's theory has, in his case are not valid, fully justified.

Beyer, (1927b) has provided recently in a case of a perfect argument against the theory of Blaauw.

unrichtig ist, hat sich bei jeder quantitativen Prüfung der Theorie von Blaauw eine Disproportionalität zwischen berechneter und wirklicher Krümmung ergeben. Ich komme also gleich Pisek und Beyer zum Schluss, dass *die in der Spitze induzierte phototropische Krümmung von Avena nicht allein als Folge der verschiedenen Lichtintensität in den reagierenden Hälften auftritt* ..... (54).

#### 4. Die Erklärung der phototropischen Krümmung.

Das obige Ergebnis ist durchaus negativ. Jetzt wissen wir noch immer nicht, wie die phototropische Krümmung denn eigentlich zu Stande kommt. Es ist aber möglich, diese Frage mittels der Analyse der Wuchsstoffmenge zu lösen. Denn ohne Wuchsstoff gibt es kein Wachstum (38) und letzteres ist der Wuchsstoffmenge proportional (9). Ausgenommen für den Fall, dass die Menge des Zellstreckungsmaterials einseitig geändert wird, was sich aber zuerst in der Nähe der Basis kennbar machen würde. *Demnach müsste also jede Krümmung<sup>1)</sup> hervorgerufen werden durch eine ein oder zweiseitige Änderung in der normalen Wuchsstoffmenge, welche sich sonst an der Krümmungsstelle befindet* ..... (55).

Diese Änderung muss in den untersuchten Fällen (von 20—1000 M.K.S.) immer in der Spitze induziert sein, weil der Effekt der Belichtung derselbe bleibt, wenn nur die äusserste Spitze belichtet wird. *Die phototropische Krümmung muss also notwendig beruhen auf eine in der Spitze durch einseitige Belichtung hervorgerufenen Änderung in der Bildung oder der Transportrichtung des Wuchsstoffes* . . . (56).

Diese Behauptung (56) ist einer näheren Prüfung zugänglich. Dazu habe ich die Menge des Wuchsstoffes,

<sup>1)</sup> Auch diejenigen Krümmungen, die veranlasst werden durch Änderungen in dem osmotischen Wert des Zellsaftes, sind ausgeschlossen; meiner Meinung nach sind diese aber selten; vermutlich sind gewisse thigmotrope Krümmungen unter sie zu rechnen.

Except in the case of Brauner (1922), but in which the calculation of curvature occurring incorrect, has arrived at using each quantitative test of the theory of Blaauw one dis-proportionality between calculated and actual curvature. So I'm like Pisek and Beyer concluded that *the induced phototropic curvature in the tip of Avena is not alone as a result of the different light intensity occurs in the reacting halves ... ( 54).*

#### **4. THE EXPLANATION OF THE PHOTOTROPIC CURVATURE.**

The above result is quite negative. Now we still do not know how the phototropic curvature because actually comes to pass. However, it is possible to solve this question by analyzing the amount of Growth Substance. Because without Growth Substance there is no growth (38) and the latter is proportional to the amount of Growth Substance (9). Except in the event that the amount of cell elongation material is changed unilaterally, but first mark near the base would make cash. Accordingly, *there would have to be any one curvature caused by a one or two-sided change in the normal amount of Growth Substance, which is usually at the bend point ... (55).*

*Such must be modified in the examined cases (20-1000 FMD) have increasingly induced in the tip because of the effect of exposure remains the same, if only the outermost tip is exposed. The phototropic curvature must therefore necessarily be based on one in the tip by unilateral exposure caused changes in the formation or the transport direction of the Growth Substance ... (56).*

This assertion (56) is accessible to scrutiny. In addition I have the amount of Growth Substance

\*\*\*\*

) Even those curves, which are caused by changes in the osmotic value of cell sap, are excluded, in my opinion, but these are rare, some are probably thermo tropic curvatures can be expected among them.



welche an der Licht- und diejenige welche an der Schattenflanke aus der Spitze hinausdiffundiert, gesondert aufgefangen. Das geschieht indem die Spitzen einseitig belichteter Pflanzen abgeschnitten und derart auf zwei Agarplättchen gestellt werden, dass ihre Lichtflanke auf dem einen und ihre Schattenflanke auf dem anderen Plättchen steht. Die Plättchen haben eine längliche Form (etwa  $2 \times 12$  mm) und sind mittels eines Glimmerplättchens voneinander getrennt, das so weit aus der Unterlage emporragt, dass es genau dieselbe Höhe wie die Agarplättchen hat. Obwohl es in dieser Weise nicht möglich ist jede Diffusion vom einen zum anderen Agarplättchen zu umgehen, so sind die Resultate doch jedenfalls qualitativ brauchbar. Und quantitativ sind sie zu verwerten, wenn man nur daran denkt, dass die wirklichen Unterschiede zwischen den Wuchsstoffmengen der Licht- und der Schattenflanke höchstens noch grösser sind als die gefundenen, während ihre Summe dieselbe bleibt.

Ich kann es unterlassen, mein Zahlenmaterial ausführlich zu publizieren, eben weil es keinen absoluten Wert besitzt; im Folgenden werde ich nur die Umrechnungen geben. Letztere sind in der folgenden Weise ausgeführt worden: die Menge des Wuchsstoffes, die aus unbelichteten Spitzen innerhalb einer bestimmten Zeit extrahiert wird, ist gleich 100 gesetzt. Sodann wird die Menge, die aus der Vorder-sowohl als aus der Hinterseite einer gleichen Spitzenanzahl hinausdiffundiert auf diesen Wert bezogen. Die Zahlen sind also vergleichbar mit denjenigen der Tabellen XX und XXI; sie sind zusammengestellt in der Tabelle XXII. In der zweiten Spalte ist ausserdem die Zeit, welche die Spitzen auf den zwei Agarplättchen gestanden haben, angegeben.

Die folgenden Resultate können verzeichnet werden:

Erstens ist die gesammte Wuchsstoffmenge, die aus einseitig belichteten Spitzen kommt ungefähr diejenige, welche sich

which at the light and the one which diffusing out to the shadow edge from the top, are collected separately. This is done by the tips are cut off one side of exposed plants and placed on two Agar plates so that their light is at one edge and its shadow side to the other plates. The platelets have an oblong shape (about 2 x 12 mm) and are separated from each other by a mica plate, which rises as far from the surface so it has exactly the same height as the Agar plates. Although it is not possible in this manner to avoid any diffusion from one to the other Agar plates, the results are qualitatively useful but in any case. They are quantitatively and recycled, if one only thinks that the real differences between the growth-promoting amounts of light and the shadow edge are still larger than the maximum found, while their sum remains the same.

I can not refrain from giving my number material to publish in detail, precisely because it has no absolute value, below I will give only the conversions. The latter have been executed in the following way: the amount of Growth Substance that is extracted from unexposed tips within a certain time is set at 100. Then, the amount drawn from the front as well as from the rear side of an equal number of tips diffusing out to this value. The FIGURES are comparable with those of TABLES XX and XXI, and are summarized in TABLE XXII. In the second column, also the time which have been standing on the tips of the two Agar plates is specified.

The following results can be recorded:

aus den Tabellen XX und XXI bei einer Extraktionszeit von 84 Min. bei senkrechter Belichtung berechnen lässt (82 und 83); die individuelle Variabilität ist sogar dieselbe. *Die Bildung des Wuchsstoffes wird durch einseitige also nicht anders als durch senkrechte Belichtung beeinflusst . . . . (57).*

Zweitens ist *die Wuchsstoffmenge, die an der Schattenflanke hinausdiffundiert stets grösser als diejenige, welche aus*

TABELLE XXII.

Versuchsnummer	Unbelichtet	Belichtet 1000 M. K. S.			
		Zeit auf Agar	Lichtflanke	Schattenflanke	Summe
360—363	100	70 Min.	38	57	95
364—367	100	60 „	26	51	77
368—374	100	90 „	6	62	68
379—381	100	80 „	32	60	92
383—388	100	122 „	33	57	90
Mittelwert	100	84 Min.	27	57	84

*Dunkelspitzen an dieser Seite aufgefangen werden kann (im Mittel 57 gegen 50) . . . . . (58).*

*Drittens gelangt nur 54 % des Dunkelwertes des Wuchsstoffes an die Lichtseite . . . . . (59).*

Aus (57), (58) und (59) lässt sich die merkwürdige Tatsache ableiten, dass die Totalmenge des Wuchsstoffes, die nach einseitiger Belichtung gebildet wird, in einer typischen Weise über die Licht- und Schattenflanke verteilt wird. Die gebildete Menge wird nämlich hauptsächlich der Schattenflanke zugeführt, so dass an der Lichtseite nur wenig übrig bleibt. Auch wenn man eine Stunde nach der einseitigen Belichtung die Differenz der zwei Flanken bestimmt, so findet man sehr beträchtliche Unterschiede. In der Versuchsreihe 389—394 z.B. sind 12 Spitzen einseitig mit  $1 \times 100$  M.K.S. belichtet; direkt darauf sind die Spitzen abgeschnitten und mit ihrer Licht- und Dunkelflanke auf 2 verschiedene Agarplättchen gesetzt. 75 Minuten

First, the entire amount of Growth Substance that comes from unilaterally exposed tips is about that which is in TABLES XX and XXI in an extraction time of 84 min in vertical exposure can be calculated (82 and 83), and the individual 'variability is even the same. *The formation of Growth Substance is so one-sided otherwise affected by a vertical exposure ... (57).*

\*\*\*\*

### **TABLE XXII.**

Second, *the growth-promoting amount diffusing out at the shadow edge is always greater than that which can be collected from dark tips (on average 57 to 50) ... (58).*

Third, *only 54% of the dark value of the Growth Substance are on the light side ... (59).*

From (57), (58) and (59) can be deduced the remarkable fact that the total amount of Growth Substance that is formed after unilateral exposure, is distributed in a manner typical of the light and shadow edge. The amount formed is that is mainly supplied to the shadow edge, so that on the light side but little remains.

Even if one-sided one hour after the exposure determines the difference of the two sides, we find very significant differences. In the test series 12 spikes 389-394 are exposed on one side with 1 x 100 foot, directly on the tips cut off and placed with their light and dark edge on two different Agar plates.

später sind sie auf zwei neue Agarplättchen übertragen worden. Tabelle XXIII gibt die erhaltenen Krümmungen.

Man sieht, dass sogar 2 Stunden nach der Belichtung der einseitige Transport des Wuchsstoffes noch in vollem Gang ist. Die Tatsache, dass die phototropische Krümmung viele Stunden nach der Belichtung noch stärker wird, ist hiermit auch erklärt.

TABELLE XXIII.

Belichtet mit 100 M. K. S.	Lichtflanke	Dunkelflanke	Summe
erste 75 Min.	$6.8 \pm 0.4$	$9.6 \pm 0.8$	16.4
zweite 75 „	$1.8 \pm 0.8$	$15.0 \pm 1.0$	16.8

Es ist schon gefolgert worden (54), dass die phototropische Krümmung nicht als direkte Folge der verschiedenen Lichtintensitäten in der Spitze auftreten kann. Jetzt gibt es noch zwei Möglichkeiten. Erstens kann der Lichtabfall, also der Intensitätsunterschied, bestimmend sein (Darwin 1880, Nienburg 1918, Buder 1920) und zweitens wäre die Lichtrichtung als Ursache der phototropischen Krümmung zu betrachten (Lundegårdh 1919, 1922). Die Versuche, die Lundegårdh selber aber für seine Auffassung anführt sind nicht überzeugend, und die Versuche Buder's (1920) sprechen ganz entschieden gegen die Lichtrichtung. *Wir müssen also annehmen, dass durch den Lichtabfall in der Spitze der Wuchsstoffstrom, der sonst allseitig gleichmässig basalwärts verläuft, abgelenkt wird und in der jetzt induzierten Richtung eine Zeit lang weiter geht . . . . .* (60).

Weil der Wuchsstoffstrom in der Koleoptile jedoch sehr stark polar ist (33), kann es nicht Wunder nehmen, dass die Polarität in der Spitze auch besteht und dort durch das Licht beeinflusst wird. Dieses Resultat lässt sich gut mit demjenigen von Sierp und Seybold (1926) und besonders mit demjenigen Lange's (1927) in Einklang bringen. Betrachtet man in Lange's Arbeit Figur 10, und vergleicht

75 minutes later they have been transferred to two new Agar plates. TABLE XXIII gives the resulting curves. One can see that even 2 hours after the exposure of one-sided transport of Auxin is still in full swing. The fact that the phototropic curvature is several hours after exposure even more, is hereby also.

\*\*\*\*

### TABLE XXIII.

Already been concluded 16.8 (54) that the phototropic curvature can not occur as a direct result of the different light intensities in the tip. Now there are two possibilities. First, the light fall, so the difference in intensity, be decisive (Darwin 1880, Nienburg, 1918, Buder 1920) and secondly, the direction of light as a cause of phototropic curvature would consider (Lundegitrdh 1919, 1922). The attempts to Lundegardh cites himself but for his opinion 'are not convincing, and the attempts Buder's (1920) speak very strongly against the light direction. We must therefore assume *that by the light fall in the forefront of Growth Substance tram, which otherwise runs basal sides evenly, and is deflected in the direction now induced a time goes on ...* (60).

Because Auxin is strongly polar in the Coleoptile, however, (33), it can not be surprised that the polarity in the top and there is also influenced by the light. This result can be well with that of Sierp and Seybold (1926) and especially with that Long's take (1927) in line.

diese mit Figur 9, so sieht man, dass im oberen soliden Teil der Koleoptilspitze (von  $200 \mu$ ) die Lichtempfindlichkeit nicht in demselben Mass abnimmt als in den weiteren Zonen. In den verschiedenen Zonen dieses Teils wird aber auch der seitliche Transport des Wuchsstoffes ungefähr demselben Widerstand begegnen.

Im Anschluss an die Resultate der Tabellen XXII und XXIII, welche die seitliche Änderung der Wuchsstoffmenge bei 1000 und 100 M.K.S. geben, habe ich Pflanzen einseitig mit 20 M.K. 1 Sekunde und mit 100 M.K. 100 Sekunden lang belichtet. Bei 20 M.K.S. bekam ich aus der Lichtflanke  $7.5 \pm 0.5$  und aus der Schattenflanke  $10.8 \pm 1.2$ ; die Differenz kann hier die auftretende Krümmung genügend erklären. Bei 10.000 M.K.S., bei welcher Lichtmenge in meinem Falle kaum Krümmungen auftraten, waren die Zahlen der Licht- und Schattenflanke  $13.8 \pm 1.1$  und  $14.4 \pm 0.9$  und sind also der Krümmung entsprechend.

### 5. Die Existenz phototropischer Reizstoffe.

Boysen Jensen (1910, 1911, 1913), Fr. Purdy (1921), Stark und Drechsel (1922), Snow (1924a), Boysen Jensen und Nielsen (1926) und Stark (1927) sind der Ansicht, dass als Folge einer Belichtung wachstumsfördernde Stoffe, sogenannte phototropische Reizstoffe, an der Lichtabgekehrten Seite einer Avena-Koleoptile entstehen. Brauner (1922) dagegen behauptet, dass ein wachstumshemmender Stoff an der Vorderseite schneller hinunterdiffundiert als Folge der Belichtung. Paál (1919) glaubt, dass die stetig sich bildenden wachstumsfördernden Stoffe durch den Lichtreiz in ungleicher Menge an den beiden Seiten der Koleoptile gelangen und so Anlass zur phototropischen Krümmung geben. Schliesslich meint van Dillewijn (1927), dass eine Vermehrung oder Verringerung in der Bildung des Wuchsstoffes an der vorderen oder der hinteren Seite

Looking at Long's work in FIGURE 10 shows and compares this with FIGURE 9, one sees that in the upper part of the solid Coleoptile tip (of  $200\mu$ ) does not decrease the sensitivity in the same degree as in the weather zones. In the various zones of this part but also the lateral transport of Growth Substance is about the same encounter resistance.

Following the results of Tables XXII and XXIII that the lateral change in the amount of growth substance in 1000 and 100 foot-, I give plants on one side with 20 M.K. 1 second with 100 M.K. Exposed for 100 seconds. At 20 M.K.S. I got out of the light side and  $75 \pm 0.5$  from the shadow edge  $10.8 \pm 1.2$ , the difference can enough explain the end curvature. At 10,000 foot, in which case my little amount of light in. curvatures occurred, were the numbers of light and shadow edge  $13.8 \pm 1.1$  and  $14.4 \pm 0.9$  and are thus the curvature accordingly.

## **5. THE EXISTENCE OF PHOTOTROPIC STIMULI.**

Boysen Jensen (1910, 1911, 1913), Miss Purdy (1921), Stark and Drechsel (1922), Snow (1924a), Boysen Jensen and Nielsen (1926) and Stark (1927) are of the view that as a result of exposure growth-promoting substances, called irritants phototropic, arising at the side of an Avena Coleoptile reverse light. Brauner (1922), however, claimed that a growth-inhibiting substance growth inhibiting quickly to the front as a result of exposure. Paal (1919) believes that the constantly formation of growth forming substances pass through the light stimulus in unequal amounts of the heathens sides of the Coleoptile and thus give rise to phototropic curvature. Finally, says van Dillewijn (1927) that an increase or decrease in the formation of Growth Substance on the front or the rear side



die Krümmung bedingt. Die Mehrzahl der Autoren nimmt also phototropische Reizstoffe an.

Die Ursache dieser Annahme ist in der auch von mir (58) beobachteten Tatsache zu suchen, dass die Hinterseite einer phototropisch gereizten Spitze eine stärkere Wachstumsförderung gibt als eine ungereizte Spitze. Ich glaube aber, dass aus (57) und (60) mit Sicherheit hervorgeht, dass bei Belichtung kein neuer phototropischer Reizstoff gebildet wird, sondern dass die phototropische Krümmung durch den normal sich bildenden Wuchsstoff zu erklären ist. *Meines Erachtens gibt es also keine phototropische Reizstoffe* .....(61).

Wenn man jetzt die Theorie von Paál derjenigen Stark's gegenüber stellt (vergleiche Seite 7 und 8), so kann man sagen, dass das Prinzip Paál's sich als richtig herausgestellt hat und obgleich einige Einzelheiten seiner Vorstellung etwas anders sind, so hat Paál doch das Wesen der phototropischen Krümmung erkannt. Begeben wir uns jetzt noch etwas weiter in Einzelheiten, so sehen wir, dass die phototropische Krümmung nicht allein auf eine Wachstumsförderung an der Hinterseite (Boysen Jensen und Stark c.s.) oder nur auf einer Wachstumshemmung an der Vorderseite beruht (Brauner) und auch nicht als Folge verschieden starker Wachstumshemmung oder Wachstumsförderung der zwei Seiten (Paál, Ramaer, van Dillewijn) auftritt, sondern dassinallen von mir untersuchten Fällen eine Krümmung durch *gleichzeitige* Wachstumshemmung der einen und Wachstumsförderung der anderen Seite erscheint, wie in van Dillewijn's Fall c (Seite 481, 1927). Eine schöne Stütze für meine Auffassung bilden die Versuche Beyer's (1927b). Betrachten wir z.B. seine Tabelle 4 (Seite 432—433), dann sehen wir, dass einseitig belichtete Pflanzen (Cm) ungefähr den gleichen mittleren Zuwachs aufweisen als zweiseitig belichtete (A) oder verdunkelte Pflanzen (B) (0.22, 0.20 und 0.23). Die Wachstumsverteilung

the curvature conditions. The majority of authors therefore assumed phototropic irritants.

The cause of this assumption has not placed well with me (58). I observed the fact that the rear side of a tip stimulated phototropic growth promotion are greater than one unprovoked tip. But I believe *that it is clear from (57) and (60) with a certainty that is formed during exposure, no new phototropic irritant, but that the phototropic curvature by forming the normal Growth Substance can be explained. So I think there are no greater phototropic stimulus ... ( 61).*

If you now the theory of Paal those Stark's contrasts (see Note 7 and 8), we can say that the principle Paal has it turned out to be correct and although some details of his idea a little differently, so Paal has but the nature of phototropic curvature detected. Let's go now a little further into details, we see that the phototropic curvature is not solely a growth promotion on the rear side (Boysen Jensen and Stark c.s.) or only to a growth inhibition at the front rests (Brauner) and not as a result various degrees of growth inhibition or growth promotion of two sides (Paal, Rama, van Dillewijn) occurs, but that I have examined cases of curvature by simultaneous inhibition of growth of one and growth (promoting the other hand, appears, as in van Dillewijn's case c (page 481, 1927). A nice support for my view are the experiments Beyer's (1927b). Let us look at his TABLE 4 (page 432-433), we see that one side exposed plants (Cm) have approximately the same average growth as two sides exposed (A) or darkened plants (B) (0.22,0.20 and 0.23).

der gekrümmten Pflanzen ist aber derart, dass die Hinterseite (Cx) genau soviel mehr wächst als das Wachstum der Vorderseite (Cv) verzögert worden ist (0.33 und 0.11). Seine Resultate sind also restlos zu erklären mit der Annahme, dass die in der Spitze gebildete Wuchsstoffmenge zum grössten Teil der Hinterseite zugeführt wird.

In diesem Abschnitt ist bis jetzt nur die Rede von einer Lichtwirkung auf die Spitze gewesen. Die Untersuchung des Lichteinflusses auf die Basis, welche ich ursprünglich auch geplant hatte (Went 1926), musste leider unterlassen werden; die Mitteilung der vereinzelt Tatsachen, welche ich betreffs Basisbelichtung beobachtet habe, kann also ruhig unterbleiben.

### ZUSAMMENFASSUNG.

Die wichtigsten Ergebnisse der vorliegenden Arbeit können folgenderweise zusammengefasst werden.

Die stetige Bildung (12) eines physikalisch zu handhabenden wachstumsfördernden Stoffes (Wuchsstoff) in der äussersten Spitze einer Avena-Koleoptile wird bewiesen (1), (5), (6), (20).

Eine Methode zur quantitativen Analyse dieses Stoffes ist ausgearbeitet worden (1), (4), (9), (10), (11), (12), (13) und hat es möglich gemacht folgende Eigenschaften desselben zu bestimmen.

Innerhalb gewisser Grenzen beschränkt der Wuchsstoff das Wachstum völlig (9) und ist das Wachstum der Wuchsstoffmenge proportional (9), (13); ohne Wuchsstoff kein Wachstum (38), (42). \*)

Der Wuchsstoff ist licht- (36) und hitzebeständig (37), hat ein Molekulargewicht zwischen 350 und 400 (29), und wird beim Wachstum aufgebraucht (32), (40). Wahrschein-

---

\*) Der Wuchsstoff kann also nie als „Reizstoff“ aufgefasst werden.

The distribution of growth the plant is curved so that the rear side (Cx) is growing as much more than the growth front (Cv) has been delayed (0.33 and 0.11). His results can be explained so completely with the assumption that the Growth Substance formed in the tip amount is fed to a large part of the rear side.

In this section, until now only talk of a light effect on the tip has been. The investigation of the influence of light on the base, which I had planned originally (Went 1926), had to be unfortunately omitted, and the release of isolated facts, which I have observed concerning basic exposure, so it can remain calm under.

## SUMMARY.

The main findings of this study can be summarized as follows. The continuing education (12) of a physical-to-use growth-promoting substance (Auxin) in the outermost tip of an Avena Coleoptile is shown (I), (5), (6), (20).

A method for quantitative analysis of this material has been worked out (1), (4), (9), (10), (11), (12), (13) and has made it possible to determine the following properties of the same.

Within certain limits the growth-restricted growth completely (9) and the growth is proportional to the amount of Growth Substance (9), (13), without growth-no growth (38), (42). \*)

The fabric is light-growth (36) and heat-resistant (37), has a molecular weight of 350-400 (29), and is consumed during growth (32), (40). Lent probability is not specific (48) and causes only an increased extensibility of the cell wall (49).

\*\*\*\*

\*) The Growth Substance can never be regarded as "*irritant*".

lich ist er nicht spezifisch (48) und bewirkt nur eine erhöhte Dehnbarkeit der Zellwand (49).

In der Koleoptile ist der Wuchsstoffstrom polar (31), (33), die Konzentration des Stoffes nimmt basalwärts ab (41).

Ein anderer Faktor, Zellstreckungsmaterial genannt, beschränkt das vom Wuchsstoff hervorgerufene Wachstum (14), (15), (43), (45); in der Koleoptile nimmt seine Konzentration basalwärts zu (46).

Wuchsstoff und Zellstreckungsmaterial sind die einzig nachweisbaren inneren „limiting factors“ des Wachstums (14), (15), (39), mittels diesen beiden ist das normale Wachstum einer Koleoptile völlig erklärlich (47), (47a).

Die nicht mehr wachsenden basalen Koleoptilzonen haben ihr Wachstum nur durch Wuchsstoffmangel eingestellt (42).

Das Wachstum des Mesokotyls wird ebenfalls vom Wuchsstoff bedingt (44).

Eine geringe Lichtmenge (1000 M.K.S.) ruft sofort eine kurz anhaltende Verringerung der aus der Spitze hinausediffundierenden Wuchsstoffmenge hervor (52), welche die Lichtwachstumsreaktion veranlasst (53).

Einseitig einfallendes Licht lenkt den sonst allseitig aus der Spitze kommenden Wuchsstoffstrom derweise ab, dass die Lichtflanke sehr wenig (58) und die Schattenflanke einen Überschuss des Wuchsstoffes empfängt (56), (59), (60), welche Wuchsstoffdifferenz vollständig genügt um die phototropischen Krümmungen zu erklären; es gibt also keine phototropischen Reizstoffe (51), (61).

Als Folge der erhaltenen Resultate muss die Theorie von Blaauw für die Erklärung der phototropischen Krümmung nach Spitzenreizung abgelehnt werden (54); der Lichtabfall ist für die Entstehung der letzteren bestimmend.

Am Schluss dieser Arbeit, die ganz im Botanischen Institut der Utrechter Universität bearbeitet wurde, muss ich meinem Lehrer und Vater Herrn Prof. Dr. F. A. F. C.

In the Coleoptile of polar Auxin flow (31), (33), the concentration of the substance decreases basal (41). Another factor, called cell elongation material, limited by the Auxin-induced growth (14), (15), (43), (45), its concentration increases in the Coleoptile to basal (46).

Auxin and cell elongation material are the only detectable inner "*limiting factors*" of growth (14), (15), (39), using 'these two is the normal growth of a coleoptile fully understandable (47), (47a).

Are no longer growing basal Coleoptile zones have ceased to grow only by Auxin deficiency (42). The growth of Mesokotyl is also caused by Auxin (44).

A small amount of light (1000 foot) immediately calls forth a short-lasting reduction of diffusing out of the Auxin from the tip amount (52), which causes the light growth response (53).

One-sided incident light deflects the other sides coming out of the top Growth Substance flow from Surprisingly, the light edge very little (58) and receives the shadow edge an excess of Growth Substance (56), (59), (60), which Auxin difference is quite sufficient for the phototropic curvatures to explain, so there is no phototropic irritants (51), (61).

Be rejected as a consequence of the results obtained, the Blaauw theory to explain the phototropic curvature after tip stimulation (54), the light falloff is decisive for the emergence of the latter.

Went meinen besonderen Dank aussprechen für so manche Anweisung und namentlich für seine äusserst scharfe Kritik, mittels welcher er meine Arbeit stetig gefördert hat. Herrn Prof. Dr. L. G. M. Baas-Becking danke ich für vielerlei Anregung, und schliesslich bin ich Herrn Assistenten H. E. Dolk sehr verpflichtet für alle Hilfe und die Überlassung einiger sehr wichtigen Versuchsergebnisse.

### Literatur.

- Arisz, W. H. 1915, Untersuchungen über den Phototropismus. Rec. d. trav. bot. néerl. 12 S. 44.
- Baas-Becking, L. G. M. 1926, Studies on Growth I. Stanf Univ. Publ. Biol. Sc. 4 S. 61.
- Baas-Becking, L. G. M. and Baker, L. S. 1926, Studies on Growth II. Ebenda S. 99.
- Bakhuyzen, H. L. van de Sande, 1920. Analyse der phototropische stemmingsverschijnselen. Diss. Utrecht 1920.
- Beyer, A. 1925, Untersuchungen über den Traumatotropismus der Pflanzen. Biol. Zentralbl. 45 S. 683 und 746.
- 1927a. Zur Keimungsphysiologie von *Avena sativa*. Ber. d. d. bot. Ges. 45 S. 179.
- 1927b Experimentelle Studien zur Blaauwschen Theorie I. *Planta*, Arch. f. wiss. Bot. 4 S. 411.
- Blaauw, A. H. 1914, Licht und Wachstum I. Zeitschr. f. Bot. 6 S. 641.
- Bottomley, W. B. 1915, A bacterial Test for Plant-food Accessories (*Auximones*). Proc. Roy. Soc. London 89 B.
- Boysen Jensen, P. 1910, Über die Leitung des phototropischen Reizes in Avenakeimpflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. 28 S. 118.
- 1911, La transmission de l'irritation phototropique dans l'*Avena*. Bull. d. l'acad. roy. d. Danemark 1911 S. 3.

At the conclusion of this work, which was edited entirely in the Botanical Institute of the Utrecht University, I have my father and teacher Prof. Dr. F.A.F.C. Went my special gratitude for so many instructions and especially for its extremely sharp criticism, by which he has constantly supported my work. To Professor Dr. L. G. M. Bass-Becking. I thank for much stimulation. I am finally indebted to Mr. H.E. Dolk much for all the help and the provision of some very important test results.

## LITERATURE.

- Arisz, WH 1915, research on phototropism. D. Rec Trav. offered. neerl. 12 p. 44
- Baas-Becking, LGM 1926, Studies on Growth I. Stanf Univ. Publ Biol Sc. 4 p. 61
- Baas-Becking, LGM and Baker, LS 1926, Studies on Growth II Ibid p. 99
- Bakhuyzen, HL, van de Sande, 1920. Analysis of photo tropical mood symptoms.. Thesis Utrecht 1920th
- Beyer, A. 1925, Studies on the Traumatic tropisms the plant. Biol Zentralbl. 45 p. 683 and 746
- 1927a. The Keimung physiology of *Avena sativa*. Ber. dd bot. Ges 45, p. 179
- 1927b Experimental studies on Blaauw's theory. Planta, Arch f. wiss Bot 4 p. 411
- Blaauw, AH 1914, first light and growth Very time. f. Bot 6 p. 641
- Bottomley, WB 1915, A Bacterial Test for Plant Food Accessories (Auxins). Proc. Roy. Soc. London, 89 B.
- Boysen Jensen, P. 1910, The management of the phototropic stimulus in *Avena* seedlings.. Ber. dd bot. Ges 28 p. 118
- 1911, The phototropic irritation of *Avena*. BiH. d.l 'acad. roy. Danemark S. d. 1911, 3



- Boysen Jensen, P. 1913, Über die Leitung des phototropischen Reizes in der Avenakoleoptile. Ber. d.d. bot. Ges. 31 S. 559.
- und Nielsen, N. 1925, Studien über die hormonalen Beziehungen zwischen Spitze und Basis der Avenacoleoptile. Planta, Arch. f. wiss. Bot. 1 S. 321.
- Brauner, L. 1922, Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. Zeitschr. f. Bot. 14 S. 497.
- 1924, Permeabilität und Phototropismus. Ebenda 16 S. 113.
- 1925, Über die Beziehungen zwischen Reizmenge und Reizerfolg. Jahrb. f. wiss. Bot. 64 S. 770.
- 1927, Die Blaauwsche Theorie des Phototropismus. Ergebn. d. Biol. 2 S. 95.
- Brouwer, G. 1926, De periodieke bewegingen van de primaire bladen bij de kiemplanten van *Canavalia ensiformis*. Diss. Utrecht 1926.
- Bruins, H. R. 1922, Diffusiesnelheid en Viscositeit. Diss. Utrecht 1922.
- Büder, J. 1920, Neue phototropische Fundamentalversuche. Ber. d.d. bot. Ges. 38 S. 10.
- 1926, Kinematografische Registrierung mit dunkelstem Rot und kurzer Belichtung. Ebenda 44 S. (47).
- Bünning, E. 1927, Untersuchungen über traumatische Reizung von Pflanzen. Zeitschr. f. Bot. 19 S. 433.
- Cholodny, N. 1924, Über die hormonale Wirkung der Organspitze bei der geotropischen Krümmung. Ber. d.d. Bot. Ges. 42 S. 356.
- 1926, Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktion. Jahrb. f. wiss. Bot. 65 S. 447.
- Coster, Ch. 1927, Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen- und Jahresringbildung in den Tropen. Diss. Wageningen 1927.
- Darwin, Ch. 1880, The Power of Movement in Plants. London.

Boysen Jensen, P. 1913, about the management of the phototropic stimulus in the *Avena Coleoptile*. Ber. dd bot. Ges 31 S. 559th

--- And Nielsen, N. 1925, studies on the hormonal relationship between the tip and base of *Avena Coleoptile*. Planta, Arch f. wiss Bot 1 p. 321.

Brauner, L. 1922, light curve and light growth response Zeitschr.f. Bot 14 p. 497

- 1924, permeability and phototropism. 16 Ibid p. 113 --- 1925, on the relationship between stimulus quantity and irritant success. F. wiss Bot 64 S.770.

--- 1927, The theory of phototropism Blaauwsche. Ergebn. d. Biol 2 p. 95

Brouwer, G. 1926, Periodic movements of primary leaves in the seedlings of *Canavalia ensiformis* Thesis Utrecht 1926.

Bruins, HR 1922, Viscosity and diffusion speed. Thesis Utrecht 1922nd

Buder, J. 1920, New phototropic fundamental experiments. Ber. dd bot. Ges 38 p. 10 1926, Cinematographic registration with the darkest red, and short exposure. Ibid p. 44 (47).

Bünning, E. 1927, research on traumatic irritation of plants. Zeitschr.. f. Bot 19 p. 433

Cholodny, N. 1924, on the hormonal effect of the organ at the tip of geotropic curvature. Ber. dd Bot Ges 42 p. 356

--- 1926, contributions to the analysis of the geotropic reaction. F. wiss Bot 65 p. 447

Coster, C. 1927, in The Anatomy and Physiology of growth increments and annual ring formation of the tropics. Thesis Wageningen 1927.

Darwin, C. 1880, The Power of Movement in Plants. London.

- Dillewijn, C. van 1927, Die Lichtwachstumsreaktionen von *Avena*. Rec. d. Trav. bot. néerl. 24 S. 407.
- Dolk, H. E. 1926, Concerning the sensibility of decapitated coleoptiles of *Avena sativa* for light and gravitation. Proc. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam 29 S. 1113.
- Frey, A. 1926. Die submikroskopische Struktur der Zellmembranen. Jahrb. f. wiss. Bot. 65 S. 195.
- Gorter, C. 1927, Over het voorkomen van groeivernellende en groeivertragende stoffen. Versl. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam 34 S. 418.
- Haberlandt, G. 1913, 1914, 1919, Zur Physiologie der Zellteilung I, II, III. Sitz.-ber. d. preuss. Akad. d. Wiss. 1913 XVI, 1919 XX.
- 1921a, Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenothera Lamarckiana*. Sitz. ber. d. preuss. Ak. d. Wiss. 1921 XL.
- 1921b, Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. zur. allgem. Bot. II. S. I.
- Janse, J. M. 1922, Reizwirkung bei Rektipetalität und beisenkrechttem Wachstum. Jahrb. f. wiss. Bot. 61 S. 590.
- Kastens, E. 1924, Beiträge zur Kenntnis der Funktion der Siebröhren. Mitt. a. d. Inst. f. Allg. Bot. Hamburg 6, 1. S. 33.
- Koningsberger, V. J. 1922, Tropismus und Wachstum. Rec. d. Trav. bot. néerl. 19 S. 1.
- Lange, S. 1927, Die Verteilung der Lichtempfindlichkeit in der Spitze der Haferkoleoptile. Jahrb. f. wiss. Bot. 67 S. 1.
- Lek, H. A. A. van der, 1925, Over de wortelvorming van houtige stekken. Diss. Wageningen 1925.
- Lepeschkin, W. W. 1907, Zur Kenntnis des Wachstumsmechanismus der pflanzlichen Zelle. Beih. z. bot. Centralblatt 21 S. 60.
- Lundegårdh, H. 1919, Die Bedeutung der Lichtrichtung für den Phototropismus. Ber. d.d. bot. Ges. 37 S. 229.

(110)

- Dillewijn, C. van 1927, The light growth responses of *Avena*. D. Rec Trav. offered. neerl. 24 p. 407
- Dolk, H E. 1926, Concerning the sensibility of decapitated Coleoptile of *Avena sativa* for light and gravitation. Proc. Kon. Akad v. Wet. Amsterdam, 29 p. 1113.
- Frey, A. 1926th The submicroscopic structure of cell membranes. F. wiss Bot 65 p. 195
- Gorter, C. 1927, About preventing growth and accelerating growth retardant materials. Versl. Kon. Akad v. Wet. Amsterdam, 34 p. 418
- Haberlandt, G. 1913, 1914, 1919, The physiology of cell division I, II, III. Seat-ber. d. preuss. Academy of Sciences 1913, XVI, XX 1919.  
--- 1921a, On experimental production of adventitious embryos in *Oenothera Lamarckiana*. Calc seat d. preuss. Ak. d. Wiss. 1921 XL.  
--- 1921b, wound hormones as the cause of cell divisions. Beitr zur. allgem. Bot Ir. SI
- Janse, JM 1922, Irritation at rectification column and vertical growth. F. wiss Bot 61 S.590.
- S Box, E. 1924, contributions to the knowledge of the function · the sieve tubes. General Inst Mitt ad. Bot Hamburg 6, 1 P. 33
- Koningsberger, VJ 1922, tropism and growth. D. Rec Trav. offered. neerl. 19 SI
- Lange, S. 1927, The distribution of light sensitivity in the tip of Hafer Coleoptile . F. wiss Bot 67 p. 1
- Lek, H. A. A. van der, 1925, Of rooted cuttings, Diss Wageningen 1925
- Lepeschkin, WW, 1907, To knowledge of the growth mechanism of the plant cell. Beih. such offered. Centralblatt 21 p. 60
- Lundegardh, H. 1919, The importance of the direction of light for phototropism. Ber. dd bot. Ges 37 p. 229

- Lundegårdh, H. 1922, Ein Beitrag zur quantitativen Analyse des Phototropismus, Arkiv för Botanik 18 No. 3.
- Nielsen, N. 1924, Studies on the transmission of stimuli in the coleoptile of Avena. Dansk bot. Arkiv 4 No. 8.
- Nienburg, W. 1918, Über phototropische Krümmungen an längsseitig zum Teil verdunkelten Avena-Koleoptilen. Ber. d.d. bot. Ges. 36 S. 491.
- Öholm, L. W. 1912, Die freie Diffusion der Nichtelektrolyte. Meddel. fran Vet.-Akad. Nobelinstitut Bd. 2 No. 23.
- Overbeck, F. 1926, Studien über die Mechanik der geotropischen Krümmung und des Wachstums der Keimwurzel von Vicia Faba. Zeitschr. f. Bot. 18 S. 401.
- Paál, A. 1914, Über phototropische Reizleitungen. Ber. d.d. bot. Ges. 32 S. 499.
- 1919, Über phototropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot. 58 S. 406.
- Pfeffer, W. 1893, Druck und Arbeitsleistung. Abh. d. math.-phys. Cl. d. königl. Sächs. Ges. d. Wiss. 20 S. 235.
- Pinkhof, M. 1924, Methodische voorzorgen bij de nadere analyse der lichtgroeireaktie. Versl. Kon. Ak. v. Wetensch. Amsterdam 33 S. 678.
- Pisek, A. 1926, Untersuchungen über den Autotropismus der Haferkoleoptile bei Lichtkrümmung, über Reizleitung und den Zusammenhang von Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. 65 S. 460.
- Priestley, J. H. 1926, Light and Growth III and IV. New Phytologist 25 S. 213.
- Purdy, A. 1921, Studies on the path of transmission of phototropic and geotropic stimuli in the coleoptile of Avena. Danske Vid. selsk. biol. medd. 3.

Lundegården h, H. 1922, A contribution to the quantitative analysis of phototropism, Arkiv för Botanik 18 No. 3.

Nielsen, N. 1924, Studies on the transmission of stimuli in the Coleoptile of Avena. Dansk bot. Arkiv No. 4. 8th

Nienburg, W. 1918 About phototropic curvatures on the long side partly obscured AvenaColeoptiles. Ber. dd bot. Ges 36 p. 491

Öhol, LW 1912, The Free Diffusion of non-electrolytes. Meddel. fran Vet-Akad. Nobelinsritut Vol 2 No. 23.

Overbeck, F. 1926, Studies on the mechanism of the geotropic curvature and growth of the radicle of Vicia Faba. Zeitschr. f. Bot 18 p. 401

Paal, A. 1914, over phototropic stimulus lines. Ber. dd bot. Ges 32 p. 499 --- 1919, over phototropic conduction. F. wiss Bot 58 p. 406

Pfeffer, W. 1893, pressure and work performance. D. Abh Math-phys. Cl. d. Royal. Saxon. D. Ges Wiss. 20 p. 235

Pinkhof, M. 1924, Methodological analysis of voorzorgen bij de Nadere lichtgroeireaktie. Versl. Kon. Ak.v. Wetensch. Amsterdam, 33 p. 678

Pisek, A. 1926, Studies on the light at Hafer Coleoptile Auto-tropisms of the curvature of the conduction and the connection between light growth response and phototropism. ] AHRB. f. wiss Bot 65 p. 460

Priestl y, H. 1926, Light and Growth UI and IV New Phytologist 25, p. 213

Purdy, A. 1921, Studies on the path of transmission of phototropic and geotropic stimuli in the Coleoptile of Avena. Danske Vid. selsk. biol. medd. 3

- Ramaer, H. 1926, Phototropical curvatures of seedlings of *Avena* which appear when reaction of the distal side is excluded. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 29 S. 1118.
- Ricca, 1916, Solution d'un problème de physiologie. Arch. ital. de biol. 65.
- Romell, L. G. 1926, Über das Zusammenwirken der Produktionsfaktoren. Jahrb. f. wiss. Bot. 65 S. 739.
- Rother, W. 1893, Über Heliotropismus. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen 7 S. 1.
- Sachs, J. 1874, Lehrbuch der Botanik. 4te Auflage.  
 ——— 1880, 1882, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arb. d. bot. Inst. Würzburg II S. 452 und 689.  
 ——— 1887, Über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung. Arb. d. bot. Inst. Würzburg 3 S. 372.
- Seidel, K. 1923, Versuche über die Reizleitung bei *Mimosa pudica*. Beitr. z. all. Bot. 2 S. 557.
- Seubert, E. 1925, Über Wachstumsregulatoren in der Koleoptile von *Avena*. Zeitschr. f. Bot. 17 S. 49.
- Sierp, H. 1918, Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. 10 S. 641.  
 ——— und A. Seybold 1926, Untersuchungen über die Lichtempfindlichkeit der Spitze und des Stumpfes in der Koleoptile von *Avena sativa*. Jahrb. f. wiss. Bot. 65 S. 592.
- Snow, R. 1924a, Further Experiments on the Conduction of Tropic Excitation. Ann. of Bot. 38 S. 163.  
 ——— 1924b, Conduction of Excitation in Stem and Leaf of *Mimosa pudica*. Proc. Roy. Soc. B. 96 S. 349.
- Söding, H. 1923, Werden von der Spitze der Haferkoleoptile Wuchshormone gebildet? Ber. d. d. bot. Ges. 41 S. 396.  
 ——— 1925, Zur Kenntnis der Wuchshormone in der Haferkoleoptile. Jahrb. f. wiss. Bot. 64 S. 587.

Ramer, H. 1926, Tropical Photo curvatures of seedlings of *Avena* Which appear when response of the distal side is excluded. Proc. Kon. Akad v. Wetensch. Amsterdam, 29 p. 1118.

Ricca, 1916, Solution d'un de Physiologic probleme Miss Arch ' ital de biol. 65th ecause Rome, LG 1926, about the interplay of factors of production. F. wiss Bot 65 p. 739

Rothert, W. 1893, over heliotropism. Cohn's Beitr Biol Plant d. 7 p. 1 S S oh, J., 1874, Textbook of Botany. 4th edition. 1880, 1882, the planting material and form; enorgane. D. bot. Inst Würzburg II p. 452 and 689th --- 1887, about the effect of ultraviolet rays on the flower formation. D. bot. Inst Würzburg 3 p. 372

Seidei, K. 1923, Experiments on the conduction in *Mimosa pudica*. Beitr a11. Bot 2 p. 557 Se Ubert, E. 1925, on growth regulators in the Coleoptile of *Avena*. Very time. f. Bot 17 p. 49

P Sier, H. 1918, A Contribution to the knowledge of the influence of light on the growth of the Coleoptile of *Avena sativa*. Very time. f. Bot 10 p. 641 --- And A. Se y bol d 1926, studies on the sensitivity of the tip and stump in the Coleoptile of *Avena sativa*. F. wiss Bot 65 p. 592

Snow, R. 1924a, Further Experiments on the Conduction of Tropic Excitation. Ann. of Bot 38 p. 163 --- 1924b, Conduction of Excitation in Stem and Leaf of *Mimosa pudica*. Proc. Roy. Soc. , 96 p. 349

Söding, Will H. 1923, Ber-formed from the top of Hafer Coleoptile growth hormones. dd bot. Ges.41 p. 396 --- 1925, The knowledge of growth hormones in the Haferkoleoptile. F. wiss Bot 64 p. 587



- S ö d i n g, H. 1926, Über den Einfluss der jungen Infloreszenz auf das Wachstum ihres Schaftes. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 65 S. 611.
- 1927, Über Wuchshormone. *Zellstim. Forschungen* 2 S. 381.
- S t a r k, P. 1921, Studien über traumatotrope und haptotrope Reizleitungsvorgänge. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 60 S. 67.
- 1927, Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen. *Ergebnisse d. Biol.* 2 S. 1.
- und O. D r e c h s e l 1922, Phototropische Reizleitungsvorgänge bei Unterbrechung des organischen Zusammenhangs. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 61 S. 339.
- T e n d e l o o, N. 1927, Onderzoekingen over zoogenaamde traumatotropische krommingen bij kiemplanten van *Avena sativa*. *Versl. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam* 34. S. 661.
- T e t l e y, U. and J. H. P r i e s t l e y, 1927, The Histology of the Coleoptile in Relation to its phototropic Response. *New Phytologist* 26 S. 171.
- U r s p r u n g, A. und G. B l u m, 1924, Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, nebst Anwendungen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 63 S. 1.
- V r i e s, H. de, 1877, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig, W. Engelmann; *Opera e periodicis collata* I S. 357.
- 1879, Über Verkürzung pflanzlicher Zellen durch Aufnahme von Wasser. *Bot. Zeitung* 37 S. 650.
- 1885, Über die Bedeutung der Cirkulation und der Rotation des Protoplasma für den Stofftransport in der Pflanze. *Bot. Zeit.* 43 S. 1. *Opera e. per. collata* 4 S. 159.
- W e n t, F. A. F. C. 1924, Communication on Miss A. Bakker's „Investigations regarding the existence of separate Zones of Perception and Reaction in the Seedlings of *Panicaceae*.“ *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam* 27 S. 501.

Söding, H. 1926, On the influence of the young inflorescence on the growth of its shaft. F. wiss Bot 65 p. 611

--- 1927, over growth hormones. Cell-Stim. Research 2 p. 381

Stark, P. 1921, Studies on trauma tropic and Haptotropic conduction processes. F. wiss Bot 60 p. 67

--- 1927, The conduction problem in the plant in light of recent experiences. D. Results Biol 2 p. 1

---, And O. D was legal in 1922, Tropical Photo Reizleitungsvorgänge with interruption of the organic connection. F. wiss Bot 61 p. 339

Tendeloo, N. 1927, Investigations into so-called tropical curves trauma in seedlings of *Avena sativa*.. Versl. Kon. Akad v. Wetensch. Amsterdam 34th P. 661.

Tetley, U. and JH Priestley, 1927, The histology of the Coleoptile in relation to its phototropic response. New Phytologist 26, p. 171

Ursprung A. and G. Blum, 1924, A method for measuring the wall and the cell turgor pressure, along with applications. F. wiss Bot 63 p. 1

Vries, H. de, 1877, Investigations on the mechanical causes of cell elongation. Leipzig, W. Engelmann, Opera periodicis collata I p. 357

--- 1879, over shortening of plant cells by absorbing water. Bot Zeitung 37 p. 650

--- 1885, transport on the importance of circulation and the rotation of the protoplasm of the substance in the plant. Bot. 43 p. 1 Opera by e.. collata 4 p. 159

Went FAFC 1924, Communication on Miss A. Bakker 's "*Investigations regarding the existence of separate zones of Perception and response in the Seedlings of panicea.*" Proc. Kon. Akad v. Wetensch. Amsterdam, 27 p. 501

- W e n t, F. W. 1925, Concerning the Difference in Sensibility of the tip and base of *Avena* to light. Proc. Kon. Ak. v. Wetensch. Amsterdam 29 S. 185.
- 1926, On growth-accelerating substances in the coleoptile of *Avena sativa*. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 30 S. 10.
- Z i e g e n s p e c k, H. 1925, Über Zwischenprodukte des Aufbaues von Kohlenhydrat-Zellwänden und deren mechanische Eigenschaften. Bot. Archiv 9 S. 297.
-

(114)

Went, FW 1925, Concerning the Difference in Sensibility of the tip and base of Avena to light. Proc. Kon. Ak. v. Wetensch. Amsterdam, 29 p. 185 1926, On growth-accelerating substances in the Coleoptile of Avena sativa. Proc. Kon. Akad v. Wetensch. Amsterdam, 30 p. 10

Ziegenspec, H. 1925, through intermediate products of carbohydrate structure of cell walls and their mechanical properties. Bot Archive 9 p. 297

## INHALT.

A b s c h n i t t I. Einführung .....	1
A b s c h n i t t II. Material und Methodik .....	10
1. Das Dunkelzimmer.....	10
2. Aufzucht der Keimlinge .....	14
3. Herstellung der Agarplättchen .....	17
4. Der Arbeitstisch .....	19
5. Extraktion des Wuchsstoffes.....	20
6. Die quantitative Bestimmung des Wuchsstoffes	22
7. Die Messung der Krümmungen .....	25
A b s c h n i t t III. Bildung, Wirkung und Eigen- schaften des Wuchsstoffes .....	27
1. Grundversuch, Besprechung der Fehler- grenzen .....	27
2. Kontrollversuche .....	31
3. Die Hauptversuche .....	33
4. Der Grenzwinkel .....	38
5. Analyse der Fehlerquellen .....	45
6. Der Diffusionskoeffizient und das Molekular- gewicht des Wuchsstoffes .....	51
7. Der Transport des Wuchsstoffes in der Koleop- tile .....	56
8. Die chemische Eigenart des Wuchsstoffes ..	58
A b s c h n i t t IV. Analyse und Synthese des Wachstums von intakten Koleoptilen .....	64
1. Einführung .....	64
2. Methodik der Messungen .....	66
3. Limitierung des normalen Wachstums durch den Wuchsstoff .....	68
4. Limitierung des normalen Wachstums durch der Faktor Z. S. M. ....	70

**CONTENTS.**

**SECTION I**

Introduction.. . . . . 1

**SECTION II**

Materials and methods. . . . . 10

1. The dark room . . . . . 10

2. Raising of seedlings. . . . . 14

3. Production of agar plates . . . . . 17

4. The work table. . . . . 19

5. Extraction of Auxin.. . . . . 20

6. The quantitative determination of the Growth Substance. 22

7. The measurement of the curvatures. . . . . 25

**SECTION III**

Formation, properties and effects of Growth Substance... 27

1. Basic experiment, discussion of the limits of error. . . . 27

2. Control experiments. . . . . 31

3. The main attempts.. . . . . 33

4. The critical angle.. . . . . 38

5. Analysis of error sources . . . . . 45

6. The diffusion coefficient and the molecular weight of the Growth Substance.. . . . . 51

7. The transport of Auxin in the coleoptile . . . . . 56

8. The chemical nature of the Growth Substance.. . . . . 58

**SECTION IV**

Analysis and synthesis of the growth of intact coleoptiles . 64

1. Introduction.. . . . . 64

2. Methodology of measurements. . . . . 66

3. Limiting of normal growth by the Growth Substance. . . 68

4. Limiting normal growth by the factor ZSM.. . . . . 70

5. Die Wachstumsverteilungskurven .....	72
6. Nähere Betrachtung der Faktoren W. und Z. S. M. ....	77
7. Die Anwendung obiger Erklärung des Wachstums auf andere Objekte .....	83
8. Die inneren Vorgänge beim Wachstum .....	85
A b s c h n i t t V. Die Rolle des Wuchsstoffes beim Phototropismus .....	90
1. Einführung .....	90
2. Die Erklärung der Lichtwachstumsreaktion ..	91
3. Die Wachstumsänderungskurve und die Theorie von Blaauw .....	96
4. Die Erklärung der phototropischen Krümmung	100
5. Die Existenz phototropischer Reizstoffe .....	104
Zusammenfassung .....	106
Literatur .....	108

---

5. The distribution of growth curves. . . . .	72
6. More detailed consideration of the factors W and ZSM..	77
7. The use of the above explanation of the growth on other objects . . . . .	83
8. The internal processes involved in growth.. . . .	85

**SECTION V.**

The role of Auxin in phototropism. . . . .	90
1. Introduction.. . . .	90
2. The explanation of the light growth response. . . . .	91
3. Growth curve and the theory of blaauw.. . . .	96
4. The explanation of the phototropic curvature. . . . .	100
5. The existence of phototropic irritants. . . . .	104

<b>SUMMARY</b> .. . . .	106
-------------------------	-----

<b>LITERATURE</b> . . . . .	108
-----------------------------	-----



# STELLINGEN.

---

## I

De „ $Q_{10}$ ” dient uit de physiologie te verdwijnen; slechts in uitzonderingsgevallen kan het begrip „temperatuur-coëfficiënt” gehandhaafd blijven.

## II

Binnen de grenzen, waar zuren of basen een organisme juist chemisch aantasten, is de waterstofionen-concentratie van het uitwendig milieu slechts van secundair belang voor het leven van dit organisme.

## III

Turgorveranderingen in een cel kunnen schijnbare permeabiliteitsveranderingen te voorschijn roepen; de invloed van het licht op de „permeabiliteit” kan zoo verklaard worden.

## IV

Het is niet geoorloofd, de lichtgroeireactie te vergelijken met photochemische processen, die periodisch schommelen met de gebruikte lighthoeveelheid. (Plotnikow, Zeitschr. f. Physik 32 p. 942).

(From the Dutch)

## **PROPOSITIONS.**

### **I**

The " $Q_{10}$ " is from the physiology of disappearance, only in exceptional cases, the term "*temperature coefficient*" is maintained.

### **II**

It is not lawful. where acids or bases an organism correct chemical attack, the hydrogen ion concentration of the external environment is only of secondary importance for the life of this organism.

### **III**

Turgor changes in a cell-able permeability changes seeming to call forth, the influence of light on the "*permeability*" can thus be explained.

### **IV**

It is not lawful. The light growth response comparable to photochemical processes. that periodically fluctuate with the amount of light used.. (Plotnikow. Zeitsehr. F. Physik 32 p. 942).

## V

De dorsiventraliteitskrommingen bij *Avena*, beschreven door Bremekamp, moeten verklaard worden door een eenzijdige verandering in de hoeveelheid „celstrekingsmateriaal”.

## VI

De mikrosporen der Diatomeeën moeten opgevat worden als mikrogameten.

## VII

De tripilaire Radiolariën moeten tot de Peridineeën gerekend worden.

## VIII

De geslachten *Trimenia*, *Piptocalyx* en *Idenburgia* vormen een afzonderlijke familie onder de Ranales.

## IX

In tegenstelling met de constitutie van een organisme, die op niet-mendelende plasma-eigenschappen berust, moet de uitwendige vorm, waaronder dus ook alle z.g. aanpassingskenmerken vallen, beschouwd worden als gevolg van mendelende, in de kern gezetelde genenconstellaties. Vormconvergenties zijn dan niets anders dan gelijke genencombinaties bij verschillende plasmaconstituties. Dit eenmaal aangenomen brengt de noodzakelijkheid mee, het polytoop ontstaan van soorten als zeer waarschijnlijk te beschouwen.

## **V**

The dry iventra quality bends in Avena, described by Bremkamp, must be explained by a unilateral change in the amount of "*elongation material*".

## **VI**

The microscopic spores of Diatoms are understood as micro-gametes.

## **VII**

The tripolar Radiolariën Peridineen need to be calculated.

## **VIII**

The genera Trombone, Piptocalyx Idenburgia and form a separate family among the Ranales

## **IX**

Unlike the constitution of an organism, which is not income Mendel plasma characteristics, needs the external form, for example including all the matching attributes are considered as a result of taking income, based companies anywhere in the core gene constellations. Form convergences are nothing but the same genes in different combinations once adopted, this constitution plasma brings the necessity of it, the origin of species Polytop as very likely to be considered

## X

Immunitet tegen graanroestaantasting is een functie van plasma-eigenschappen zoowel van den gastheer als van de parasiet; de zuurgraad van het celvocht heeft hierbij geen beteekenis.

## XI

Het ontstaan van sterk gespecialiseerde, obligaat parasitische schimmels kan niet verklaard worden, doordat een plurivore parasiet het aantal zijner gastheeren inkrimpt.

## XII

Bij woestijndieren kan metabolisch water niet in hun waterbehoefte voorzien.

## XIII

De tertiaire bruinkoolafzettingen zijn òf niet autochtoon, òf geen moerasvorming.

## **X**

Immunity against wheat rust attack is a function of plasma properties of both the host and the parasite, the acidity of the cell fluid has no meaning there.

## **XI**

The emergence of highly specialized, obligate parasitic fungi can not be explained, because a number of the diverse parasite hosts shrinks.

## **XII**

For desert animals metabolic water is their water need.

## **XIII**

The tertiary Brauner coal deposits are not native or formed in swamps.