

Die Bedeutung synthetischer Wuchsstoffe für Physiologie und Landwirtschaft

Von Prof. Dr. W. FUCHS, Ladenburg, KWI für Züchtungsforschung

Wirkung und Konstitution

Die Wachstumsvorgänge der höheren Pflanze werden wie die meisten physiologischen Prozesse durch kleinste Mengen von Wirkstoffen gesteuert, die auch die korrelativen Beziehungen der Organe untereinander beherrschen. Ein grobes Schema mag dies andeuten: Nach den bisherigen Kenntnissen spielen für das Organwachstum neben spezifisch wirksamen Aminosäuren einerseits die in der Pflanze gebildeten und als Hormone wirksamen, für das Tier als Vitamine unentbehrlichen Bausteine von Cofermenten eine Rolle, wie Aneurin, Lactoflavin, Nicotinsäure. Sie

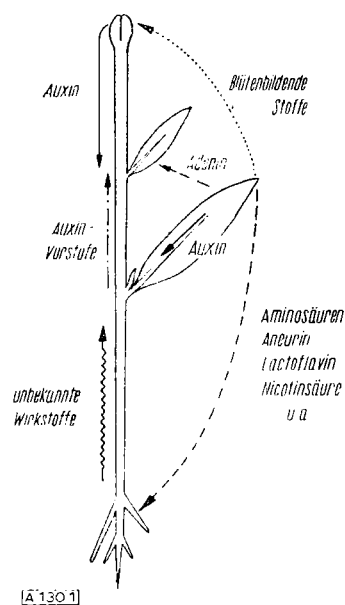


Bild 1

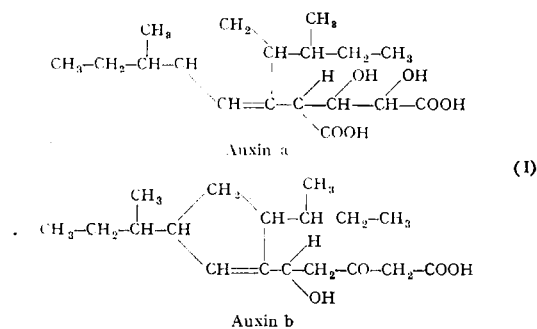
Schema des Wuchsstoffaustausches (verändert nach Went)

scheinen bei normaler Nähr- und Baustoffversorgung für das geordnete Wachstum generell nötig zu sein. Den Purin-Abkömmlingen, wie dem Adenin, scheint darüber hinaus noch eine besondere Rolle für das Blattwachstum zuzukommen. Hauptsächliche Bildungsorte dieser Wirkstoffe sind die grünen Blätter, während anderen Organen, z. B. den Wurzeln, eine je nach der Pflanzenart beschränkte Synthesefähigkeit eigen ist. Von den Blättern werden auch die chemisch noch nicht definierten blütenauslösenden Stoffe gebildet; diese sowie die noch wenig erforschten zellteilunganregenden Stoffe und die im folgenden zu besprechenden Streckungswuchsstoffe scheinen für die pflanzlichen Organismen eigentümliche Wirkstoffe darzustellen. Unter ihnen spielen die Wuchsstoffe im engeren Sinn insofern eine besondere Rolle als sie Voraussetzung des Streckungswachstums der Zellen und damit jeglichen Längenwachstums sind und auch das Wachstum verschiedener Organe untereinander abstimmen und so wesentlich zur äußeren Gestaltung beitragen. Diese Stoffe werden als A-Wuchsstoffe oder Auxine im weiteren Sinn bezeichnet.

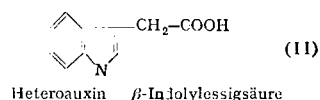
Auf Grund der Arbeiten Kögl's schien in den letzten Jahrzehnten folgendes Bild eine sichere Grundlage für die zahlreichen pflanzenphysiologischen Untersuchungen zu bilden:

Die Auxine a und b (Formel I) sind die eigentlichen Wuchsstoffe; sie fördern in bestimmter geringer, je nach der Gewebsart wechselnden Konzentration das Streckungswachstum, in

höheren Konzentrationen jedoch hemmen sie das Wachstum. Durch den Wechsel fördernder und hemmender Konzentrationen

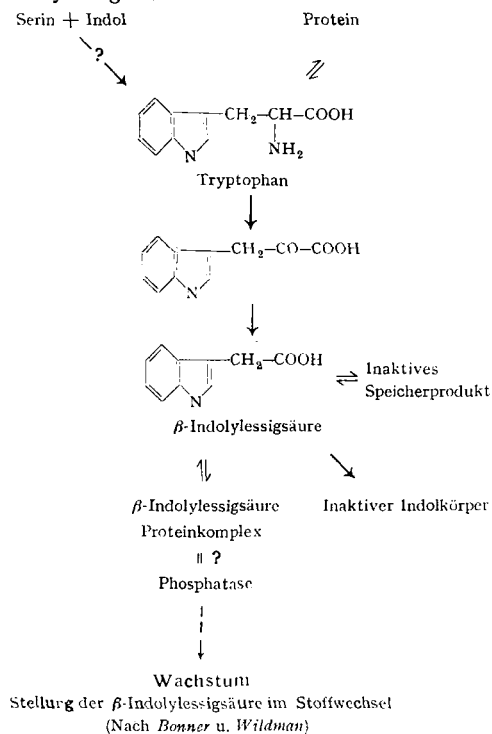


werden unter anderem Wachstumsvorgängen und Knospentrieb gesteuert. Das vor allem in den Stoffwechselprodukten



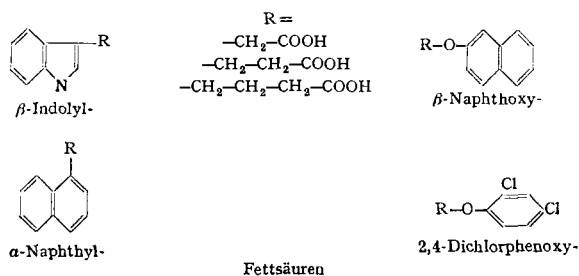
niederer Pflanzen oft in reichlichen Mengen nachweisbare Heteroauxin, die β -Indolylessigsäure (II) wurde den Auxinen gegenüber als ein der höheren Pflanze fremder Stoff betrachtet, obwohl diese Verbindung ebenfalls in niedrigen Konzentrationen das Streckungswachstum fördert, in höheren hemmt. Diese synthetisch leicht darstellbare Verbindung stellt den Typus der synthetischen Pflanzenwuchsstoffe dar. Sie wurde zu vielen physiologischen Wuchsstoffuntersuchungen herangezogen. Unter dem Einfluß der Kögl'schen Arbeiten wurde ihre Wirkung aber so gedeutet, daß sie entweder auf einem Nebenweg das Wachstum steuert oder indirekt die Auxin-Bildung oder Auxin-Aktivierung beeinflusst. Bei den geringen in der Pflanze wirksamen Mengen von Auxin und Heteroauxin stützte sich deren Bestimmung nicht auf eigentliche analytische Untersuchungen, sondern auf physiologische Tests der wachstumssteigernden Wirkung auf Standardobjekte, wie die Haferkoleoptile, bestimmte Keimlinge oder Wurzeln. Eine Trennung beider Verbindungen wurde versucht auf Grund etwas unterschiedlicher Konzentrationswirkungskurven, unterschiedlicher Diffusionsfähigkeit oder des Umstandes, daß Auxin a durch Einwirkung von heißem Alkali, Heteroauxin durch die von Säure zerstört wird. Diese Methoden wurden durch neuere Untersuchungen erschüttert. Es zeigte sich, daß in der Pflanze neben den für den Auxin-Transport wichtigen inaktiven Vorstufen der Auxine auch andere neutrale Wuchsstoffe, vor allem aber antagonistische wachstumshemmende Stoffe in wechselndem Ausmaß wirksam sind. Durch das vielfach unkontrollierbare Zusammenspiel we den die Konzentrationswirkungskurven stärker verschoben als den vermeintlichen Unterschieden der Wuchsstoffe entspricht. Begleitstoffe können in Pflanzenextrakten die Diffusionskonstanten und die Säure- bzw. Alkali-Stabilität wesentlich ändern. Vor allem mußte aber die Behauptung, daß β -Indolylessigsäure ein „pflanzenfremder Stoff“ sei, eingeschränkt werden, seitdem deren relativ reichliches Vorkommen in einigen höheren Pflanzen wahrscheinlich gemacht werden konnte. Jüngst wurde daher angenommen, daß der β -Indolylessigsäure die vermittelnde Aufgabe zufalle, wahrscheinlich über bestimmte Atmungsteilprozesse, die Auxin-Aktivierung zu fördern (Ruge).

Nun ist es seit den Untersuchungen *Kögl's* nicht wieder gelungen, Auxin a aus Pflanzen in Substanz darzustellen. Dagegen erwiesen sich in Arbeiten der letzten Jahre die isolierten Wachstumsstoffe aus Tomaten, Spinat, Mais, Radieschen und anderen Pflanzen als β -Indolyllessigsäure oder eine ihr nahestehende Verbindung,

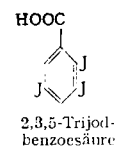
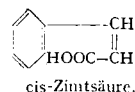


deren Hauptmenge in Spinatblättern an eine bestimmte Proteinfraktion gebunden ist und sich durch schwaches Alkali oder Proteolyse befreien läßt. Vor allem wurde aber durch den Arbeitskreis *Bonnens* einerseits ein Ferment aufgefunden, das wie das Schema zeigt, aus dem Eiweißbaustein Tryptophan durch oxydative Desaminierung und Decarboxylierung – wenn auch in geringer Ausbeute – β -Indolyllessigsäure bildet, andererseits ein spezifisches Ferment, das diesen Stoff abbaut¹⁾. Dem β -Indolyllessigsäure-Proteinkomplex kommen die Eigenschaften einer Phosphatase zu. Es fällt auf, daß in den Pflanzen eine deutliche Parallele zwischen Heteroauxin-Gehalt, Phosphatase-Wirkung und Wachstum besteht und diese Größen gleichsinnig einer Fluorid-Hemmung unterliegen. Da der Zusatz von Tryptophan Wachstumswirkungen auslöst und somit Tryptophan als Wachstumsstoffvorstufe angesehen werden kann, sieht *Bonner* in der β -Indolyllessigsäure den eigentlichen Wachstumsstoff. Auch die übrigen Beobachtungen über Wachstumswirkungen, der Transport inaktiver Vorstufen, die Möglichkeit reversibler Festlegungen und die Identifizierung des neutralen Wachstumsstoffes als β -Indolylacetaldehyd durch *Larsen* fügen sich dieser Deutung gut ein.

Die bestechende Einheitlichkeit des *Bonnenschen* Schemas wird allerdings empfindlich dadurch gestört, daß die Zahl der in ähnlicher Weise wie β -Indolyllessigsäure auf das Pflanzenwachstum wirkenden synthetischen Stoffe in den letzten Jahren durch Verbindungen sehr verschiedener Konstitution außerordentlich vermehrt wurde. Abgesehen von Äthylen und anderen Olefinen, die nur teilweise ähnliche, vermutlich indirekte Wirkungen zeigen, lassen sich folgende Hauptgruppen synthetischer Wachstumsstoffe verzeichnen:



¹⁾ Hierbei entsteht unter CO_2 -Abspaltung ein inaktiver Indolkörper. Es ist an die Möglichkeit zu denken, daß dieser Skatol wäre, das an anderer Stelle einmal als Hemmstoff genannt ist.



Synthetische Wachstumsstoffe

1. Homologe der β -Indolyllessigsäure, die vermutlich auch dem Aminosäurestoffwechsel angehören.
2. Derivate der cis-Zimtsäure, die wahrscheinlich ebenso wie das als Hemmstoff erkannte Cumarin dem Stoffwechsel angehören.
3. Zahlreiche substituierte Fettsäuren, deren Einordnung in den Stoffwechsel heute schwierig wäre: α -Naphthyl-, β -Naphthoxy- und substituierte Phenoxy-Fettsäuren, substituierte Benzoesäuren, einige heterocyclisch substituierte Fettsäuren und andere.

Ungefähre Stärke oder Wirkung synthetischer Wachstumsstoffe

Phenyllessigsäure	0.01
β -Indolyllessigsäure	1
β -Naphthoxyessigsäure	30
2,4-Dichlorphenoxyessigsäure	300

Wir beschränken unsere Betrachtung auf die in der Übersicht genannten Stoffgruppen, die heute auch praktische Bedeutung erlangt haben. Unter diesen finden sich Verbindungen, deren Wachstumswirkung die der β -Indolyllessigsäure und des nach *Kögl* doppelt so stark wirkenden Auxins a um ein Vielfaches übertrifft. Die Mannigfaltigkeit der Konstitutionen dieser Wachstumsstoffe bildet ein fast unlösbares Problem. Versuche, Beziehungen zwischen Konstitution und Wirkung aufzufinden, verliefen noch wenig befriedigend. Die Theorie, daß Wachstumswirkung an ein Ringsystem mit mindestens einer Doppelbindung gebunden ist, an das in der Seitenkette durch mindestens ein Kohlenstoffatom getrennt eine Carboxyl-Gruppe angefügt ist, läßt sich nur schwer auf die Naphthoxy- und Phenoxyessigsäuren und garnicht auf die substituierten Benzoesäuren anwenden. Andere allgemeine Konstitutionshypothesen sind bisher nicht aufgestellt. Für gewisse Einzelzüge scheinen dagegen folgende Regeln zu gelten: Ebenso wie die Säuren wirken deren Salze, Ester, Amide und andere Derivate, wobei die Wirkungsstärke durch deren Löslichkeit und Stabilität abgewandelt werden kann. In homologen Reihen sind fast nur die niederen Vertreter bis einschließlich der Buttersäure wirksam, wobei die Säuren mit gerader Kohlenstoffzahl meist wirksamer sind als die mit ungerader; dies könnte mit der Möglichkeit der β -Oxydation im Organismus zusammenhängen. Unter den Naphthyl-Derivaten sind vorwiegend die Vertreter der α -Reihe, unter den Naphthoxyessigsäuren die der β -Reihe wirksam. Während reine Phenoxyessigsäure und reine Benzoesäure völlig unwirksam sind, werden höchst aktive Stoffe durch Kernsubstitution²⁾ erhalten. Am wirksamsten erwies sich Substitution von Halogen, vor allem Chlor, weniger Brom und Jod, ferner von Methyl und Methoxyl, in der Benzoesäure-Reihe auch von Nitro-Gruppen.

Obwohl über 1100 Verbindungen vor allem auf pathologische Wachstumswirkungen in den letzten Jahren geprüft wurden, von denen sich rund ein Drittel als aktiv erwiesen, läßt sich also heute keine auch nur einigermaßen befriedigende Deutung des Zusammenhanges von Konstitution und Wirkung aufzeigen. Es ist schwer verständlich, wie so verschiedene Stoffe an einem, etwa dem Indolyllessigsäure-Fermentsystem angreifen könnten. Um so mehr als die einzelnen Stoffe zwar im großen ganzen gleichsinnig wirken, aber doch insofern Unterschiede zeigen, als manchmal die Förderung der Zellstreckung, manchmal aber der Einfluß auf Organbildung und ähnliches relativ stärker ausgeprägt ist. Ebenso schwer ist es, den großen Unterschied in der Empfindlichkeit verschiedener Pflanzenarten gegen diese Stoffe zu erklären.

Anwendung und Wirkung synthetischer Wachstumsstoffe

Wir unterscheiden zweckmäßig zwischen den Wirkungen geringer, physiologischer Mengen und denen hoher, pathologisch wirkender Mengen. Eine scharfe Trennung ist jedoch insofern nicht möglich, als bei Erzielung mancher praktisch erstrebter physiologischer Wirkungen auf bestimmte Organe Schädigungen anderer Organe in Kauf genommen werden müssen.

²⁾ Die Stellung des Substituenten spielt auch eine Rolle hinsichtlich der Wachstumswirkung, jedoch läßt sich eine einheitliche Regel für die verschiedenen Wachstumsklassen noch nicht herausstellen.

Die Grundwirkung der Auxine ist die Förderung der Zellstreckung und des Längenwachstums, die bei einseitiger Anwendung zu Verdrehungen, in höheren Konzentrationen zu Geschwulstbildungen führen kann. Die noch wenig geklärte Möglichkeit einer Beeinflussung der Zellteilung kann hier nicht erörtert werden. Durch Wuchsstoffbehandlung ausgelöste Gewebsneubildung führt jedenfalls auch zur Förderung und Auslösung von Organbildung, vor allem zur Wurzelbildung. Praktisch wird dies zur Verbesserung der Stecklingsbewurzelung genutzt. Ferner kann durch Wuchsstoffzufuhr die Keimfähigkeit gealterter Samen verbessert werden, soweit der Rückgang der Keimkraft auf Wuchsstoffverarmung zurückzuführen ist. Eine Behandlung keimkräftiger Samen führt entgegen vielfachen Erwartungen nicht regelmäßig zu Ertragssteigerungen. Nur soweit anfänglich Wurzelbildung gefördert wird und die Pflanzen unter erschwerten Versorgungsbedingungen wachsen müssen, kann die Behandlung den Pflanzen einen Vorsprung verleihen. In der Praxis blieben eindeutige Erfolge bisher aus. Dagegen kann die Ausbildung fleischiger Früchte, die in der Natur durch Wuchsstoffaktivierung seitens der befruchteten Eizellen ausgelöst wird, durch Wuchsstoffbehandlung in Gang gebracht werden: in den USA werden z. B. heute auf diesem Wege in großem Umfang parthenokarpe Tomaten in Gewächshäusern für den Markt gezogen.

Örtliche Wuchsstoffanreicherung verhindert das Austreiben von Knospen: durch Wuchsstoffbehandlung kann der Austrieb daher in recht weiten Grenzen verzögert werden. Praktisch wird dies zur Verhütung des Kelleraustriebes von Kartoffeln und Rüben angewendet, ferner auch dazu, den Austrieb von Baumschulpflanzen in der Versandzeit zu verzögern und in Obstanlagen durch Verzögerung des Blütenaustreibens die Gefährdung der Blüten durch Spätfröste zu vermindern.

Unter dem Einfluß von Nahrungs- und Wassermangel, Insektenschäden usw. stoßen die Pflanzen einen Teil ihrer Organe durch Ausbildung von Trennschichten ab. Soweit dies nicht durch Zellteilungsvorgänge eingeleitet wird, kann diese Abtrennung durch Wuchsstoffzufuhr hintangehalten werden. Vorzeitiges Abwerfen der Obstfrüchte im Herbst, pathologisch bedingter Blatt-, Blüten- oder Fruchtverlust an anderen Kulturen läßt sich auf diese Weise verhindern.

In höherer Dosierung bewirken die synthetischen Wuchsstoffe mannigfaltige Verbildungen der Pflanzenorgane, auf die wir hier im einzelnen nicht eingehen können. Vor allem bewirken sie aber Wachstumsstillstand und Absterbeerscheinungen. Während die früher gebrauchten Wuchsstoffe vorwiegend nur örtlich wirkten, werden neuere, besonders die hochaktive 2,4-Dichlor-phenoxyessigsäure, durch Blatt und Wurzel aufgenommen und in alle Organe der Pflanze geleitet. Sie hemmt dort nicht nur das Wachstum, sondern leitet intensive Abbauvorgänge ein, die zum Verbrauch der Stoffvorräte und im Laufe einiger Tage oder Wochen zum Tode der Pflanze führen. In dieser Hinsicht erweisen sich nun die verschiedenen Pflanzenarten sehr verschieden empfindlich. Die gleiche Dosis führt bei der einen nur zu kaum merklichen Störungen, bei einer anderen zu deutlich sichtbaren aber vorübergehenden Hemmungen, bei einer dritten zum Tode. Ein Zusammenhang zwischen dieser Empfindlichkeit und der systematischen Stellung der Pflanzen ist nicht allgemein festzustellen. Von praktischer Bedeutung ist aber die relative Unempfindlichkeit der Gräser und die sehr große Empfindlichkeit der Kreuzblütler, also auch der gefürchteten Unkräuter wie Hederich und Ackerseif. Die 2,4-Dichlor-phenoxyessigsäure und verwandte Verbindungen³⁾ lassen sich daher als selektives Unkrautbekämpfungsmittel verwenden. Dieses in den letzten Jahren im Ausland vielfach erprobte Verfahren wird besonders wertvoll dadurch, daß auch schwer bekämpfbare mehrjährige Unkräuter wie die Ackerdistel und verholzte, wie die Ackerbrombeere, radikal vernichtet werden können⁴⁾.

Freilich muß bei dieser wie allen anderen praktischen Anwendungen der Wuchsstoffe beachtet werden, daß deren Wirkungen

auf Eingriffen in den Stoffwechselablauf beruhen und daher in höherem Maße von Erbanlage und Entwicklungszustand der Pflanzen und von den herrschenden Umweltbedingungen abhängig sind, als etwa die Unkrautvernichtung mit den bewährten toxischen Mitteln. Für den Erfolg sind daher in der Regel wissenschaftliche Voruntersuchungen unter den jeweiligen besonderen örtlichen Bedingungen nötig⁵⁾.

Aufgaben und Probleme

Hinsichtlich der praktischen Anwendung gilt es an verschiedenen Pflanzen, unter verschiedenen klimatischen und anbautechnischen Bedingungen Erfahrungen zu sammeln, die dann auch zur Klärung der wissenschaftlichen Fragen Material beibringen. Diese lassen sich abschließend folgendermaßen zusammenfassen:

Es sind noch nicht alle Beweise für eine selbständige Bedeutung der Köglischen Auxine ausgeschaltet. Diese müßten neu dargestellt und ihre Wirkung von der synthetischer Wuchsstoffe abgegrenzt werden.

Näheres Studium der Wirkungsweise des β -Indolylessigsäure-Fermentsystems muß zur Klärung des Mechanismus der Wachstumsauslösung beitragen⁶⁾. Es dürften in der Pflanze Gleichgewichte zwischen Vorstufen, Wirk- und Hemmstoffen vorliegen. So ist der Vorstufe Tryptophan nicht nur der saure Wuchsstoff β -Indolylessigsäure, sondern auch der neutrale Indolylacetaldehyd und das als Wirkstoff genannte Skatol zugeordnet.

Wie Alkaloid- und Fermentforschung zeigen, können chemische Verwandte von Naturstoffen teils gleichsinnig, teils antagonistisch auf den Organismus wirken. In ähnlicher Weise wird sich das Spezifitätsproblem der Wuchsstoffe klären lassen. Es ist auch möglich, daß verschiedene wachstumsauslösende Wirkungssysteme nebeneinander bestehen, sich aber bis zu einem gewissen Grade vertreten können und in verschiedenen Pflanzenarten sich vertreten. Die Empfindlichkeitsunterschiede der Arten würden so verständlich. Ihre Bedeutung wird dadurch unterstrichen, daß z. B. die gegen 2,4-Dichlor-phenoxyessigsäure unempfindlichen Gräser spezifischen Wachstumshemmungen durch o-Isopropyl-N-phenylcarbamate unterliegen.

Während den Botaniker und vor allem den Pflanzenpathologen interessiert, wie Mißbildungen und Hemmungen durch toxische Wuchsstoffdosen zustande kommen, bleibt es Aufgabe des Biochemikers zu entscheiden, ob die spezifischen Wirkungen durch Konstitution und Konfiguration der Molekel oder durch weniger spezifische Molekulareigenschaften, wie Sorptionsfähigkeit, Löslichkeit und ähnliche bedingt sind. Letztere wirken sicher modifizierend auf den Effekt von Derivaten eines Wirkstoffes ein, die großen spezifischen Unterschiede dürften aber eher konstitutiv zu erklären sein.

Schrifttum

- J. Bonner u. S. G. Wildman: Contributions to the study of Auxin physiology. — 6. Growth Symposium p. 51—68, 1947. (Für die leihweise Überlassung dieser Arbeit bin ich Herrn Prof. E. Büning, Tübingen, zu großem Dank verpflichtet).
- F. A. Gilbert: „The status of plant growth substances in 1945“, Chem. Rev. 39, 199ff. [1946].
- E. J. Kraus u. J. W. Mitchell: Growth regulating substances as herbicides. — Bot. Gaz. 108, 301—350 [1947].
- P. Larson: „3-Indole-acetaldehyde as a growth hormone in higher plants“ Dansk Bot. Arkad. 11, 11—13 [1944]; (zitiert nach Chem. Abstr. 39).
- A. G. Norman u. Mitarbb.: „Studies on plant growth regulating substances“ Bot. Gaz. 107, 475—632 [1946].
- U. Ruge: „Aktivierung der Auxine durch die Atmung“ Planta 35, 252—256 [1947].
- F. W. Went: „The regulation of plant growth“. Sci. Progr. 2, 33—54 [1940] (Neudruck 1946).
- P. W. Zimmerman: „Present status of „plant hormones““. Chem. and Ind. 35, 596—601 [1943].

Ferner sei auf die zahlreichen Referate über Wuchsstoffe, insbesondere über deren praktische Verwendung in Chem. Abstr. 36 [1942]—41 [1947] verwiesen, die hier mitverarbeitet sind, aber nicht alle angeführt werden können.

Über den Stand der Wuchsstoffforschung bis 1941 unterrichtet die Zusammenfassung von Guttenberg in: Fortschr. d. Botanik 1—11 (Verlag Springer, Berlin).

Eingeg. am 2. Juni 1948.

[A 130]

³⁾ Vor allem sei hier das mit der 2,4-Dichlor-phenoxyessigsäure gleichzeitig in England verwandte Methoxon (2-Methyl-4-chlorphenoxyessigsäure) genannt.

⁴⁾ Andere Unkräuter werden nur in ihrer Entwicklung gehemmt oder zu Mißbildungen veranlaßt. Die vorübergehende Wachstumshemmung kann allerdings den Kulturpflanzen einen erheblichen Vorsprung sichern oder die Fruchtbildung unterbinden. Das Labkraut, *Galium molydo*, ist eigentümlicherweise gegen diese Wirkungen ganz unempfindlich.

⁵⁾ Bei Versuchen muß besondere Vorsicht insofern walten, als auch geringe Reste der Wirkstoffe, wie sie nach mehrfacher üblicher Säuberung in den Spritzgeräten zurückbleiben, empfindliche Schäden an Kulturpflanzen (Obst) erzeugen können. Das beste Reinigungsverfahren ist Behandlung mit einer Aufschwemmung aktiver Kohle.

⁶⁾ Bisher ergeben sich keine Anhaltspunkte zur Beantwortung der Frage, wie die β -Indolylessigsäure bzw. deren Proteinkomplex in die Wachstumserscheinungen eigentlich eingreift.