

ZUR WIRKUNGSWEISE VON WUCHS- UND HEMMSTOFFEN

II. VERSUCH EINER TREFFERSTATISTISCHEN DEUTUNG DER
WIRKUNG VON WUCHS- UND HEMMSTOFFEN

VON

KARL KAINDL

*Biologisches Laboratorium, Österreichische Stickstoffwerke
Aktiengesellschaft, Linz (Österreich)*

I. MODELL-VORSTELLUNG

Wie aus der vorhergehenden Arbeit von LINSER¹ zu ersehen ist, kann man mit guten Gründen das Wachstum eines Lebewesens auf einen molekularen Reduplikationsvorgang zurückführen, wobei die Verdoppelung in der Weise geschieht, dass aus den durch den Stoffwechsel umgewandelten Nährstoffen auf Grund zwischenmolekularer Feldwirkung² das Duplikat des ursprünglichen Moleküls aufgebaut wird. Solange bei einem derartigen Vorgang das neu aufgebaute Molekül noch unvollständig ist, solange ist der Wachstumsprozess unterbrochen. Erst bei Zuführung jenes Moleküls, das geeignet ist, die vorhandene Lücke zu schliessen (Nährstoffzufuhr), wird die Verdoppelung aktuell. Es liegt daher auf der Hand, dass jener Nährstoff, der sich im Minimum befindet, das Wachstum der Pflanze reguliert und es lässt sich auf Grund dieser Modellvorstellung ohneweiteres das MITSCHERLICH'sche Ertragsgesetz³ ableiten⁴.

Gehen wir von der allgemeinen Vorstellung aus, dass unter natürlichen Bedingungen nur eine bestimmte Anzahl jener Strukturen am Wachstum der Pflanze beteiligt ist, die an sich geeignet wären, sich selbst zu verdoppeln. Die der Versuchspflanze normal zur Verfügung stehenden Nähr- und Wirkstoffe reichen nicht hin, um allen Strukturen die Möglichkeit zu bieten, lückenlos neben sich ein Duplikat aufzubauen. Die Zuführung von Molekülen aus dem Aussenmilieu, die geeignet sind, die Lücken in solchen Duplikaten zu schliessen, befähigt diese Struktur, sich weiterhin zu verdoppeln, d.h. sie ruft ein gesteigertes Wachstum hervor. Jene Substanzen, welche im Pflanzeninneren diese lückenfüllenden Moleküle liefern, wollen wir allgemein als Wuchsstoffe bezeichnen. Bei einem solchen Anlagerungsvorgang ist es aber denkbar, dass solche "fördernde" Moleküle nicht jene Lücken treffen, bei deren Schliessung sie eine positive Wirkung hervorrufen oder auch ohne irgend eine Wirkung angelagert und durch den Stoffwechsel der Pflanze abgebaut werden, sondern dass sie sich an bestimmte "Hemmstellen" jener Strukturen anheften, die schon unter normalen Bedingungen ihre Verdoppelungstätigkeit aufrecht erhalten. Eine solche Anlagerung bedeutet dann eine Störung des normalen Wachstums und es kann daher jeder Wuchsstoff eine hemmende Komponente aufweisen. Im allgemeinen werden die einer Pflanze zugeführten Fremdstoffe nicht gerade so beschaffen sein, dass sie Moleküle liefern, welche geeignet sind, die Lücken der nur teilweise ver-

doppelten Moleküle zu schliessen, sondern sie werden entweder ohne jede makroskopische Wirkung von irgendeiner Struktur absorbiert und durch den Stoffwechsel der Pflanze abgebaut werden oder sie lagern sich an bestimmte Stellen der zur Verdoppelung geeigneten Strukturen an und stören damit deren Aufbautätigkeit. Stoffe, welche die Eigenschaft letzterer Art aufweisen, bezeichnet man allgemein als Hemmstoffe.

In der Arbeit von LINSER wird eine Reihe von Wuchs- und Hemmstoffen an Haferkeimlingen bzgl. ihrer quantitativen Wirkung auf deren Längenwachstum untersucht und es soll hier der Versuch unternommen werden, sowohl die dort erhaltenen reinen Konzentrations-/Wirkungskurven der Wuchs- und Hemmstoffe als auch die entsprechenden Kurven für Gemische von Wuchs- und Hemmstoffen zu deuten.

II. WUCHSSTOFF-KURVEN

a. Indol-3-Essigsäure (I-3-E)

Die der Pflanze durch die Paste verabreichte Anzahl von I-3-E-Molekülen sei m_1 . Ein mit der Wahrscheinlichkeit λ'_1 eindringendes Molekül liefert nunmehr seinerseits ein Molekül, das befähigt ist, eine Lücke der vorerwähnten Art zu schliessen. Die Anlagerungswahrscheinlichkeit sei für diesen Vorgang λ''_1 . Insgesamt besitzt daher ein I-3-E-Molekül die Wahrscheinlichkeit $\lambda'_1 \lambda''_1 = \lambda_1$ eine Lückenschliessung durchzuführen. Die m_1 Moleküle besitzen demnach die "Trefferwahrscheinlichkeit" $\lambda_1 m_1$. Steigert man die "Dosis" von m_1 auf $m_1 + dm_1$ so nimmt die Anzahl der Lücken von n auf $n - dn$ ab. Es gilt daher die Beziehung

$$-\frac{dn}{n} = \lambda_1 dm_1$$

oder nach Integration

$$n = n_0 e^{-\lambda_1 m_1}$$

wenn n_0 die Anzahl der Lücken ohne Verabreichung von I-3-E ist. Die Anzahl der Anlagerungen ist demnach gegeben durch

$$n_0 - n = n_0 (1 - e^{-\lambda_1 m_1}) \quad (1)$$

Charakterisiert w_0 das normale Wachstum und w das gesteigerte, so muss die Wachstumssteigerung $w - w_0 = \Delta w$ proportional $n_0 - n$ sein und es muss gelten

$$\Delta w = \text{const } n_0 (1 - e^{-\lambda_1 m_1}) \quad (2)$$

Ist A_1 das absolute Molekulargewicht von I-3-E ($A_1 = 175.0782 \cdot 1.66 \cdot 10^{-24}$ g) und ist in 100 g Paste die Konzentration von $c_1\% = c_1$ Gramm enthalten, so liegen $M_1 = \frac{c_1}{A_1}$ Moleküle vor. Von dieser Paste werden x g ($x \sim 2.16 \cdot 10^{-3}$ g) verwendet und es gilt somit für die verabreichte Dosis die Beziehung

$$m_1 = \frac{c_1 x}{A_1 100}$$

oder für deren Trefferwahrscheinlichkeit

$$\lambda_1 m_1 = \frac{\lambda_1 x}{A_1 100} c_1 = k_1 c_1 \quad (3)$$

wenn man

$$\frac{\lambda_1 x}{A_1 100} = k_1 \quad (3')$$

setzt. Führt man für const n_0 die Grösse \bar{A} ein so ergibt sich, dass

$$\Delta w = \bar{A} (1 - e^{-k_1 c_1}) \quad (4)$$

Nehmen wir nun weiter an, dass das Längenwachstum der Pflanze proportional dem Gesamtwachstum ist (was für die Versuchspflanze uneingeschränkt zutrifft) und dass z' die Längenänderung der Pflanze in Prozenten der Normallänge bedeutet, so gilt weiterhin

$$z' = C \cdot \frac{\Delta w}{w_0} \cdot 100$$

und wir können daher wegen (4) schreiben

$$z' = A (1 - e^{-k_1 c_1}) \quad (5)$$

wobei

$$A = C \frac{100 \bar{A}}{w_0}$$

Neben dieser wachstumssteigernden Wirkung tritt aber durch "fehlerhafte" Anlagerungen (d.h. durch Anlagerung an anderen Stellen, an welchen keine "Lücken" dieses Wirkstoffs bedürfen) eine hemmende Komponente auf, wie vorher ausgeführt wurde.

Ist die Trefferwahrscheinlichkeit für diesen Vorgang $\lambda_2 m_1$ so führen analoge Überlegungen zu der Beziehung

$$\Delta \eta = \text{const } \bar{n}_0 (1 - e^{-\lambda_2 m_1})$$

wenn $\Delta \eta$ die Hemmwirkung bedeutet und \bar{n}_0 die Anzahl der Anlagerungsstellen mit hemmender Wirkung bei Normalwachstum ist. Weiters folgt darauf in Übereinstimmung mit (5) die Beziehung

$$z'' = B (1 - e^{-k'_1 c_1}) \quad (6)$$

wenn

$$k'_1 = \frac{\lambda_2 x}{A_1 100}$$

Nach diesen Überlegungen muss sich die experimentelle Kurve der I-3-E (siehe Fig. 1 und 2 bei LINSER) durch die Funktion

$$z = z' - z'' = A (1 - e^{-k_1 c_1}) - B (1 - e^{-k'_1 c_1}) \quad (7)$$

wiedergeben lassen. Durch Näherungsverfahren lässt sich zeigen, dass durch die Wertekombination $A = 50$, $k_1 = 150$, $B = 3500$, $k'_1 = 0.006$ eine gute Übereinstimmung innerhalb der biolo-

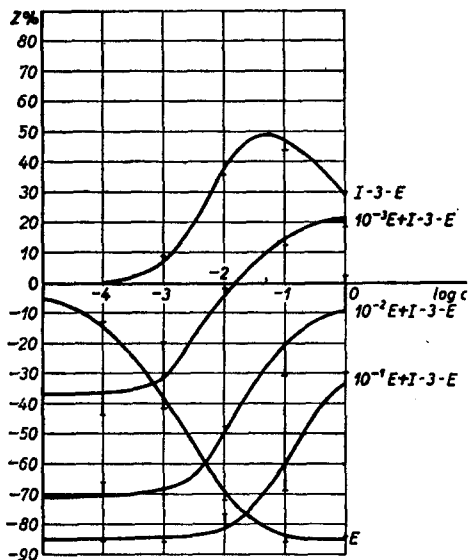


Fig. 1. Die nach dem Modell-Ansatz (vgl. Text) berechneten Konzentrations-Wirkungskurven für Eosin (E), Indol-3-Essigsäure (I-3-E) und Gemische beider Stoffe. Die senkrechten Linien geben die Abweichungen der experimentell gefundenen Werte von den berechneten Kurven an.

gischen Messungen anhaftenden Fehlergrenzen mit den experimentellen Daten erzielt wird. (Tabelle I, Fig. 1).

TABELLE I

Vergleich der experimentellen und theoretischen Werte des prozentuellen Längenzuwachses von Haferkeimlingen in Abhängigkeit von der Prozentkonzentration c der Indol-3-Essigsäure

I-3-E-Konzentration c_1	0	10^{-4}	10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}	10^0
Experim. Mittelwerte vergl. Tab. I bei LINSER (p. 386)	—	—	+ 8.5	+ 36.2	+ 44.0	+ 29.6
Theoretische Werte nach Formel (7)	0	+ 0.8	+ 7.0	+ 38.5	+ 47.9	+ 29.0

Unter der Voraussetzung, dass die Modellvorstellung zutreffend ist, ergibt sich wegen (3')

$$\lambda_1 = \frac{k_1 A_1 100}{x}$$

Setzt man dafür die Zahlenwerte ein, so erhält man

$$\lambda_1 \sim 2 \cdot 10^{-15} \quad (8)$$

Wählt man eine solche Dosis, dass die Trefferwahrscheinlichkeit $m_1 \lambda_1 = 1$ ist, so bedeutet dies, dass im Durchschnitt jede Lücke getroffen wird, d.h. wegen (2) muss eine rund 63%ige Wachstumssteigerung bezogen auf den Optimalwert vorliegen. Wegen (3) und (8) ist dies beim Vorliegen von $m_0 \sim 5 \cdot 10^{14}$ I-3-E Molekülen der Fall, was einer Konzentration von $c_0 = 7 \cdot 10^{-3}$ entspricht, wie aus der Fig. 1 unmittelbar abgelesen werden kann, da bei dieser Konzentration die hemmende Komponente sehr klein ist.

Von besonderem Interesse wäre eine Abschätzung des Wirkungsbereiches einer Lücke (Trefferbereich). Um dies durchführen zu können, genügt es nicht, den Wert der 63%-Dosis zu bestimmen, sondern es wäre erforderlich die Anzahl der eingedrungenen Moleküle, die durch $\lambda_1' m_0$ gegeben sind, zu erfassen. Auf Grund der experimentellen Tatsache, dass die Wuchsstoffmoleküle in der Pflanze nach abwärts diffundieren und der theoretischen Annahme, dass die Schliessung einer Lücke ein "Eintreffer-Ereignis" darstellt, lässt sich eine ungefähre Abschätzung des Trefferbereiches geben.

Da bei einem Eintreffer-Ereignis gleichgültig ist, in welcher Zeit eine Dosis verabreicht wird, wollen wir annehmen, dass gleichzeitig sämtliche bei der 63%-Dosis eingedrungene Wuchsstoffmoleküle $\lambda_1' m_0$ in der Pflanze nach abwärts diffundieren. Da jedes Wuchsstoffmolekül im Durchschnitt einen Lückenbereich trifft, so muss die gesamte getroffene Lückenfläche gleich dem Querschnitt F der Pflanze sein und es gilt daher die Beziehung

$$r^2 \pi = \frac{F}{\lambda_1' m_0}$$

wenn r der Radius des als kugelförmig angenommenen Lückenbereiches ist. Setzt man für den Pflanzenquerschnitt F die Grössenordnung von 10^{-2} cm^2 ein und nimmt man

an, dass der Lückenradius in Übereinstimmung mit der Grösse des Wuchsstoffmoleküls den Wert $\sim 10^{-6}$ cm besitzt, so ergibt sich für die Eindringwahrscheinlichkeit λ'_1 die Grössenordnung von 10^{-5} . Tatsächlich zeigten erste Vorversuche die grössenordnungsmässige Übereinstimmung mit dem so kalkulierten Wert.

Von Bedeutung für die Brauchbarkeit der Überlegungen ist es, dass die zu einem späteren Zeitpunkt im jahreszeitlichen Empfindlichkeitsrhythmus⁵ aufgenommene I-3-E-Kurve (siehe Tabelle V, Fig. 4 bei LINSER) sich der oben angegebenen Wuchsstoff-Funktion (7) einordnet. Zu einem späteren Zeitpunkt können sich lediglich die Anzahlen der dargebotenen Lücken bzw. der Hemmstellen verändern, nicht aber die Trefferwahrscheinlichkeiten. Wählt man für diese Kurve $A = 125$ und $B = 6000$, bei gleichen Konstanten k_1 und k'_1 , so erzielt man wieder die Übereinstimmung mit den Messergebnissen (Tabelle I').

TABELLE I'

Desgleichen wie Tab. I, in einem höheren Empfindlichkeitsstadium der Haferkeimlinge

I-3-E-Konzentration c_1	0	10^{-4}	10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}	10^0
Experim. Mittelwerte vergl. Tab. V bei LINSER (p. 389)	—	—	+ 15.0	+ 94.0	+ 117.2	+ 88.4
Theoretische Werte nach Formel (7)	0	+ 2.0	+ 17.5	+ 96.5	+ 121.4	+ 89.0

b. Sprossenkohl-Extrakt

Die allgemeine Formel (7) ist vor allem dann brauchbar, wenn sie für jeden beliebigen Wuchsstoff sich als gültig erweist, sofern nicht irgendwelche chemischen Vorgänge innerhalb der Paste die Konzentration des eingebrachten Wuchsstoffes verändern. Dass so etwas möglich ist, wird bei den Hemmstoffen gezeigt werden. Solange sich aber eine solche Annahme nicht als unbedingt notwendig erweist, wird man einer weniger guten Übereinstimmung mit den experimentellen Daten den Vorzug geben, da ja, wie schon erwähnt, bei den biologischen Messungen hohe Unsicherheitsfaktoren auftreten, welche einen relativ grossen Spielraum für die Legung der theoretischen Kurve zulassen. Wählt man in der Wuchsstoff-Funktion

$$z = A (1 - e^{-k_1 \frac{c_1}{n}}) - B (1 - e^{-k'_1 \frac{c_1}{n}}), \quad (9)$$

wobei n die Konzentration des Extraktes in der Frischsubstanz des Sprossenkohls bedeutet, die Konstanten mit $A = 90$, $k_1 = 5$, $B = 6000$, $k'_1 = 0.0005$, so gelangt man in brauchbare Übereinstimmung mit den Messergebnissen, besonders wenn man auch die Daten bei der Mischung mit 10^{-4} Eosin berücksichtigt (Tabelle II, Fig. 2).

Wir können also auch hier feststellen, dass die Anzahl der anlagerungsfähigen Lücken relativ klein ist, gegenüber derjenigen der Hemmstellen, dass aber die Anlagerungswahrscheinlichkeit an eine Lücke um mehrere Zehnerpotenzen grösser ist, als diejenige an eine Hemmstelle. Dies scheint auch plausibel zu sein, da eine Lücke in einer Gesamtstruktur ein wesentlich stärkeres zwischenmolekulares Feld aufweisen muss, als es einer abgeschlossenen Struktur zukommt.

TABELLE II

Vergleich der experimentellen und theoretischen Werte des prozentuellen Längenzuwachses von Haferkeimlingen in Abhängigkeit von der Prozentkonzentration c_1 des Sprossenkohl-Extraktes

Sprossenkohl-Extrakt Konzentration c_1	0	10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}	10^0	10^1
Exp. Mittelw. ohne Eosin vergl. Tab. III bei LINSER (p. 388)	—	+ 10.2	+ 16.9	+ 33.8	+ 80.0	+ 58.4
Exp. Mittelw. mit 10^{-4} Eosin vergl. Tab. III bei LINSER	— 6.7	—	+ 13.3	+ 54.8	+ 91.2	+ 59.0
Theoretische Werte nach Formel (9)	0	+ 0.5	+ 4.3	+ 35.1	+ 86.3	+ 60.0

III. HEMMSTOFF-KURVEN

a. Eosin

Die gleichen Überlegungen, wie sie zur Aufstellung von (5) führen, ergeben auch für die Anlagerung der Hemmstoffmoleküle an bestimmte Stellen der sich verdoppelnden Strukturen formal die gleiche Beziehung, d.h. es muss gelten

$$z_2 = C (1 - e^{-k_1^* c_1^2}) \quad (10)$$

wobei k_1^* wieder die Trefferwahrscheinlichkeit pro Konzentrationseinheit bedeutet und c_2 die in der Paste wirksame Konzentration ist. Da aber Eosin vernetzungsfähig ist*, so wird ein Teil der in der Paste eingebrachten Eosin-Moleküle sich zu höheren Einheiten zusammenschliessen und es können diese neuen Einheiten auch eine andere biologische Wirkung zeigen. Nehmen wir der Einfachheit halber an, dass schon allein durch den Zusammenschluss von zwei Eosin-Molekülen ein Aggregat gebildet wird, dem eine verschwindend kleine Anlagerungsmöglichkeit zukommt, so erhebt sich nun die Frage, wie hoch unter dieser Voraussetzung die tatsächlich wirksame Konzentration in der Paste ist, wenn die eingebrachte Konzentration c_2 ist.

Ist m_2 die der eingebrachten Konzentration entsprechende Molekülanzahl und α die Assoziationskonstante, so vernetzen $m_2 \alpha$ Eosin-Moleküle zu $\frac{m_2 \alpha}{2}$ Komplexen, während $m_2 (1 - \alpha)$ Moleküle frei bleiben. Die Konzentration pro ml besitzt demnach im ersten Falle den Wert $\frac{m_2 \alpha}{2V}$, im zweiten Falle $\frac{m_2 (1 - \alpha)}{V}$ wenn V das Pastenvolumen ist. Nach dem Massenwirkungsgesetz muss aber nunmehr gelten, dass

$$\frac{\frac{m_2 \alpha}{2V}}{\left[\frac{m_2 (1 - \alpha)}{V} \right]^2} = \text{const} = r$$

* Ich verdanke diesen Hinweis Herrn Prof. Dr L. EBERT (Wien).

Bei Einführung der experimentellen Prozentkonzentration durch die Formel

$$m_2 = \frac{c_2 x}{A_2 100} \quad \text{vergl. (3)}$$

wobei A_2 das absolute Molekulargewicht von Eosin bedeutet, ergibt sich die Beziehung

$$\frac{c_2 a x}{2 V A_2 100} = r \left[\frac{c_2 (1 - a) x}{V A_2 100} \right]^2$$

Daraus geht hervor, dass die wirksame Konzentration $c_2(1-a)$ proportional der Wurzel aus der ursprünglichen Konzentration ist, also gelten muss

$$c_2 (1 - a) \sim \sqrt{c_2}$$

Wir müssen daher die Beziehung (10) in der Form

$$z_2 = C (1 - e^{-k_2 \sqrt{c_2}}) \quad (11)$$

anschreiben. Wählt man hierin für die Parameter die Werte $C = 85$, $k_2 = 18$, so erhält man wieder eine gute Übereinstimmung mit den Messresultaten (Tabelle III).

TABELLE III

Vergleich der experimentellen und theoretischen Werte der prozentuellen Längenabnahme von Haferkeimlingen in Abhängigkeit von der Prozentkonzentration c_2 des Eosins

Eosin-Konzentration c_2	0	10^{-4}	10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}	10^0
Experim. Mittelwerte vergl. Tab. I bei LINSE (p. 386)	—	—13.3	—41.6	—71.8	—85.1	—84.1
Theoretische Werte nach Formel (11)	0	—14.0	—36.9	—71.0	—84.7	—85.0

Ähnlich wie bei den Untersuchungen der Wuchsstoffkurve der I-3-E wurde auch bei Eosin nochmals zu einem späteren Zeitpunkt die Hemmstoffkurve aufgenommen (siehe Tabelle III, Fig. 3 bei LINSE). Durch die Wahl von $C = 90$ erhält man auch hier wieder die Übereinstimmung mit den experimentellen Daten (Tabelle III'), was wieder darauf hindeutet, dass sich die Anzahl der für die Eosinmoleküle empfindlichen Strukturstellen mit fortschreitendem endogenem Empfindlichkeits-Rhythmus verändert (im vorliegenden Falle vom früheren zum späteren Versuch).

TABELLE III'

Desgleichen wie Tabelle III, in einem höheren Empfindlichkeitsstadium der Haferkeimlinge

Eosin-Konzentration c_2	0	10^{-4}	10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}	10^0
Experim. Mittelwerte vergl. Tab. III bei LINSE (p. 388)	—	— 6.7	—43.0	—72.2	—87.6	—92.6
Theoretische Werte nach Formel (11)	0	—14.9	—39.1	—75.2	—89.7	—90.0

Die Grösse der Konstanten C weist darauf hin, dass bei der Anlagerung des Eosin-Moleküls bzw. des durch das Eosin-Molekül durch eventuelle Umwandlung im Stoffwechsel gelieferten Moleküls in der lebenden Struktur nur bei relativ wenigen Stellen eine hemmende Wirkung hervorgerufen wird.

b. *Flieder-Extrakt*

Für die funktionelle Erfassung der Hemmwirkung des Flieder-Extraktes sind wir wieder gezwungen, den gleichen Ansatz zu machen, wie bei Eosin, d.h. eine Vernetzung muss angenommen werden, die gleichfalls zur Unwirksamkeit der vernetzten Moleküle führt, um Übereinstimmung mit den experimentellen Werten zu erreichen. Es gilt somit hier die funktionelle Beziehung

$$z_2 = C \left(1 - e^{-k_2 \sqrt{\frac{c_2}{n}}} \right) \quad (12)$$

wobei n wieder die Normalkonzentration in der Frischpflanze bedeutet. Wählt man in (12) die Werte $C = 50$ und $k_2 = 0.5$, so zeigt Tabelle IV die brauchbare Annäherung an die Messwerte.

TABELLE IV

Vergleich der experimentellen und theoretischen Werte der prozentuellen Längenänderung von Haferkeimlingen in Abhängigkeit von der Prozentkonzentration c_2/n des Flieder-Extraktes

Flieder-Extrakt Konzentration c_2	0	10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}	10^0	$5 \cdot 10^0$
Experim. Mittelwerte vergl. Tab. V bei LINSER (p. 389)	—	— 2.2	— 3.9	— 7.8	— 13.4	— 36.9
Theoretische Werte nach Formel (12)	0	— 0.8	— 2.5	— 7.3	— 20.0	— 33.4

Die im Vergleich zur Eosin-Funktion niedrige C -Konstante bedeutet wohl, dass die mit Hemmwirkung anlagerungsfähigen Stellen für die Flieder-Extrakt-Moleküle kleiner sind und auch wegen des kleineren k_2 Wertes die Anlagerungswahrscheinlichkeit wesentlich unter der des Eosin-Moleküls liegt.

IV. MISCHKURVEN

Verabreicht man einer Pflanze gleichzeitig Wuchs- und Hemmstoffe, die sich in einem definierten Konzentrationsverhältnis befinden, so treten nach unserer Modellvorstellung nunmehr konkurrierende Anlagerungen auf, die dadurch charakterisiert sind, dass sich einerseits die Hemmstoffmoleküle an Stellen oder Lücken anlagern, welche ansonsten die Möglichkeit der Anlagerung für Wuchsstoffmoleküle bieten, dass andererseits aber auch Wuchsstoffmoleküle die Anlagerungsstellen von Hemmstoffmolekülen besetzen.

Als erste Voraussetzung für unsere Überlegungen machen wir die Annahme, dass die Besetzung eines "Wuchsstoffplatzes" — gleichgiltig ob dies eine Lücke oder eine Hemmstelle ist — durch ein Hemmstoffmolekül keinerlei Wirkung hervorruft und

umgekehrt die Anlagerung von Wuchsstoffmolekülen auf einem "Hemmstoffplatz" ebenfalls unwirksam ist.

Dies bedeutet, dass durch die Mischung sowohl die Wuchsstoff- als auch die Hemmstoffwirkung herabgesetzt wird oder, was gleichbedeutend ist, die Trefferwahrscheinlichkeiten sich verkleinern. Die Abnahme der Trefferwahrscheinlichkeit des einen Partners ist abhängig von der Konzentration des anderen Partners. Steigert sich etwa die wirksame Konzentration des einen Faktors von c auf $c + dc$, so nimmt die Trefferwahrscheinlichkeit des anderen von $k\bar{c}$ auf $k\bar{c} - d(k\bar{c})$ ab. Die Wahrscheinlichkeit der Abnahme der Trefferwahrscheinlichkeit ist somit proportional dc und wir können anschreiben, dass

$$-\frac{d(k\bar{c})}{k\bar{c}} = l dc$$

oder

$$k\bar{c} = k_0 c_0 e^{-lc} \quad (13)$$

wobei $k_0 c_0$ die Trefferwahrscheinlichkeit bedeutet, wenn der störende Partner nicht vorhanden ist. Wenden wir diese Überlegungen auf das vorgegebene Problem an, so müssen wir die Funktion der Mischkurve wegen (7) (11) (13) folgendermassen anschreiben

$$z = A \left(1 - e^{-k_1 c_1} e^{-l_2 \sqrt{c_2}} \right) - B \left(1 - e^{-k'_1 c_1} e^{-l'_2 \sqrt{c_2}} \right) - C \left(1 - e^{-k_2 \sqrt{c_2}} e^{-l_1 c_1} \right) \quad (14)$$

Bei der Aufstellung dieser Formel ist nicht berücksichtigt, dass sowohl in der Paste wie auch im Pflanzeninneren Reaktionen zwischen den Partnern ablaufen können, die das rein statistische Bild verfälschen. Da solche Reaktionen — wenn auch im geringen Umfange — zu erwarten sind, so kann man nicht erhoffen, dass die rein statistische Betrachtung, die zur Funktion (14) geführt hat, für jede beliebige Konzentrationsverhältnis eine gleich gute Übereinstimmung mit den Messdaten zeigt. Immerhin kann man bei dem im folgenden angeführten Beispiel erkennen, dass die Übereinstimmung lediglich bei den extremen Hemmstoffkonzentrationen nicht ganz befriedigend ist.

Mischungsreihe von I-3-E und Eosin

In der Funktion (14) müssen die Parameter A , B , C , und k_1 , k'_1 , k_2 unverändert bleiben, da die ersteren von der Pflanzenstruktur abhängen, die letzteren erst durch die beigefügte e -Potenz eine Veränderung erfahren. Wählt man für l_2 , l'_2 , l_1 die Näherungswerte 10, 100, 0.4, so lautet für diese Mischungsreihe die Funktion

$$z = 50 \left(1 - e^{-1.50 c_1} e^{-10 \sqrt{c_2}} \right) - 3500 \left(1 - e^{-0.006 c_1} e^{-100 \sqrt{c_2}} \right) - 85 \left(1 - e^{-1.8 \sqrt{c_2}} e^{-0.4 c_1} \right) \quad (14')$$

Für die Eosin-Konzentrationen $c = 10^{-4}$, 10^{-3} , 10^{-2} , 10^{-1} , 10^0 (%) liefern die Tabellen V den Vergleich zwischen den experimentellen Daten und den errechneten Werten. In der Fig. 1 sind für die Eosin-Konzentrationen 10^{-3} bis 10^{-1} die Kurvenverläufe wiedergegeben. Aus den Tabellenwerten kann man ersehen, dass für mittlere Eosin-Konzentrationen die Funktion (14') eine brauchbare Annäherung darstellt. Nur bei den extremen Konzentrationen 10^{-4} und 10^0 treten Abweichungen auf, welche die bei biologischen Messungen üblichen Fehlergrenzen überschreiten. Die nicht einzu- sehende Tatsache aber, dass die experimentellen Werte der Mischungsreihe für die Eosin-

Konzentration $c_2 = 10^{-4}$ teilweise oberhalb der reinen I-3-E Werte liegen, zeigt, dass die biologischen Messungen notwendigerweise mit ziemlich weiten Fehlergrenzen behaftet sind. Gleiches gilt auch bei der Mischungsreihe für die Eosin-Konzentration $c_2 = 10^0$, bei der die Messwerte unterhalb der reinen Eosin-Werte liegen. Ferner kann man erkennen, dass vielfach an jenen Stellen die experimentellen Werte eine grössere Abweichung vom Kurvenverlauf zeigen, an denen die Kurve steil ansteigt. Dies ist auch einzusehen, da bereits eine geringe Schwankung in der verabreichten Konzentration beträchtliche Abweichungen hervorrufen kann.

TABELLE V

Vergleich der experimentellen und theoretischen Werte der prozentuellen Längenänderung von Haferkeimlingen in Abhängigkeit von der Konzentrationsmischung der Indol-3-Essigsäure und des Eosins

I-3-E-Konzentration c_1	10^{-4}	10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}	10^0
Experim. Mittelwerte für Eosinkonzentration $c_2 = 10^{-4}$, vergl. Tab. I bei LINSER (p. 386)	— 6.8	+ 12.5	+ 43.5	+ 54.2	+ 32.3
Theoretische Werte nach Formel (14')	— 13.3	— 8.7	+ 23.3	+ 35.8	+ 34.3
Eosinkonzentration $c_2 = 10^{-3}$	— 43.5	— 19.6	— 1.5	+ 12.6	+ 18.9
Theoretische Werte	— 36.4	— 32.1	— 3.7	+ 14.0	+ 21.0
Eosinkonzentration $c_2 = 10^{-2}$	— 66.0	— 70.0	— 47.5	— 30.6	+ 2.6
Theoretische Werte	— 70.7	— 68.3	— 49.3	— 20.2	— 9.5
Eosinkonzentration $c_2 = 10^{-1}$	— 85.6	— 85.1	— 76.6	— 68.8	— 29.6
Theoretische Werte	— 84.7	— 84.4	— 81.6	— 61.0	— 33.2
Eosinkonzentration $c_2 = 10^0$	— 94.7	— 93.0	— 87.0	— 84.8	— 68.5
Theoretische Werte	— 85.0	— 85.0	— 85.0	— 85.0	— 84.6

Die Bedeutung der Konstanten l_2, l'_2, l_1 ist darin zu sehen, dass die Eosin-Moleküle, bzw. ihre Derivate weitgehend die Hemmstellen der I-3-E besetzen ($l'_2 = 100!$) und dadurch den Wuchsstoff verhindern, eine negative Wirkung zu entwickeln. Ausserdem ist die Wahrscheinlichkeit, dass der Hemmstoff in eine Lücke eindringt, und damit gleichsam die I-3-E Konzentration senkt, wesentlich grösser, als die Behinderung des Hemmstoffes durch den Wuchsstoff.

Die weitere Brauchbarkeit der hier entwickelten Modellvorstellung wird sich erweisen, wenn auch die in der Arbeit von LINSER experimentell untersuchten Mischungs-

reihen zwischen Sprossenkohl-Extrakt und Eosin, bzw. I-3-E und Flieder-Extrakt bzw. Sprossenkohl-Extrakt und Flieder-Extrakt der mathematischen Auswertung unterzogen werden, was in einer späteren Arbeit erfolgen soll.

ZUSAMMENFASSUNG

Es wird gezeigt, dass die aus einem treffertheoretischen Modell abgeleiteten Konzentrations-/Wirkungskurven von Wuchs- und Hemmstoffen in gute Übereinstimmung mit den experimentellen Ergebnissen gebracht werden können und dass auch die wesentlichen Grundzüge der Wirkungsweise von Wuchs- und Hemmstoff-Mischungen durch diesen Ansatz erfasst werden können. Die weitere experimentelle und theoretische Arbeit wird erweisen, ob das hier entworfene Modellbild eine allgemeine Anwendung finden kann.

SUMMARY

It is shown that the concentration-activity curves of growth activators and inhibitors, as deduced from a target theory model, can be brought to agree satisfactorily with the experimental results. The essential principles of the action of mixtures of growth activators and inhibitors can also be realised by this model.

More experimental and theoretical work will be necessary to show whether the model constructed in this paper has a general applicability.

RÉSUMÉ

Nous avons montré que l'on peut faire concorder les courbes concentration/activité déduite d'un modèle basé sur la théorie de la probabilité de choc de substances de croissance avec les résultats expérimentaux. L'on peut également représenter par cette méthode les principes essentiels du mode d'action de mélanges d'activateurs et d'inhibiteurs de croissance.

Des travaux expérimentaux et théoriques ultérieurs devront montrer si le modèle établi ici pourra être d'une application générale.

LITERATUR

- ¹ H. LINSE, *Biochim. Biophys. Acta*, 6 (1951) 384.
- ² H. FRIEDRICH-FREKSA, B. RAJEWSKY UND M. SCHÖN, *Zwischenmolekulare Kräfte*, Karlsruhe, 1949.
- ³ E. A. MITSCHERLICH, Die Ertragsgesetze, *Vortr. u. Schr. d. dtsh. Akad. d. Wissensch. Berlin*, 31 (1948).
- ⁴ H. LINSE UND K. KÄINDL, Versuch einer biophysikalischen Deutung des Mitscherlichschen Ertragsgesetzes, *Biologia generalis*, noch nicht erschienen.
- ⁵ H. LINSE, Beobachtungen zur Jahresperiodik der Wachstumskorrelationen bei Keimlingen von *Avena sativa*, *Phyton*, 2 (1950) 92.

Eingegangen den 24. Juni 1950