MITTEILUNGEN DER POLLICHIA	III. Reihe 18. Band	132. Vereinsjahr 1971	Pollichia Museum Bad Dürkheim	Seite 196 bis 208

MARTIN BOPP

Pflanzenhormone in Theorie und Anwendung*)

Täglich hören wir von Hormonen. Wachstums- und Geschlechtshormone beeinflussen nicht nur unser Aussehen und unsere Gesundheit, sondern auch unser persönliches und soziales Verhalten, das Verhältnis zu unseren Mitmenschen und das unserer Mitmenschen zu uns. Häutungs- und Verpuppungshormone sind notwendig, damit die Entwicklung von Insekten in geregelter Weise abläuft. Die Liste der tierischen Hormone ist unendlich lang. Es handelt sich um sehr verschiedene Stoffgruppen: Steroide, eiweißartige Substanzen und Stoffe, die von Aminosäuren abgeleitet sind. Ihnen gemeinsam sind folgende Charakteristika: Sie werden in Drüsen oder in anderen speziellen Geweben des Körpers gebildet, gelangen in die Blutbahn und von dort an den Ort ihrer Wirkung. Ihre Funktion besteht darin, Stoffwechsel- und Differenzierungsprozesse zu regulieren. Sie kommen immer in geringen Spuren in den Organismen vor. Nur gelegentlich werden sie in einem Organ angereichert.

Diese Definition für Hormone läßt sich auch auf bestimmte Stoffgruppen bei Pflanzen anwenden, die man deshalb als Phytohormone zusammenfaßt. Sie treten überall im Pflanzenreich auf. Ihre chemische Struktur ist mehr oder weniger gut bekannt. Über ihren Wirkungsmechanismus weiß man aber meist fast nichts. Während die höheren Pflanzen im Hinblick auf die Hormone eine einheitliche Gruppe bilden, finden wir bei den Pilzen abweichende Verhältnisse. Insbesondere kommen hier bestimmte Stoffe vor, die die Ausbildung von Fortpflanzungsorganen beeinflussen und die man als Gamone (Geschlechtshormone) bezeichnet. Besonders sorgfältig hat man solche Gamone bei einem kleinen im Wasser lebenden Pilz, Achlya untersucht. Bei ihm findet ein erstaunliches Wechselspiel von Geschlechtshormonen statt: (Abb. 1) Pilzfäden eines männlichen Pilzgeflechts nähern sich dem des weiblichen. Dabei wird ein Gamon A erzeugt, das eine Änderung des Wachstumsmodus im männlichen Mycel hervorruft. Gleichzeitig mit der Wachstumsänderung entsteht dort das Gamon B, das nun seinerseits auf das weibliche Mycel wirkt, dort eine Anschwellung erzeugt und gleichzeitig die Produktion eines Gamons C auslöst.

Dieses wiederum brauchen die männlichen Fäden (Hyphen), um ihre Entwicklung fortzusetzen und schließlich zu den männlichen Geschlechtsorganen zu werden. Dabei produzieren sie ein weiteres Gamon D, das für die endgültige Ausdifferenzierung der weiblichen Organe notwendig ist. Dies ist zweifellos ein überraschendes Wechselspiel von Ursache und Wirkung,

*) Vortrag auf der Herbsttagung der Pollichia in Bad Dürkheim am 10. 10. 1971.

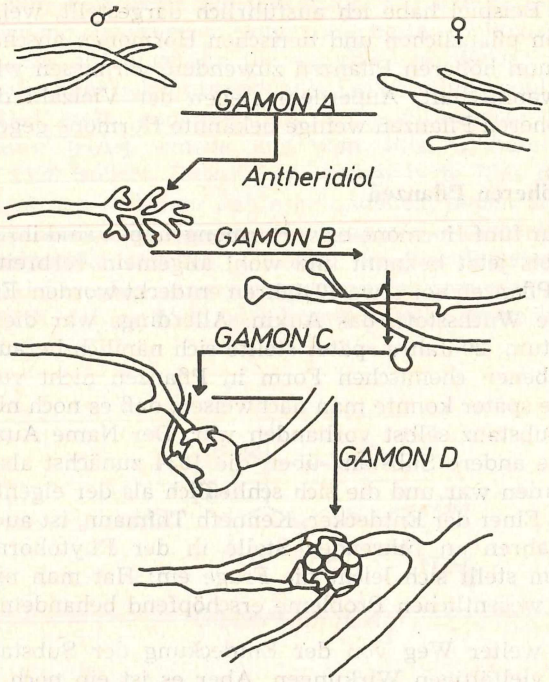
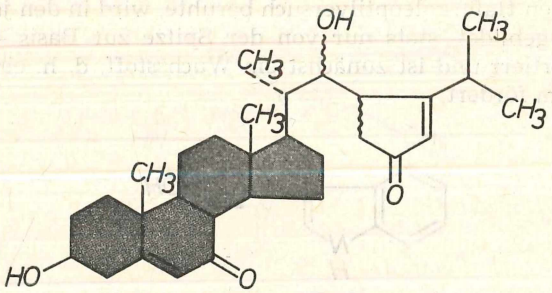


Abb. 1 Das Zusammenspiel der Gamone A—D bei der sexuellen Fortpflanzung des Pilzes Achlya (nach Butterfaß, verändert).

von Reiz und Reaktion, das man noch in einer wichtigen Richtung ergänzen kann: Vor kurzem ist es gelungen, das Gamon A, das am Anfang des Regulationsmechanismus steht, chemisch aufzuklären. Diese Substanz „Antheridiol" hat ein Steroidgerüst, das interessanterweise — mit anderer Substitution natürlich — auch bei Geschlechts- und ähnlichen Hormonen im Tierreich vorkommt, z. B. bei den Keimdrüsenhormonen. Tiere und Pflanzen bedienen sich also bei der Steuerung der geschlechtlichen Differenzierung verwandter chemischer Verbindungen. Das ist zunächst überraschend aber doch eigentlich nur ein erneutes Beispiel dafür, wie einmal in der Evolution gemachte Erfindungen immer wieder verwendet werden.



Antheridiol

Dieses erste Beispiel habe ich ausführlich dargestellt, weil es die Vergleichbarkeit von pflanzlichen und tierischen Hormonen anschaulich belegt. Wenn wir uns nun höheren Pflanzen zuwenden, vermissen wir eine solche chemische Verwandtschaft. Außerdem stehen der Vielzahl der tierischen Hormone bei höheren Pflanzen wenige bekannte Hormone gegenüber.

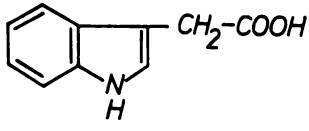
Hormone bei höheren Pflanzen

Insgesamt nur fünf Hormone bzw. Hormongruppen sind ihrer chemischen Struktur nach bis jetzt bekannt und wohl allgemein verbreitet. Das erste Hormon ist bei Pflanzen vor etwa 40 Jahren entdeckt worden. Es war der seit langem gesuchte Wuchsstoff, das Auxin. Allerdings war diese erste Entdeckung ein Irrtum: 20 Jahre später stellte sich nämlich heraus, daß Auxin in der beschriebenen chemischen Form in Pflanzen nicht vorkommt und weitere 10 Jahre später konnte man nachweisen, daß es noch nicht einmal in der isolierten Substanz selbst vorhanden war. Der Name Auxin wechselte deshalb auf eine andere Substanz über, die 1934 zunächst als Heteroauxin beschrieben worden war und die sich schließlich als der eigentliche Wuchsstoff entpuppte. Einer der Entdecker, Kenneth Thimann, ist auch heute noch nach fast 40 Jahren an führender Stelle in der Phytohormonforschung tätig, und darum stellt sich leicht die Frage ein: Hat man nicht in dieser langen Zeit die wesentlichen Probleme erschöpfend behandeln können?

Es war ein weiter Weg von der Entdeckung der Substanzen bis zur Kenntnis ihrer vielfältigen Wirkungen. Aber es ist ein noch viel weiterer Weg bis zur Kenntnis ihres Wirkungsmechanismus: und auf diesem Wege befindet man sich noch immer. Es ist schwer zu sagen, wie weit das Ziel noch entfernt ist. Erreicht wird es sicher nicht, bevor man nicht in die molekularen Bereiche vorgedrungen ist. Damit ist eine von den wichtigen Aufgaben der molekularen Biologie aufgezeigt, die man gerne bei der Definition von molekularer Biologie vernachlässigt.

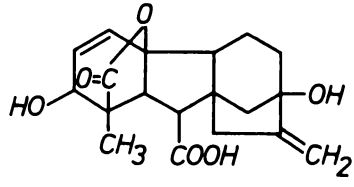
Die fünf Hormone sollen jetzt einzeln besprochen werden:

1. Auxine Auxine sind stofflich keine einheitliche Gruppe. Neben der in Pflanzen vorkommenden ß-Indolylessigsäure (IES) und einigen damit nahe verwandten Substanzen, gibt es mehrere synthetische Stoffe, die sich in der Pflanze genau so verhalten und im allgemeinen auch die selbe Wirkung ausüben, ohne jedoch chemisch verwandt zu sein. Die IES, deren Entdeckung auf dem bekannten Haferkoleoptilversuch beruhte, wird in den jüngsten Teilen der Pflanze gebildet, stets nur von der Spitze zur Basis — das heißt polar — transportiert und ist zunächst ein Wuchsstoff, d. h. eine Substanz, die das Wachstum fördert.



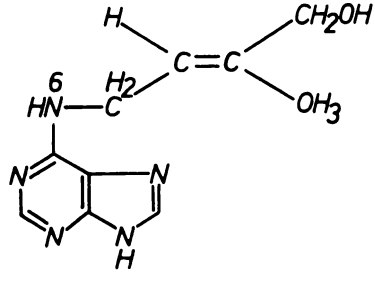
Auxin (IES)

2. Gibberellin Von dieser Substanzgruppe hat man bis jetzt nicht weniger als 36 verschiedene aus Pflanzen isoliert. Sie besitzen alle das gleiche Grundgerüst. Da dieses auf ungefähr 100 verschiedene Weisen substituiert sein könnte, wird die Zahl bekanntwerdender Gibberelline wohl noch um etliche zunehmen. Das erste und meistens auch wirksamste Gibberellin, die Gibberellinsäure (GA_3), wurde aus dem Pilz Gibberella fujikuroi in Japan schon 1928 isoliert. Dieser Pilz erzeugt beim Reis Riesenwuchs. Die übrigen, erst in den sechziger Jahre gefundenen, haben alle ähnliche aber häufig weniger starke Wirkungen. Wir können die Gibberelline zwar ebenfalls als Wuchsstoffe ansehen, die auch in den jüngsten Teilen grüner Pflanzen gebildet werden, aber sie unterscheiden sich vom Auxin besonders deutlich dadurch, daß sie nicht oder höchstens sehr schwach polar transportiert werden!



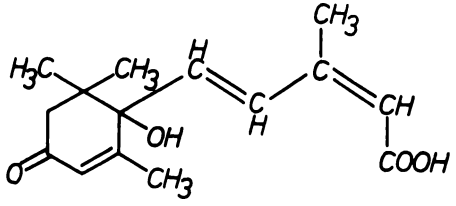
Gibberellin (GA_3)

3. Cytokinine Der erste Vertreter dieser Gruppe wurde 1955 aus DNS von Fischsperma isoliert. Diese Substanz regte in pflanzlichen Gewebekulturen Zellteilungen an. Für längere Zeit blieb dieses „Kinetin" der einzige Vertreter der Gruppe und man konnte deshalb zunächst nicht von einem natürlichen Hormon sprechen. Erst etwa 10 Jahre später fand man in Maiskörnern das Zeatin als natürliches Cytokinin. Dieses und ähnliche Substanzen haben ein gemeinsames Adeningrundgerüst. Sie unterscheiden sich nur in Form und Länge einer Seitenkette: und dementsprechend ist auch ihre Wirkung verschieden stark. Cytokinine entstehen sehr wahrscheinlich in den Wurzelspitzen und verbreiten sich von da aus in der ganzen Pflanze. Außerdem werden sie wohl in Samen produziert. Sie sind als Hormone in allererster Linie für die Zellteilung verantwortlich.



Cytokinin: Zeatin

4. Abscisinsäure Dieses Hormon unterscheidet sich von den vorhergehenden drastisch. Man kann es als negatives oder antagonistisches Hormon ansehen, weil es nämlich gerade diejenigen Prozesse hemmt, die die drei anderen fördern. Das geht auch aus seiner Entdeckungsgeschichte hervor. Schon seit längerer Zeit kennt man Stoffe, die den Blattfall fördern, als Hemmstoffe das Wachstum reduzieren und schließlich das Austreiben von Knospen an Bäumen verhindern. Man hat sie wegen dieser Eigenschaft Dormin genannt. 1965 gelang es, einen Stoff zu identifizieren, der für alle diese Reaktionen verantwortlich ist. Er zeigte sich mit dem Vitamin A verwandt und wurde in ziemlich kurzer Zeit fast überall gefunden. Er erhielt den Namen Abscisinsäure, weil er u. a. die Blattabtrennung (Abscission) fördert. Mit dem Samenruhe und Knospenschlaf erzeugenden Dormin war er identisch.



Abscisinsäure

5. Äthylen Auch das Äthylengas wird heute allgemein als ein Hormon angesehen, obwohl der Hormoncharakter eines Gases nicht leicht zu verstehen ist. Schon vor etwa 40 Jahren hat man das Gas dazu verwendet, Ananas-Pflanzen früher zum Blühen und Fruchttragen zu bringen. In der selben Eigenschaft wird es auch heute noch in Form bestimmter Chemikalien bei Bromelien angewendet. Von allgemeinem physiologischen Interesse wurde dieser Befund aber erst, als man überall dort, wo Äthylen eine Wirkung hat, auch Spuren von Äthylenproduktion in den Pflanzen nachweisen konnte, so wie es reifende Äpfel in größerer Menge tun. Mit entsprechend genauen Nachweismethoden u. a. mit der Gaschromatographie, kann man sogar zeigen, daß z. B. aus Blattgelenken Äthylen ausströmt. Zwischen IES und Äthylen bestehen enge Wechselbeziehungen: IES steigert im allgemeinen die Äthylenproduktion, während Äthylen die IES-Synthese hemmt.

Dies also sind die Hormone der grünen Pflanzen, chemisch besitzen sie keine Verwandtschaft untereinander. Durchweg handelt es sich um kleine Moleküle, verglichen mit Eiweiß oder Nukleinsäuren. In der Pflanze werden sie meist erst in Verbindung mit anderen Substanzen (z. B. Zucker) wirksam. Sie sind also Regulatoren, von denen man ihrer geringen Zahl und ihres Molekülbaus wegen keine große Spezifität erwarten kann. Als Hormone sind sie jedoch schon dadurch gekennzeichnet, daß sie in geringsten Mengen wirken. Eine optimale Wirkung mit Auxin erhält man bei ungefähr 10^{-6} g/l, aber es ist noch wirksam in einer Konzentration von etwa 10^{-9} g/l, d. h. daß ein Gramm der Substanz in 10 Millionen Hektoliter gelöst ist. Von der Verdünnung kann man sich ein Bild machen, wenn man sich vorstellt, daß dies etwa 0,2 mg im Großen Faß des Heidelberger Schlosses bedeutet.

Auf der anderen Seite sind das aber in 1 cm^3 Lösung immer noch rund 100 Millionen Moleküle oder grob gerechnet, pro Zelle etwa 100. Wir haben allerdings keine richtige Vorstellung davon, wieviele Moleküle gebraucht werden, um in einer einzigen Zelle eine Reaktion hervorzurufen, und wir wissen auch nicht genau, wieviele Moleküle normalerweise in einer Zelle vorliegen. Aus der Menge, die man extrahieren kann, läßt sich jedoch auf eine Zahl von etwa 10 000 bis 100 000 schließen.

Was bewirken die einzelnen Hormone?

Betrachtet man die Wirkungsweise der einzelnen Hormone, so hat man meistens die Vorgänge im Auge, die durch die von außen applizierten Wirkstoffe zustande kommen. Diese äußern sich dann z. B. in einem einseitigen Wachstum, im Austreiben von Achseltrieben, in der übermäßigen Verlängerung einer Sproßachse usw. Dabei vergißt man nur zu leicht, daß die Pflanzen auch ohne diese Applikation schon wachsen, sich verzweigen, blühen, Früchte tragen und ihre Blätter verlieren. Die dafür notwendigen Hormone müssen sie also in ausreichendem Maße selbst besitzen. Um die wichtigsten Haupteffekte herauszukristallisieren, kann man aber zunächst von dieser Komplikation absehen. Wir kommen dann zu folgenden Resultaten:

1. Auxin Es fördert das Wachstum der Pflanzen. Es ist für die Krümmung zum Licht hin und von der Erdschwere weg verantwortlich, weil es das Wachstum auf einer Seite stimuliert. Unter seinem Einfluß entstehen Seiten- und Adventivwurzeln. Das Austreiben von Seitenknospen wird gehemmt. Samenlose Früchte können mit Auxinbehandlung heranwachsen und in den Blattfall im Herbst greift es regulierend ein.

2. Gibberellin Gibberellin fördert ebenfalls das Wachstum, manchesmal viel deutlicher noch als Auxin. Zwergerbsen und Zwergmais erreichen in Abhängigkeit von der angewendeten Konzentration die Größe normaler Pflanzen. Aber Gibberellin hat keinen Einfluß auf die Krümmung. Viele Rosettenpflanzen werden durch Gibberellin zur Blüte gebracht. Es verhindert die Wurzelbildung an Stecklingen und ist notwendig, um in Getreidekörnern den Stärkeerbau in Gang zu setzen. Damit greift es fördernd in die Samenkeimung ein.

3. Cytokinine Cytokinine sind nicht nur notwendig, damit Zellen sich teilen können, sie verhindern auch in sehr charakteristischer Weise das Altern der Blätter und den Abtransport von Abbauprodukten. Sie sind aktiv an der Samenkeimung beteiligt und veranlassen Seitenknospen ungehemmt auszuwachsen. In Gewebekulturen und bei Moosen induziert Kinetin die Bildung von Sprossen, die durch IES gehemmt werden.

4. Abscisinsäure Abscisinsäure, die antagonistisch zu allen drei Hormonen wirken kann, bedingt die Winterruhe schlafender Augen an Bäumen, fördert bei manchen Pflanzen die Bildung von Adventivwurzeln und den Blattfall im Herbst. Streckungs- und Teilungswachstum wird durch Abscisinsäure gehemmt, ebenso der Abbau von Stärke in Getreidesamen, dies insbesondere als Gegenwirkung gegen Gibberellin.

5. Äthylen Äthylen schließlich kann unter bestimmten Bedingungen die Samenkeimung fördern. Es regt die Fruchtreife an, läßt Blätter abfallen,

hemmt das Wachstum und verändert wie alle vorher genannten Hormone das Enzymmuster in Zellen.

Eine kurze Zusammenfassung dieser vielfältigen Wirkungsweisen ist in der Tabelle 1 gegeben. Wenn man diese verschiedenen und unterschiedlichen Wirkungen sieht, so stellt sich schnell die Frage, wie man das alles unter einen Hut bringen soll. Kein einziges Hormon ist für **einen** klar umrissenen **einzigen Effekt** verantwortlich und mehr noch, an jeder der aufgezählten Reaktionen sind meistens zwei oder mehr Hormone beteiligt.

Tabelle 1

Wirkung der verschiedenen Phytohormone.

Die Tabelle gibt uns einen allgemeinen Überblick und gilt, wie im Text näher ausgeführt, nicht für alle Objekte und nicht unter allen Bedingungen.

	IES	Gibberellin	Cytokinin	ABS	Äthylen
Keimung	0	+	+	—	+
Zellstreckung	+	+	(—)	—	—
Zellteilung	+	+	+ +	—	—
Blütenbildung (LTP)	(+)	+ +	(+)	—	+
Seneszenz	—	—	—	+	+
Blatt- und Fruchtfall	—	—	—	+	+
Knospenruhe (Winter)	0	—	—	+	?
Apikal Dominanz	+	+	—	—	?

? = nicht sicher bekannt
( ) = geringe Wirkung
0 = keine Wirkung
\+ = Förderung
— = Hemmung
(nach Heß, verändert).

Zusammenspielen der Phytohormone

Das Zusammenpiel mehrerer Hormone soll am Beispiel des Blattfalls noch etwas genauer demonstriert werden:

In der Zeit, in der in den Blättern Alterungsvorgänge ablaufen und alle die Stoffe, die Stickstoff enthalten, abtransportiert werden, bildet sich an der Basis ein Trennungsgewebe. Ein Windstoß genügt dann, um den Blattstiel vom Baum zu trennen. Das Blatt fällt ab. Die Bildung dieses Trennungsgewebes wird im jungen Blatt durch Auxin gehemmt, das so lange aus dem Blatt auswandert, so lange es grün und aktiv ist. Eine abgeschnittene Blattspreite kann man nämlich durch Auxinpaste, die auf den spreitenlosen Blattstiel aufgestrichen wird, ersetzen. Zusammen mit den Abbauprodukten kommt aus dem Blatt aber auch Abscisinsäure und diese fördert den Blattfall. Daß auch Äthylen den Blattfall verursacht, kann man sehr einfach dadurch zeigen, daß man Äpfel mit einer geeigneten Pflanze unter eine Glasglocke bringt. Diese wirft dann ihre Blätter ab. Wenn nun gerade im Trennungsgewebe eine gesteigerte Äthylenproduktion nachgewiesen wurde, kann es sich hier wohl kaum um einen zufälligen Zusammenhang handeln. Cytokinine schließlich verhindern das Altern der Blätter, wenn man sie auf diese

aufsprüht. Die Blätter bleiben grün, es werden keine Abbauprodukte gebildet und sie fallen infolgedessen nicht ab. Einen gleichartigen, wenn auch schwächeren Effekt kann man schließlich durch Gibberellin erzeugen.

Dieser einfache Prozeß kann also durch alle fünf Hormone reguliert werden, und es sieht so aus, als ob natürlicherweise auch ein kompliziertes Zusammenspiel — wenn nicht aller fünf, so doch mehrerer — Hormone notwendig sei. Dieses Zusammenspiel hemmender und fördernder Faktoren wird außerdem noch durch Außenfaktoren beeinflußt. Nur einer davon soll hier genannt werden: Wenn die meisten Bäume schon kahl sind, tragen die Äste in unmittelbarer Nachbarschaft von Straßenlaternen noch immer grünes Laub. Der Blattfall wird nämlich durch die Tageslänge reguliert und die dauernd brennenden Straßenlaternen reichen aus, diese Regulation auszuschalten. Erst ein anderer kräftiger Einfluß erinnert die Bäume dann daran, ihre Blätter abzuwerfen: nämlich die Kälte.

Das selbe Zusammenspiel, das wahrscheinlich in jedem Falle außerordentlich sinnvoll ist, läßt sich auch für viele andere Prozesse z. B. das Längenwachstum, die Keimung von Samen, die Apikale Dominanz und die Bildung von Blüten, erkennen, ohne daß wir es bis jetzt im einzelnen verstehen können. Die Wechselwirkung findet entweder in der Form statt, daß die verschiedenen Hormone gleichzeitig in den selben Prozeß eingreifen oder (z. B. bei der Samenkeimung), daß ein Hormon nach dem anderen aktiv wird. In beiden Fällen können wir als wichtiges Resultat festhalten, daß bei den höheren Pflanzen niemals die Wirkung eines Hormons losgelöst von allen anderen vorliegt. Das hat wichtige Konsequenzen, wenn man solche Hormone von außen appliziert. In den meisten Fällen verwendet man sehr viel höhere Mengen, als sie in den Pflanzen je vorkommen können, nämlich Konzentrationen von 10^{-5} oder 10^{-6} Mol. Das ist also bis zu einer Million mal mehr als die gerade noch wirksamen Konzentrationen. Die Folge einer solchen Behandlung ist aber dann nicht nur die Wirkung dieser Substanz selbst, sondern die Verschiebung des Wechselspiels zwichen den natürlichen Hormonen. Und das, was wir als Resultat der Behandlung feststellen, ist die Folge der veränderten Verhältnisse der einzelnen Hormone zueinander. Es wird also bei einer Anwendung eines Hormons immer darauf ankommen, in welcher Weise wir das natürliche Hormongleichgewicht verschieben. Ich erwähnte schon, daß man Bromelien mit Äthylen zum Blühen bringen kann. Viele andere Pflanzen reagieren aber auf Äthylenbehandlung nicht mit Blütenbildung.

Diese blühen dann häufig, wenn man sie mit Gibberellin behandelt, was wiederum bei Bromelien unwirksam ist. Insbesondere bei Langtagspflanzen, die normalerweise um zu blühen, eine bestimmte Mindesttageslänge benötigen, löst Gibberellin auch bei kürzerer Tagesdauer die Blütenbildung aus. Bei Karotten und vielen Zierpflanzen wie Cyclamen, Dahlien, Chrysanthemen, Poinsettien und anderen funktioniert dieser Mechanismus ausgezeichnet. Trotzdem kann das Gibberellin nicht als genereller Auslöser für die Blütenbildung oder gar als „Blühhormon" angesehen werden, denn manche Pflanzen reagieren gerade auf die entgegengesetzte Weise, Fuchsien z. B. werden durch Gibberellin an der Blütenbildung gehindert.

Das sollte uns aber jetzt nicht mehr wundern, denn wenn wir in den Pflanzen ein unterschiedliches „Hormongefüge" annehmen, so ist klar, daß durch Hinzufügen eines Stoffes dieses Gefüge sowohl nach der positiven als auch nach der negativen Seite hin verschoben werden kann. Dazu muß man wissen, daß die meisten Hormone (das ist insbesondere für Auxin und Kinetinapplikation bewiesen) sogenannte Optimumskurven ergeben. D. d. die Erhöhung der Konzentration des Wuchsstoffes führt nicht fortlaufend zu einer stärkeren Wirkung bis schließlich eine Sättigung erreicht wird, sondern von einer bestimmten Konzentration an sinkt die Wirkung wieder ab und kann sich schließlich sogar in ihr Gegenteil verwandeln. Eine Wachstumsförderung kann so mit steigender Wirkstoffkonzentration zu einer Wachstumshemmung werden. (Die Diskussion darüber, wie solche Optimumskurven zu erklären sind, ist noch nicht abgeschlossen.)

Auf Grund dieser Reaktionsweise kann man durch künstliche Wuchsstoffe, die in geringer Konzentration das Wachstum fördern, dieses in hohen Konzentrationen so nachhaltig stören, daß diese Substanzen als Herbizide, d. h. zur Vernichtung von Pflanzen, Verwendung finden können. Eines der ersten Herbizide, das 2,4 D, ein hochwirksamer künstlicher Wuchsstoff arbeitet ganz auf dieser Basis, Es wurde schon bald nach dem zweiten Weltkrieg als U 46 verkauft. Noch vor kurzem hat man es neben anderen mehr unspezifischen Giften zu einer „physiologischen" Entlaubung der Bäume in den Urwäldern Vietnams verwendet. Das Resultat der Behandlung war jedoch schließlich so unphysiologisch, denn man erzeugte nicht nur einen einmaligen Blattfall, sondern vernichtete große Teile der Mangrovenwälder im Mekongdelta völlig.

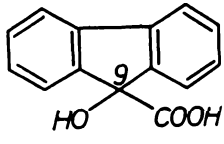
Es wäre an dieser Stelle interessant, einige Gedanken darüber anzustellen, ob die als Herbizide verwendeten Pflanzenhormone einen negativen Einfluß auf unsere Umwelt haben können. Da ich mich aber im wesentlichen auf die natürlichen Hormone beschränken will, können wir für diese die Frage verneinen. Für jedes von der Industrie hergestelltes Herbizid indessen, ob als Wuchsstoff wirksam oder nicht, ist diese Frage stets aufs Neue zu prüfen. Da die Industrie damit beschäftigt ist, immer neue und immer mehr spezifische aber unnatürliche Herbizide herzustellen, kommt dieser Prüfung eine enorme Bedeutung zu.

Für die natürlichen Hormone können wir eine Umweltschädigung deshalb verneinen, weil sie sehr schnell von den Pflanzen umgesetzt werden. Wenn man z. B. Gibberellin in hoher Konzentration auf Erbsenpflanzen aufträgt, so kann man nur für kurze Zeit nach dem Auftrag die ganze Menge aus den Pflanzen zurückgewinnen, schon nach 24 Stunden aber findet man nur noch 2 bis 3 % aktives Gibberellin wieder. Das übrige ist in inaktive Formen umgewandelt. Ähnliches gilt für Auxin, das als radioaktive Substanz den Pflanzen zugegeben, schon nach 14 Stunden seine Radioaktivität auf andere Substanzen abgegeben hat, während von dem Auxin selbst nichts mehr vorhanden ist. Die natürlichen Hormone werden von Pflanzen also schnell umgewandelt oder abgebaut, so daß es zu keiner Anreicherung in der Natur kommt. Außerdem haben die natürlichen Hormone: Auxine, Gibberelline, Cytokinine und Abscisin bei Tieren und Mikroorganismen im allgemeinen keinen Effekt.

Künstliche hormonartige Substanzen

Neben den natürlichen Hormonen werden in wissenschaftlichen und praktischen Arbeiten häufig Substanzen verwendet, die diesen entgegenwirken: Verzwergungssubstanzen, Antiauxine und Morphaktine gehören in diese Gruppe. Sie können die natürliche Wirkung der Hormone auf verschiedene Weise beeinflussen: Die Verzwergungssubstanzen blockieren die Synthese der Gibberelline in der Pflanze selbst. Eine Folge davon ist, daß die Pflanzen kurz bleiben. Eine vielfach verwendete Verzwergungssubstanz ist das Cycocel, das u. a. die Standfestigkeit des Getreides erhöht oder das ungünstige Längenwachstum von Weihnachtssternen, Topfchrysanthemen und Tomaten verhindert.

Antiauxine verändern oder unterbinden die normale Wirkung des Auxins, z. B. indem sie es aus den Stellen verdrängen, an denen es sich ansetzen muß, um zu wirken. Einige von diesen Stoffen verhindern den polaren Auxintransport und damit einen wesentlichen Bestandteil seiner Wirkung. Neben einer „Tiba" genannten Substanz gehören dazu vor allen Dingen die Morphaktine (9-Chlor-Fluorenole), die wir in unserem Institut genauer untersucht haben.



Morphactin

Ich habe schon vorher erwähnt, daß eine einseitige Auxinanhäufung das Wachstum auch nur auf einer Seite fördert und damit eine Krümmung der Pflanzen verursacht. Wenn eine Pflanze umfällt, so richtet sie sich deshalb wieder auf, weil sich auf der Unterseite Wuchsstoff anreichert und die Pflanze dort stärker wächst. Eine Pflanze, die man mit einer genügenden Menge Morphaktin behandelt hat, richtet sich jedoch nicht mehr auf. Der Wuchsstoff kann nämlich nicht mehr wandern. Auf der Ober- und Unterseite ist gleichviel Auxine vorhanden und es gibt kein einseitig verstärktes Wachstum mehr. Je nach dem Entwicklungsstand wird auch das normale Wachstum durch Morphaktin mehr oder weniger stark gehemmt. Daraus ergeben sich einige praktische Anwendungen: man kann z. B. einen Rasen für einige Zeit niedrig halten oder auch ein von Zweikeimblättrigen Pflanzen bewachsenes Unkrautfeld für längere Zeit im Wachstum hemmen. Vor allem in Verbindung mit anderen Substanzen (z. B. Maleinhydrazid) ergeben sich daraus mannigfaltige Verwendungsmöglichkeiten.

Es würde zu weit führen, die vielen **praktischen Anwendungsmöglichkeiten** für Hormone und ihre Gegenstoffe hier im Einzelnen ausführlich zu behandeln. Eine kurze Aufzählung möge genügen: Erzeugung von Parthenocarpie, Bewurzelung von Stecklingen, Erzeugung von Blüten, Ausdünnen von Blüten an Obstbäumen, Reifen von Früchten, Abtrennen von Blättern und Seitenknospen, Gewebekulturen von Orchideen und Nelken zur Vermehrung, sind nur einige in der Praxis häufiger anzutreffende Methoden.

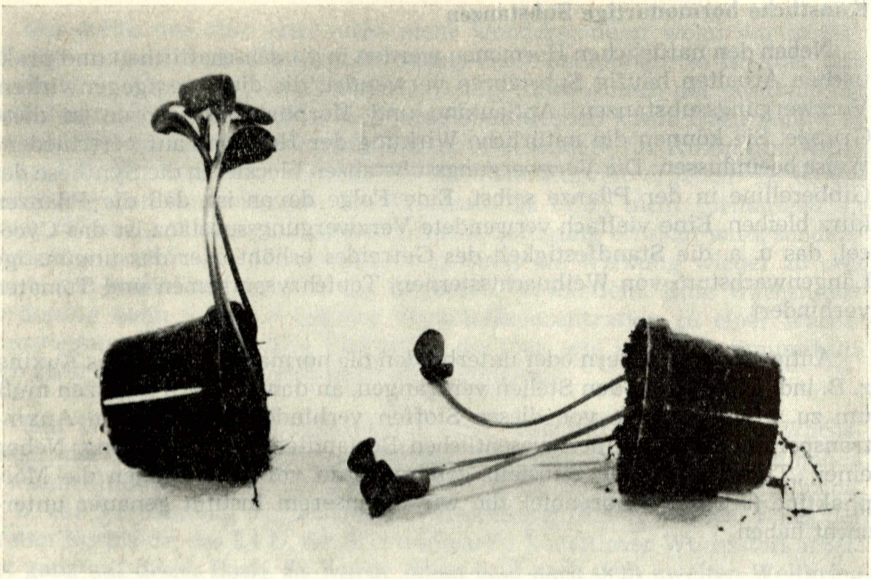


Abb. 2 Geotropische Reaktion von Keimlingen. Rechts vor dem Umlegen mit Morphaktin gegossen. Links Kontrolle.

Wie wirken die Hormone?

Wir haben bisher ausführlich Effekte und Anwendungen der Hormone dargestellt, ohne dabei die eigentliche primäre Wirkung dieser Substanzen im Auge zu haben. Wenn wir diese Frage anschneiden, so können wir davon ausgehen, daß die Zellen durch die Hormone in einen Zustand versetzt werden, in dem sie bestimmte Reaktionen auszuführen vermögen. Die Hormone sind also Auslöser für diese Reaktionen. Trotz intensiver Bemühungen weiß man noch sehr wenig darüber, wie sie dies tatsächlich tun. Wir haben schon erwähnt, daß infolge einer Hormonwirkung neue Enzyme in den Geweben auftreten. Das Auftreten eines neuen Enzyms ist aber fast immer die Folge einer Aktivierung im Genbereich, und wir können darum die Frage so formulieren: „Aktivieren Hormone direkt oder indirekt bisher inaktive Gene?" Ob tatsächlich Gene aktiviert werden, versuchte man mit dem mehr oder weniger spezifisch wirkenden Antibiotikum Aktinomycin nachzuweisen, das die Bildung der messenger — RNS an den Genen hemmt. Da es möglich war, mit Aktinomycin die Wirkung von Gibberellin, Cytokininen, Auxin und schließlich auch von Abscisinsäure zu unterbinden, kann man daraus folgern, daß im Zuge der Hormonwirkung Genaktivierungen vorkommen. Damit ist noch nicht gesagt, ob die Hormone dabei selbst an den Genen angreifen. Man konnte zwar aus isoliertem Chromosomenmaterial Auxine wiedergewinnen, so daß diese tatsächlich bis zu den Genen gelangen könnten. Trotzdem haben im Augenblick andere Vorstellungen mehr Wahrscheinlichkeit, nach denen die Phytohormone ähnlich wie manche tierische Hormone ihre Aktivität an den äußeren Plasmamembranen der Zellen entfalten.

Das ist noch nicht endgültig bewiesen, aber ich möchte drei Methoden erwähnen, mit denen man dieser Frage zu Leibe rückt, weil sie die Fort-

schritte in der Entwicklung der Untersuchungsmethoden besonders deutlich zeigen: Während man sich früher damit begnügte, Reaktionen zu untersuchen, die in Stunden abliefen, werden heute im Zusammenhang mit den Auxinen viel schnellere Reaktionen getestet. So kann man z. B. Wachstumsveränderungen im Mikroskop oder Ladungsänderungen messen, die in Sekunden oder höchstens Minuten nach der Applikation von Auxinen ablaufen.

Eine seit wenigen Jahren besonders aufregende Untersuchungsmethode hat sich auf fogende Weise angebahnt: Man entkleidet die Pflanzenzelle ihrer starren Zellwände und erzeugt sogenannte „Protoplasten". Diese sind für Wuchsstoffe usw. viel leichter zugänglich als die in die verhältnismäßig reaktionsträgen Zellwände eingeschlossenen normalen Zellen. An solchen Protoplasten kann man Reaktionen auf Wuchsstoff innerhalb einiger Minuten messen. Mit Auxin behandelte Protoplasten schwellen auch in einem isotonischen Medium an und platzen. Das spricht für eine Änderung der Plasmamembran durch das Auxin.

Als dritte Methode schließlich kann man radioaktiv markierte Hormone den Zellen anbieten und den Einbau in bestimmte Zellbereiche im Mikroskop oder noch besser im Elektronenmikroskop studieren. Finden sich die Hormone bevorzugt in bestimmten Zellbereichen oder Zellbestandteilen, z. B. den Grenzmembranen des Plasmas, so kann man wohl mit einiger Berechtigung annehmen, daß dieses die Orte ihrer Wirkung sind.

Durch alle diese drei Methoden wird man auf Reaktionen hingewiesen, die an den äußeren Grenzflächen des lebenden Plasmas stattfinden, wenn auch letzte und endgültige Beweise bis jetzt noch fehlen. Wie man aus der Physiologie tierischer Zellen weiß, können solche Membranänderungen zur Bildung sogenannter „sekundärer Boten" führen, die ihrerseits dann die neue Genaktivitäten zur Folge haben. Es kann nicht verschwiegen werden, daß die Beweisführung für diese Annahme bei Pflanzen noch fehlt.

Zusammenfassung und Schluß

Wenn wir nun zurückblicken, so sehen wir, daß die ganze Entwicklung der Pflanzen von Hormonen reguliert wird, von der Keimung des Samens bis zur Alterung der Blättern und bis zum Tod der ganzen Pflanze. Das Bild, das wir uns von diesen Prozessen machen, sieht heute anders aus als man es etwa in der Zeit annahm, als Julius Sachs vor fast hundert Jahren spezifische Organ-bildende Substanzen forderte, die die einzelnen Entwicklungszustände bedingen. Wenn wir auch nicht wissen, ob sich die Zahl der Phytohormone mit der Zeit noch um weitere Substanzgruppen vermehren wird, so können wir doch davon ausgehen, daß es nur verhältnismäßig wenige Auslöser-Substanzen sind, die die charakteristischen Resultate der gesamten Pflanzenentwicklung hervorbringen. Soll diese Entwicklung geändert werden, dann kann durch die Applikation eines Hormons oder durch das Eingreifen eines Außenfaktors so in das Hormongefüge eingegriffen werden, daß sich das Gleichgewicht verschiebt. Aus Buschbohnen können Stangenbohnen werden, Wacholderpflanzen können im ersten Jahr über und über mit männlichen Blüten besetzt sein, umgefallene Pflanzen werden am Aufrichten verhindert und alle diese Monstren sind Ausdruck verschobener Hormongleichgewichte. Ein jedes Hormon vermag, wenn es in die geeigneten Zellen kommt, ent-

sprechend der primären Differenzierung dieser Zellen, die verschiedensten Reaktionen auszulösen. In einer und derselben Zelle können mehrere oder vielleicht sogar alle der bekannten Hormone zusammenwirken. Die wissenschaftliche Arbeit bemüht sich den Kontrollmechanismen der Phytohormone auf die Spur zu kommen und sie schließlich zu verstehen. Diese Arbeit ist mehr als belohnt, wenn sich außerdem praktische Konsequenzen zeigen, obwohl diese überhaupt nicht primär im Gesichtskreis der Untersucher liegen und zunächst auch gar nicht liegen können. Trotzdem dürfen solche Auswirkungen, die nicht nur positiver Natur sein können, nicht außer Acht gelassen werden. Es ist in jedem Falle notwendig, sich aller möglichen Konsequenzen bewußt zu sein!

Weiterführende Literatur

Bopp, M.: „Entwicklungsphysiologie" in Fortschritte der Botanik, Bd. 27—33, 1964—1971

Butterfass, Th.: Wachstums- und Entwicklungsphysiologie der Pflanzen. Quelle und Meyer, Heidelberg 1970

Hess, D.: Pflanzenphysiologie, Eugen Ulmer, Stuttgart 1970

Jansen, H.: Wuchs- und Hemmstoffe im Gartenbau. Eugen Ulmer, Stuttgart 1969

Mohr, H. und Sitte, P.: Molekulare Grundlagen der Entwicklung. BLV München, Bern, Wien 1971

Schraudolf, H.: „Wachstum" in Fortschritte der Botanik, Bd. 30—33, 1968—1971

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Martin Bopp, 69 Heidelberg, Im Neulich 10.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen der POLLICHIA

Jahr/Year: 1971

Band/Volume: 18

Autor(en)/Author(s): Bopp Martin

Artikel/Article: Pflanzenhormone in Theorie und Anwendung 196-208