

(Aus der Arbeitsstätte für Virusforschung der Kaiser Wilhelm-Institute für Biochemie und Biologie.)

## Die Auslösung des generativen Entwicklungsabschnittes der höheren Pflanzen<sup>1</sup>.

Von G. Melchers, Berlin-Dahlem.

Die Ontogenese der einmal fruchtenden höheren Pflanzen läßt sich entwicklungsphysiologisch gesehen in folgende Abschnitte gliedern: 1. den embryonalen Abschnitt (von der Befruchtung bis zum reifen Samen), 2. den vegetativen Abschnitt (von der Samenkeimung bis zur Ausdifferenzierung des letzten Blattprimordiums vor dem ersten Blütenprimordium), 3. den generativen Abschnitt (von der Anlage des ersten Blütenprimordiums bis zur Anthese bzw. den ersten Abschnitt der neuen Generation wieder mit umfassend bis zur Fruchtreife). Bei ausdauernden Gewächsen (Stauden, Sträucher, Bäume) wiederholen sich meist jahresperiodisch Teile des 2. und der 3. Abschnitt.

Die beiden ersten Abschnitte werden von wohl definierten Ereignissen, nämlich von der Befruchtung bzw. von der Samenkeimung, ausgelöst. Die Auslösung des dritten Abschnittes ist an kein so fest definiertes Ereignis in der Entwicklung der Pflanze geknüpft. Darüber hinaus ist im Gegensatz zum 1. und 2. Abschnitt der Übergang vom 2. zum 3. Abschnitt nicht fixiert; wenn die generative Entwicklung nicht einsetzt, geht das vegetative Wachstum unbegrenzt weiter. Zur experimentellen Bearbeitung dieser Frage wurden mit Recht Objekte gewählt, bei denen wenigstens deutliche Beziehungen bestimmter Außenfaktoren zur Auslösung des generativen Abschnittes bestehen.

In der folgenden Darstellung werden daher zunächst die Ergebnisse der Arbeiten über die zweijährigen und winterannuellen Pflanzen im Vergleich mit einjährigen und dann die über die photoperiodisch reagierenden Pflanzen zusammengefaßt werden. Die genetischen Grundlagen der Entwicklungsvorgänge sind dabei stets im Auge zu behalten. Auf Vollständigkeit der Literatur wird bewußt verzichtet. Es sei dafür auf die am Schluß angeführten zusammenfassenden Darstellungen und auf MELCHERS und LANG 1942 verwiesen.

<sup>1</sup> Vortrag, gehalten auf der Arbeitstagung „Allgemeine Biologie“ des Reichsforschungsrates, am 21. Oktober 1941.

### I. Die Physiologie der Zweijährigen und winterannuellen Kräuter (Vernalisation).

1. Die zweijährigen Kräuter (Beispiel: zweijährige Rasse von *Hyoscyamus niger*, Beta-Rüben) bilden unter natürlichen Bedingungen im ersten Jahr eine Blattrosette und meist als Speicherorgan eine Rübe aus. Der entscheidende Faktor für die Blütenbildung ist eine Einwirkung tiefer Temperaturen (wenige Grade über 0°). Dabei muß der Vegetationspunkt selbst betroffen werden; Blätter und Rübe brauchen der Kälte nicht ausgesetzt zu werden (CHROBOCZEK 1934, MELCHERS 1936/37). Ohne Kälteeinwirkung bleiben die Pflanzen dauernd vegetativ (z. B. TOLMAČEV 1929); sie können Blätter in unbegrenzter Zahl ausbilden. Es liegt also bezüglich der Blütenbildung gegenüber der Kältewirkung eine ausgesprochene „Alles-oder-Nichts-Reaktion“ vor. Auslösung der Blütenbildung durch andere Faktoren (Kurztag oder Ernährungseinflüsse) ist nicht möglich.

2. Bei winterannuellen Kräutern (Beispiel: Petkuser Winterroggen und andere Wintergetreide) wird die Blütenbildung durch Kälte beschleunigt. Sie tritt schließlich aber auch ohne Einwirkung tiefer Temperaturen ein (MAXIMOV u. POJARKOVA 1925, POJARKOVA 1927, PURVIS 1934, PURVIS u. GREGORY 1937). Die Anzahl der vor der ersten Ährenanlage gebildeten Blätter ist begrenzt. Beim Petkuser Winterroggen tritt ohne Kälteeinwirkung die Ährenbildung nach dem 25. Blatt ein; nach 14 Wochen Aufenthalt in +1° C erfolgt sie nach dem 7. Blatt (PURVIS 1934, PURVIS u. GREGORY 1937). Bezüglich der Blütenbildung reagieren die winterannuellen Kräuter auf die tiefe Temperatur demnach quantitativ. Eine Beschleunigung der Blütenbildung besonders bei nicht kältebehandelten Pflanzen läßt sich durch Kurztag erzielen (PURVIS u. GREGORY, VOSS 1938). Z. B. erfolgt nach sechs Wochen Aufenthalt in 10<sup>h</sup>-Tag Ährchenbildung bei nicht kältebehandeltem Petkuser Winterroggen nach dem 16. Blatt (PURVIS u. GREGORY). Die Kältewirkung läßt sich auf die jüngsten Stadien der Pflanze (Keimende Samen: GASSNER

1918, MAXIMOV u. POJARKOVA, LYSENKO 1928) und sogar auf den reifenden Samen auf der Mutterpflanze (KOSTJUČENKO u. ZARUBAJLO 1938, GREGORY u. PURVIS 1938a) vorverlegen (Vernalisation im engeren Sinne). Es genügt, die Embryonen der Kältewirkung auszusetzen; Vernalisation des Endosperms allein ist ergebnislos (GREGORY u. PURVIS 1938a, GREGORY u. DE ROPP 1938, GERHARD 1940). Der Erfolg der Kältebehandlung ist an die Anwesenheit von Sauerstoff gebunden, wobei schon bei  $\frac{1}{500}$  des normalen  $O_2$ -Partialdrucks ein schwacher Effekt nachweisbar ist (GREGORY u. PURVIS 1938b).

## II. Die Physiologie des Photoperiodismus.

### 1. Grundphänomene und Nomenklatur.

Für photoperiodisch empfindliche Pflanzen (GARNER u. ALLARD 1920) gibt es eine kritische Tageslänge. Bei Langtagpflanzen wird Blütenbildung ermöglicht oder beschleunigt, wenn die tägliche Lichtdauer die kritische Tageslänge überschreitet, bei Kurztagpflanzen, wenn sie die kritische Tageslänge unterschreitet.

Definitionen von Lang- und Kurztagpflanzen, die auf absoluten Stundenangaben beruhen, sind unhaltbar. Z. B. blühen Spinat und *Xanthium* bei einer Tageslänge von 15 Stunden; bei Spinat wird die Blütenbildung aber durch eine Herabsetzung der Tageslänge auf 13 Stunden, bei *Xanthium* durch eine Heraufsetzung auf 16 Stunden unterdrückt. Daher ist Spinat eine Langtagpflanze, *Xanthium* eine Kurztagpflanze, obwohl beide bei der gleichen, ziemlich großen Tageslänge von 15 Stunden blühen können.

Ebenso, wie es gegenüber der Kältewirkung Pflanzen mit Alles-oder-Nichts-Reaktion (zweijährige) und solche mit quantitativer Reaktion (winterannuelle) gibt, kann man diese beiden Reaktionsweisen auch bei den photoperiodisch empfindlichen Pflanzen unterscheiden. Im ersten Fall (Alles-oder-Nichts-Reaktion) wird Blütenbildung nur in den gemäßen photoperiodischen Bedingungen ermöglicht, in nicht gemäßen verhindert, im zweiten Falle (quantitative Reaktion) wird Blütenbildung in gemäßen photoperiodischen Bedingungen beschleunigt, in nicht gemäßen gehemmt.

Tagneutrale Pflanzen stellen den Grenzfall quantitativer Reaktionsweise dar. Eine Abhängigkeit der Blütenbildung von der Tageslänge ist nicht nachweisbar.

Als weitere photoperiodische Reaktionstypen sind noch die sogenannten „Mitteltagpflanzen“ und die „tagvariablen“ Pflanzen aufgestellt worden. Die Mitteltagpflanzen (ALLARD 1938, MOŠKOV 1940) blühen nur in einem nach oben wie unten begrenzten Tageslängenbereich. Da für Kurztagpflanzen die Notwendigkeit eines Licht-Dunkel-

Wechsels nachgewiesen ist, während bei Langtagpflanzen die Einschaltung von Dunkelperioden gegenüber Dauerlicht die Blütenbildung nicht fördert (s. u.), sind Mitteltagpflanzen als Kurztagpflanzen, die eine verhältnismäßig lange Lichtperiode beanspruchen, aufzufassen. — Tagvariable Pflanzen (einziger bisher beschriebener Fall *Kalanchoë Blossfeldiana* (HARDER u. v. WITSCH 1940) sollen mit dem Alter ihre Reaktionsweise vom Kurztag- zum tagneutralen oder Langtagtyp ändern. Eine Abgrenzung von Kurztagpflanzen mit quantitativer Reaktionsweise ist aber nicht möglich. Man kann daher auf die beiden neuen Begriffe verzichten<sup>1</sup>.

### 2. Für Kurz- und Langtagpflanzen allgemeingültige physiologische Tatsachen.

Während sich bei den zweijährigen und winterannuellen Pflanzen der Vegetationspunkt als der für die Kälteeinwirkung empfindliche Teil erwiesen hat, verlaufen die ersten physiologischen Prozesse, die zu einer Reaktion auf die Tageslänge führen, in den Blättern, und zwar vor allem in den eben voll ausgebreiteten (KNOTT 1934, ČAJLAHJAN 1936, MOŠKOV 1936/37 u. a.). Ebenso wie die Kältebeeinflussung der winterannuellen Pflanzen sich auf die Jugendstadien (reifende und keimende Samen) zurückverlegen läßt, kann auch die photoperiodische Beeinflussung in den Jugendstadien (allerdings erst nach Ausbildung des ersten grünen Blattes) erfolgen. Wird eine Keimpflanze photoperiodisch gemäßen Bedingungen ausgesetzt, so wird die Blütenbildung beschleunigt, auch wenn die Pflanze sich weiterhin in der nicht gemäßen Tageslänge befindet („Photoperiodische Nachwirkung“ oder „Induktion“) (EGIZ 1928, RAZUMOV 1930). Die Lichtintensität, die für die Langtagpflanzen notwendig ist, um über den Kurztag hinaus eine Förderung der Blütenbildung zu erzielen, ist sehr gering (etwa 1—10 Lux). Eine Hemmung von Kurztagpflanzen erfordert offenbar in den die kurze Photoperiode überschreitenden Stunden etwas größere Lichtintensitäten (etwa 10 bis 100 Lux) (Mc KINNEY 1935, v. GAERTNER u. BRAUNROTH 1935, WITHROW u. BENEDICT 1936, RAZUMOV 1930, FABIAN 1939 u. a.). Das photoperiodische Wirkungsspektrum scheint nach den bisher vorliegenden Untersuchungen für Lang- und Kurztagpflanzen identisch zu sein und weitgehend mit dem Assimilationsspektrum

<sup>1</sup> Zusatz bei der Drucklegung: Inzwischen haben die Autoren selbst auf den Begriff der „tagvariablen Pflanzen“ verzichtet. Es wurde von ihnen festgestellt, daß bei *Kalanchoë* die kritische Tageslänge über 12 Stunden liegt. Das Blühen der alten Pflanzen in den früheren Versuchen kann jetzt sehr einfach damit erklärt werden, daß diese Pflanzen früher Zeit im 12-Stundentag gehalten wurden (HARDER u. v. WITSCH 1942).

übereinzustimmen (RAZUMOV 1933, KATUNSKIJ 1937, WITHROW u. WITHROW 1940).

Die anders lautenden Angaben von ULLRICH 1939 beruhen zum Teil auf falsch gedeuteten Befunden von KATUNSKIJ 1937. Seine eigenen Befunde, nach denen bei Isaria-Gerste (Langtagpflanze) vor allem grünes und Orange-Licht wirksam sein soll, bedürfen dringend der Bestätigung mit einem einwandfreien Testverfahren.

### 3. Spezielles für Kurztagpflanzen.

Zur Auslösung oder Beschleunigung der Blütenbildung ist ein Wechsel von Licht- und Dunkelperioden bestimmter Höchst- und Mindestdauer notwendig. Es ist — entgegen Behauptungen von LYSENKO — nicht möglich, durch eine zusammenhängende Dunkelperiode längerer Dauer Blütenbildung zu induzieren (BORTHWICK u. PARKER 1938, MOŠKOV 1939/40, HAMNER 1940). Innerhalb des Licht-Dunkel-Wechsels entscheidet die Länge der Dunkelperiode qualitativ, ob Blüten gebildet werden oder nicht; die Länge der Lichtperiode beeinflusst quantitativ die Zahl der gebildeten Blüten (HAMNER 1940). Eine Summation unterschwelliger Dunkelperioden ist nicht möglich (LONG 1939). Tiefe Temperatur während der Dunkelperiode macht eine Verlängerung der Dunkelperiode notwendig; die Temperatur während der Lichtperiode ist ohne großen Einfluß auf die Blütenbildung (HAMNER u. BONNER 1938, BORTHWICK u. PARKER 1939).

### 4. Spezielles für Langtagpflanzen.

Langtagpflanzen bedürfen keines Wechsels von Licht und Dunkelheit, sondern blühen auch im Dauerlicht optimal schnell (MOŠKOV 1940, HAMNER 1940). Primär scheinen nach neuen Versuchen an *Hyoscyamus* die Lichtverhältnisse überhaupt gleichgültig zu sein, denn Pflanzen, von denen sämtliche Blätter entfernt werden, legen Blüten auch in Kurztag und sogar in völliger Dunkelheit an (LANG u. MELCHERS 1941, LANG 1941). Spinat bildet Blütenanlagen auf zuckerhaltigem Substrat auch in Dauerdunkel (GENTSCHKEFF u. GUSTAFSSON 1940). Demnach scheint die photoperiodische Reaktion der Langtagpflanzen eine an die Blätter gebundene, durch die Dunkelheit allein bedingte, sekundäre Hemmungsreaktion zu sein. Längerer Aufenthalt der Pflanzen in tiefen Temperaturen (+5°) hebt diese Hemmungsreaktion auf (LANG 1941).

## III. Vernalisation und Photoperiodismus (Phasenlehre).

Bei zweijährigen und winterannuellen Langtagpflanzen ist der Temperatur- und der Tageslängeneinfluß auf die Blütenbildung „hinterein-

andergeschaltet“. Langtag beschleunigt die Blütenbildung nur nach vorausgegangener Kälte-wirkung; der die Blütenbildung beschleunigende Einfluß der Kälte wird nur bei nachfolgender Kultur unter Langtagbedingungen voll wirksam. LYSENKO (zusammenfassende Darstellung 1935) hat von diesen Tatsachen ausgehend eine allgemeine „Theorie der Entwicklung der Pflanzen in Phasen“ aufgebaut. Danach verläuft die Entwicklung der Pflanze in mehreren, streng seriierten und irreversiblen Phasen. Jede dieser Phasen steht in spezifischer Abhängigkeit von bestimmten Außenfaktoren. Das Wesen der Phasen deutet LYSENKO so, daß in den Pflanzen während der Entwicklung nacheinander mehrere spezifische, qualitative Veränderungen stattfinden müssen.

In dieser allgemeinen und starren Form läßt sich die Theorie nicht aufrechterhalten. Speziell für Wintergetreide ist gezeigt worden, daß sie ihre Entwicklung bis zur Anlage von Blüten auch in dauernd hohen Temperaturen und in Kurztag durchführen können. Tiefe Temperaturen und Langtag wirken lediglich beschleunigend, also quantitativ und nicht qualitativ. Die Wirkung tiefer Temperaturen kann durch nachfolgende, hohe Temperatur aufgehoben werden (Devernalisation), ist also reversibel (PURVIS 1934, PURVIS u. GREGORY 1937). Die Ausdehnung der Phasenlehre auf sommerannuelle Pflanzen entbehrt der sicheren experimentellen Basis. Von LYSENKO, RUDORF (1938/39, S. 215 ff.) u. a. wird angegeben, daß die Blütenbildung bei vielen sommerannuellen Pflanzen durch Behandlung mit hohen Temperaturen im Jugendstadium in ähnlicher Weise beschleunigt würde wie diejenige winterannueller durch Behandlung mit tiefen. Daß diese Beschleunigung spezifisch ist und nicht auf die allgemeine Wachstumsbeschleunigung durch hohe Temperaturen zurückgeht, ist jedoch nicht bewiesen.

GREGORY und PURVIS haben auf Grund ihrer Untersuchungen an Petkuser Winterroggen eine andere, präziser formulierte und besser begründete Vorstellung über die Wirkungsweise der Temperatur und Tageslänge entwickelt. Danach beeinflussen diese Faktoren die Entstehung eines spezifischen, die Blütenbildung auslösenden Hormons. Die Entstehung dieses Hormons verläuft in mehreren Stufen; die erste dieser Stufen steht in Abhängigkeit von tiefen Temperaturen, die letzte von Langtag, dazwischen scheint noch eine durch Kurztag geförderte Stufe zu liegen. Der Einfluß der Faktoren ist quantitativ, und der Übergang von einer Stufe zur anderen ist wenigstens in einigen Fällen reversibel. Unter-

suchungen von v. DENFFER 1939 haben gezeigt, daß sich diese Vorstellungen auch auf andere Objekte (Wintergerste, *Sinapis alba*) anwenden lassen.

#### IV. Transplantationsversuche (Blühormone).

Für die Hormonhypothese von PURVIS u. GREGORY fehlt der entscheidende Beweis durch das Transplantationsexperiment. In anderen, von etwas verschiedenen Fragestellungen ausgehenden Versuchen konnten jedoch Beweise für die Beteiligung stofflicher, wahrscheinlich spezifisch hormonaler Vorgänge bei der Auslösung der Blütenbildung erbracht werden. In diesen Versuchen gelang es, unter den gegebenen Bedingungen nicht blühfähige Testpflanzen durch Aufpfropfung blühfähiger Partner zur Blütenbildung zu bringen.

1. Test: Zweijährige im 1. Jahr. Zweijährige *Hyoscyamus niger*-Pflanzen bilden ohne Kältebehandlung in kürzester Zeit Blütenanlagen, wenn man neben den Vegetationspunkt Sprosse oder Blätter von blühfähigen Pflanzen transplantiert. Aus diesem Befund wurde der Schluß gezogen, daß aus dem blühfähigen Teil in die nicht blühfähige Testpflanze ein hormonartiger Stoff übertritt, der die Blütenbildung auslöst. Als Transplantate können zweijährige *Hyoscyamus* nach Kälteinduktion, einjährige *Hyoscyamus niger* und andere einjährige Arten (*Hyoscyamus albus*, *Petunia hybrida*, *Nicotiana tabacum*, *Nicotiana glauca*) dienen. Das „Blühormon“ ist also nicht artspezifisch (MELCHERS 1936/37).

2. Test: Photoperiodisch empfindliche Pflanzen in nicht gemäßer Photoperiode. Bei photoperiodisch empfindlichen Pflanzen lag der Gedanke einer hormonalen Abhängigkeit der Blütenbildung von vornherein besonders nahe, weil der Ort der Perzeption (Blätter, s. o.) und der Ort der Reaktion (Vegetationspunkte) verschieden sind (ČAJLAHJAN 1936a, MOŠKOV 1936). Tatsächlich bilden photoperiodisch empfindliche Pflanzen Blüten auch in der nicht gemäßen Tageslänge, wenn man ihnen einen blühfähigen Partner aufpfropft. So werden Kurztagpflanzen in Langtagbedingungen durch Aufpfropfung kurztaginduzierter Kurztagformen oder von Langtag- oder tagneutralen Pflanzen zur Blütenbildung veranlaßt (ČAJLAHJAN 1936b, c, KUIJPER u. WIERSUM 1936, MOŠKOV 1937), Langtagpflanzen in Kurztagbedingungen durch Aufpfropfung von Kurztagpflanzen (LANG u. MELCHERS, unveröff.). Für sicheren Erfolg ist eine Entfernung der Blätter des nicht blühfähigen Partners notwendig. — Auch aus diesen Be-

funden wurde der Schluß gezogen, daß der nicht blühfähige Pfropfpartner durch einen hormonartigen Stoff aus dem Transplantat zur Blütenbildung veranlaßt wird. Das Hormon ist für Lang- und Kurztagpflanzen das gleiche und nicht artspezifisch.

3. Sind die mit zweijährigen und mit photoperiodisch empfindlichen Pflanzen wahrscheinlich gemachten Hormone identisch? Da das Ausbleiben der Blütenbildung bei Zweijährigen im ersten Jahr und bei photoperiodisch empfindlichen Pflanzen in nicht gemäßer Tageslänge verschieden verursacht ist, mußte sich die Frage erheben, ob die mit beiderlei Testmaterial wahrscheinlich gemachten Hormone identisch sind. Diese Frage sollte durch Transplantation von einjährigen Kurztagpflanzen (*Nicotiana tabacum* „Maryland Mammut“) auf zweijährige *Hyoscyamus* in Kurz- und Langtagbedingungen entschieden werden. Blütenbildung an den zweijährigen Testpflanzen wurde ausgelöst, gleichgültig, ob der Pfropfpartner in Kurztag- oder Langtagbedingungen gehalten wurde, selbst also blühfähig oder nicht blühfähig war. Daraus wurde der Schluß gezogen, daß die Hormone nicht identisch sind. Das erste der Hormone, „Vernalin“, würde bei zweijährigen Pflanzen erst nach Kältewirkung (Vernalisation), bei einjährigen ohne solche, immer aber unabhängig von der Photoperiode, das zweite, „Florigen“, würde bei Langtagpflanzen nur im Langtag, bei Kurztagpflanzen nur in Kurztagbedingungen gebildet werden (MELCHERS 1939). Wenn diese Hypothese zutrifft, so wäre zu erwarten gewesen, daß auch Transplantation von Langtagpflanzen in Kurztagbedingungen an Zweijährigen Blütenbildung auslöst. Entsprechende Versuche fielen aber negativ aus (MELCHERS u. LANG 1941). Nachdem jedoch bekannt geworden ist, daß von den Blättern der Langtagpflanzen im Kurztag Hemmungsreaktionen auf die Blütenbildung am eigenen Vegetationspunkt ausgehen (s. o.), ist ein solcher Schluß nicht ohne weiteres möglich; die Frage, ob zwei verschiedene Hormone „Vernalin“ und „Florigen“ existieren, muß derzeit als offen angesehen werden.

4. Versuche zur Extraktion der Blühormone. Die entscheidende Bestätigung der Blühormonhypothese wäre die Extraktion der Hormone. Versuche dazu würden aussichtsreicher sein, wenn einwandfrei nachgewiesen wäre, daß ein Einfluß vom Transplantat auf die Testpflanze auch ohne eigentliche Verwachsung der Partner möglich ist. Die ersten Versuche schienen die Frage positiv zu entscheiden

(MOŠKOV 1937, HAMNER u. BONNER 1938, HARDER 1940, GERHARD 1941); umfangreiche neuere Befunde an *Perilla* (MOŠKOV 1939) und *Hyoscyamus* (LANG u. MELCHERS, unveröff.) sind aber negativ. Auch alle direkten Versuche, mit Extrakten aus blühfähigen Pflanzen oder mit schon bekannten Wirkstoffen einen eindeutigen Effekt auf die Blütenbildung an einwandfreiem Testmaterial nachzuweisen, verliefen bisher negativ (HAMNER u. BONNER 1938, MELCHERS u. LANG 1941). ULLRICH 1939 hat angegeben, mit wäßrigen Auszügen aus Crocusnarben (Safran) einen Effekt an der Langtagpflanze Isaria-Gerste in Kurztagbedingungen und sogar in Dunkelheit erhalten zu haben. MELCHERS u. LANG 1941 konnten diesen Effekt am gleichen Testmaterial nicht reproduzieren.

#### V. Der Einfluß der Stickstoff-Ernährung auf die Blütenbildung.

Die Hormonhypothese für die Ursache der Blütenbildung wurde zuerst von SACHS geäußert. KLEBS entwickelte die Vorstellung, daß der generative Entwicklungsabschnitt von der allgemeinen Stoffwechsellage und im speziellen von der Erreichung eines bestimmten Wertes des Verhältnisses C/N ausgelöst werde. Mit der KLEBSschen Vorstellung stimmen viele Erfahrungen der Landwirtschaft und Gärtnerei überein; denn Stickstoffmangel beschleunigt vielfach die Blütenbildung. Eine neue Untersuchung von v. DENFFER 1940 zeigt bei Beachtung einwandfreier Auswertung (Zahl der vor der Blütenbildung gebildeten Blätter), daß bei den von ihm untersuchten Langtagpflanzen eine solche Beziehung tatsächlich vorliegt; bei den Kurztagpflanzen war Stickstoffmangel dagegen ohne Einfluß auf die Blütenbildung. Die Vorstellungen von SACHS und von KLEBS schließen sich demnach nicht aus. Die näheren Zusammenhänge sind zur Zeit noch unklar.

#### VI. Schlußbemerkungen.

Die entwicklungsphysiologische Bearbeitung der Auslösung des generativen Entwicklungsabschnittes bei höheren Pflanzen hat in den letzten Jahren verschiedene Erfolge erzielt. Doch ist es zur Zeit noch nicht möglich, eine umfassende Theorie zu geben, da das vorliegende Experimentalmaterial nicht frei von Widersprüchen ist und da viele wichtige Fragen überhaupt noch nicht experimentell angegriffen sind. Solche Fragen sind u. a.: 1. Wir wirkt die Kälte im Vernalisationsvorgang? Fördert sie direkt die zur Blütenbildung führenden Prozesse oder hebt sie

Hemmungen, die der Blütenbildung entgegenwirken, auf? 2. Läßt sich die photoperiodische Reaktion auf einer einheitlichen Grundlage deuten? Ist es insbesondere möglich, sie auch bei Kurztagpflanzen als sekundäre Hemmungsreaktion aufzufassen, während die Blütenbildung selbst primär von der Tageslänge unabhängig wäre? 3. Gibt es ein oder mehrere Blühhormone, und in letztem Fall, in welcher Beziehung stehen sie zueinander? 4. In welchem Verhältnis (direkt oder indirekt) stehen Kälte und Tageslängenwirkung zur Blühhormonproduktion?

Die wichtige, allerdings sehr allgemein gefaßte Frage, ob es sich bei der Auslösung des generativen Entwicklungsabschnittes um eine reine Zelldifferenzierung oder eine hormonal bedingte Differenzierung handelt, können wir wenigstens dahingehend beantworten, daß hormonale Einflüsse, im weitesten Sinne, bei der Differenzierung der Blüten am Vegetationspunkt entscheidend beteiligt sein müssen. Selbstverständlich ist das in der botanischen Entwicklungsphysiologie keineswegs.

#### Literatur.

Mit einem \* versehen: Sammelreferate und Arbeiten allgemeineren Inhalts.

- ALLARD, A. H.: J. agricult. Res. 57, 755 (1938). — BORTHWICK, H. A., u. M. PARKER: Bot. Gaz. 100, 374 (1938); 101, 341 (1939). — ČAJLAHAN, M. H.: (a) C. r. Acad. Sci. URSS 1 (10), 89 (1936); (b) 3 (12), 243 (1936); (c) 13, 79 (1936). — \*ČAJLAHAN, M. H.: Hormontheorie der Entwicklung der Pflanzen, Moskau 1937. — CHROBOCZEK, E.: Mem. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. 154 (1934). — DENFFER, D. v.: Jb. Bot. 88, 759 (1939). — DENFFER, D. v.: Planta 31, 418 (1940). — EGIZ, S. A.: Arb. Akklim. Stat. Detskoe Selo 9, 5 (1928). — FABIAN, I.: Z. Bot. 33, 305 (1939). — GAERTNER, TH. v., u. E. BRAUNROTH: Beih. Bot. Zbl. 53 A, 554 (1935). — \*GARNER, W. W.: Photoperiodism in: B. M. DUGGAR, Biological effects of radiations Bd. II, London 1936. — \*GARNER, W. W.: Bot. Reviews 3, 259 (1937). — GARNER, W. W., u. A. H. ALLARD, J. agr. Res. 18, 553 (1920). — GASSNER, G.: Z. Bot. 10, 417 (1918). — GENTSCHKEFF, G., u. A. GUSTAFSSON: Hereditas 26, 250 (1940). — GERHARD, E.: J. Landw. 87, 161 (1940). — GREGORY, F. G., u. O. N. PURVIS: (a) Ann. Bot. N. S. 2, 237 (1938); (b) 2, 753 (1938). — GREGORY, F. G., u. R. S. DE ROPP: Nature 142, 481 (1938). — HAMNER, K. C.: Bot. Gaz. 101, 637 (1940). — HAMNER, K. C., u. J. BONNER, Bot. Gaz. 100, 388 (1938). — HARDER, R.: Ber. dtsh. bot. Ges. 58, 70 (1940). — HARDER, R., u. H. v. WITSCH: Planta 31, 192 (1940); 32, 546 (1942). — KATUNSKIJ, V. N.: C. r. Acad. Sci. URSS 15, 507 (1937). — KNOTT, J.: Proc. amer. Soc. Horticult. Sci. 31, Suppl. 152 (1934). — KOSTJUČENKO, I. A., u. A. ZARUBAJLO, J. Inst. Bot. Ac. Sci. URSS 18/19, 81 (1938). — LANG, A.: Biol. Zbl. 61, 427 (1941). — LANG, A., u. G. MELCHERS: Naturwiss. 29, 82 (1941). — \*LANG, A., u. F. v. WETTSTEIN: Entwicklungsphysiologie, Fortschr. Bot. 10, 278 (1941). — LONG, E. M.: Bot. Gaz. 101, 168 (1939). — LYSEN-

- KO, T. D.: Arb. Züchtgsstat. Azerbeidžan 5, 1 (1928). — \*LYSENKO, T. D.: Theoretische Grundlagen der Jarovisation, Moskau-Leningrad (1935). — Mc KINNEY, H. H.: J. agric. Res. 51, 621 (1935). — MAXIMOV, N. A.: (a) Bull. Appl. Bot. 20, 168 (1929); (b) Biol. Zbl. 49, 513 (1929). — MAXIMOV, N. A., u. A. I. POJARKOVA: Jb. wiss. Bot. 64, 702 (1925). — MELCHERS, G.: Biol. Zbl. 56, 567 (1936); 57, 568 (1937); Ber. dtsh. bot. Ges. 57, 29 (1939). — MELCHERS, G., u. A. LANG: Biol. Zbl. 61, 16 (1941); \*Naturwiss. 1942 (in Vorb.). — MOŠKOV, B. S.: (a) Bull. Appl. Bot. A 17, 25 (1936); (b) 19, 107 (1936); 21, 145 (1937); C. R. Ac. Sci. URSS 22, 187 (1939); (b) 24, 489 (1939); Sov. Bot. H. 4, 32 (1940). — POJARKOVA, A. J.: Ber. dtsh. bot. Ges. 45, 627 (1927). — PURVIS, O. N.: Ann. Bot. 48, 918 (1834). — PURVIS, O. N., u. F. G. GREGORY: Ann. Bot. N. S. 1, 569 (1937). — RAZUMOV, V. J.: Bull. Appl. Bot. 23 (2) 61 (1930); III, 3 (1933); A 15, 3 (1935). — \*RUDOLF, W.: Hb. Pflanzenzüchtg I, 210 (Berlin 1938/39). — TOLMAČEV, M. I.: Proc. URSS Congr. Genetics 3, 539 (1929). — ULLRICH, H.: Ber. dtsh. bot. Ges. 57, (40) (1939). — VOSS, J.: Pflanzenbau 15, 1 u. 49 (1938). — WITHROW, R. B., u. H. M. BENEDICT: Plant Physiol. 11, 225 (1936). — WITHROW, R. B., u. A. P. WITHROW, Plant Physiol. 15, 690 (1940). — \*WHYTE, R. O.: Biol. Reviews 14, 51 (1939).

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Erwin Baur-Institut, Müncheberg/Mark).

## Einige Versuche zum Problem der Hartschaligkeit bei *Lupinus angustifolius*.

Von **K. Zimmermann**.

Die Frage nach der Ursache der Hartschaligkeit bei Lupinen und anderen Leguminosen harret noch ihrer endgültigen Beantwortung. Die von KÜHN, ESDORN, ZIMMERMANN u. a. geäußerte Meinung, daß die Hartschaligkeit darauf beruhe, daß in der Samenschale Kolloide (Pektinstoffe) vorhanden seien, die bei starker Austrocknung ausfallen und so die Undurchlässigkeit der Samenschale für Wasser hervorrufen, hat bis heute die größte Wahrscheinlichkeit für sich. Bewiesen ist sie noch nicht restlos. Die im folgenden beschriebenen Versuche mögen zur Lösung des Problems einiges beitragen.

Bei Quellversuchen werden die Samen manchmal auf feuchtem Fließpapier in Petrischalen ausgelegt, manchmal in Wasser zum Quellen

gebracht. Im ersten Fall kommen die Samen nur mit einem kleinen Teil ihrer Oberfläche, im zweiten Fall mit der ganzen Oberfläche mit dem Wasser in Berührung. Beim Auslegen der Samen auf feuchtem Fließpapier ist der Teil der Samen, der nicht direkt mit dem Wasser in Berührung steht, von wasserdampfgesättigter Luft umgeben. Es erhebt sich nun die Frage, ob die Samen nur flüssiges Wasser aufnehmen können oder auch den Wasserdampf aus der Luft. Zur Klärung der Frage habe ich folgenden Versuch angesetzt. Von 10 homozygoten Stämmen habe ich 3mal je 100 Samen abgezählt, die auf verschiedene Weise behandelt wurden (Tabelle 1). Probe 1 (100 Samen) wurde ohne Vorbehandlung zum Quellen in Wasser angesetzt. Probe 2

Tabelle 1. Quellversuch mit Stämmen von *Lupinus angustifolius*. Ernte 1937. Vergleich der Quellzahlen bei verschiedener Behandlung. Begonnen am 9. September 1937. Samen handenthülst.

Stammnummer	Probe 1			Probe 2			Probe 3		
	Sofort zum Quellen in Wasser angesetzt 100 Samen			16 Tage Trockenschrank, dann zum Quellen in Wasser 100 Samen			16 Tage Trockenschrank, dann in die feuchte Kammer. Am 11., 26. und 37. Tag probeweise eingequollen. 100 Samen		
	Gequollen am			Gequollen am			Gequollen am		
12. Tag	27. Tag	38. Tag	12. Tag	27. Tag	38. Tag	12. Tag	27. Tag	38. Tag	
2	87	100	100	1	1	1	0	2	2
3	84	98	100	1	1	1	0	1	2
4	100	100	100	73	99	99	73	94	98
5	9	86	100	0	1	1	0	1	1
6	63	100	100	3	5	5	1	2	3
7	100	100	100	94	100	100	92	100	100
8	100	100	100	73	98	100	60	98	100
9	100	100	100	78	99	99	87	100	100
10	100	100	100	99	100	100	98	100	100
11	100	100	100	95	100	100	86	100	100
Mittel	84	98	100	52	60	60	50	60	61