

34. Erik Kuhn: Dunkelkeimer und Substrat.

(Eingegangen am 4. Juni 1916.)

Abgesehen von den mannigfachen Bedingungen, die während der Zeit seiner Entwicklung an der Mutterpflanze auf den Samen eingewirkt haben, den Nachreifungsvorgängen, und endlich noch abgesehen von den äußeren Bedingungen, die das Saatgut beeinflussen, sind Feuchtigkeit, Verhältnisse des Lichtes ebenso wie jene der Temperatur, und chemische Beschaffenheit des Substrates die hauptsächlichsten Faktoren, die auf die Keimung des Samens Einfluß nehmen.

Feuchtigkeit darf wohl als *conditio sine qua non* angenommen werden.

Die ursprünglich dem Lichte ganz aberkannte Einflußnahme¹⁾ auf den Keimungsprozeß erwies sich, wie zahlreiche Untersuchungen darlegten, als ein Irrtum; gerade das Licht zeigte sich hervorragend einflußreich auf das Keimen, so zwar, daß man die Samen in Lichtkeimer, Dunkelkeimer und solche, die sich Licht und Dunkel gegenüber indifferent verhalten, einteilt.²⁾

Diese Einteilung in Gruppen erfuhr aber durch Versuche, die das Zusammenwirken des Beleuchtungs- und Temperaturfaktors darlegen sollten, eine derartige Verschiebung, daß sich die Zugehörigkeit vieler Samen zu den Licht- oder Dunkelkeimern eigentlich nur mehr bei Angabe der Kulturbedingungen aufrecht erhalten ließe. Einige Beispiele: LEHMANN³⁾ konstatiert für *Whitlavia grandiflora* und *Nemophila insignis*, daß sie bei 10°—12° C in Licht und Dunkelheit gleich gut keimen; bei einer Temperatur von 20° jedoch tritt stark ausgesprochene Dunkelkeimung mit stetigem Zurückgehen der Keimungen am Licht auf; bei 30° versagt die Keimung in Licht und Dunkelheit ganz.

Ähnliches fand LEHMANN bei *Phlox*, *Phacelia*, *Allium* und *Nigella*.

1) NOBBE, Handbuch der Samenkunde, 1876.

2) Ich verweise auf die diesbezüglichen Ausführungen LEHMANN'S in der Zeitschrift für Botanik, IV., 7.

3) LEHMANN: Beeinflussung der Keimung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur. Z. f. B. IV, 7.

Ein weiteres interessantes Beispiel liefern BAARs⁴⁾ Versuche mit *Amarantus atropurpureus*: zwischen 10°—15° C. sind die Samen ausgesprochene Dunkelkeimer, oberhalb 30° keimen sie fast nur im Licht.

GASSNER⁵⁾ fand für *Chloris ciliata* folgende Verhältnisse: bei hohen Temperaturen (33°—34° C) wirkt das Licht fördernd, bei mittleren Temperaturen ist es indifferent, bei niedrigen wirkt es hemmend.

Ähnliche Wechselwirkungen zwischen Licht und Temperatur fanden sich auch für Lichtkeimer. So konstatierte wiederum LEHMANN³⁾, daß *Veronica longifolia* bei hoher Temperatur (31° C) bis zu 91 % auch im Dunkeln keimt, daß aber bei niedriger Temperatur (21° C) das Vermögen, im Dunkeln zu keimen, bedeutend sinkt. *Epilobium hirsutum* und *E. roseum* konnten durch erhöhte Temperaturen zum Keimen im Dunkeln gebracht werden, so zwar, daß sie die Zahl der Lichtkeimungen fast erreichten. Sicherlich werden sich auch bei anderen, daraufhin noch nicht untersuchten Samen ähnliche Verhältnisse finden.

Sind schon die Beziehungen von Licht und Temperatur zur Keimung mannigfach und noch ziemlich ungeklärt, so setzt uns der Einfluß der chemischen Beschaffenheit des Substrates vollends in Erstaunen. Als erster wies FISCHER⁶⁾ die Wirkung schwacher Säuren auf Samen, und zwar von Wasserpflanzen, in seiner Arbeit „Wasserstoff und Hydroxylionen als Keimungsreize“ nach. Zwei Jahre später veröffentlichte LEHMANN⁷⁾ seine Versuche über die Wirkung der Knopschen Nährlösung auf das Keimen von Samen des *Ranunculus sceleratus*; diese Samen, die bei gewissen Kulturbedingungen auf destilliertem Wasser nicht keimten, liefen bei sonst gleichen Bedingungen auf Erde und Knopscher Nährlösung zu sehr hohen Prozentsätzen auf. Auch GASSNER fand für *Chloris ciliata* eine günstige Wirkung der genannten Lösung, denn die Samenkörner keimten unter allen Umständen im Dunkeln, sofern sie auf Knopscher Nährlösung zum Keimen gebracht wurden.

4) BAAR: Über den Einfluß des Lichtes auf die Samenkeimung und seine Abhängigkeit von anderen Faktoren. Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien Math. nat. Kl. 1912.

5) GASSNER: Vorläufige Mitteilung neuerer Ergebnisse meiner Keimungsuntersuchungen mit *Chloris ciliata*. B. d. D. B. G. 1911, 29.

6) FISCHER: Wasserstoff und Hydroxylionen als Keimungsreize. B. d. D. B. G. 1907.

7) LEHMANN: Zur Keimungsphysiologie und -Biologie von *Ranunculus sceleratus* und einiger anderer Samen. B. d. D. B. G. 1909.

Weiterhin wiesen LEHMANN⁸⁾ und OTTENWÄLDER⁸⁾ nach, daß lichtempfindliche Samen durch Beigabe proteolytischer Enzyme ins Substrat auch im Dunkeln zur Keimung veranlaßt werden können. Eine Reihe hochinteressanter Tatsachen deckte dann OTTENWÄLDER⁹⁾ auf. Er untersuchte eine Anzahl von Lichtkeimern bezüglich ihres Verhaltens auf schwach saurem Substrat. OTTENWÄLDER fand, daß die Samen von *Epilobium hirsutum*, *Lythrum salicaria*, *Scrophularia nodosa*, *Digitalis purpurea* und *Oenothera biennis*, die vom Licht begünstigt werden, „auch im Dunkeln, soweit dies auch bei Temperaturerhöhung möglich ist, durch den Einfluß von Säuren bei solchen Temperaturen zur Keimung gebracht werden, bei denen sie ohne diesen Einfluß nicht keimen.“ Es kommt also den Säuren die Eigenschaft zu, nur im Licht keimende Samen *ceteris paribus* auch im Dunkeln zur Keimung zu veranlassen. OTTENWÄLDER konstatierte, daß die Säuren ins Sameninnere eingedrungen waren; die Säure wirkte, wie das Licht, nicht momentan auf die Keimung, ferner wirkte sie auf das Keimen günstig, auf die weitere Entwicklung der Keimlinge jedoch ungünstig. „Die Säure ist daher nicht als ein die Keimung im Dunkeln durch Wirkung auf das Plasma auslösendes Agens zu betrachten, sondern besser als Katalysator bei einer durch die Temperatur und andere Einflüsse ausgelösten Reaktion.“⁹⁾

LEHMANN und OTTENWÄLDER vertreten folgenden Standpunkt⁸⁾: „Enzyme, Salzsäure und Licht, zu denen sich dann noch erhöhte Temperatur und in vielen Fällen der Sauerstoff gesellen, haben alle dieselbe Wirkung, sie beschleunigen oder ermöglichen die Keimung. Das kann aber nach unseren heutigen Erfahrungen auf keinem anderen Wege geschehen, als durch Beschleunigung der Abbauvorgänge im Samen. Eine solche Beschleunigung wird aber sicher katalytischer Natur sein, und so kommen wir zum Ergebnis, daß wir dem Licht hier katalytische Funktionen beim Eiweißabbau zuzuschreiben haben.“ Der katalytischen Lichtwirkung will OTTENWÄLDER durch seine Säure-Versuche neue Beweiskraft zugeführt sehen.

Zu einer ganz anderen Auffassung der Lichtwirkung¹⁰⁾ gelangte GASSNER durch seine Versuche über Substratwirkung an *Chloris ciliata*. *Chloris ciliata* hat nämlich, wie auch die andern

8) LEHMANN-OTTENWÄLDER: Katalytische Wirkung des Lichtes bei der Keimung lichtempfindlicher Samen. Z. f. B., 1913, V.

9) OTTENWÄLDER: Lichtintensität und Substrat bei der Lichtkeimung. Z. f. B. 1914, X.

10) GASSNER: Beiträge zur Frage der Lichtwirkung. Z. f. B. VII, 10.

Gramineen-Früchte, eine semipermeable Samenschale. Nun erbrachte GASSNER den Nachweis¹¹⁾, daß keimungsauslösende Stoffe — nämlich die von ihm als solche erkannten N-Verbindungen¹²⁾ — gar nicht in das Innere der ungekeimten Körner einzudringen vermögen und trotzdem keimungsauslösend wirken.

Da keimungsauslösende Wirkung der N-Verbindungen und des Lichtes in gleicher Richtung lagen, so ergibt sich nach GASSNER die Folgerung, daß auch die fördernde Lichtwirkung außerhalb des Kornes zu verlegen sei. Schon 1911 hat GASSNER¹³⁾ folgende Hypothese aufgestellt: er nahm an, daß während des Aufenthalts im Keimbett sich allmählich ein „Hemmungsprinzip“ bildet, dessen Bildung aber durch Lichtwirkung bzw. chemische Stoffe inaktiviert bzw. verhindert wird. Er verlegt dieses Hemmungsprinzip außerhalb des Kornes und dachte an die Bildung einer „Hemmungsschicht“. Nach dem nun erfolgten Nachweis, daß chemische Stoffe keimungsauslösend wirken, ohne in das Innere der Samen eingedrungen zu sein, glaubt GASSNER seiner Hypothese eine feste Grundlage gegeben zu haben.

Katalytische Lichtwirkung und Hemmungsprinzip, das sind die Angelpunkte der beiden Theorien, die sich in der Auffassung des Einflusses des Lichts bei der Lichtkeimung gegenüber stehen.

Wie steht es nun aber um die Erklärung dessen, daß manche Samen vorzugsweise nur im Dunkeln keimen, durch das Licht aber in der Keimung stark behindert werden? Mir sind nur die folgenden Theorien bekannt:

HEINRICHER¹⁴⁾ schreibt auch der Dunkelheit im gewissen Sinne eine photochemische Wirksamkeit zu und zwar bei solchen Samen, die verdunkelt besser keimen als bei Lichtzutritt. Die photochemische Wirkung ist derart gedacht, daß im Dunkeln Auslösungen katalytischer Prozesse stattfinden, welche die Reaktivierung der Reservestoffe möglich machen bzw. fördern.

11) GASSNER: Einige neue Fälle von keimungsauslösender Wirkung der Stickstoffverbindungen auf lichtempfindliche Samen. B. d. D. B. G. 1915, XXXIII.

12) Auf diese Untersuchungen GASSNERS werde ich im Verlaufe der Arbeit noch eingehender zu sprechen kommen.

13) GASSNER: Untersuchungen über die Wirkung des Lichtes und des Temperaturwechsels auf die Keimung von *Chloris ciliata*. Jahrb. d. Hamb. Wiss. Anst. 1911.

14) HEINRICHER: Die Keimung von *Phacelia tanacetifolia* Benth. und das Licht. Bot. Zeitg. 1909.

KINZEL¹⁵⁾ ist der Meinung, daß die gerade für den Keimungsanfang sehr oft in Betracht kommenden proteolytischen Enzyme durch Sonnenlicht geschädigt würden, was durch die verschiedensten Arbeiten längst bekannt sei.

Die dritte Theorie stammt von LEHMANN⁸⁾ und OTTENWÄLDER⁸⁾; sie suchen die schädliche Wirkung des Lichtes so zu erklären, daß eine Reihe fluorescierender Stoffe, wie Farbstoffe, Alkaloidsalze u. a. m. im Lichte kräftige biologische Wirkung äußern; in Konzentrationen nun, die im Dunkeln kaum einen Einfluß auf Enzyme ausüben, sollen diese fluorescierenden Stoffe bei Sauerstoffzutritt im Licht zerstörend und tötend wirken.

Fast gleichzeitig mit GASSNERS Beiträgen zur Frage der Lichtkeimung¹⁰⁾ erschien eine vorläufige Mitteilung¹⁶⁾ über die Ergebnisse einiger Versuche, die ich mit altem, durch lange Zeit am Tageslicht bzw. in Dunkelheit aufbewahrt gewesenen Saatgut von *Phacelia tanacetifolia* angestellt hatte. GASSNER schreibt am Ende seiner Ausführungen: „Auffallend ist es auf jeden Fall, daß wir Stoffe, welche die keimungshemmende Wirkung des Lichtes zu paralysieren vermögen, nicht kennen, während wir die keimungsauslösende Wirkung des Lichtes in mannigfacher Weise durch chemische Stoffe ersetzen können.“ In meinen Versuchen war es mir aber gelungen, die Samen von *Phacelia tanacetifolia* Benth., eines Dunkelkeimers, durch Lagerung auf schwach saures Substrat auch am Tageslicht zu überaus kräftigem Keimen zu veranlassen.

Da diesbezügliche Versuche noch ganz mangelten, so beschloß ich, einen, wenn auch bescheidenen Beitrag zur Einflußnahme des Substrates auf die Dunkelkeimung zu liefern, zumal da die oben erwähnte Erscheinung mein Interesse in ganz besonderem Maße auf sich zog.

Methodisches.

Untersucht wurden Samen von *Phacelia tanacetifolia*, *Amarantus atropurpureus*, *Solanum lycopersicum* und *Allium Schoenoprasum*; das Saatgut war verschiedener Herkunft, stammte aber durchwegs von vertrauenswürdigen Gärtnereien. Als Keimbett dienten Petrischalen, deren Böden mit 6 Lagen chemisch reinen Filtrierpapiers ausgelegt waren; zur Befeuchtung des letzteren dienten Lösungen von Salzsäure, Schwefelsäure und Salpetersäure,

15) KINZEL: Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. Stuttgart 1913.

16) KUHN: Neue Beiträge zur Kenntnis der Keimung von *Phacelia tanacetifolia* Benth. B. d. D. B. G., 1915, XXXIII.

in Konzentrationen zu 0.1 mol, 0.05 mol, 0.01 mol und 0.005 mol. Lösungen und Filtrierpapier wurden mir von Herrn Dr. Max SIMON, Assistent am chemischen Institut, in freundlichster Weise zur Verfügung gestellt, wofür ich Herrn Dr. SIMON aufrichtigen Dank sage. Das Filtrierpapier wurde mit ca. 6 ccm der betreffenden Lösung getränkt, bei drohendem Austrocknen wurde destilliertes Wasser zugesetzt. Nach Tunlichkeit wurde jeder Versuch gemäß den Vorschriften für das landwirtschaftliche Versuchswesen in 4 Serien zu je 100 Samen ausgeführt. Vor der Auslegung auf das jeweilige Substrat wurden die Samen 24 Stunden lang einer Quellung im Dunkeln unterzogen. Ebenso wurden jene Samen vorbehandelt, die zu Vergleichszwecken auf destilliertes Wasser gebracht dem Tageslicht ausgesetzt wurden. Die Zeit der Beobachtung erstreckte sich auf 14 Tage. Wenn es nicht anders bemerkt wird, fand die Prüfung im nordseitig gelegenen Laboratorium statt, bei einer Temperatur, die zwischen 14° C und 19° C schwankte.

I. *Phacelia tanacetifolia* Benth.

Die folgenden Untersuchungen wurden mit Saatgut vorgenommen, das von HAAGE & SCHMIDT in Erfurt geliefert worden war. Am Tageslicht keimten auf destilliertem Wasser von 100 Samen im Durchschnitt 18, im Dunkeln hingegen 80. Wie schon früher erwähnt, wurde die Wirksamkeit des jeweiligen Substrates viermal auf je 100 Samen hin geprüft.

1) Versuche mit salzsäure-haltigem Substrat bei Tageslicht:

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0.1 mol HCl	0.05 mol HCl	0.01 mol HCl	0.005 mol HCl
4—7	75	71	18	40
4b—7b	62	77	18	32
50—53	81	74	22	31
50b—53b	58	83	13	41

Aus vorstehender Tabelle ist deutlich sichtbar, in wie hohem Maße das angesäuerte Substrat den schädlichen Einfluß des Lichtes aufzuheben vermag. Die Konzentrationen von 0.1 mol und 0.05 mol sind in der Wirkung am stärksten. Aber nicht nur auf die effektive Zahl der Keimlinge wirkt die Salzsäure im Substrat fördernd, sondern auch auf die Keimungsintensität. Dies veranschaulicht die folgende Tabelle:

Versuchs- Bedingungen	19° C, Tageslicht, HCl verschiedener Konzentrationen								aqu. dest.	
	0.1 mol		0.5 mol		0.01 mol		0.005 mol		a	b
Beginn 25./X. 15.	a	b	a	b	a	b	a	b		
26./10.	63	25	48	47	1	9	7	13	1	8
27./10.	9	34	10	16	11	5	17	11	3	2
28./10.	2	8	4	4	2	1	13	4	2	4
29./10.	1	8	2	1	1	2	1	2	3	1

2. Versuche mit Salzsäure-haltigem Substrat bei Verdunkelung.

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0.1 mol	0.05 mol	0.01 mol	0.005 mol
8—11	69	61	67	80
8b—11b	61	72	77	74
62—65	77	64	66	78
62b—65b	64	62	71	73

Aus der Zusammenstellung ist gut ersichtlich, daß Dunkelheit und Säure, bei getrennter Anwendung fördernde Faktoren, sich in der Wirkung hier nicht summieren. Das bei Verdunkelung auf destilliertem Wasser erzielte Resultat — 80% Keimungen — wurde sogar nur einmal erzielt. Die Intensität der Keimung ist annähernd dieselbe wie bei Auslegung auf destilliertes Wasser.

3. Versuche mit schwefelsaurem Substrat bei Tageslicht.

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0.1 mol	0.05 mol	0.01 mol	0.005 mol
12—15	51	22	17	26
12b—15b	66	32	27	35
54—57	55	33	25	31
54—57b	67	44	29	17

Auch Schwefelsäure erweist sich als geeignetes Mittel, den hindernden Einfluß des Lichtes aufzuheben, bzw. abzuschwächen. Jedoch bleibt die Schwefelsäure in ihrer Wirkung im Substrat hinter der Salzsäure zurück, sowohl was die Zahl der auf ihr erfolgten Keimungen anbelangt als auch was die Intensität der Keimung betrifft.

Versuchs- Bedingungen	19°C, Tageslicht, H ₂ SO ₄ verschied. Konzentration							
	0,1 mol		0,05 mol		0,01 mol		0,005 mol	
Beginn d. V. 29./XI. 15	a	b	a	b	a	b	a	b
30./XI.	29	27	10	17	7	12	8	5
1./XII.	22	20	8	5	14	9	17	7
2./XII.	6	5	2	3	3	0	8	0

4. Versuche mit schwefelsaurem Substrat bei Verdunkelung.

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0,1 mol	0,05 mol	0,01 mol	0,005 mol
16—19	51	39	68	79
16b—19b	69	64	82	85
58—61	66	45	62	80
58b—61b	77	64	65	77

In den stärkeren Konzentrationen summieren sich auch hier Dunkelheit und Säure nicht in der Wirkung. Nur zweimal fand eine geringfügige Steigerung des Keimprozentages bei Anwendung von 0,01 mol und 0,005 mol H₂SO₄ statt.

5. Versuche mit stickstoffhaltigem Substrat bei Tageslicht.

GASSNER¹¹⁾ gelang es, die keimungsauslösende Wirkung auch von Stickstoffverbindungen für gewisse lichtempfindliche Samen nachzuweisen. Er fand die Samen von *Geum urbanum*, *Hypericum perforatum*, *Gloxinia hybrida*, *Ranunculus sceleratus*, *Oenothera biennis* und *Chloris ciliata* einerseits durch das Licht, andererseits bei Dunkelheit durch N-Verbindungen in der Keimung gefördert. Als derart fördernd wirksame Verbindungen wurden HNO₃, Mg(NO₃)₂, (NH₄)NO₃, (NH₄)₂SO₄, NH₄Na₂PO₄ erkannt. Die N-Verbindungen entsprechend ihrer Wirksamkeit in einer für alle Samen in gleicher Weise gültigen Reihenfolge einzuordnen, war nicht möglich; aber jedesmal mußte es das Element N sein, das in irgendeiner Form den Samen geboten werden mußte, um die Lichtwirkung zu ersetzen. — Die mit Salpetersäure verschiedener Konzentrationen befeuchteten Substrate wirkten wie folgt, auf den Keimungsverlauf ein:

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0,1 m HNO ₃	0,05 m HNO ₃	0,01 m HNO ₃	0,005 m HNO ₃
1—4	74	75	8	19
5—8	79	78	6	16
9—12	70	76	6	11
13—16	63	61	8	8

In ihrer Wirkung auf die Zahl der Keimlinge steht die Salpetersäure zwischen Salzsäure und Schwefelsäure; es wäre also die von OTTENWÄLDER angegebene Reihenfolge für den Wirkungsgrad der Säuren in diesem Falle zu Recht bestehend. Was jedoch die Intensität der Keimung anbelangt, so wirkt die Salpetersäure zum Mindesten gleich stark wie die Salzsäure. Ich führe den Keimungsverlauf während der ersten fünf Tage an, denn in dieser Zeit war die Keimung für die Samen auf 0,1 mol und 0,005 mol fast ganz beendet.

Versuchs- Bedingungen	19° C, Tageslicht, HNO ₃ verschiedener Konzentration							
	0.1 mol		0.05 mol		0.01 mol		0.005 mol	
	a	b	a	b	a	b	a	b
10. III	65	56	61	53	0	2	0	1
11. „	3	6	13	5	1	0	1	4
12. „	2	1	0	1	1	1	2	0
13. „	0	0	1	0	0	0	1	0
14. „	0	0	0	1	0	2	3	2

Den Versuchen mit HNO₃ fügte ich noch solche mit KNO₃ von 0,05 mol Konzentration bei, um zu sehen, ob das Element N als solches keimungsauslösend wirkt, oder ob es in Form einer Säure dem Substrat beigegeben werden muß, um den hemmenden Einfluß des Lichtes zu beseitigen. Mit KNO₃ von 0.5 mol Konzentration hat GASSNER auch versucht, die Keimung einiger Dunkelkeimer, darunter *Phacelia tanacetifolia* Benth., im Dunkeln zu beschleunigen, aber ohne Erfolg. Ein Versuch meinerseits, die Keimung am Licht durch Lagerung auf KNO₃-haltiges Substrat zu fördern, führte ebenfalls zu keinem positiven Resultat, es trat eher das Gegenteil des Erwarteten ein, denn es keimten bloß 13% der ausgelegten Samen. Und merkwürdigerweise keimten sie mit wenigen Ausnahmen „verkehrt“, d. h. es trat nicht das Keimwurzelnchen zuerst heraus, sondern zuerst traten die grünen Kotyledonen aus der Samenschale hervor. Auf diese Erscheinung bei *Ph. t.* machte schon HEINRICHER¹³⁾ aufmerksam. Nach seinen Beobachtungen, die ich oft bestätigt fand, tritt ein derartiges Auskeimen nur dann auf, wenn die Samen unter ungünstigen Kulturbedingungen zum Keimen ausgelegt werden.

Wie ist nun die Erscheinung, daß Säuren diesem Dunkelkeimer ein hochwertiges Keimen am Tageslicht ermöglichen, zu erklären? Jedenfalls müßte der Versuch einer Erklärung von der Tatsache ausgehen, daß die Säuren aus dem Substrat ins Innere

der Samen eingedrungen sind. Dies wurde dadurch nachgewiesen, daß eine Anzahl Körner zuerst solange mit destilliertem Wasser abgespült wurden, bis sie, auf blaues Lackmuspapier gebracht, keine Rotfärbung desselben mehr hervorriefen; sodann wurden sie auf blauem Lackmuspapier zerdrückt, was jedesmal eine Rotfärbung desselben zur Folge hatte. Es scheint eine Beeinflussung des Samen-Inneren vorzuliegen, vielleicht derart, daß die Säuren auf die im keimenden Samen stattfindenden enzymatischen Prozesse in irgend einer Weise einwirken. HEINRICHER ¹³⁾ stellt sich den schädigenden Einfluß des Lichtes auf die Keimung gerade von *Ph. t.* so vor: er sucht die Beeinflussung der Keimung durch das Licht auf photochemische Wirkung bei Reaktivierung der Reservestoffe zurückzuführen; er nimmt an, daß die Wirksamkeit der fettspaltenden Lipase durch im Dunkeln auftretende Säurebildung begünstigt wird, während das unzerlegte Licht und die Strahlen der ersten Spektralhälfte entsäuernd und dadurch in die Umsetzung des Fettes hemmend eingreifen. Wollte man diese Hypothese einem Erklärungsversuch zugrunde legen, dann wäre das saure Substrat in dem Sinne wirkend, daß die durch das Tageslicht bewirkte Entsäuerung durch die aus dem Substrat aufgenommene Säure ausgeglichen würde. Bevor aber eine Erklärung auf eben zitierter Grundlage aufgebaut werden kann, muß erst der von HEINRICHER angenommene Vorgang einer Entsäuerung experimentell auf seine Richtigkeit geprüft werden. Die Art und Weise, wie diese Prüfung vorgenommen werden könnte, stelle ich mir ungefähr so vor: große Mengen von Samen werden teils am Licht, teils im Dunkeln durch längere Zeit aufbewahrt, sodann getrennt mittels einer dazu geeigneten Presse ausgepreßt, und der Preßsaft hierauf quantitativ auf seinen Gehalt an Säure untersucht; ein Vergleich des Säuregehaltes aus dem Preßsaft des am Licht und des im Dunkeln aufbewahrt gewesenen Saatgutes würde dann wohl zeigen, ob eine Entsäuerung am Licht tatsächlich stattgefunden hat. Eine zweite Möglichkeit zur Prüfung wäre die, den Preßsaft sofort zu gewinnen, einen Teil desselben verdunkelt und den anderen am Licht aufzubewahren, und die quantitative Analyse auf Säure nach etwa einem Jahr vorzunehmen.

Die hier angeführten Versuche ergaben:

Phacelia tanacetifolia Benth., ein Dunkelkeimer, vermag zu sehr hohen Prozentsätzen auch am Tageslicht zu keimen, wenn dem Substrat verdünnte Salzsäure, Schwefelsäure oder Salpetersäure zugefügt wird.

Dunkelheit und Säure summieren sich in der Wirkung nicht.

II. *Amarantus atropurpureus*.

BAARs ⁴⁾ bereits zitierte Arbeit über die Keimungsverhältnisse bei *Amarantus* lieferte u. a. das Ergebnis, daß die Samen von *Amarantus atropurpureus* bei einer Temperatur von 10° C — 15° C ausgesprochene Dunkelkeimer sind; dieses Verhalten ändert sich aber mit dem Steigen der Temperatur so, daß die Samen bei 30° C vorzugsweise am Licht keimen. Ferner wurde konstatiert, daß die *Amarantus*-Samen eine Ruheperiode mitmachen, die aber im Dunkeln durch Säurewirkung aufgehoben werden kann. Die Samen wurden bei einer Temperatur von 13°—20° C auf Filtrierpapier ausgelegt, das mit 0.5%—1% HCl oder HPO₃ angefeuchtet war. Bei diesen Versuchen keimten im Licht von 250 bloß 3 Samen, während von den verdunkelten Kulturen in einem Falle 20%, in einem 30% und in 3 Fällen je 50% auskeimten. Die Aufhebung der Ruheperiode gelang aber nur im Dunkeln. BAAR fand auch, daß das Alter der Samen von großer Bedeutung für ihre Lichtempfindlichkeit ist.

Meine Versuche erstrecken sich auf die Säurewirkung einmal bei 19° C (Zimmertemperatur), das andere Mal bei einer konstanten Temperatur von 10° C; letztere Versuche fanden bei Tageslicht und im Dunkeln statt, und zwar im ebenfalls nordseitig gelegenen Zimmer für konstante Temperaturen. Die Temperatur in diesem Raume schwankte um 0.1° C, was wohl der Genauigkeit der Versuche keinen Abbruch tut. Das zu den Versuchen verwendete Saatgut war von der Samenhandlung JAKOB ZIEGLER in Salzburg bezogen und im Jahre 1914 geerntet worden.

A. Versuche bei Zimmertemperatur.

Bei der im Zimmer herrschenden Temperatur von maximal 19° C. keimten am Licht auf destilliertem Wasser durchschnittlich 57, im Dunkeln 79 Samen vom Hundert. Versuche wurden nur am Tageslicht ausgeführt.

1. Versuche mit Salzsäure- und Schwefelsäure-haltigem Substrat.

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0.1 mol HCl	0.05 mol HCl	0.01 mol HCl	0.005 mol HCl
4—7	42	57	51	57
4b—7b	50	63	61	57
44—47	41	52	65	58
52—55	56	61	59	57

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0.1 mol H ₂ SO ₄	0.05 mol H ₂ SO ₄	0.01 mol H ₂ SO ₄	0.005 mol H ₂ SO ₄
8—11	63	45	54	70
8b—11b	60	68	65	57
48—51	67	63	65	66
56—59	64	70	68	65

Die beiden Säuren wirken in diesem Falle nicht stark fördernd; die Wirkung der Schwefelsäure ist hier stärker als die der Salzsäure.

2. Versuche mit Salpetersäure-haltigem Substrat.

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0.1 mol	0.05 mol	0.01 mol	0.005 mol
1—4	91	92	78	84
5—8	85	86	84	86
9—12	91	90	78	77
13—16	83	97	88	76

In ganz bedeutendem Maße ermöglicht die Salpetersäure das Keimen am Tageslicht, besonders die stärkeren Konzentrationen derselben.

Die Salpetersäure beeinflusst auch die Intensität der Keimung ganz wesentlich, während der Keimungsverlauf auf Salzsäure-, bzw. Schwefelsäure-haltigem Substrat ähnlich dem auf destilliertem Wasser ist.

Versuchs- Bedingungen	19° C, Tageslicht, HNO ₃ verschiedener Konzentration								aqu. dest.	
	0.1 mol		0.05 mol		0.01 mol		0.001 mol		a	b
Versuchs- Beginn 6. III. 16	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
7. III.	18	18	9	10	8	6	1	1	0	0
8. III.	44	43	50	46	29	34	31	31	5	5
9. III.	10	14	16	17	16	29	24	65	30	35
10. III.	5	6	3	4	4	2	5	4	13	19

Auch KNO₃ im Substrat wirkt auf *Amarantus atropurpureus* im Tageslicht keimungsfördernd, wenn auch nicht stark: Im Durchschnitt keimten 63 Samen von 100.

B. Versuche bei konstanter Temperatur von 10° C.

Bei einer konstanten Temperatur von 10° C. keimten am Tageslicht 5%, im Dunkeln 37%, der auf destilliertem Wasser ausgelegten Samen.

1. Versuche mit Salzsäure-haltigem Substrat am Licht
und im Dunkeln.
am Licht

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0.1 mol HCl	0.05 mol HCl	0.01 mol HCl	0.005 mol HCl
16--19	2	5	2	0
16b--19b	3	4	2	1

im Dunkeln

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0.1 mol HCl	0.05 mol HCl	0.01 mol HCl	0.005 mol HCl
20--23	0	24	26	15
20b--23b	3	25	25	12

Vorstehende Übersicht zeigt, daß die Säurewirkung, wenigstens bei *Amarantus atropurpureus*, von der Temperatur abhängig zu sein scheint. Weder im Licht noch im Dunkeln bewirkt die Säure eine Förderung, sie erzielt eher das Gegenteil. Genau dasselbe zeigt sich bei den folgenden Versuchen:

2. Versuche mit Schwefelsäure-haltigem Substrat am Licht
und im Dunkeln.
am Licht

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0.1 mol H ₂ SO ₄	0.05 mol H ₂ SO ₄	0.01 mol H ₂ SO ₄	0.005 mol H ₂ SO ₄
28--31	2	2	2	3
28b--31b	1	2	2	2

im Dunkeln

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0.1 mol H ₂ SO ₄	0.05 mol H ₂ SO ₄	0.01 mol H ₂ SO ₄	0.005 mol H ₂ SO ₄
24--27	14	18	20	20
24b--27b	15	18	21	22

C. Versuche mit Salpetersäure-haltigem Substrat bei ca. 15° C.

Die bei den soeben angeführten Versuchen gemachte Beobachtung, daß die Wirkung der Säure auf die Keimung von der Temperatur beeinflußt wird, veranlaßten mich, die auf salpetersaures Substrat noch auszulegenden Samenserien einer Temperatur von ca. 15° auszusetzen. Die Versuche fanden am Tageslicht in einem der physiologischen Arbeitszimmer statt, bei einer Temperatur, die zwischen 14.5° C und 15° C schwankte.

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0.1 mol HNO ₃	0.01 mol HNO ₃	0.05 mol HNO ₃	0.005 mol HNO ₃
21—24	70	70	12	4
25—28	64	62	15	8

Wiederum zeigt sich der Einfluß der Temperatur auf die Säurewirkung sehr deutlich, wenn man die Ergebnisse, die auf salpetersaurem Substrat bei 19° C erzielt wurden, mit diesen hier vergleicht. Abgesehen von der geringen Wirkung der beiden stärkeren Konzentrationen und dem Versagen der beiden schwächeren, setzt auch die Keimung nicht mit einem Schlag ein, sondern sie vollzieht sich ganz allmählich. —

Amarantus atropurpureus kann als Dunkelkeimer bei geeigneter Temperatur auf angesäuertem Substrat ebenfalls am Tageslicht in sehr hohem Maße auskeimen. Also wirksam zeigt sich HNO₃ im Substrat.

Ferner zeigt sich, daß die Temperatur auf die Wirkung der Säure Einfluß hat.

Hier möchte ich gegen LEHMANNs⁸⁾ und OTTENWÄLDERS⁸⁾ Theorie über das Wesen der Dunkelkeimung einen Einwand erheben. Wie bereits früher erwähnt, beruht ihre Erklärung darauf, daß eine Reihe fluoreszierender Stoffe, wie Farbstoffe, Alkaloidsalze u. a. m. im Lichte kräftige biologische Wirkung äußern; in Konzentrationen nun, die im Dunkeln kaum einen Einfluß auf Enzyme üben, sollen diese fluoreszierenden Stoffe bei Sauerstoffzutritt im Lichte zerstörend und abtötend wirken.

Daß die Alkaloidsalze am Licht hindernd auf die Keimung der betreffenden Samen wirken, ist im Allgemeinen nicht richtig. Alkaloidsalze enthaltende Samen verhalten sich vielmehr dem Licht gegenüber recht verschieden. So sind z. B. *Atropa Belladonna*¹⁴⁾ und *Conium maculatum*¹⁶⁾ ganz ausgesprochene Lichtkeimer; erstere enthält das typische Alkaloid Atropin in einer knapp hinter der Samenschale liegenden Zellschicht, letzteres enthält das Coniin in größerer Menge innerhalb der das Endosperm umgebenden Zellen.¹⁷⁾ *Aconitum Napellus* dagegen, dessen Alkaloid Aconitin sich inner-

16) KINZEL: Licht und Frost als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft, 1915, X.

17) CLAUTRIAU: Localisation et signification des alcaloides dans quelques graines. Ann. d. l. Soc. belge de microscopie (Refer. Beihefte zu Bot. Zbl. 1894, IV.)

halb des Endosperms befindet, und *Colchicum autumnale*, dessen Colchicin außerhalb der Nährschicht in der Samenschale lokalisiert ist¹⁸⁾, sind Dunkelkeimer. Ein weiteres Beispiel für die Lichtkeimung Alkaloidsalze enthaltender Samen, oder zum mindesten deren indifferenten Verhalten dem Lichte gegenüber, sind die Samen von *Cytisus*¹⁹⁾ *Laburnum* und *Genista*. Beide enthalten das Alkaloid Cytisin, und zwar reichlich in den Kotyledonen, in den Samenschalen aber gar nicht. Die Samen von *Cytisus Laburnum* keimen überhaupt nur am Licht; gequollene Ginstersamen verhalten sich Licht und Dunkelheit gegenüber fast gleich, ungequollene sind hingegen Lichtkeimer.

Über die Keimungsbedingungen von *Hyoscyamus niger* und *Datura Stramonium* liegen noch keine abgeschlossenen Arbeiten vor, doch scheinen sich die Samen des Stechapfels Licht und Dunkelheit gegenüber indifferent zu verhalten.

III. *Solanum Lycopersicum*.

Das Material war von HAAGE & SCHMIDT in Erfurt bezogen worden. Auf destilliertem Wasser keimten am Licht 77% aus, im Dunkeln 94%. Seine Natur als Dunkelkeimer bekundet das Saatgut noch dadurch, daß die Keimung im Dunkeln ungleich rascher zu Ende war als die im Licht, also durch größere Intensität des Keimens bei Dunkelkultur.

Die Versuche wurden nur bei Tageslicht durchgeführt.

1. Versuche mit Salzsäure-haltigem Wasser.

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0.1 mol HCl	0.05 mol HCl	0.01 mol HCl	0.005 mol HCl
5-8	81	84	86	83
17-20	87	73	78	77
21-24	78	81	71	75
33-36	86	87	71	82

Eine starke Förderung durch Salzsäure-haltiges Substrat war nicht zu erwirken. Es konnte auch keine Wirkung auf die Dauer des Keimungsverlaufs beobachtet werden.

18) BARTH: Bot. Centralblatt Bd. L XXV, 1898.

19) KINZEL: Über die Keimung einiger Baum- und Gehölzsamen. Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft 1915, IV./V.

2. Versuche mit Schwefelsäure-haltigem Substrat.

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0.1 mol H ₂ SO ₄	0.05 mol H ₂ SO ₄	0.01 mol H ₂ SO ₄	0.005 mol H ₂ SO ₄
9—12	86	99	80	91
13—16	95	96	89	87
25—28	82	91	89	82
29—32	88	91	82	78

Von allen drei zur Untersuchung gelangten Säuren wirkte die Schwefelsäure am meisten fördernd. Die Intensität der Keimung erfuhr aber keinerlei Beschleunigung.

3. Versuche mit Salpetersäure-haltigem Substrat.

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0.1 mol HNO ₃	0.05 mol HNO ₃	0.01 mol HNO ₃	0.005 mol HNO ₃
1—4	85	74	54	82
5—8	80	77	53	84
9—12	82	79	63	84
13—16	81	79	60	83

Im Wesentlichen dieselbe Wirkung, wie bei Anwendung von Salzsäure.

Die Keimung von *Solanum Lycopersicum* am Tageslicht konnte durch Beifügung von Säure ins Substrat so gehoben werden, daß die Zahl der Keimungen am Tageslicht die Zahl derer im Dunkeln erreichte, manchmal sogar übertraf. Als besonders wirksam wurde H₂SO₄ von 0.1 mol und 0.05 mol Konzentration befunden.

IV. *Allium Schoenoprasum*.

Das Saatgut wurde von der Firma HAUBENSAK, Wien II, geliefert. Auf destilliertem Wasser keimten am Tageslicht 78%, im Dunkeln 91% der ausgelegten Samen; außerdem setzte die Keimung der im Dunkeln gehaltenen Samen rascher und mit weit höheren Zahlen ein, als bei den Samen in Lichtkultur. Die Säureversuche wurden durchwegs nur am Tageslicht ausgeführt.

1. Versuche mit Salzsäure-haltigem Substrat.

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0.1 mol HCl	0.05 mol HCl	0.01 mol HCl	0.005 mol HCl
9—12	18	51	65	81
13—16	19	49	81	81
17—20	8	48	75	77
21—24	15	60	72	76

Eine Förderung der Keimung durch das angewendete Substrat ist nicht ersichtlich. Die drei ersten Konzentrationen wirken mehr oder weniger schädlich, nur die letzte und schwächste kann, im Durchschnitt gerechnet, die Zahl der Keimungen auf destilliertem Wasser erzielen.

2. Versuche mit Schwefelsäure-haltigem Substrat,

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0.1 mol H ₂ SO ₄	0.05 mol H ₂ SO ₄	0.01 mol H ₂ SO ₄	0.005 mol H ₂ SO ₄
25—28	28	35	73	75
29—32	20	37	77	71
33—36	23	42	79	77
37—40	23	35	77	74

Die Schwefelsäure fördert die Keimung ebenfalls nicht. Hier wie oben setzt die Keimung ganz allmählich ein. In jedem Fall wirkt das saure Substrat geradezu schädlich.

3. Versuche mit Stickstoff-haltigem Substrat.

Versuch Nr.	Zahl der erfolgten Keimungen auf			
	0.1 mol HNO ₃	0.05 mol HNO ₃	0.01 mol HNO ₃	0.005 mol HNO ₃
41—44	14	31	73	67
45—48	19	35	64	64
49—52	22	29	66	72
53—56	16	25	69	74

Salzsäure, Schwefelsäure und Salpetersäure zeigten, ins Substrat gegeben bei *Allium Schoenoprasum* keine fördernde Wirkung auf das Keimen am Tageslicht, weder in Bezug auf das Keimprozent noch auf die Intensität der Keimung. Auch auf Substrat mit 0,05 mol KNO₃ vermochten die Samen nur zu 67% zu keimen.

Diese Versuche sind insofern von Interesse, als deren negatives Ergebnis in gewisser Beziehung ein Gegenstück zu einigen Versuchen OTTENWÄLDERS sind. Es gelang nämlich OTTENWÄLDER in keiner Weise, *Gloxinia hybrida* und *Ranunculus sceleratus*, zwei Lichtkeimer, im Dunkeln zur Keimung zu bringen. GASSNER¹¹⁾ veranlaßte jedoch diese durch stickstoffhaltiges Substrat auch im Dunkeln zu keimen. —

Der Zweck dieser Untersuchung, Stoffe, welche die keimungshemmende Wirkung des Lichtes zu paralysieren vermögen, nachzuweisen, kann wohl als erreicht angesehen werden. Erst nach Prüfung des Einflusses weiterer anorganischer, dann organischer

Säuren und alkalischer Stoffe im Substrat wird man sich über die vermutliche Ursache der Beziehungen zwischen Substrat und Licht ein Bild machen können und damit dem Problem der Keimung vielleicht um einen Schritt näher rücken. —

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Hofrat Prof. Dr. HEINRICHER, für alle gehaltenen Bemühungen und gegebenen Anregungen bestens zu danken.

Innsbruck, im Mai 1916.

35. F. W. Neger: Über die Ursachen der für akute Rauchschäden charakteristischen Fleckenbildung bei Laubblättern.

(Mit 1 Abb. im Text.)

(Eingegangen am 4. Juni 1916.)

Werden Laubbäume mäßig konzentrierten Gasen von schwefliger Säure, Salzsäure, Chlor, Fluorwasserstoff etc. ausgesetzt, so beobachtet man nach einigen Tagen Fleckenbildungen, welche als mehr oder weniger charakteristisch für sog. akute Rauchschäden angesehen werden. Bald sind es die Randpartien der Blätter, bald die zwischen den Hauptseitenerven liegenden Teile, welche in voller Ausdehnung, oder in unterbrochenen Feldern stark gebleicht erscheinen. Häufig sind die hellen Flecken von einem dunkeln Rand eingerahmt; häufig sind aber die Flecke auch ganz unregelmäßig verteilt. Man könnte zunächst den Eindruck erhalten als ob es sich hier um äußerliche Ätzungen des Blattgewebes durch die sauren Gase handle, indem entsprechend der verschiedenen Konzentration der Rauchscheiden einzelne Blattstellen mehr, andere weniger betroffen werden.

Dies ist aber nicht der Fall, wie aus folgendem Versuch hervorgeht: Werden abgeschnittene Zweige (von Esche, Buche und dergl.) erst dann der Wirkung saurer Gase ausgesetzt, wenn die Blätter ihren Turgor verloren haben, d. h. beginnen zu welken, so entstehen keine Ätzflecken. Dies beweist, daß die giftigen Gase nicht von außen sondern von innen her angreifen, d. h. sie müssen erst durch die Spaltöffnungen in das Innere der Blätter eingedrungen sein. An welkenden Blättern ist dies nicht möglich, weil sich

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [34](#)

Autor(en)/Author(s): Kuhn Erik

Artikel/Article: [Dunkelkeimer und Substrat. 369-386](#)