

Über die Blütenbildung von *Sempervivum*.

Von Georg Klebs.

(Mit 5 Abbildungen im Text.)

In mehreren Arbeiten bin ich (1904, 1905, 1906, 1910) bereits auf die Bedingungen der Fortpflanzung bei *Sempervivum* eingegangen. Sie sind im Prinzip die gleichen bei den Phanerogamen wie bei Algen. Ganz allgemein erfolgt der Übergang von dem rein vegetativen Wachstum zur geschlechtlichen Fortpflanzung, wenn gewisse quantitative Änderungen der äußeren Bedingungen eintreten. Vor allem ist die Steigerung der C-Assimilation von entscheidender Bedeutung; bei Abnahme der Lichtintensität wird die geschlechtliche Fortpflanzung durch das Wachstum ersetzt, wie es für *Vaucheria* (Klebs 1892), später für andere Algen, *Spirogyra*, *Oedogonium* usw. (Klebs 1896), ebenso für verschiedene Phanerogamen (Vöchting 1893, Curtel 1898 u. a.) nachgewiesen worden ist. Ich habe den Gedanken ausgesprochen (Klebs 1904, pag. 546), daß die wesentliche innere Bedingung für die Blütenbildung in der Ansammlung gewisser organischer Substanzen, einer Steigerung ihrer Konzentration besteht, und Loew (1905, pag. 127) hat dann auf die besondere Bedeutung des Zuckers hingewiesen (vgl. auch H. Fischer 1905). Die Konzentration richtet sich in der Pflanze nach dem Verhältnis des aufbauenden und abbauenden Stoffwechsels. Alle anderen äußeren Bedingungen wirken in Verbindung mit dem Licht je nach ihrer Quantität bei der Entscheidung mit, ob Wachstum oder Blütenbildung eintritt. Größere Feuchtigkeit befördert das Wachstum, hemmt die Blütenbildung (Möbius 1897, pag. 113, Gain 1895); geringere Feuchtigkeit, besonders lebhaftere Transpiration wirkt umgekehrt, weil die Konzentration gesteigert wird. Ebenso befördert vermehrte Nährsalzzufuhr das Wachstum und hindert die Blütenbildung. Daher wirkt eine Verringerung der Nährsalze (Klebs 1904, pag. 548), besonders der N-haltigen (Benecke 1898, pag. 89, 1906, pag. 103; Fischer 1905, pag. 482; Loew 1905, pag. 324; Klebs 1909, pag. 9; Montemartini 1910) fördernd auf die Blütenbildung (vgl. die zusammenfassende Darstellung Klebs 1913 b). Diese allgemeinen Sätze sind nur als Richtlinien aufzufassen, nach denen die weitere Forschung vorwärts dringen kann. Denn es ist klar, daß wir heute weit davon entfernt sind, eine Einsicht in die äußerst verwickelten Vorgänge der Blüten-

bildung zu haben; wir müssen zunächst versuchen, die Wirkungen der äußeren Faktoren viel genauer zu erforschen. In dieser Arbeit gilt es vor allem, den Einfluß des Lichtes eingehender zu analysieren.

Der Ausgangspunkt für die neue Untersuchung war das Problem der Blütezeit. Wenn Rosetten von *Sempervivum Funkii* im Laufe des Sommers und Winters blühreif geworden sind, entwickeln sich die Infloreszenzen unter den Bedingungen der freien Natur im Juni des folgenden Jahres. Untersuchte ich mikroskopisch durch geeignete Schnitte, in welchem Zeitpunkt die allerersten Blütenanlagen erschienen, so ließ sich in den verschiedenen Jahren (1904—1907) im Klima von Halle immer feststellen, daß die Anlagen Ende April (26.—30.) zuerst nachweisbar waren. In dem Klima von Heidelberg, in dem im Durchschnitt das Frühjahr um ca. 14 Tage früher eintritt, zeigten (1908—1911) sich die Blütenanlagen bei dem gleichen Halleschen Material (sämtliche Rosetten waren Nachkommen einer einzigen Rosette) zu gleicher Zeit Ende April. Es schien, als hätten wir hier ein Beispiel für eine engbegrenzte, erblich fixierte Blütezeit, wie sie auch heute noch so vielen Pflanzen zugeschrieben wird. Nach allen meinen Erfahrungen über die weitgehendsten künstlichen Variationen, nach meiner theoretischen Auffassung war die Annahme einer solchen erblich fixierten Blütezeit im höchsten Grade unwahrscheinlich, ja unbegreiflich. Im Laufe der Untersuchungen konnte ich feststellen (Klebs 1905, pag. 269), daß die Blütenbildung und Blütezeit sehr wohl sich verändern läßt; es gelang mir, Blüten in der Zeit von Ende April bis Dezember zu beobachten. Aber es gelang mir früher niemals, blühreife Rosetten während des Winters zur Blütenbildung zu bringen, obwohl doch eigentlich alles in der Rosette dafür vorbereitet ist. Bringt man solche Rosetten von Oktober bis März in das warme Gewächshaus, so erfolgt nie eine Bildung der Infloreszenz, vielmehr wird der blühreife Zustand vernichtet, so daß die Rosetten auch im folgenden Sommer nicht zur Blüte gelangen. Erst solche Rosetten, die Ende März oder Anfang April in das Gewächshaus gestellt werden, erzeugen die Infloreszenz zur normalen Zeit im Juni. Wenn ich die Rosetten während des Winters bei niedrigerer Temperatur halte, um 10° oder noch bei tieferen Graden, so bleibt der blühreife Zustand erhalten; aber es bildet sich keine Infloreszenz aus. So erschien es mir lange Zeit völlig aussichtslos, zum Ziele zu gelangen, bis ich auf den Gedanken kam, ob nicht doch die ungenügende Lichtmenge des Winters dabei eine Rolle spielte. Ich versuchte den Einfluß einer Dauerbelichtung (Dezember 1912) mit Osramlampen und erreichte damit mein Ziel, *Sempervivum Funkii* in jedem Wintermonat zur Blüte zu

bringen (Klebs 1913 b, pag. 21). In den aufeinanderfolgenden Jahren habe ich immer wieder die Sache nachgeprüft; ich will hier einen kurzen Bericht darüber geben.

Zu den Versuchen benutzte ich Rosetten, die nach dem Alter und der vorhergehenden Behandlung blühreif erschienen. Ein unzweifelhaftes Kennzeichen des blühreifen Zustandes ist mir bis jetzt nicht bekannt. Daher konnte es gelegentlich vorkommen, daß eine Rosette doch nicht blühreif war. Aber die immer wiederholten Versuche im Laufe der Jahre geben den Resultaten volle Sicherheit.

In solchen blühreifen Rosetten gehen vom Spätsommer ab langsam innere Veränderungen vor sich, hauptsächlich im Zusammenhang mit der niederen Temperatur des Herbstes und Winters. Die Blühreife steigert sich allmählich. Infolgedessen braucht eine Rosette, die im Oktober dauerbelichtet wird, etwa 5—6 Wochen bis zur Öffnung der ersten Blüte, Ende Dezember und weiterhin nur 4 Wochen, bisweilen auch nur 25—26 Tage. Es ließ sich aber die Entwicklungszeit trotz großer Lichtstärke im Februar bis März bisher nicht weiter verkürzen. Dieser verschiedene Grad der Blühreife machte sich auch bei jenen Versuchen bemerkbar, in denen die für die erste Anlage der Blüten nötige Zeit der Dauerbelichtung festgestellt werden sollte. Die blühreifen Rosetten, die in allen Versuchen auf kleinen Gläsern mit Wasser saßen, wurden je 2, 3, 4 usw. Tage dauerbelichtet und dann in das geheizte Gewächshaus übergeführt. Während dieses Gewächshaus blühreife Rosetten nicht zur Blüte kommen läßt, ja die Blühreife zerstört, ermöglicht es die Bildung der Infloreszenz, wenn die Rosette durch Dauerbelichtung die ersten Anlagen gebildet hat. Die Dauerbelichtung ist nur nötig für die ersten Anlagen der Blüten. Im Gewächshaus entwickelt sich die Infloreszenz langsamer als im Lichtraum; sie zeigt aber eine bessere Ausbildung und größere Zahl offener Blüten.

In einem Versuch vom 28. XI. 1913 bei vier Osramlampen zusammen mit 200 H. K. (Entfernung 40 cm) blieben die 4, 5, 6, 7, 8 Tage belichteten Rosetten im Gewächshaus steril; erst die 9 Tage belichtete bildete bis zum 22. II. 1914 eine Infloreszenz mit 18 Blüten resp. Knospen. Bei den Versuchen im Januar bis Februar genügten meist 4 Tage, im März 3 Tage; bei einem Versuch vom 11. April reichte 1 Tag aus. Ich will die Resultate eines solchen Versuches genauer angeben. Vier Rosetten seit 20. II. 1914 in 70 cm Entfernung von einer Osramlampe (1000 H. K.). Die Durchschnittstemperatur betrug 25,4°, Minim. 24,7, Maxim. 26,2°; relative Feuchtigkeit 50—60%

Dauerbelichtung	Verhalten im Gewächshaus am 25. IV.
2 Tage	Rosette kaum erhöht, vegetativ.
3 „	Keine Streckung, vier Blüten im Zentrum der Rosette, daneben zwei kleine Rosetten.
4 „	Achse ein wenig gestreckt, dicht beblättert, fünf gestielte Blüten, zwei Rosetten.
5 „	Achse deutlich gestreckt aber noch kurz, drei Wickel offene Blüten, einige rosettenartig, zwei Rosetten.

Die Versuche zeigen (Fig. 1 A—D), daß 2 Tage der Belichtung nicht genügten, daß bei 3—5 Tagen die Streckung der Achse von der Länge der Dauerbelichtung abhängt, während die Ausbildung der Blüten schon nach 3 tägiger Belichtung erfolgen kann (Fig. 1 A, D). In-
 lessen treten dabei vegetative Umbildungen der Blüten bis zum Ersatz durch echte Rosetten auf, Metamorphosen, wie ich sie früher mit Hilfe anderer Methoden erhalten habe (1905, pag. 243, Fig. 1 usw.). Die weitere Untersuchung bezog sich auf die Fragen nach dem Einfluß der Lichtintensität, der Lichtdauer pro Tag und der spektralen Zusammensetzung des Lichtes.



Fig. 1. *Sempervivum Funkii*. Blühreife Rosetten von gleichem Alter auf Gläsern mit Wasser seit 29. II. 1914 mit Osramlicht dauerbelichtet. A nach 2 Tagen in das Gewächshaus gestellt — 23. IV. nur vegetative Rosette; B nach 3 Tagen — 5. IV. kurz gestielte Blüten neben Rosetten im Zentrum der Rosette; C nach 4 Tagen — 25. IV. geringe Streckung der Achse neben Blüten Rosetten; D nach 5 Tagen — 25. IV. Achse deutlich gestreckt mit mehreren Wickeln; an einem neben Blüten Rosetten. $\frac{3}{4}$ natürl. Größe.

Die Lichtintensität.

Die Rosetten standen in gleicher Höhe, aber in verschiedenen Entfernungen von einer frischen Osramlampe (ca. 1000 H. K.); die Entfernungen 80, 120, 160, 200 cm sind von der Mitte der Lampe abgemessen. Die Durchschnittstemperatur betrug in 80 cm Entfernung $22,5^{\circ}$ in 200 cm $19,8^{\circ}$. Der Versuch begann am 27. XII. 1913

Entfernung in cm	Lichtstärke in H.K.	Öffnung der ersten Blüte in Tagen	Länge der Achse in cm	Zahl der Blüten und Knospen	Beschaffenheit der Blüten
80	1560	31	9,2	8	Blumenblätter schwach rosa.
120	695	31	7,4	6	Blumenblätter weißlich, Anthere fast sitzend.
160	390	42	9	7	Blumenblätter grünlich mit weißlichem Schimmer, dicklich rosettenartig.
200	250	47	14,8	8	Keine Streckung der Wickel, nur zwei offene Blüten, grünlich weiß, die anderen Knospen verkümmert.
240	170		9,3		Kleiner Blütenkopf, alle Blüten verkümmert, sich auch nicht weiter entwickelnd.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß noch in einer Entfernung von 240 cm die Anlagen der Blüten entstehen, daß aber die Ausbildung der Infloreszenz, besonders der Zweige und Blüten, mit Abnahme der Lichtintensität abnimmt. Die Erregung der Blütenanlagen erfordert bei Dauerbelichtung eine geringere Intensität als die Ausbildung der Infloreszenz.

Um die Grenze der Lichtintensität aufzufinden, benutzte ich einen besonderen Dunkelraum (s. Klebs 1914, pag. 56) im gleichen Lichtzimmer. Er bestand aus einem 2 m langen, 50 cm hohen und breiten Gestell, das nach außen durch schwarze Pappwände und schwarzes Tuch lichtdicht abgeschlossen war. An einem Ende hing eine kleine Osramlampe von ca. 10 Kerzen. Der Versuch dauerte vom 6. II. 14 bis 2. III. 14; an diesem Tage wurden die Kulturen in das Gewächshaus gebracht. Die Stärke der Lampe nahm in den letzten beiden Wochen bis auf 6 H. K. ab. Die Temperatur war in 25 cm Entfernung durchschnittlich 21,2°, in 200 cm 19,8°.

Entfernung in cm	Streckung der Achse bis 7. III. in cm	Beschaffenheit der Infloreszenz am 7. III.	Verhalten im Gewächshaus seit 7. III., am 24. bis 25. IV.
25	9,5	drei Blüten offen, Krone weißlich	
50	10	kleine Blütenknospen	Achse 12 cm, dicht beblättert, vier offene rote Blüten.
75	10,5	nur Blattknospen sichtbar	Achse 12,2 cm, zwei normale Blüten, drei verkümmert, drei Blattrosetten.
100	16,6	ebenso	Achse 17 cm, einige Blüten, wenig ausgebildet, neben Rosetten.
125	9,5	ebenso	Achse 10,5 cm, rosettenartig beblättert; ein Wickel mit einer offenen Blüte und einer Rosette.
150	7,4	ebenso	Achse 8,4 cm, am Ende eine Rosette mit zentralem Blütenköpfchen und einer kleiner Rosette.
175	9,5	ebenso	Achse mit vegetativer Endrosette.
200	10	ebenso	Ebenso, unterhalb der Endrosette zwei kleine Rosetten.

In 25 cm Entfernung bei einer Lichtstärke von ca. 160 H. K. kam die blühreife Rosette innerhalb eines Monates noch zur Bildung weniger offener Blüten; bei 50 cm sah man noch kleine Knospen, von



Fig. 2. *Sempervivum Funkii*. Blühreife Rosetten von gleichem Alter auf Gläsern mit Wasser vom 6. II. 1914 bis 7. III. von einer kleinen Osramlampe (10 H. K.) dauerbelichtet in verschiedener Entfernung; am 7. III. in das Gewächshaus gestellt; am 5. IV. fotogr. A in 125 cm Entfernung, an der gestreckten Achse rosettenartige Blätter, dann ein kurzer blühender Wickel; B in 150 cm Entfernung, an der gestreckten Achse eine Rosette mit sitzenden Blütenknospen; C in 175 cm Entfernung, an der gestreckten Achse eine vegetative Rosette. $\frac{9}{10}$ natürl. Größe.

da ab anscheinend nur Blätter. Aber es waren doch die ersten Anlagen der Blüten entstanden, so daß im Gewächshaus sich noch Blüten ausbildeten, allerdings mit zunehmender vegetativer Umbildung der

Infloreszenz (s. Fig. 2 A—C). Die Lichtintensität in 175 cm Entfernung (ca. 3 · 2 H.K.) war zu schwach und bedeutete im Monat Februar ungefähr die Grenze, die deutlich tiefer liegt als die für die typische Ausbildung der Infloreszenz. In den beiden aufgeführten Versuchsreihen war bei ungenügender Ausbildung der Blüten die Streckung der Achse stets sehr deutlich. In dieser Beziehung unterscheiden sich die Versuchsergebnisse von jenen bei zu kurzer Dauerbelichtung, da hier gerade die Streckung der Achse stärker behindert wird, als die Blütenbildung. Es besteht also ein Unterschied in der Wirkung des Lichtes, je nach dem ich bei hoher Lichtstärke zu kurz dauerbelichte oder bei langer Dauerbelichtung die Intensität zu sehr schwäche.

Im Gewächshaus wie in der freien Natur im Frühling handelt es sich nicht um eine Dauerbelichtung, vielmehr um einen Wechsel von Licht und Dunkelheit. Es schien die Frage besonders wichtig, wieviel Stunden pro Tag ich die Rosetten mit dem Osramlicht bestrahlen müßte, um die Blütenanlagen hervorzurufen.

Die Zahl der Lichtstunden pro Tag.

Der erste Versuch dauerte vom 10. XI. bis 7. XII. bzw. 24. XII. 1913. Vier Osramlampen, jede zu 50 H.K., hingen 30 cm über zwei Schalen mit je vier Rosetten auf Wasser. Die eine Schale wurde 12 Stunden pro Tag, die andere 18 Stunden belichtet, während sie die übrige Zeit unter je einem Dunkelzylinder standen. Die Temperatur betrug im Durchschnitt während der Versuchszeit 19,4°, Minim. 15,5, Maxim. 21,8°. Keine der Rosetten kam zur Ausbildung der Infloreszenz auch dann nicht, als die Rosetten teils am 7. XII. teils erst am 24. XII. in das Gewächshaus gestellt wurden. Dagegen fand eine gewisse Streckung der Achse 4—5 cm statt. Beim zweiten Versuch standen die Rosetten 70 cm von einer Osramlampe von ca. 1000 H.K., je zwei Rosetten wurden 6, 12 und 18 Stunden belichtet und die übrige Zeit unter Dunkelzylindern gehalten; der Versuch mit 12 Stunden wurde etwas später an zwei anderen Rosetten wiederholt.

Bei 18stündiger Belichtung pro Tag kam die eine Rosette im Versuch vom 5. I. bis 18. II. zur Bildung offener Blüten an einer kurzen Achse (4 cm), das zweite Exemplar blieb vegetativ. Die Versuche mit 12 und 6stündiger Belichtung hatten das gleiche negative Resultat, die Rosetten rührten sich nicht, sie hatten, wie die weitere Kultur bei Dauerbelichtung bewies, ihren blühreifen Charakter verloren.

Im Januar reichte also die 18stündige Belichtung aus, um die Blütenbildung hervorzurufen. Als ich Ende Februar zwei Kulturen in gleicher Entfernung von der Osramlampe 15 Stunden pro Tag belichtete, streckten sich beide Rosetten, die eine öffnete die erste Blüte nach 30 Tagen (26. III.), die andere wurde seit 2. III. 1914 dauerbelichtet und zeigte neben Blüten in der Infloreszenz Rosettenbildung. Der Versuch mit 12stündiger Belichtung vom 2. III. bis 23. III. führte wieder zu einem negativen Resultat.

Ich wiederholte die Versuche im Winter 1914/15; seit 24. XII. wurden je vier Rosetten 14, 16 und 18 Stunden beleuchtet. Dabei nahm ich nach 10 Tagen je eine der Rosetten, nach 20 Tagen wieder eine und stellte sie in das Gewächshaus. Gleichzeitig und in gleicher Entfernung von der Lampe befanden sich vier Kontrollkulturen, die dauerbelichtet wurden. Zwei kamen in 31 bzw. 34 Tagen zur Blüte, die dritte, nach 10 Tagen, die vierte, nach 20 Tagen in das Gewächshaus übergeführt, blühte hier ebenfalls. Bei 14stündiger Belichtung zeigten sich alle Rosetten vegetativ. Bei 16stündiger Belichtung erwies sich nach 10 Tagen die Rosette steril; nach 20 Tagen kam die zweite im Gewächshaus zur Streckung und zur Blüte. Die beiden anderen blieben der 16stündigen Belichtung unterworfen bis zur Öffnung der ersten Blüte, die nach 49 bzw. 50 Tagen erfolgte, während zu gleicher Zeit bei Dauerbelichtung nur ca. 30—34 Tage erforderlich waren.

Entsprechende Resultate ergab die 18stündige Belichtung: Nach 10tägiger Dauer des Versuches streckte sich die Rosette im Gewächshaus ein wenig, bildete aber nur eine neue Endrosette; nach 20 Tagen kam die andere im Gewächshaus zur Blüte. Die letzten beiden Rosetten wurden so lange 18 Stunden belichtet, bis sie anfangen zu blühen, was nach 40 Tagen eintrat.

Im Frühjahr 1916 machte ich noch einige Versuche mit 13- und 10stündiger Belichtung. Die beiden Rosetten, die vom 16. IV. bis 22. IV., also nur 6 Tage, 13 Stunden belichtet wurden, blühten später im Gewächshaus. Dagegen erwiesen sich die zwei Rosetten, die 20 Tage (1. IV. bis 21. IV.) je 10 Stunden belichtet wurden, als vegetativ.

Die Zahl der Lichtstunden pro Tag, die für die Erregung der Blütenbildung nötig sind, ändert sich im Verlauf des Winters und Frühjahrs in Übereinstimmung mit der aus anderen Versuchen festgestellten Steigerung des blühreifen Zustandes. Aber eine 12stündige Belichtung im Dezember oder Januar, oder eine 10stündige selbst im April, reichte nicht für die Blütenbildung aus. Selbst

bei 18stündiger Belichtung im Januar genügten noch nicht 10 Tage, um die ersten Blütenanlagen hervorzurufen (s. vorhin); auch war die Entwicklungszeit bis zur Entfaltung der ersten Blüte länger als bei Dauerbelichtung.

Die Versuche, die viel Zeit und Mühe verursachen, müßten in größerem Maßstabe wiederholt werden, um noch genauere Zahlen zu gewinnen. Aber die Resultate machen es doch sehr wahrscheinlich, daß hier bei *Sempervivum* nicht eine so einfache Beziehung zwischen Intensität und Zeit besteht wie bei der photographischen Platte oder dem Phototropismus (vgl. Blaauw 1914, pag. 111).

Nach dem früheren Versuch können bei Dauerbelichtung die Blütenanlagen noch bei 4,4 H.K. Stärke entstehen; wir haben pro Tag 106 Meterkerzenstunden. Bei den Versuchen mit unterbrochener Belichtung herrschte eine Lichtintensität von ca. 2000 H.K.; das ergibt bei 12 Stunden 24000 Meterkerzenstunden, die nicht ausreichen. Daraus folgt, daß es nicht allein auf die Lichtmenge ankommt, sondern daß die Unterbrechung durch die Dunkelheit einen gewissen hemmenden Einfluß ausübt, der bei 12 Stunden nach einigen Wochen den blühreifen Zustand sogar zerstört. In der Tat erregt die Dunkelheit einen antagonistischen Prozeß, der aber nur bei mittlerer bis höherer Temperatur entscheidend wird, während niedrigere Temperatur umgekehrt den blühreifen Zustand erhält, ja fördert. Wenn man im Januar bis März blühreife Rosetten im Kästchen mit einer Ebonitplatte von 1 mm Dicke von der Osramlampe bestrahlen läßt, entstehen keine Blütenanlagen; in 2—3 Wochen verschwindet der blühreife Zustand. Eine Menge blühreifer Rosetten befanden sich seit 23. XII. 1914 in einem dunklen Thermostaten von konstant 15°. Vom 12. I. ab wurde alle 2 Tage eine Rosette in den Lichtraum gebracht. Die Rosetten kamen zur Blüte; diejenigen, die 32 und 34 Tage im Dunkeln zugebracht hatten, zeigten bereits eine vegetative Umbildung, und nach 36 Tagen trug die kurz gestreckte Achse eine Endrosette. Bei höherer Temperatur, z. B. in einem Thermostaten von 30°, wurde in einer Versuchsreihe vom 27. I. 1915 der blühreife Zustand nach 16 Tagen, in anderen Versuchen bereits früher zerstört. Also wird auch bei den Versuchen mit unterbrochener Belichtung und bei Temperaturen von 22—25° die Verdunkelung langsam der Blütenbildung entgegen wirken, so daß schon bei 12stündiger Dunkelheit pro Tag ihr hemmender Einfluß stärker wird als der fördernde der 12 Lichtstunden. Es ist wohl wahrscheinlich, daß die Dissimilationsprozesse es sind, die das Konzentrationsverhältnis im Sinne der vegetativen Umbildung ver-

ändern. Dafür spricht auch die entgegengesetzte Wirkung der niederen Temperatur.

Bringt man blühreife Rosetten anfangs April (also noch ohne Blütenanlagen) in den dunklen Eiskasten ($4-6^{\circ}$), so bleibt der blühreife Zustand ganz erhalten; die Dunkelheit übt keinen hemmenden Einfluß aus. Im Laufe des Sommers an das Licht gestellt, erzeugten die Rosetten z. B. nach 3 monatlicher Dunkelheit ihre Infloreszenz. Die niedere Temperatur befördert direkt die Ausbildung der Blühreife. 10 2jährige Rosetten, die im Frühsommer nicht blühreif waren, wurden am 6. VI. 1910 verdunkelt; sie befanden sich bis zum Oktober im Eiskasten, der alle 2 Tage mit frischem Eis gefüllt wurde. Vom Oktober ab wurde kein Eis mehr zugegeben, die Temperatur hielt sich während des ganzen Winters unter 10° .

Am 11. III. 1911, also nach 9 Monaten der Dunkelheit, wurde die Schale hellgestellt. Die neun lebend gebliebenen Rosetten kamen im Laufe des April, d. h. zu ganz ungewöhnlicher Zeit, zur Blüte. Die Infloreszenzachse war ganz kurz, mehrfach völlig reduziert; neben Blüten zeigten sich Rosetten. Die niedere Temperatur hat neben der Herabsetzung der Dissimilation (Atmung usw.) wahrscheinlich auch in der gleichen Richtung gewirkt wie in den bekannten Versuchen von Müller-Thurgau (1882, pag. 774, 1885, pag. 865) mit Kartoffeln, bei denen eine Ansammlung reduzierenden Zuckers infolge niederer Temperatur stattfindet. So ist es begreiflich, daß in den bei Beginn des Versuches noch vegetativen Rosetten allmählich der blühreife Zustand erreicht wurde. Dagegen ist es bis jetzt nicht gelungen, die Entstehung der Blütenanlagen bei Ausschluß des Lichtes zu beobachten; man wird weiter probieren müssen, um diesen Einfluß zu ersetzen. Wenn man Rosetten mit ganz jungen Blütenanlagen (Anfang Mai) in den Eiskasten versetzt, so erfolgt im Dunkeln die Streckung und sogar eine Entfaltung einiger weißer Blüten (Fig. 3 s. Erklärung). Wir haben vorhin kennen gelernt, daß die Ausbildung der Infloreszenz, besonders der Blüten, sehr deutlich von der Lichtintensität abhängt; in schwachem Licht verkümmern die Blütenknospen oder gehen nicht über die ersten Anfänge hinaus. Aber das hängt zusammen mit der gleichzeitig wirkenden Temperatur von ca. 20° .

Wenn wir jetzt zu dem Ausgangspunkt der Untersuchung zurückkehren, d. h. zu der Frage, warum *Sempervivum Funkii* zu so bestimmter Zeit Ende April seine Blütenanlagen in der freien Natur ausbildet, so läßt sich ein gewisses Verständnis, wenn auch noch keine

definitive Lösung der Frage erreichen. Von dem 21. März ab, d. h. dem Datum der Tag- und Nachtgleiche, nimmt allmählich die Lichtmenge mit den Tagen zu, bis sie die für die Erregung der Blütenanlage nötige Größe erreicht bei der noch relativ niederen Durchschnittstemperatur. Nach Mitte April sind bereits die wesentlichen inneren Veränderungen der Rosetten eingetreten; Ende April erscheinen die ersten Anlagen.



Fig. 3. *Sempervivum Funkii*. Sieben Rosetten mit eben entstandenen mikroskopischen Blütenanlagen am 5. V. 1915 in den dunklen Eiskasten gestellt. Resultat am 29. VIII.: alle Rosetten gestreckt, an der Spitze einige offene weiße Blüten. Die Länge der Achse schwankte zwischen 6 und 13,5 cm; das stärkste Exemplar in der Mitte hatte vier offene Blüten, andere nur zwei oder eine; ein Exemplar hatte nur Knospen. In den Blüten waren die Staubblätter verkümmert. Vergr. $\frac{1}{2}$ natürl. Größe.

Die spektrale Zusammensetzung des Lichtes.

Schon in früheren Jahren in Halle (s. Klebs 1905, pag. 196) hatte ich den Einfluß des farbigen Lichtes auf die Blütenbildung von *Sempervivum* und anderen Pflanzen untersucht. Ich benutzte Glashäuser aus weißem, rotem und blauem Glase, die der direkten Sonne ausgesetzt waren. Das rote Glas ließ Rot bis Gelb: äußerstes Rot — $580 \mu\mu$, das blaue Gelbgrün, Grün, Blauviolett von λ 570—400 $\mu\mu$ durch. Ich wiederholte die Versuche in entsprechenden Glashäusern in Heidelberg. Die Resultate in den aufeinander folgenden Jahren

waren völlig übereinstimmend. Blühreife Rosetten, die Ende März oder Anfang April in das rote Glashaus versetzt wurden, kamen im Juni zur Blütenbildung; die Achse war stark gestreckt, die Zahl der



Fig. 4. *Sempervivum Funkii*. Drei blühreife Rosetten von gleichem Alter am 18. März 1909 in je einen Topf auf das weiße, rote und blaue Gewächshaus verteilt. Resultat am 9. VI. 1909: A weißes Haus, kräftige Infloreszenz, reichlich blühend; B rotes Haus, Infloreszenzachse etwas vergeilt, Blätter kleiner lockerer, horizontal bis etwas abwärts geneigt, am Gipfel mit kleinen Blütenknospen; C blaues Haus, Achse gestreckt mit konkav nach unten gekrümmten Blättern, Gipfel nur Blätter, keine Blüten tragend. $\frac{1}{3}$ natürl. Größe.

offenen Blüten gegenüber dem weißen Haus deutlich vermindert. In den gleichzeitig angestellten Versuchen mit blauem Licht war die Blüten-

bildung verhindert. Die Achse streckte sich und wuchs den ganzen Sommer vegetativ weiter. (Klebs 1905, pag. 216), (Fig. 4 A—C). Wenn man im April täglich eine blühreife Rosette in das blaue Glashaushaus stellt, so bemerkt man, daß nach Mitte April der generative Charakter der sich streckenden Achse allmählich deutlicher wird. Man kann die mannigfaltigsten Übergangsformen vom vegetativen zu dem blühenden Zustand beobachten. Von Anfang Mai ab entstehen im blauen Licht auch offene Blüten.

Im Sommer 1904 stellte ich auch viele Versuche mit einjährigen Pflanzen, wie *Lobelia erinus*, *Anagallis coerulea*, *Specularia speculum* usw. an. Blühende Pflanzen fuhren fort im roten Licht weiterzublühen, wenn auch mit viel geringerer Zahl als im weißen Licht (Klebs 1905, pag. 201); junge Pflanzen gelangten ebenfalls zur Blüte. Dagegen im blauen Licht hörten die bereits blühenden Pflanzen in wenigen Tagen damit auf; junge Pflanzen blieben ganz vegetativ. Die Gewächse verhielten sich, als wären sie einem schwachen Licht ausgesetzt, genau so wie *Mimulus Tillingii* u. a. nach den Versuchen Vöchting's (1893). Mikro- und makrochemische Untersuchungen (vgl. die Analyse von *Sedum maximum*, Klebs 1913a, pag. 290) lehrten unzweideutig, daß die C-Assimilation im blauen Licht schwächer war als im roten, in diesem schwächer als im weißen. Aus neueren Versuchen (vgl. Kniep und Minder 1909) wissen wir, daß der Grund für diese verschiedene Wirkung in der sehr ungleichen Durchlässigkeit der Gläser für die Energie besteht. Ich kam zu der Schlußfolgerung, daß die roten wie die blauen Strahlen keine irgendwie spezifische Wirkung auf die Blütenbildung ausüben; sie bedeuten nur verschiedene Grade der Lichtschwächung und damit der Ernährungsschwächung (1905, pag. 222). Als ich aber entdeckte, daß bei Dauerbelichtung eine sehr geringe Lichtintensität für die Entstehung der Blütenanlagen nötig ist, mußte ich die Untersuchung von neuem aufnehmen.

Ich brachte die blühreifen Rosetten teils unter Häuschen aus rotem und blauem Glas, teils in Holzkästchen in deren Deckel je ein Schott'sches Filter: Rotfilter, Blaufilter, Uviolglas eingelassen war. (Näheres Klebs 1917, pag. 8). Das rote und blaue Glashauschen standen in gleicher Höhe mit der Lampe in 55 cm Entfernung; die Holzkästchen standen 30—40 cm unterhalb der Lampe. Die Versuche in den verschiedenen Wintern (1912/13, 1914/15, 1915/16, 1916/17) stimmten darin überein, daß im roten Licht die Blütenanlagen gebildet wurden, im blauen Licht dagegen nicht. Im roten Licht streckte sich die Achse und zeigte am Ende Blütenknospen; sie

entwickelten sich aber meist kümmerlich und bildeten sich weit besser aus, wenn die Rosetten nach 2—3 Wochen in das Gewächshaus übergeführt wurden. Im blauen Licht, gleich ob ich den weiteren Spektralbezirk des blauen Glases (λ 610—400) oder den engeren des Blaufilters (λ 530—400) benutzte, fand Anfang des Winters nicht einmal eine Streckung der Achse statt; in später angestellten Versuchen streckte sie sich auf wenige Zentimeter. Nach einem Aufenthalt von 3—4 Wochen im blauen Licht war der blühreife Zustand zerstört; im Osramlicht bei Dauerbelichtung wie im Tageslicht entstand am Ende eine neue Rosette. Wir sehen also eine weitgehende Übereinstimmung mit den Versuchen im Frühjahr bei Tageslicht.

Nach den bolometrischen Bestimmungen (Trautz s. Klebs 1917a, pag. 11) läßt im Osramlicht das rote Glashäuschen 46,3 % der Strahlungsstromstärke durch, das blaue 14,8, d. h. im Verhältnis von 3:1. Es kam darauf an zu entscheiden, ob dieser Unterschied in der Energiemenge die entgegengesetzte Wirkung des roten und blauen Lichtes erklärt oder ob hier eine besondere Wirkung der Strahlen verschiedener Brechbarkeit vorliegt, wie bei der Formbildung von Farnprothallien (Klebs 1917a und b). Ich suchte die Grenze der Lichtintensität zu bestimmen, bei welcher noch unter dem Rotglas Blütenanlagen entstehen können.

Rosetten in kleinen Gläschen mit Wasser standen in gleicher Höhe aber in verschiedener Entfernung von der Lampe und zwar in 40, 80, 120, 160, 200 und 270 cm. Sie wurden bedeckt mit Würfeln aus rotem Überfangglas (durchlassend äußerstes Rot bis λ 590). In der Zeit des Versuches vom 3. I. bis 23. I. 1917 hatte die benutzte ältere Lampe eine Durchschnittslichtstärke von ca. 393 H. K. Nach 20 Tagen, in welcher Zeit die Rosetten sich etwas zu strecken begannen, wurden sie in das Gewächshaus gestellt. Alle Rosetten kamen zur Blüte. Ich wiederholte später, 23. III. 1917, den Versuch in 270 cm Entfernung, die Stärke der Lampe hatte sehr abgenommen (ca. 170 H. K.), doch wurden die Anlagen der Blüten gebildet. Die Lichtintensität kann noch weiter vermindert werden, ohne das Resultat zu ändern.

In dem besonderen Dunkelraum mit einer 10 Kerzenlampe wurden zwei blühreife Rosetten unter das Rotglas in 50 cm Entfernung aufgestellt. Versuch vom 10. III. bis 26. III. 1915; beide streckten sich etwas und kamen im Tageslicht zur Blüte. Dagegen bei dem gleichen Versuch in 100 cm Entfernung (6. II. bis 6. III. 1915) streckten sich zwar auch die Rosetten (eine bis 9,8, die andere 3,5 cm), waren aber doch vegetativ geworden. Die eine wurde mikroskopisch untersucht

und zeigte keine Spur von Anlagen, die andere bildete im Gewächshaus eine Endrosette. Die Grenze lag also zwischen ca. 40 und 10 H. K.

In dem gleichen Dunkelraum bei gleicher Lampe und Temperatur lag die Grenze der Intensität des gemischten Osramlichtes für die Entstehung der Anlagen zwischen 150 und 175 cm Entfernung (4,4 und 3,3 H. K.) Es liegt die Grenze für das rote Licht deutlich höher als für das gemischte Licht, und das könnte damit zusammenhängen, daß die Lichtenergie beim Durchgang durch das rote Glas um 54% vermindert worden ist. Jedenfalls ließ sich bisher für *Sempervivum* nicht wie bei der Keimung von *Pteris longifolia* (Klebs 1917 a, pag. 25) der Nachweis führen, daß die Wegnahme der blauen Strahlen trotz Schwächung der Gesamtenergie eine Förderung gegenüber dem gemischten Licht herbeiführt. Indessen sind eingehendere Versuche von mir noch nicht gemacht worden. Wesentlich anders als im roten Licht verhalten sich die Rosetten im blauen Licht bei Änderung der Lichtintensität. Es ist gleich, ob ich eine schwache oder starke Intensität wirken lasse, die Hemmung der Blütenanlagen, später die Zerstörung des blühreifen Zustandes tritt überall hervor. Auch wenn die Intensität der Osramlampe ca. 3000 H. K. beträgt, so daß die zugeführte Energie bei Berücksichtigung der Absorption um ca. 85% sehr viel größer ist als im roten Licht bei 40 H. K. und einer Absorption von 54%, werden die Rosetten ebenso steril wie bei direkter Sonnenbeleuchtung in der ersten Hälfte des April. Es wäre möglich, daß sogar die Hemmung bei hoher Lichtintensität gesteigert wird; doch fehlen mir bisher genauere Daten. Nimmt man schwaches Licht, so wirken die blauen Strahlen in gleicher Richtung wie geringe Lichtintensität überhaupt; eine untere Grenze konnte ebensowenig wie eine obere bisher bestimmt werden.

Aus den Versuchen folgt mit großer Wahrscheinlichkeit, daß die schwächer und stärker brechbaren Strahlen in bezug auf die Entstehung der Blüten gerade so antagonistisch wirken wie ich es für die Keimung und Formbildung der Farnprothallien nachgewiesen habe. Man könnte auch hier von einer photoblastischen Wirkung sprechen (Klebs 1917 a, pag. 112) im Gegensatz zu der phototrophischen bei der C-Assimilation. Nach der heute geltenden Auffassung (vgl. das ausgezeichnete Werk Stahl's 1909) bewirken rote wie blaue Strahlen in gleichem Grade die C-Assimilation entsprechend ihrer Absorption im Chlorophyll; bei gleicher Energie ist auch die assimilatorische Wirkung ungefähr gleich. (Kniep und Minder 1909, pag. 646). Hier bei *Sempervivum* rufen rote und blaue Strahlen entgegengesetzte Prozesse hervor, in gewissen

Grenzen unabhängig von der zugeführten Energie, abhängig von der uns unbekanntem Absorption der Strahlen durch bestimmte Bestandteile der Zellen. Da das Osramlicht relativ reicher an roten Strahlen ist als das diffuse Tageslicht, z. B. im Winter (Klebs 1917 b, pag. 12), so fördert die Belichtung mit der Osramlampe die Blütenentstehung und unterstützt die Wirkung der größeren Lichtmenge.

Es lag nahe, den Einfluß des Lichtes bei Hemmung der C-Assimilation zu untersuchen. Die in mehreren Wintern angestellten Versuche in CO₂-freier Luft hatten stets das positive Resultat, daß die Blütenanlagen ebenso entstanden wie in CO₂-haltiger. Bei einem Versuch vom 10. III. 1915 mit einer großen Glocke, unter der luftdicht nach außen abgeschlossen neben Kalilauge mehrere blühreife Rosetten sich in 60 cm von der Osramlampe befanden, wurde je eine Rosette nach 5, 10, 20 Tagen herausgenommen und in das Gewächshaus gebracht. Schon die 5 Tage dauerbelichtete Rosette kam zur Blüte ebenso wie die beiden anderen Exemplare. Zwei Rosetten blieben in der CO₂-freien Luft, bis nach 31 bzw. 33 Tagen je eine halboffene Blüte sichtbar war. Infolge der sehr starken Transpiration und des Nahrungsmangels war die Achse ganz kurz; die Blüten waren in ganz geringer Zahl (3) vorhanden und meist verkümmert.

Die Resultate dieser Versuche sind aber nicht eindeutig, weil bei dem eigenartigen Stoffwechsel der Sukkulente die durch Atmung im Innern entstehende CO₂ zurückgehalten und bei Lichtzutritt sofort assimiliert werden kann (Jost 1913, pag. 260). Man kann also nicht behaupten, daß namentlich in den ersten Tagen die C-Assimilation genügend stark herabgesetzt worden sei. Die Frage muß unentschieden bleiben, ob die photoblastische Wirkung doch mit der phototrophischen irgendwie verknüpft ist, wie es für gewisse Farne wahrscheinlich ist (Klebs 1917, pag. 40), oder ob es nicht der Fall ist.

Die Strahlen mittlerer Brechbarkeit wirken mehr im Sinne der blau-violetten als der roten Strahlen. Unter doppelwandigen Glocken mit gelbgrüner (λ 620—545) und grüner Lösung (λ 560—500) entwickelten die blühreifen Rosetten im Osramlicht keine Blüten. Die Achse streckte sich im gelbgrünen Licht etwas mehr als im grünen. Nach mehrwöchentlichem Aufenthalt unter den Glocken geht der blühreife Zustand verloren.

Zur weiteren Prüfung des Einflusses der Strahlen verschiedener Brechbarkeit benutzte ich längliche Kästchen, die aus Miethe'schen Gelatinefiltern geklebt waren. Sie wurden über kleine Gläser mit je einer Rosette gestülpt und in 60 cm Entfernung von der Osramlampe

aufgestellt. Das dunkelrote Kästchen ließ das äußerste Rot bis λ 660 durch; diese rein roten Strahlen bewirkten Streckung und Bildung von Blütenknospen. Im hellroten Licht (äußerstes Rot — λ 610) beobachtet man das gleiche Resultat, während unter dem Blaufilterkästchen (λ 510—400) die Infloreszenzbildung unterbleibt und die Rosette vegetativ wird. Als weiteres Beispiel führe ich die Versuche mit der Quarz-Quecksilberlampe an. Sie befand sich draußen vor dem Fenster und strahlte ihr Licht in den Versuchsraum durch ein kleines Glasfenster (s. genauere Beschreibung Klebs 1917a, pag. 91). Die Rosetten standen 20 cm von der Lampe entfernt und wurden deshalb sehr intensiv bestrahlt. Eine Rosette stand frei als Kontrollkultur, drei andere wurden verteilt



Fig. 5. *Sempervivum Funkii*. Vier blühreife Rosetten von gleichem Alter im Licht der Quarz-Quecksilberlampe seit 3. I. 1917; am 20. I. in das Gewächshaus. Resultat am 24. II.: A frei dem Licht ausgesetzt, Achse gestreckt, am Gipfel blühend; B unter dem gelben Miethe'schen Gelatinefilter wie bei A; C unter dem grünen Gelatinefilter (rein gelbes Licht), Achse kürzer mit vegetativer Endrosette; D unter dem blauen Gelatinefilter, Achse ganz kurz mit Endrosette. $\frac{3}{5}$ natürl. Größe.

unter das gelbe, grüne und blaue Gelatinefilter. Die Lampe strahlte ununterbrochen vom 3. I. bis 20. I. 1917, an diesem Tage wurden die Rosetten in das Gewächshaus gestellt. Das Resultat am 24. II. ist in der Fig. 5 dargestellt. Im gelben Licht, das die Spektrallinien 695 (Rot), 615 (Orange), 579 (Gelb), 546 (Hellgrün) durchläßt, entstand wie bei der Kontrollkultur (Fig. 5 A) eine Achse von 5,4 cm, eine

offene hellrote Blüte (Fig. 5 B) und drei Blütenknospen, die später aufgingen. Das grüne Gelatinefilter läßt nur die gelbe Linie (579) durch; die Rosette streckte sich (4,5 cm), blühte nicht und bildete nur eine Endrosette (Fig. 5 C). Hinter dem blauen Filter mit der starken Spektrallinie 492 und den beiden schwächeren im Violett (405, 408) war die Achse nur 2,8 cm hoch und trug ebenfalls eine Endrosette (Fig. 5 D). Am auffälligsten ist es, daß das reine Gelb nicht die Entstehung der Blütenanlagen ermöglichte; ich konnte bisher den Versuch nicht wiederholen.

Bei diesen Versuchen waren die äußersten ultravioletten Strahlen des Hg-Lichtes durch das Glasfenster absorbiert. Die Wirkung solcher ultravioletten Strahlen untersuchte ich mit Hilfe der Schott'schen Uviollampe, bei der die ultravioletten Strahlen des Hg-Lichtes bis λ 300 hervortreten. In einem besonderen Dunkelraum standen die Kulturen in 20, 30, 40 cm von der Lampe entfernt, so daß die Rosetten direkt bestrahlt wurden. Einige andere Kulturen standen in 20 cm Entfernung unter einer Glasglocke, die den größten Teil der ultravioletten Strahlen absorbierte. Die Versuche fanden im Januar und Februar 1914 statt; die Durchschnittstemperatur betrug in 20 cm Entfernung 22,2, in 40 cm 19° (s. Klebs 1914, pag. 60); die relative Feuchtigkeit schwankte zwischen 40 und 50 % (unter der Glocke etwas höher).

Von den beiden Exemplaren in 20 cm Entfernung starb das eine nach 18 Tagen ab; das zweite wurde nach 15 Tagen in das Gewächshaus gebracht und erwies sich als nicht mehr blühfähig. In 30 cm Entfernung blieb die Rosette 12 Tage; sie starb bei Dauerbelichtung mit der Osramlampe ab. Die Rosette in 40 cm Entfernung wurden nach 20 Tagen dem Osramlicht ausgesetzt, sie gelangte nicht zur Blüte. Dagegen die beiden anderen Rosetten, die unter der Glasglocke 12 Tage von der Uviollampe bestrahlt wurden, hatten Blütenanlagen gebildet, da sie, in das Gewächshaus übergeführt, zur Bildung einer blühenden Infloreszenz kamen. Bei dem einen Exemplar traten neben Blüten Rosetten hervor.

Die stärker brechbaren ultravioletten Strahlen üben daher eine hemmende, schließlich schädliche Wirkung auf die blühreifen Rosetten aus; der blühreife Zustand wird bald vernichtet. Es ist bis jetzt kein sicherer Fall bekannt, bei dem die ultravioletten Strahlen irgendeinen fördernden Einfluß auf das Wachstum oder die Formbildung ausüben. Die Angaben von Sachs (1887, pag. 300) und C. de Candolle (1892), nach denen gerade die ultravioletten Strahlen für die Blütenbildung notwendig seien, haben

sich nicht bestätigt (Klebs 1901, pag. 203, Montemartini 1903, pag. 8.) Die Versuche mit *Sempervivum* geben den klarsten Gegenbeweis. Ebenso wenig sind die infraroten Strahlen befähigt, die Entstehung der Blütenanlagen hervorzurufen. Ich habe zahlreiche Versuche mit einem Kästchen gemacht, in dessen Deckel eine Ebonitplatte von 1 mm eingelassen war. Niemals trat bei Dauerbelichtung mit einer Osramlampe (1000 H.K.) an den Rosetten in den Kästchen Blütenbildung ein. Vielmehr schien es, als würde der blühreife Zustand besonders schnell zerstört, was auf die innere Erwärmung wohl zurückzuführen ist. Andererseits war die Streckung deutlicher, als bei den gleichzeitigen Versuchen unter einem Dunkelzylinder im gleichen Raum. Nach unseren heutigen Kenntnissen haben nur diejenigen Strahlen, welche unserem Auge als Licht erscheinen, eine entscheidende Bedeutung für die Entwicklung der Pflanze.

Allgemeines.

Die gleichen Versuche, die für *Sempervivum Funkii* beschrieben worden sind, führte ich auch mit einer zweiten Spezies aus: *S. albidum*, von der ich, ausgehend von einer Mutterrosette, seit Jahren reichliches Material besitze. In allen Punkten zeigte *S. albidum* ein durchaus übereinstimmendes Verhalten mit *S. Funkii*. Der Unterschied in der spezifischen Struktur beider Pflanzenformen prägte sich in physiologischer Hinsicht darin aus, daß *S. albidum* in der freien Natur die Blütenanlagen erst nach Mitte Mai ausbildet und im Juli blüht, daß bei Dauerbelichtung mit der Osramlampe die blühreifen Rosetten längere Zeit brauchen bis zur Entfaltung der ersten Blüten, und daß der blühreife Zustand sich länger im Dunkeln bei mittlerer oder höherer Temperatur oder im blauen Licht usw. erhält. Doch will ich hier auf diese quantitativen Unterschiede nicht weiter eingehen. Beide Arten, die unter den Bedingungen der freien Natur eine ganz bestimmte eng begrenzte Blütezeit haben, lassen sich auf Grund der Kenntnisse der äußeren Blütenbedingungen zu jeder Zeit des Jahres zur Entwicklung der Infloreszenz bringen.

Die *Sempervivum*-Arten sind bisher die einzigen Beispiele, bei denen der Vorgang der Infloreszenzbildung in drei deutlich zu trennende Phasen verläuft: die Entstehung des blühreifen Zustandes, die Bildung der Blütenanlagen, die Entwicklung der blühenden Infloreszenz. Alle drei Entwicklungsstufen weisen eine Abhängigkeit vom Licht auf, aber in verschiedenem Grade und Sinne.

1. Der blühreife Zustand.

Der blühreife Zustand ist nach jahrelang durchgeführten Untersuchungen das Produkt intensiver C-Assimilation bei lebhafter Transpiration und relativer Einschränkung der Nährsalzaufnahme. Alle die Faktoren wirken in gleicher Richtung, sie erhöhen die Konzentration der C-Assimilate und hemmen die Gegenreaktion des vegetativen Wachstums. Unter den gewöhnlichen Bedingungen verhindert die Verringerung der Assimilation das Entstehen des blühreifen Zustandes; war er vorher vorhanden, wird er durch schwaches Licht zerstört. Größere Feuchtigkeit befördert, wie allgemein bekannt ist, das vegetative Wachstum, wirkt der Blühreife entgegen. Noch stärker wird die Wirkung bei lebhafter Aufnahme frischer Nährsalze. Die Auffassung, daß die einseitige Steigerung der C-Assimilation, vor allem der Kohlehydrate, die Blühreife bedingt, erklärt uns auch das Verhältnis zur Temperatur. Bei intensiver Sonnenbeleuchtung kann die Temperatur sehr hoch sein, ohne die Entstehung der Blühreife zu hindern. Diese wird um so sicherer erhalten, je länger im Sommer die Rosetten, die sich in sandigem Boden befinden, in glühender Sonne stehen. Bei solchen besonnten *Sempervivum*-Arten kann die Temperatur im Innern der Rosette über 50° steigen (Askenasy 1875, pag. 441; vgl. auch Stahle 1909, pag. 69). Je mehr die Lichtintensität sinkt, um so stärker hemmt höhere Temperatur die Blühreife. Bei dem Frühjahrslicht genügt eine mittlere Temperatur von 20° in Verbindung mit lebhafter Wasser- und Nährsalzaufnahme, um den bereits gesteigerten blühreifen Zustand zu vernichten. Man kann auf diesem Wege Jahre hindurch vegetativ fortwachsende Rosetten erhalten. Noch leichter geschieht die Vernichtung der Blühreife im Dunkeln bei höherer oder mittlerer Temperatur (sogar bei 15°). Nicht die absolute Stärke des Lichtes oder der Temperatur entscheidet, sondern das quantitative Verhältnis der Assimilation zur Temperaturwirkung, die sich besonders in der Steigerung der Dissimilation äußert. Daher erklärt sich auch, daß eine niedere Temperatur von ca. 6° entgegengesetzt wirkt. Sie erhält in unserem Winter trotz der geringen Lichtmenge die Blühreife der draußen lebenden Rosetten, sie erhält die Blühreife, selbst nach monatelangem Aufenthalt bei Lichtabschluß. Die niedere Temperatur kann sogar die Entstehung des blühreifen Zustandes im Dunkeln bei einer gut ernährten Rosette herbeiführen. Dabei wirkt wahrscheinlich die allmähliche Umwandlung von Stärke in Zucker mit. Unter solchen Umständen kann das Licht bis zu einem gewissen Grade durch die niedere Temperatur

ersetzt werden — ein deutlicher Beweis dafür, daß das Licht unter gewöhnlichen Bedingungen wesentlich durch seine assimilatorische Wirkung, die von seiner Energie abhängt, den blühreifen Zustand hervorruft.

2. Die Blütenanlagen.

Die Entstehung der eben mikroskopisch nachweisbaren Anlagen ist unter den bis jetzt benutzten Bedingungen notwendig an das Licht gebunden. Die Frage bleibt offen ob es gelingen wird, seine Wirkung durch andere Mittel zu ersetzen. Das Licht wirkt bei diesem Vorgang ebenfalls durch die Quantität seiner Energie. Denn die Dauerbelichtung mit einer starken Osramlampe muß einige Tage währen, bis die Anlagen erscheinen; die Zeit braucht um so kürzer zu sein, je stärker gegen das Frühjahr hin der blühreife Zustand durch das Tageslicht bei niederer Temperatur gesteigert worden ist. Ferner muß bei unterbrochener Belichtung die Zahl der Lichtstunden pro Tag auch bei großer Lichtstärke relativ groß sein; sie ist bei Versuchen im März kleiner als bei solchen im Dezember aus dem gleichen oben angegebenen Grunde. Aber auch im März durfte nach den bisherigen Untersuchungen die Zahl pro Tag nicht unter 12 Stunden sinken; schließlich durfte auch die Lichtintensität bei Dauerbelichtung nicht unter eine gewisse relativ niedere Grenze sinken (zwischen 4,4 und 3,3 H. K. im Februar bei ca. 20°). Eine einfache Beziehung zwischen der Zahl der Lichtstunden und der Lichtintensität besteht nicht, weil die Dunkelstunden bei der mittleren Temperatur von 20—25° antagonistisch wirken. Besonders charakteristisch für die Wirkung des Lichtes ist der Gegensatz der schwächer und stärker brechbaren Strahlen. Die roten Strahlen erregen die Entstehung der Blüten innerhalb weiter Grenzen der Intensität; die untere Grenze des angewendeten Osramlichtes lag im Februar bei ca. 20° zwischen 40 und 10 H. K. Die blauvioletten Strahlen hemmen bei schwacher wie starker Lichtintensität den Vorgang und zerstören nach einiger Zeit den blühreifen Zustand. Daraus geht hervor, daß die trophische Wirkung des Lichtes, wenn eine solche überhaupt vorhanden ist, zurücktritt gegenüber einer blastischen, bei der es aber nicht wie bei den Farnprothallien auf eine bloße Beschleunigung bzw. Hemmung von Streckung und Zellteilung ankommt, sondern auf eine Umwandlung des blühreifen Zustandes in die eigentliche Blütenbildung oder umgekehrt in das rein vegetative Wachstum. Da im Osramlicht die roten Strahlen gegenüber den blauvioletten überwiegen, so ist es für die Erregung der Blütenbildung günstiger als das diffuse Tageslicht mit relativ mehr blauvioletten

Strahlen, während bei direkter Sonnenbeleuchtung ein solcher Unterschied bedeutungslos ist.

3. Die Bildung der Infloreszenz.

Die Entwicklung der Infloreszenz vollzieht sich in der Streckung der Achse, der Bildung von wickelartigen Seitenzweigen und in der Entfaltung der Blüten. Der ganze Vorgang hängt vom Lichte ab, aber mehr in dem Sinne, wie die Entstehung des blühreifen Zustandes. Sind bereits die mikroskopisch nachweisbaren Anlagen vorhanden, so kann die Entwicklung der Infloreszenz im Dunkeln erfolgen, vor allem dann wenn man eine niedrige Temperatur (um 6 °) anwendet. Aber die Ausbildung der Wickel und Blüten ist im Vergleich zu den Lichtkulturen sehr gering. Je später im Mai der Versuch unter Lichtabschluß ausgeführt wird, um so besser wird auf Grund der vorhergehenden Lichtwirkung die Ausbildung sein. Derjenige Prozeß, der gegenüber Lichtentzug wie gegenüber anderen Faktoren sich am empfindlichsten erweist, ist die Farbe der Blumenblätter (Klebs 1905, pag. 272).

Die Lichtintensität, welche bei Dauerbelichtung und einer Temperatur von ca. 20 ° nötig ist für die Ausbildung einer einigermaßen normalen Infloreszenz, ist größer als die für die Anlage der Blüten. Aber es hängt wie bei dem blühreifen Zustand nicht so sehr von der absoluten Lichtintensität ab, als von dem Verhältnis der nahrungsspeichernden C-Assimilation zu den abbauenden Prozessen der Dissimilation. Auch bei starkem Osramlicht im Winter ist die Infloreszenz niemals so kräftig entwickelt und blütenreich wie bei Tageslicht im Juni; selbst die Kultur im Gewächshaus während des Winters bei geringer Lichtenergie wirkt etwas günstiger. Das liegt daran, daß bei der direkten Bestrahlung der Rosette durch das Osramlicht eine allmähliche Verarmung an Zucker und Stärke eintritt, wie sich zweifellos auf mikro- und makrochemischem Wege nachweisen läßt.

Für die ^{Buche} wurde die einseitig gesteigerte CO₂-Ausscheidung im Osramlicht gasanalytisch bewiesen (Klebs 1914, pag. 67). Dieses Überwiegen der Dissimilation über die Assimilation beruht wahrscheinlich auf der inneren Erwärmung durch die Bestrahlung; dazu kommt die Wirkung der spektralen Zusammensetzung des Osramlichtes. Noch kümmerlicher ist die Ausbildung der Infloreszenz im CO₂-freien Raum oder bei hoher Temperatur (30—35 °) selbst in feuchter Luft. Die Bedeutung des Lichtes für die typische Ausbildung der Infloreszenz liegt wesentlich in der Wirkung auf die C-Assimilation gerade wie beim blühreifen Zustand. Rotes und blaues Licht haben insofern einen

Einfluß als die vom Chlorophyll absorbierte Lichtenergie über die Größe der C-Assimilation entscheidet. Zu gleicher Zeit (Anfang Mai) im blauen, roten und weißen Glashauss kultivierte Rosetten mit jungen Blütenanlagen entwickeln ihre Infloreszenz am schlechtesten im blauen, besser im roten, am besten im weißen Licht, entsprechend den Unterschieden der C-Assimilation in den drei Häusern.

Zusammenfassend kann man sagen, daß bei der Wirkung des Lichtes in allen drei Stufen der Entwicklung der Infloreszenz die Quantität der Lichtenergie von entscheidender Bedeutung ist. Wenn daher heute noch bei solchen Entwicklungsvorgängen der Einfluß des Lichtes auf eine nur auslösende Reizwirkung zurückgeführt wird, so entspricht diese Auffassung nicht mehr den eigentlichen Tatsachen und ist hier ebenso abzulehnen wie bei zahlreichen anderen Wirkungen der äußeren Faktoren auf die Entwicklung von Pflanzen (Klebs 1904, pag. 456; 1917 a, pag. 115). Die Wirkung des Lichtes auf die Entstehung der Blühreife und auf die Ausbildung der Infloreszenz von kleiner Anlage aus können wir einigermaßen verstehen, weil es sich hier in erster Linie um phototrophische Prozesse handelt. Jeder weitere Fortschritt in der Kenntnis dieses Prozesses wird auch unsere Einsicht in solche Vorgänge der Entwicklung vertiefen. Dagegen die Lichtwirkung auf die Entstehung der Anlagen, wobei schwächer und stärker brechbare Strahlen antagonistische Prozesse erregen, ist nach unseren heutigen Kenntnissen unverständlich. Wenn man annehmen wollte, daß wie bei den Farnprothallien eine Förderung enzymatischer Prozesse durch die roten Strahlen, eine Hemmung durch die blauen erfolgt, so kann damit nur die Richtung angedeutet werden, in der die weitere Forschung versuchsweise vorzudringen hat.

Die für *Sempervivum*-Arten gewonnenen Resultate führen zu der allgemeinen Frage, ob sich auch bei anderen Pflanzen die verschiedenen Entwicklungsstufen der Blütenbildung nachweisen und eine entsprechende Abhängigkeit vom Licht, wie von anderen Faktoren erkennen lassen. Die auffallend schnelle Hemmung der Blütenbildung im grünblauen Licht des Blauglases mit dem großen Spektralbezirk, selbst bei direkter Sonne, läßt es möglich erscheinen, daß neben dem Einfluß geringer C-Assimilation eine ähnliche Wirkung der blauen Strahlen vorliegt wie bei *Sempervivum*. Die mehrfach festgestellte Tatsache, daß Blütenanlagen eine geringere Lichtmenge (Versuche bei Dauerbelichtung mit Osramlampe) erfordern als die Entfaltung der Blüten, weisen auch auf die Analogie mit *Sempervivum* hin. Doch alle diese Fragen bedürfen einer neuen eingehenden Untersuchung.

Literatur.

- Askenasy, E., Über die Temperaturen, welche die Pflanzen im Sonnenlicht ertragen. Bot. Ztg. 1875.
- Benecke, W., Über die Kulturbedingungen einiger Algen. Bot. Ztg. 1898.
- Ders., Einige Bemerkungen über die Bedingungen des Blühens und Fruchtens der Gewächse. Bot. Ztg. 1906.
- Blaauw, A. H. E., Die Perzeption des Lichtes. Rec. tr. Bot. Néerl. 1909.
- Candolle, C. de, Étude sur l'action des rayons ultraviolets sur la formation des fleurs. Arch. sc. nat. Genève 1892.
- Curtel, G., Recherches physiologiques sur la fleur. Ann. sc. nat. 1898, Sér. VIII, 26.
- Fischer, H., Über die Blütenbildung in ihrer Abhängigkeit vom Licht. Flora 1905.
- Gain, E., Recherches sur le rôle physiologique de l'eau dans la végétation. Ann. sc. nat. 1895, Sér. VII, 220.
- Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl. Jena 1913.
- Klebs, G., Zur Physiologie der Fortpflanzung von *Vaucheria sessilis*. Verh. 1892.
- Ders., Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
- Ders., Einige Ergebnisse der Fortpflanzungsphysiologie. Ber. bot. Ges. 1901.
- Ders., Probleme der Entwicklung I—III. Biol. Zentralbl. 1904.
- Ders., Über Blütenvariationen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905.
- Ders., Über künstliche Metamorphosen. Abh. Naturf. Ges. Halle a. S. 1906, XXV.
- Ders., Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von *Sempervivum*. Sitz. Heidelberger Akad. 1909.
- Ders., Alterations in the development and forms of Plants as a result of environment. Proc. Royal Soc. 1910, 82.
- Ders., Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanze. Sitz. Heidelberger Akad. 1913 a.
- Ders., Physiologie der Fortpflanzung. Handb. f. Naturw. 1913 b, IV.
- Ders., Über das Treiben einheimischer Bäume speziell der Buche. Abh. Heidelberg 1814.
- Ders., Zur Entwicklungsgeschichte der Farnprothallien. Erster Teil. Sitz. Heidelberger Akad. 1916. Zweiter Teil. Ebenda 1917 a. Drittel Teil. Ebenda 1917 b.
- Kniep, H. und Minder, F., Über den Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes auf die Kohlenstoffassimilation. Zeitschr. f. Bot. 1909, I.
- Loew, O., Zur Theorie der blütenbildenden Stoffe. Flora 1905.
- Ders., Stickstoffentziehung und Blütenbildung. Flora 1905.
- Möbius, M., Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung. Jena 1897.
- Montemartini, L., Interno all'influenza dei raggi ultra violetti. Atti Ist. bot., IX. Pavia 1903.
- Ders., Sulla nutrizione e riproduzione nelle piante. Ebenda 1910.
- Müller-Thurgau, H., Über Zuckerrücklage in Pflanzenteilen. Landw. Jahrb. 1882.
- Ders., Beitrag zur Erklärung der Ruheperioden der Pflanzen. Ebenda 1885.
- Sachs, S., Über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung. Ges. Abh. 1887, I.
- Stahl, E., Zur Biologie des Chlorophylls, Laubfarbe und Himmelslicht. Jena 1909.
- Vöchting, H., Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1893.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [111-112](#)

Autor(en)/Author(s): Klebs Georg Albrecht

Artikel/Article: [Über die Blütenbildung von Sempervivum 128-151](#)