

Über die Beeinflussung der Keimung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur.

Von

Ernst Lehmann.

A. Einleitung.

Wir wissen jetzt, daß das Licht bei einer großen Anzahl von Samen einen erheblichen Einfluß auf das Eintreten der Keimung ausübt. Das ist das übereinstimmende Ergebnis einer langen Reihe von Arbeiten, ganz besonders aus dem letzten Jahrzehnt. Mit dieser Erkenntnis ist die alte, hauptsächlich von Nobbe (1876. S. 239) vertretene Anschauung, das Licht greife nicht modifizierend in den Keimungsvorgang ein, endgültig widerlegt.

Der Lichteinfluß auf die Keimung kann aber ein doppelter sein. Er kann einmal das Zustandekommen der Keimung fördern, das andere Mal aber hinderlich sein. Zahlreiche Forscher haben das völlig klar dargetan. Es ist diese doppelte Wirkung ja auch in keiner Weise auffallend, da wir genügend Fälle kennen, wo das Licht auf denselben Lebensvorgang bei verschiedenen Pflanzen entgegengesetzt einwirkt. Erinnern wir uns nur z. B. daran, daß das Licht auf die Erweiterung der Spaltöffnungen hinarbeiten kann, in anderen, selteneren Fällen aber entgegengesetzt die Erweiterung hintanhaltend; oder denken wir an die gerade umgekehrte Wirkung des Lichtes auf die Ausbildung der Asymmetrie der Laubblätter bei verschiedenen Bäumen, indem, wie Nordhausen (1901. S. 17 ff.) gezeigt hat, bei der Rüster ein starkes Licht, bei der Buche aber ein schwaches Licht die Asymmetrie begünstigt; auch wird die Knollenbildung nach Vöchting (1908. S. 44)

bei der Kartoffel und anderen unterirdischen Knollen durch die Dunkelheit, beim Kohlrabi aber durch das Licht begünstigt usw. usw.

In allen den genannten Fällen suchen wir uns diese umgekehrte Lichtwirkung nun irgendwie zu erklären. Wir suchen spezifische Ernährungsverhältnisse, oder wie in dem Falle der Spaltöffnungserweiterung spezifische Turgescenzverhältnisse verantwortlich zu machen. Und so interessiert nach der sicheren Feststellung des Lichteinflusses auf die Samenkeimung nun natürlich in erster Linie die Frage, wie die Einwirkung des Lichtes zu denken ist. Man hat sich ja hierüber auch schon verschiedene Vorstellungen* gebildet. Man spricht von einer Reaktivierung der Reservestoffe unter dem Einflusse des Lichtes bei den durch das Licht geförderten ebenso wie bei den durch dasselbe an der Keimung gehinderten Samen. (Kinzel, Heinricher 1909).

Gewiß, wir können uns einen solchen Erfolg vorstellen, wenn wir beispielsweise an die Beeinflussung der Enzymwirkungen durch das Licht denken. Wir haben aber bis heute noch nicht den geringsten sicheren Anhaltspunkt, daß das Licht die Keimung wirklich in dieser Weise beeinflusse, noch weniger aber wissen wir natürlich über die Art und Weise dieses Vorganges, bezw. die Wechselwirkung zwischen Licht, Reservestoffen, Enzymen usw.

Weiter wird in allerneuester Zeit von Gaßner (1911. S. 718) in vorläufiger Form die Ausbildung eines Hemmungsprinzipes bei den unter bestimmten Umständen durch das Licht in der Keimung begünstigten Chloris-Arten wahrscheinlich zu machen gesucht. Wie wir uns aber dieses Hemmungsprinzip vorstellen sollen, das ist auch Gaßner selbst noch nicht ganz klar. Er denkt an die Bildung einer Hemmungsschicht unter dem Einflusse der Dunkelheit. Wir werden aber erst die Auseinandersetzungen dieses Autors in der ausführlichen Arbeit abwarten müssen, ehe hier etwas Weiteres gesagt werden kann.

Und so geht es dann noch mit einer Reihe weiterer Erklärungsversuche. So will Laschke (1904) die fördernde Wirkung des Lichtes als fungicid auffassen. Das kann wohl hie

und da nebenbei, aber keineswegs etwa allgemein und hauptsächlich in Frage kommen.

Überblicken wir all diese Erklärungsversuche und ihre Begründungen, so müssen wir bald unumwunden zugeben: wir wissen heute in diesem, wie in so vielen anderen Fällen noch nichts Genaues über das eigentliche Wesen des Vorganges, hier der Einwirkung des Lichtes auf den Keimungsprozeß. Diese negative Feststellung erscheint mir vor allem als Ausgangspunkt unbedingt notwendig. Es kann nur schädlich sein, mit bestimmten Voraussetzungen an das Problem heranzutreten, solange diese Voraussetzungen nicht sicher gegründet sind. Andererseits wäre es gut, wenn sich die Forschung auf diesem Gebiete nunmehr gleich von Anfang an davor hüten wollte, anzunehmen, es müsse bei der Lichtwirkung auf die Keimung überall dasselbe Prinzip gelten. Wir wollen vielmehr an dem Gedanken festhalten, daß die Einwirkung des Lichtes in dem einem Falle so, im anderen aber wieder ganz anders begründet sein kann¹.

Höchst unwahrscheinlich aber möchte es nach allen bisherigen Untersuchungen sein, daß die Lichtwirkung bei der Keimung etwa überall als eine direkte zu gelten habe, etwa wie die Wirkung des Sonnenlichtes bei der Kohlensäureassimilation. Die bisherigen Daten scheinen uns vielmehr dazu zu berechtigen, wenigstens in vielen Fällen die Einwirkung des Lichtes auf den Keimungsvorgang mit Pfeffer (2, S. 105) und Jost (1908. S. 365) als eine Reizwirkung zu betrachten. Wie das Licht die Wurzel negativ, den Stengel positiv heliotropisch einflußt, entsprechend der den betreffenden Organen zukommenden Struktur, so werden die Samen der einen Pflanze — *ceteris paribus* — durch das Licht zur Keimung angeregt, die der anderen an der Keimung gehindert, ebenfalls kraft der ihnen innewohnenden lebendigen Fähigkeiten. Über die Einwirkung des Lichtes auf den Krümmungsvorgang bei den Phototropismen liegt eine ganze Reihe von Vorstellungen vor, es ist uns aber ein sicherer Blick in das Innere dieses Vorganges bis

¹) Anm. Ich befinde mich darin in erfreulicher Übereinstimmung mit Gassner, wie ich aus dessen seither erschienenen ausführlichen Arbeit S. 120 entnehmen kann.

heute noch nicht vergönnt. Geradeso liegen die Verhältnisse, wie ich eben darstellte, auch bei der Einwirkung des Lichtes auf den Keimungsvorgang.

Ein Reiz wirkt aber nun niemals allein auf einen Organismus ein. Es sind stets mehrere, gleichzeitig nebeneinander wirkende Reizvorgänge, welche den endlichen Erfolg hervorbringen. Pfeffer sagt (I, 14): Eine Pflanze, oder auch ein einzelnes Organ einer Pflanze ist niemals nur für einen Reiz empfänglich. Denn neben den auf besondere Ziele gerichteten Aktionen muß notwendig jedem einzelnen Protoplasten diejenige Reizbarkeit zukommen, durch welche die allgemein nötigen Funktionen des Lebens (Stoffwechsel und Kraftwechsel) regulatorisch gelenkt werden.

Weiter aber sind, wie Pfeffer (I, 16) sagt: Die Erfolge stets von den gegebenen Dispositionen abhängig und mit dem Entwicklungsgang und den äußeren Einflüssen veränderlich. So müssen notwendigerweise die gleichzeitigen und die vorausgegangenen anderweitigen Reizwirkungen die Reizstimmung und mit dieser denjenigen Reizerfolg beeinflussen, welchen ein bestimmter auslösender Anstoß erzielt. . . . So vermag z. B. in dem tätigen Organismus eine Änderung der Temperatur die Reizstimmung auch so zu verschieben, daß die bis dahin positiv heliotropische Reaktion in eine negativ heliotropische Bewegung verwandelt wird.

Aus diesen allgemeinen Betrachtungen resultieren nun für unser spezielles Problem der Beeinflussung der Samenkeimung durch das Licht eine Reihe weiterer Gesichtspunkte.

Vor allem werden wir uns, und dies ist der bisherigen Behandlung des Problems gegenüber in erster Linie hervorzuheben, nicht mehr auf die einfache Fragestellung beschränken dürfen: Beeinflußt das Licht die Keimung dieses oder jenes Samens und weiter beeinflusst es dieselbe günstig oder ungünstig? Wir werden vielmehr an das Problem heranzutreten haben unter Berücksichtigung aller bekannter Reizbedingungen und dann erst den Erfolg beobachten. Denn das Licht ist ja nur eine Bedingung, eine Bedingung, die uns im vorliegenden Falle gerade besonders interessiert. Alle übrigen

Bedingungen aber greifen ebenfalls bestimmend in den Keimungsvorgang ein und wir müssen sie infolgedessen gleichmäßig mit berücksichtigen, wenn wir nicht zu ganz falschen Resultaten gelangen wollen.

Hat die ungenügende Berücksichtigung der übrigen Reizbedingungen einmal bisher zu oftmals gänzlich unzulänglichen Resultaten geführt, so war es weiter die Ungleichmäßigkeit der natürlichen Lichtquelle, welche bis jetzt fast ausschließlich zu den Lichtkeimungsversuchen benützt wurde und die ohne Zweifel zu viel Verwirrung Anlaß gegeben hat. Schon Pfeffer sagt gelegentlich seiner Erörterung der Lichtwirkung auf den Keimungsvorgang (2, 105): Die z. T. nicht übereinstimmenden Befunde verschiedener Forscher dürften wenigstens teilweise durch die Ungleichheit des Reifestadiums, der übrigen Außenbedingungen und der angewandten Lichtintensität bedingt sein.

Diese ganz allgemeinen Erörterungen haben die Haupttrichtlinien für die im folgenden darzulegenden Untersuchungen gegeben. Es geht daraus hervor, daß die nächstliegende Aufgabe für die Untersuchung der Lichtkeimungsvorgänge die ist, zu zeigen, wie die übrigen Reizbedingungen die Einwirkung des Lichtes modifizieren. Es war dabei mein Bestreben, bei den Versuchen an die Stelle einer Reihe mehr oder weniger variabler Größen sicher bekannte Größen zu bringen, um so das Zustandekommen des Erfolges klarer vor Augen führen zu können.

Ehe ich mich nun diesen Versuchen zuwende, die sich vorderhand auf die modifizierende Wirkung der Temperatur und einige mehr einführende Versuche über die Lichtintensitätswirkung beschränken, erscheint es mir an der Zeit, das Lichtkeimungsproblem erst einmal etwas im Zusammenhange zu erörtern. Wenn wir die derzeit über das Lichtkeimungsproblem vorliegenden Untersuchungen ins Auge fassen, so fällt bald auf, daß es sich hier zum größten Teile um Einzeluntersuchungen mehr vorläufiger Art handelt. Ein Hineinstellen der ganzen Frage in die Gesamtheit der physiologischen Probleme, eine Erörterung der in Frage kommenden Fehlerquellen fehlt hier noch ganz. Nun handelt es sich ja, was die Fehlerquellen anbetrifft, hier im allgemeinen um ganz dieselben Faktoren, welche auch die

Keimungsverhältnisse im Dunkeln beeinflussen. Es wird sich aber aus meinen Auseinandersetzungen, denke ich, von selbst ergeben, daß eine spezielle Zusammenstellung mit Hinblick auf die Lichtwirkung unbedingt vonnöten ist. Weiter hat sich im Laufe meiner Untersuchungen eine ganze Reihe zu beachtender Gesichtspunkte ergeben, welche hier auch mit aufgeführt werden sollen.

B. Das Lichtkeimungsproblem.

Unser Bestreben wird natürlich, wie ich schon eingangs hervorhob, immer darauf gerichtet sein, ausfindig zu machen, worin die Reaktion keimender Samen auf das Licht besteht. Ich betonte aber ebenfalls schon, daß uns vorderhand hier noch alle sicheren Handhaben zur Erklärung fehlen. Es würde aber jedenfalls auch in der Zukunft nicht möglich sein, hier näher einzudringen, wenn anders wir nicht erst die Bedingungen, unter denen die Einwirkung zustande kommt, näher kennen gelernt hätten. Andererseits dürften gerade solche Untersuchungen geeignet sein, uns auch den inneren Vorgängen auf die Spur zu bringen.

Es wird sich empfehlen, die Faktoren, welche mit der Einwirkung des Lichtes auf den Keimungsvorgang in Beziehung stehen, in gewisse Gruppen zu bringen. Mit mehr oder weniger großen Schwankungen in der Auffassung und Abgrenzung sind da die 3 Gruppen vorzuschlagen, welche ja auch sonst bei Erörterung eines organischen Geschehens immer in Betracht kommen:

1. die spezifische Struktur,
2. die inneren Bedingungen,
3. die äußeren Bedingungen.

Unter diesen 3 Gesichtspunkten wollen wir vorerst an die Erörterung des uns interessierenden Lichtkeimungsproblems herantreten.

1. Die spezifische Struktur.

Daß die Samen der einen Pflanzenart — *ceteris paribus* — vom Lichte bei ihrer Keimung begünstigt, die anderen aber behindert werden, das ist eine Tatsache, deren Begründung wir in der spezifischen Struktur der betreffenden Pflanzenart zu

suchen haben. Wir sehen uns heute, wie in jedem, so auch in unserem Falle genötigt, die spezifische Struktur als etwas gegebenes hinzunehmen. Es ist aber nichtsdestoweniger von Interesse, zu untersuchen, wie groß oder wie klein die systematischen Einheiten sind, deren spezifische Struktur sich gegenüber der Lichtwirkung bei der Keimung übereinstimmend verhält.

In dieser Richtung liegt heute schon eine Reihe von Untersuchungen vor. So haben Kinzels Versuche, welche darin mit meinen eigenen übereinstimmen, beispielsweise ergeben, daß die Samen der untersuchten *Epilobium*-arten bei mittlerer Temperatur alle vom Licht in der Keimung begünstigt werden. Kinzel untersuchte *E. angustifolium*, *trigonum* und *roseum*, ich selbst untersuchte bisher *E. roseum* und *hirsutum*, neuerdings auch *E. palustre*. — Auch auf die Samen der untersuchten *Verbascum*-arten hat das Licht, soweit bekannt, einen keimungsfördernden Einfluß. Das wird schon anders bei den Samen der Gattung *Veronica*. Hier hatte ja vor allem zuerst Heinricher (1899. S. 503) bei *V. peregrina* eine Keimbegünstigung durch das Licht festgestellt. Kinzel¹ hat die Fälle dann vermehrt um *V. Anagallis*, *Beccabunga*, *aphylla* u. a. und auch ich habe in *V. longifolia* einen neuen Fall hinzufügen können. Niemals aber habe ich einen Einfluß des Lichtes auf den Keimungsvorgang bei *V. Tournefortii* konstatieren können. Ganz verschieden sollen nach Kinzel (1909. S. 538) die Verhältnisse auch in der Gattung *Digitalis* liegen, wo *D. lutea* durch Dunkel, *D. purpurea* aber durch Licht stark begünstigt werden soll. Es wird indessen aus meinen Ausführungen wiederholt und zur Genüge hervorgehen, daß wir diesen Ergebnissen soweit noch keinen bindenden Glauben schenken dürfen, als wir nicht ausdrücklich wissen, unter welch übrigen Bedingungen die Untersuchungen ausgeführt wurden.

¹) Ganz irreführend wirkt die Bemerkung Kinzels (1908. S. 107), daß die Versuche der k. dänischen Samenkontrollstation für die *Veronica*-arten selbst bei einiger Nachreife recht langsam fortschreitende Keimungen ergeben. In der Anm. bezieht sich Kinzel auf *V. hederifolia*. Bei dieser Art ist das allerdings so. Von unseren gewöhnlichen *Veronica*-arten aber steht sie in dieser Beziehung wohl fast allein. Bei anderen Arten ist das gerade umgekehrt. So keimen die Arten der Gruppe *agrestis* wenige Tage nach der Reife vollzählig aus. Vgl. auch Versuch 10 meiner Mitteil. 1911, S. 588 betreffend *V. longifolia*.

Auch für die Dunkelkeimer scheinen einzelne Gruppen ganz besonders in Frage zu kommen. Nach Remers (1904. S. 328) und meinen Untersuchungen liegt die Annahme nahe, daß die Samen der Hydrophylléen vom Licht recht allgemein in der Keimung gehemmt werden. Untersuchte Fälle sind *Phacelia tanacetifolia* Remer (1904), Heinricher (1909) und eigene Untersuchungen, *Ph. campanularia* (nach noch unveröffentlichten eigenen Untersuchungen), *Nemophila insignis* (Lehmann 1909 und 1911).

Es sind aber jedenfalls zur Klärung dieser Fragen noch viele eingehende Untersuchungen in größeren und kleineren Gruppen nötig, welche in jedem Falle interessante Ergebnisse versprechen.

Fragten wir in der eben erörterten Richtung nach der Weite des Kreises, welcher bezüglich des Lichteinflusses auf die Keimung dieselbe spezifische Struktur aufweist, so ist die Frage, wie eng solche Kreise sind, von nicht geringerem Interesse. Die Frage, ob innerhalb ein und derselben Art verschiedene Varietäten oder reine Linien nach ihrer Lichtempfindlichkeit bei der Keimung zu unterscheiden sind, ist überhaupt noch nicht in Angriff genommen. Daß die Keimung überhaupt bei verschiedenen Samenproben derselben Art außerordentlich verschieden sein kann, auch wenn die Keimungsbedingungen dieselben sind, das ist eine bekannte Tatsache. Es handelt sich nur darum, zu unterscheiden, ob die Differenzen in der spezifischen Struktur begründet sind, oder aber, ob die Bedingungen, unter denen die Samen gereift sind, hierfür verantwortlich zu machen sind. Ganz ebenso liegt das Problem in unserem speziellen Falle. Ich habe Samenproben von *Verbascum Thapsus* aus der Umgegend von Tübingen an verschiedenen Stellen entnommen und sie nebeneinander zur Keimung angesetzt. Sie verhielten sich dem Lichte gegenüber in mehreren Fällen ganz verschieden. Auch hatte Kinzel, wie sich aus meiner Mitteilung (1911) ergibt, mit *V. Thapsus* von den meinen ganz abweichende Ergebnisse erzielt. Wenn sich ein Zurückführen dieser Differenzen ja auch als auf Temperaturunterschieden beruhend diskutieren ließ, so bleibt doch auch noch die Möglichkeit bestehen, daß es sich hier um verschiedene Linien oder Rassen gehandelt hat.

Kurz erwähnen möchte ich auch noch den folgenden Fall. Kinzel (1908. S. 660) berichtet, *Epilobium roseum* völlig lichtbedürftig bei der Keimung, wenigstens ohne Nachreife, gefunden zu haben. Ich habe schon in meiner Vorl. Mitt. darauf hingewiesen, daß frisch geernteter Samen von dieser Art bei mittlerer, gleichmäßiger Temperatur äußerst hartnäckig unausgekeimt bleibt. Bei höherer Temperatur des Warmhauses war aber Keimung auch im Dunkeln zu erzielen. Wie wechselnd aber von Samenprobe zu Samenprobe dieser Einfluß ist, das zeigt der folgende, seitdem angestellte Versuch.

Versuch 1.

Material A Lustnau 7. Okt. 1911.					Material B Lustnau (and. Platz) 19. Okt.				
Versuchsbeginn 16. Okt. Keimapparat					Versuchsbeginn 19. Okt. Ders. Keimapparat				
bei 30°					bei 30°				
		hell		dunkel			hell		dunkel
Nach	a	b	a	b	Nach	a	b	a	b
16 Tagen	88	98	41	38	39 Tagen	98	101	4	2

Obwohl das Material äußerlich in beiden Fällen als reines *Epilobium roseum* erschien, so liegt natürlich hier ganz besonders die Möglichkeit einer eventuellen Verbastardierung vor, und es würde dann unbedingt nötig sein, mit nachweislich reinen Linien zu operieren, wenn man zu absoluten Resultaten gelangen wollte. Dazu fordern weiter auch noch die Ergebnisse Raciborskis (1900) auf, welcher fand, daß verschiedene Varietäten seiner Tabakpflanzen Differenzen ergeben, indem bei manchen mehr Prozent im Dunkeln keimen, ja daß sich sogar in verschiedenen Kulturen derselben Rasse solche Differenzen ergeben.

Solches Vorgehen erscheint ja neuerdings nicht nur hier, sondern auch auf anderen Gebieten der Physiologie, wo ja auch teilweise schon damit begonnen wurde, äußerst geboten. Für den hier in Rede stehenden Fall habe ich schon Material zu solchen Untersuchungen in Vorbereitung genommen.

2. Die inneren Bedingungen.

Die Samen, welche uns zur Keimung vorliegen, bringen nun aber noch eine Reihe von Eigenschaften mit, welche bestimmend auf die Lichtempfindlichkeit bei der Keimung einwirken können, die aber nicht in der spezifischen Struktur be-

gründet sind. Diese im Moment der Aussaat rein inneren, also im Samen liegenden Bedingungskomplexe sind ihrerseits wieder auf eine Summe von äußeren Bedingungen zurückzuführen, welche während der Reife an der Mutterpflanze oder auch nach der Zeit des Unabhängigwerdens von derselben auf den Samen eingewirkt haben. Zudem kommt, wie bei jedem Reizvorgang, das Entwicklungsstadium des Samens in Betracht. Die Summe all dieser bei der Aussaat vorhandenen, nicht aber in der spezifischen Struktur begründeten Bedingungen nenne ich hier die inneren Bedingungen. Wir müssen auch bei ihnen wieder einige Untergruppen scheiden.

a) Die Gesamtbedingungen, welche während der Entwicklungszeit an der Mutterpflanze auf den Samen eingewirkt haben.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß die äußeren Bedingungen, welche die Reife eines Samens an der Mutterpflanze begleiten, die Güte des Saatgutes beeinflussen. Ernährung, Temperatur, Belichtung, Feuchtigkeit spielen dabei eine Hauptrolle. Statt vieler sei hier nur auf ein Beispiel hingewiesen. Es hat sich nach Atterberg (1907. S. 129) gezeigt, daß Getreidesamen, welche unter niedriger Temperatur gereift sind, zeitweise ein niedrigeres Temperatur-optimum bei der Keimung haben, als unter hoher Temperatur gereifte. Für uns im speziellen aber handelt es sich um die Frage, wieweit diese Faktoren den Lichteinfluß bei der Keimung berühren.

Was in dieser Hinsicht bekannt geworden ist, ist nicht gerade viel. Einmal hat uns da wieder Kinzel (1908. S. 635) einige interessante Daten mitgeteilt. Er hat gezeigt, wie in hohen Temperaturen erzogene *Drosera*, *Pinguicula* usw. Samen ausbilden, die sich dann bei der Keimung dem Lichte gegenüber anders verhalten, als unter niedriger Temperatur gereifte Samen. Auch hat er auf die Wechselwirkung von Durchfrieren des Saatgutes und Lichtkeimung in verschiedenen Fällen aufmerksam gemacht. Eingehender hat Lubimenko (1910. S. 145) des Einflusses des Lichtes bei der Samenreife und des späteren Verhaltens der Samen dem Lichte gegenüber bei der Keimung gedacht. Er kam zu dem Ergebnis, daß die Samen in der Lichtintensität oder Dunkelheit das Maximum ihrer Keimungsenergie erreichen, in der sie sich entwickelt haben.

Solche Ergebnisse haben ja auf anderen Gebieten ihre nicht zu verkennenden Parallelen. Ich möchte hier einmal daran erinnern, daß nach Strasburger (1878. S. 56) bei starker Beleuchtung erwachsene Schwärmer auf höhere Lichtintensität gestimmt sind, d. h. sich positiv phototaktisch bei einer einseitigen Beleuchtung verhalten, bei welcher in schwächerem Licht erwachsene Schwärmer bereits negativ phototaktisch reagieren. Ähnlich reagieren bei starkem Licht erzeugte Keimlinge nach Oltmanns (1897) und Pringsheim (1907) wieder in starkem Lichte mehr, sind empfindlicher als bei schwachem Licht erzeugte Keimlinge und umgekehrt. Indessen, all diese Fragen sind bei unserem Probleme erst angeschnitten und bedürfen zweifellos einer noch viel eingehenderen Untersuchung. Da aber meine eigenen Untersuchungen sich derzeit solchen Problemen noch nicht zugewandt haben, so mag hier genügen, was bisher zur allgemeinen Orientierung wegen der Wichtigkeit für das ganze Problem gesagt wurde.

Genugsam bekannt sind ja weiterhin die Differenzen im Keimungsvermögen halb oder ganz an der Mutterpflanze ausgereifter Samen. Es sei hier nur beispielsweise an die großen Differenzen halb und ganz ausgereifter *Cuscuta*-Samen hingewiesen. Kinzel (1901. S. 255). Bemerkenswert ist auch gerade für unsere Untersuchungen, inwieweit der Reifegrad mit der Keimungstemperatur in Wechselbeziehung steht. Atterberg (1907) hat gezeigt, daß schlecht genährte Getreidekörner in hoher Temperatur weniger gut keimen, als in niederer.

Damit in Verbindung steht, daß in recht erheblichem Maße auch der Ort zu beachten sein dürfte, an welchem der Same in der Infloreszenz entnommen wurde. Besonders bei langen Blütenständen spielt das zweifellos eine ganz erhebliche Rolle. Ich habe mit Bezug auf unser Problem erst einen Versuch angestellt, welcher die gemachte Annahme aber in hohem Maße bestätigt.

Versuch 2.

Material: *Verbascum thapsiforme*, Botan. Garten Tübingen, September 1911, am Tage nach der Ernte ausgesät. Es wurden in a—d nur die Samen an der Infloreszenz zu oberst sitzenden reifen Kapseln entnommen, während in e—h die unteren bevorzugt wurden. Die unteren aber befanden sich sicher einige Wochen länger an der Pflanze, als die oberen und waren unterdessen, in dem heißen Sommer

1911, der außerordentlich intensiven Bestrahlung ausgesetzt gewesen. Die Samen wurden zu je 2 mal 100 in Petrischalen ausgelegt. Chemisch reines Filtrierpapier, destilliertes Wasser. Laboratoriumstemperatur ca. 15—18°.

hell		dunkel		hell		dunkel	
a	b	c	d	e	f	g	h
91	87	42	57	99	98	88	85

gekeimte Samen 10 Tage nach der Aussaat.

Aus diesem Versuche geht die starke Beeinflussung des Keimungserfolges durch den Sitz der zur Aussaat entnommenen Samen deutlich hervor. Während die Samen von unten an der Infloreszenz entnommen, im Dunkeln nach 10 Tagen nur um ca. 10% hinter den Lichtsamen zurückgeblieben sind, keimten die Samen, welche oben an der Infloreszenz entnommen wurden, im Dunkeln um ca. 40% schlechter als im Lichte. Es werden weitere, spezielle Versuche zur Klarlegung dieser Verhältnisse angestellt.

b) Die Entwicklungsverhältnisse der Samen von der Zeit ihrer Unabhängigkeit von der Mutterpflanze bis zur Aussaat.

a) Die Nachreifungsvorgänge.

Die Nachreifungsvorgänge spielen bei dem Keimungsvermögen der Samen eine große Rolle. Beispielsweise wird mitgeteilt, daß Getreidesamen im Laufe eines Jahres Nachreife 50% an Keimvermögen gewinnen können. Während wir aber in unserem speziellen Falle über den Einfluß des an der Mutterpflanze erreichten Reifegrades auf die Lichtkeimung derzeit noch so gut wie gar nichts wissen, liegen ganz außerordentlich zahlreiche, übereinstimmende Untersuchungen darüber vor, wie sehr die Zeit der Nachreife die Lichtempfindlichkeit keimender Samen beeinflußt. Zuerst hat wohl Jönsson (1883) darauf hingewiesen, wie weitgehend dieser Faktor zu berücksichtigen ist. Er zeigte, daß z. B. bei *Poa pratensis* bald nach der Ernte ausgelegte Samen im Dunkeln nicht, im Lichte zu 88% auskeimten, daß diese Differenz aber nach Jahresfrist gänzlich ausgelöscht war, und nun im Lichte und im Dunkeln bei diesen Samen gleich gute Keimungen erfolgten. Man muß also unbedingt bei allen Versuchen über Lichtkeimung mit der Herkunft und dem Samenalter rechnen, sobald man absolute Ergebnisse wünscht. Diese Erfahrung ist eigentlich von allen, welche sich mit Lichtkeimung beschäftigen, immer wieder ge-

macht worden. Sie steht ja, was die Reizwirkung des Lichtes auf den pflanzlichen Organismus anbetrifft, keineswegs vereinzelt da. Es sei nur daran erinnert, daß Oltmanns (1897. S. 7) feststellte, daß die jüngeren Fruchträger von *Phycomyces* positiv reagieren, bei einer Lichtintensität, welche bei älteren Fruchträgern eine transversale oder negativ heliotropische Gleichgewichtslage hervorruft.

Nun ist allerdings der Einfluß der Nachreife auf die Lichtempfindlichkeit ein außerordentlich verschiedener. Es gibt Samen, bei welchen eine sehr kurze Zeit der Nachreife genügt, um das Licht als bestimmenden Faktor auf die Keimungsvorgänge mehr oder weniger auszuschalten. So verliert sich der anfangs so sehr prägnante Einfluß des Lichtes auf die Keimung der Samen von *Nigella sativa* schon innerhalb weniger Monate mehr und mehr (Vgl. Kinzel (1907. S. 272) und Lehmann (1909. S. 487).) Anders verhält sich das z. B. bei den Samen von Gesneriaceen. Schon Figdor (1907. S. 582) teilt mit, daß die von ihm untersuchten und von Haage und Schmidt bezogenen Samen verschiedener Gesneriaceen zu den verschiedensten Jahreszeiten ausgesät wurden, unter keinen Umständen aber im Dunkeln zur Keimung zu bringen waren. Ich untersuchte deshalb Samen von *Gloxinia hybrida*, welche ich mir im Herbst 1908 von Haage und Schmidt bezogen hatte, im Januar 1912 auf ihre Keimfähigkeit im Lichte und im Dunkeln. Die Samen waren also mindestens etwas über $3\frac{1}{2}$ Jahre alt, ein Alter, bei welchem nach Angabe der Gärtner (vgl. Vilmorin) die Keimfähigkeit der Gloxinien-Samen erlischt. Der hier anzuführende Versuch zeigt, daß die Gloxiniasamen, auch nach dieser mehrjährigen Nachreifezeit, an der Grenze der Keimfähigkeit, immer noch nur im Lichte zu keimen imstande waren.

Versuch 3.

Gloxinia hybrida grandiflora Kaiser Wilhelm. Material Haage und Schmidt 1908. Versuchsbeginn 15. Januar 1912. Auf chemisch reinem Filtrierpapier, 8 ccm destilliertes Wasser auf 4 Lagen Filtrierpapier in einer Petrischale. Vermehrung.

	hell		dunkel	
	a	b	a	b
31. Jan.	11	3	0	0
2. Febr.	1	1	0	0
5. Febr.	0	0	0	0

Hier ist also auch die gesamte Zeit der Nachreife nicht instande, den Lichteinfluß auszuschalten.

Andere Samen, wie z. B. die von *Veronica peregrina*, zeigen nach Heinricher (1908) nach zweimonatiger Samenruhe ungefähr gleiche Prozentsätze der Keimung im Lichte und im Dunkeln, während die Differenzen sich erst später herausstellen. Weiter ins Detail möchte ich hier nicht eintreten. Es genügen auch an dieser Stelle die angeführten Beispiele, um die Wichtigkeit des namhaft gemachten Faktors zu beleuchten.

β) Die äußeren Bedingungen, welche das Saatgut beeinflussen.

Ruhende Samen können in ihrer Keimfähigkeit durch die Lagerungsbedingungen zweifellos in der Keimfähigkeit beeinflußt werden. Bekannt ist beispielsweise, daß Getreidesamen durch gute Aufbewahrung in ihrer Keimkraft gewinnen. Wir müssen hier wieder die Bedeutung dieser Umstände für die Lichtkeimung erörtern.

Es liegen in dieser Richtung einige Untersuchungen vor, die sich allerdings verschiedentlich widersprechen. So hat T. Tammes (1900) die Frage sehr eingehend untersucht, ob das Licht auf getrockneten Samen Einfluß ausübt. Sie kam zu einem negativen Ergebnis. Heinricher (1908) dagegen glaubt, einen fördernden Einfluß der Aufbewahrung im Licht bei den Samen von *Veronica peregrina* gefunden zu haben, während Laurent (1902) für eine Reihe von Samen wieder zu einem gegenteiligen Ergebnis gelangte.

Wir dürfen uns nun aber natürlich nicht auf die Betrachtung des Einflusses des Lichtes auf die Samen während der Zeit der Nachreife beschränken, wenn wir restlos erkennen wollen, ob die Lichtempfindlichkeit bei der Keimung irgendwie durch die äußeren Bedingungen bei der Nachreife beeinflußt werden.

Ohne mich hier bislang auf einwandfreie Untersuchungen, welche nur die Zeit der Nachreife, nicht auch diejenige der Reife an der Mutterpflanze berücksichtigen, wie z. B. eine Reihe Kinzelscher Untersuchungen, stützen zu können, erscheint mir der Einfluß der Temperatur auf die Nachreifeerscheinungen von großer Bedeutung im Hinblick auf die Lichtkeimung. Denken wir z. B. an die Ergebnisse von Fischer

(1890), Lidfors (1907) u. a., nach denen bei verschiedenen Temperaturen die Reservestoffe in den Pflanzen einmal als Kohlehydrate, das andermal als Fette auftreten, so können wir den Schluß ziehen, daß solche Verhältnisse auch für die Umsetzungen von Bedeutung sind, welche den Einfluß des Lichtes auf die Samenkeimung bestimmen.

Wir werden also künftighin auch den Aufbewahrungsbedingungen der Samen unsere Aufmerksamkeit schenken müssen, wenn wir uns über den Einfluß des Lichtes auf die Samenkeimung orientieren wollen.

3. Die äußeren Keimungsbedingungen.

Von Nobbe (1876) werden in seinem Handbuche der Samenkunde unter den physikalischen Bedingungen des Keimungsprozesses die folgenden Faktoren erörtert, nachdem vorher der Wirkung des Wassers und des Luftsauerstoffs schon eingehend gedacht war: Lufttemperatur, Licht, Elektrizität und chemische Substanzen. Wir wissen ja, daß Nobbe bezüglich der Wirkung des Lichtes, welches uns hier besonders interessiert, zu einem vollkommen ablehnenden Standpunkt gekommen ist. Wenn wir bei der folgenden Besprechung von der Elektrizitätswirkung absehen wollen, so stehen zur Erörterung die folgenden äußeren Keimungsbedingungen:

- a) Licht;
- b) Temperatur;
- c) Feuchtigkeit;
- d) Substrat;
- e) Sauerstoffgehalt der Luft.

Diese äußeren Keimungsbedingungen bestimmen, wie schon oben erwähnt, gemeinsam mit den soeben unter 1 und 2 genannten den Keimerfolg. Wir müssen demnach sämtlichen genannten Bedingungen unsere spezielle Aufmerksamkeit zuwenden, zu welchem Zwecke eine kurze Erörterung der Einzel-faktoren folgen möge.

a) Das Licht.

Bei den bisherigen Untersuchungen über Lichtwirkung auf die Keimung wurde, wie ich schon eingangs erwähnte, fast ausschließlich gezeigt, daß das Himmelslicht den Keimungs-

prozeß lichtempfindlicher Samen beeinflußt, sei es nun im unzerlegten oder zerlegten Zustande. Einzelne Ausnahmen sind allerdings zu verzeichnen. So bediente sich Kinzel (1907. S. 271) zum Lichthartmachen seiner Nigellasamen eines abwärts brennenden Auerbrenners. Die Lichtstärke desselben wurde indessen in keiner Weise präzisiert, ebensowenig wie die Beleuchtungsstärke. Die Zahlenangaben über die Belichtungszeiten, die nötig waren, um die Lichthärte zu verursachen, sind also sehr unsicher. Schon in der Einleitung aber wies ich darauf hin, daß Pfeffer die mangelnde Übereinstimmung der Ergebnisse verschiedener Forscher auf dem Gebiete der Lichtkeimung auf die verschiedene zur Anwendung gelangte Lichtintensität zurückführt. Es ist ja auch ohne weiteres klar, daß das Licht im Winter und Sommer, in verschiedenen Lichtlagen, bei klarem und bedecktem Himmel in jeder nur denkbaren Intensitätsverschiedenheit zur Verwendung kommt (vgl. S. 497). Wie sehr aber diese verschiedene Lichtintensität den Keimungserfolg beeinflußt, das zeigen einmal verschiedene Angaben in der Literatur. Ich möchte hier z. B. auf die Ergebnisse Remers (1904. S. 333) hinweisen, welcher je nach der Entfernung vom beleuchteten Fenster ganz verschiedene Keimresultate verzeichnen konnte. Weiter fand Laschke (1907) bei den von ihm untersuchten Gräsern erheblich höhere Keimprozentage im Sonnenlicht als im diffusen Lichte. Zu derselben Schlußfolgerung führen uns Untersuchungen von Kinzel (1907. S. 273), welcher lichtmüde *Poa*-Samen bei der geringen Intensität des Winterlichtes oder Auerlichtes, auch durch Wärmewechsel nicht zur Keimung bringen konnte, während die Keimung unter dem intensiven Frühjahrslicht schnell vonstatten ging. Hier wäre indessen ein Einfluß anderer, in der Zeit bzw. der Nachreife liegender Einflüsse, wenn nicht wahrscheinlich, so doch möglich.

Meine eigenen Versuche mit *Ranunculus sceleratus* brachten mich aber dann ganz besonders zur Würdigung der Bedeutung des Faktors der Lichtintensität. Einmal geht der Unterschied der Keimung im direkten Sonnenlicht und im diffusen Licht aus Versuch 6 meiner Mitteilung vom Jahre 1909 hervor. Die Keimung im direkten Sonnenlichte war erheblich viel schneller zustande gekommen, als die im diffusen Lichte. Dann aber

brachten mich besonders meine neueren Versuche wieder darauf. Während ich bei den noch relativ günstigen Lichtverhältnissen im September und Oktober hohe, sich 100% nähernde Keimprozente erhielt, brachte mir dasselbe Samenmaterial unter sonst gleichen, ja z. T. noch günstigeren übrigen Bedingungen (höhere Temperatur) bei der schlechten Beleuchtung im Dezember ganz geringe Keimungen von höchstens 10—20%. Man könnte ja nun diese Differenzen auch hier eventuell auf den Nachreifegrad schieben wollen. Das ist in diesem Falle aber nicht angängig, da mir vom vergangenen Jahre mit gleich altem Material aus derselben Zeit, aber bei besserer Beleuchtung vollzählige Keimungen vorliegen.

Während des Ganges meiner Untersuchungen kam dann auch noch eine Mitteilung Lubimenkos (1911. S. 418); aus derselben geht hervor, daß der Einfluß der Lichtintensität auf die Keimung auch bei den von diesem Autor untersuchten Samen ganz erheblich und teilweise sehr merkwürdig ist.

Auf Grund all dieser Erfahrungen erschien es mir nun unbedingt notwendig, bei meinen neueren Untersuchungen zumeist von der natürlichen Lichtquelle abzugehen und mich einer künstlichen Lichtquelle zuzuwenden. Vor allem können wir da einmal einen Anhalt dafür gewinnen, mit was für Lichtstärken wir es überhaupt bei dem ganzen Lichteinflusse auf die Keimung zu tun haben. Es liegen darüber meines Wissens bisher nur zwei Angaben vor, die sich allerdings beide für ganz verschiedene Samen gemacht, direkt widersprechen und dazu nicht sehr genau sind. Einmal nämlich gibt Raciborski an, daß die Lichtintensität, welche zur Keimung seiner Tabaksamen nötig sei, recht gering sein müsse, da diese im Dunkeln nicht keimenden Samen schon bei einer Lichtintensität auskeimten, welche unter der Oltmannsschen Verdunkelungsdecke (Agar-Agar-Tusche) herrschte. Im Gegenteil dazu findet Gaßner (1911. S. 717), daß die Lichtintensität, welche seine Chlorissamen zur Keimung bringt, eine recht hohe ist.

Und so sind es noch eine Reihe weiterer Differenzen und Gesichtspunkte, auf deren Besprechung wir bald zurückkommen werden, die alle zur Verwendung einer künstlichen Lichtquelle drängen. Über die Art der hier benützten künstlichen Lichtquelle wird unter Methoden das nötige berichtet werden.

b) Die Temperatur.

Daß auch die Temperatur einen ganz erheblichen Einfluß auf die Lichtwirkung bei der Keimung ausübt, das ist an sich ganz und gar nicht wunderbar. Greift ja auch sonst die Temperatur so allgemein in den Keimungsvorgang ein. Übrigens ging das schon aus den ältesten Untersuchungen von Cieslar (1883) hervor. Besonders die Untersuchungen von Kinzel (1907, 1908) haben aber dann darauf hingewiesen, obgleich sie in späterer Zeit diesem Faktor nicht mehr die genügende Würdigung zuteil werden ließen. Weiter wiesen aber auf den Temperatureinfluß Gassner (1911) bei Chloris und ich selbst (1911) bei einer ganzen Reihe von Samen nachdrücklich hin. Es ist dabei, wie ebenfalls aus meinen und Gassners Versuchen hervorgeht, von größter Wichtigkeit, zwischen dem Einfluß der absoluten Temperatur und des Temperaturwechsels zu scheiden. Da meine im folgenden mitgeteilten Untersuchungen sich speziell mit der Wechselwirkung zwischen Temperatur und Licht beschäftigen, so genüge hier dieser allgemeine Hinweis. Ich werde auf den Temperatureinfluß zu Beginn der Besprechung meiner hierauf speziell gerichteten experimentellen Untersuchungen noch zurückkommen. Hier sei nur noch daran erinnert, daß auch bei den lichtempfindlichen Sporen der Temperatur bei der Keimung ein erheblicher Einfluß zukommt.

c) Die Feuchtigkeit.

Eine wie große Bedeutung für die Keimung im allgemeinen der Feuchtigkeit zukommt, bedarf weiter keiner Erörterung. Geringe Feuchtigkeitsschwankungen können das Ergebnis in ganz erheblichem Maße beeinflussen. Es ist also der Regelung der Feuchtigkeit die allergrößte Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Die Feuchtigkeit spielt bei der Keimung zweifellos eine doppelte Rolle. Einmal handelt es sich um die Feuchtigkeit des Keimbettes selbst, dann aber kommt die Sättigung der keimenden Samen umgebenden Atmosphäre mit Wasserdampf in Betracht. Bei gleichen Temperaturbedingungen der im Licht und im Dunkeln zur Keimung angesetzten Samen kommt — *ceteris paribus* — natürlich nur die Regelung der Feuchtigkeit des Keimbettes in Frage, da ja dadurch auch die um-

gebende Atmosphäre gleichmäßig mit Wasserdampf gesättigt sein wird. Bei Anwendung verschiedener Temperaturen müssen wir uns aber natürlich immer vergegenwärtigen, daß nicht nur die Temperatur als äußere Keimungsbedingung verändert wird, sondern auch die Wasserdampftension und damit die Sättigung der Atmosphäre mit Wasserdampf. Es ist aber ohne Zweifel, daß auch hierauf ganz erheblicher Nachdruck zu legen ist. Man kann, bei verschiedener Temperatur vielleicht später durch Veränderung des Luftdruckes gleiche Sättigungsverhältnisse herstellen und so dieser Schwierigkeit aus dem Wege gehen. Ich habe derartige Versuche aber derzeit noch nicht angestellt.

Die Feuchtigkeit des Keimbettes kann bei konstanter Temperatur auf verschiedene Weise gleichmäßig erhalten werden. Ich stellte meine Versuche, um die gleich noch zu besprechende Substratwirkung auszuschalten, alle in Petrischalen mit Filtrierpapier und destilliertem Wasser an. Eine gleichmäßige Befeuchtung von unten, etwa wie sie von Rodewald in dem im übrigen von mir für Lichtversuche angewandten Apparat vorgesehen wurde, war bei dieser Form der Versuchsanstellung natürlich ausgeschlossen. Die Feuchtigkeit des Keimbettes kann aber leicht dadurch gleichmäßig erhalten werden, daß in bestimmten Intervallen bestimmte Mengen destillierten Wassers auf in allen Fällen gleiche Anzahl von Schichten (4 oder mehr) Filtrierpapier nachgegossen werden. Das ist auch für viele Samen viel günstiger, als eine stagnierend erhaltene Feuchtigkeit (vgl. dazu Remers (1904) Versuche mit *Phacelia*).

Die beste Möglichkeit Feuchtigkeitsdifferenzen in jeder Weise auszuschalten bieten Pflanzen, welche im Wasser keimende Samen liefern. Hier können die Samen einfach unter Wasser gebracht werden und damit kann nicht nur das Keimbett absolut gleichmäßig feucht erhalten werden. Es kann vielmehr auch bei verschiedenen Temperaturen die wechselnde Sättigung der Atmosphäre mit Wasserdampf ausgeschaltet werden. Solche Versuche habe ich derzeit mit *Epilobium* anzustellen begonnen.

d) Substrat.

Die Bedeutung des Substrates für die Keimung der Samen ist seit langem von den verschiedensten Seiten untersucht worden.

Aus neuester Zeit möchte ich nur der Untersuchungen Fischers (1907) gedenken, aus denen die Beeinflussung der Keimung verschiedener Wasserpflanzen Samen durch Chemikalien hervorgeht.

Auf die Wichtigkeit des Substrates für die Lichtkeimung der Samen habe ich (1909) zuerst bei *Ranunculus sceleratus* aufmerksam gemacht. Es ergab sich, daß diese Samen, welche auf Filtrierpapier im Dunkeln nicht zu keimen imstande waren, unter sonst gleichen Bedingungen auf Erde oder auf Knopscher Nährlösung bestimmter Konzentration auch im Dunkeln auskeimen können. In einer vorläufigen Mitteilung berichtet nun auch Gassner (1911. S. 715), daß er ganz entsprechende Verhältnisse für die von ihm untersuchte *Chloris*art fand, so daß also damit gezeigt ist, daß die von mir mitgeteilte Substratwirkung nicht auf diesen einen Fall beschränkt ist. Im allgemeinen ist ja die Einwirkung des Substrates auf den Keimungsvorgang häufig genug untersucht und dessen Wichtigkeit erkannt worden. In ihrem Zusammenhänge mit der Lichtwirkung liegen aber für die Samenkeimung erst die hier genannten Mitteilungen vor. Früher hatten indessen schon Goebel (1896) und Forest Heald (1898) gezeigt, daß bei manchen Moossporen, welche gewöhnlich nur im Lichte keimen können, nach Beigabe von Traubenzucker auch Keimung im Dunkeln stattfindet. Treboux (1905) hat dann besonders mehr auf die fördernde Wirkung des Traubenzuckers aufmerksam gemacht und Laage (1907) führt das weiter aus, indem er darauf hinweist, daß die meisten Moossporen wohl im Dunkeln keimen, aber viel schlechter als im Licht und eine gleichgute Keimung erst durch ein günstiges Substrat hervorgerufen werden kann. Und auch aus anderen Gebieten der Physiologie ist ja eine solche Wechselwirkung von Licht und Substrat bekannt, es sei nur daran erinnert, daß nach Lendner (1897) *Mucor flavidus* Sporangien bei bestimmter Ernährung nur im Lichte bildet oder daß es bei *Mucor racemosus* unter bestimmten Ernährungsverhältnissen nur im Lichte zur Sporenbildung kommt.

Bei meinen im folgenden mitgeteilten Untersuchungen habe ich die Substratwirkung vorläufig völlig ausgeschaltet. Ich habe alle die besprochenen Versuche auf garantiert chemisch reinem Filtrierpapier angestellt. Ich möchte auf die

Wichtigkeit der Wahl des Filtrierpapiers hier nicht sowohl für solche Untersucher besonders aufmerksam machen, welche gewohnt sind, über Samenkeimung zu arbeiten, als vielmehr für Botaniker, welche an solche Untersuchungen neu herantreten. Denn ich weiß nicht nur aus eigener, sondern auch aus fremder Erfahrung zur Genüge, wie wenig Wert anfangs manchmal darauf gelegt wird. Zur Illustration dieser Verhältnisse möchte ich hier einen Versuch anführen, welchen ich zur Prüfung des für gewöhnliche Institutszwecke hier gebräuchlichen Filtrierpapiers mit den lichtempfindlichen Samen von *Atropa Belladonna* anstellte.

Versuch 4.

Material Botan. Garten Tübingen. Ges. 18. Okt. 1912. Versuchsbeginn 18. Okt.

1911. Alles im Licht.

Gewöhnliches (ungereinigtes)

Filtrierpapier No. 400. Drewerhoff, Dresden.

Filtrierpapier

Chemisch rein

a b

a b

27. Okt. o o

40 20 Samen gekeimt.

Wenn ich vorderhand von der weiteren Untersuchung der Substratwirkung in Verbindung mit dem Lichteinfluß absah, so geschah das darum, weil auch die Substratwirkung nur dann sicher geprüft werden kann, wenn die Lichtintensität sicher festgelegt ist. Ich wollte aber erst in dieser Beziehung unter sonst einfacheren Bedingungen eine größere Erfahrung gewinnen, um dann auf Grund dieser später auch von seiten der Substratwirkung das Problem einzuengen. Eine ganze Reihe, mit natürlichem Lichte angestellte, auf die Substratwirkung bezügliche Versuche führe ich derzeit nicht an, da sie wegen der ungleichen Lichtquelle zu unregelmäßige Resultate ergeben haben. Es ist mir, besonders nachdem auch Gassner nun zu gleichem Ergebnis gekommen ist wie ich, immer weniger zweifelhaft, daß wir schließlich auf diesem Wege dem eigentlichen Kern der Lichtkeimungsfrage immer näher werden kommen können. Natürlich aber dürfen wir derzeit der Substratwirkung auch noch keinen allzugroßen Einfluß auf die Lichtempfindlichkeit keimender Samen einräumen. Geht doch z. B. aus Figdors (1907) Untersuchungen mit Gesneriaceensamen hervor, daß diese Samen auch auf Erde im Dunkeln nicht keimen. Ebenso hat Raciborski (1900) seine

Tabaksamen im Dunkeln auch nicht auf Erde, Seesand, Torfmull oder Torfplatten auskeimend gefunden. Versuche mit Nährlösung sind allerdings in beiden Fällen noch nicht angestellt. In anderen Fällen aber hat mir die Nährlösung keineswegs immer den gewünschten Erfolg gebracht. Doch sind hier eben weitere Untersuchungen abzuwarten.

e) Der Sauerstoffgehalt.

Die Keimuntersuchungen der verschiedensten Richtungen lassen die Wichtigkeit eines geeigneten Sauerstoffgehaltes der die Samen umgebenden Atmosphäre immer wieder von neuem erkennen. Ganz besonders dringend wird eine genügende Lüftung und Sauerstoffzufuhr bei höherer Temperatur schon unter dem Gesichtspunkte einer möglichsten Verhinderung von Fäulnisprozessen. Die neueren Untersuchungen aber lassen erkennen, daß die Beachtung der Sauerstoffzufuhr noch viel weiter gehen muß. So macht Crocker (1906. S. 265) darauf aufmerksam, daß die Samen mancher Pflanzen, z. B. *Xanthium*, viel höhere Sauerstoffpressionen zur Keimung benötigen, wenn die Samenschale den Embryo umgibt, als wenn sie entfernt ist. Shull (1911. S. 453) hat das dann bei *Xanthium* noch eingehender untersucht. Er sieht mit Crocker in vielen Fällen in der Samenschale den Faktor, welcher die Keimung der Samen unter gewissen Bedingungen behindert und will auch den Lichteinfluß auf die Keimung mit der Samenschale in Beziehung setzen. Gassner (1911. S. 708) hat das Verdienst, in dieser Richtung die ersten positiven Versuche angestellt zu haben. Es zeigt sich bei entspelzten und nicht entspelzten Chlorissamen ein ganz verschiedenes Verhalten der keimenden Samen zum Licht. Er führt diese Differenzen nicht ohne guten Grund auf die verschiedenen, den Samen zu Gebote stehenden Sauerstoffmengen zurück.

Nach Abschluß dieses Manuskripts stellte ich im Anschluß an diese neuen Untersuchungen der genannten Autoren einige vorläufige Versuche mit *Epilobium hirsutum* an, bei denen in der einen Hälfte der Samen die Schale durchbohrt, die Samen also angestochen wurden. Es ergab sich nun, daß die angestochenen Samen im Licht und Dunkeln gleich gut keimten, die nicht angestochenen

aber unter den gewählten Versuchsbedingungen nur im Lichte. Bei weiterer Fortsetzung dieser Versuche werden wir wohl hier auch sicher den Sauerstoff für den Ausfall der Versuche verantwortlich machen können. Wo aber die auslösenden Ursachen sitzen, das ist zurzeit noch ganz unaufgeklärt.

Nach Erörterung dieser bei den Lichtkeimungsuntersuchungen in Zukunft zu berücksichtigenden Gesichtspunkten sei auf meine speziellen, hier mitzuteilenden Untersuchungen zu sprechen gekommen. Dieselben beziehen sich, wie die Überschrift angibt, vor allem auf die Beziehungen von Licht- und Temperaturwirkung bei den zu den Versuchen herangezogenen Samen.

C. Die Relationen zwischen Licht- und Temperaturwirkung bei der Keimung.

Daß die Temperatur einen Lebensvorgang, speziell einen Reizvorgang beeinflußt, ist nichts außergewöhnliches. Im Gegenteil, wir finden eine solche Beeinflussung sehr allgemein. Und so war es nichts besonders auffallendes, daß die Temperatur bestimmend auch in den Vorgang der Lichtkeimung eingreift. Ja, man wollte teilweise die Lichtwirkung ganz und gar auf Temperaturwirkung zurückführen. Daß das untunlich ist, ist nun wohl anerkannte Tatsache, da ja von den verschiedensten Seiten die differente Lichtwirkung bei gleicher Temperatur zur Genüge sicher dargestellt wurde (vgl. bes. den auf S. 522 besprochenen Versuch Kinzels).

Einmal ist indessen die Frage zu beantworten, ob die Lichtwirkung bei der Keimung stets durch die Temperatur beeinflusbar ist, oder ob Fälle vorhanden sind, wo trotz in den verschiedensten Richtungen variierten Temperaturen durch das ganze Bereich der Lebensfähigkeit eines Samens der Unterschied der Keimung der Samen in Licht und Dunkelheit doch erkenntlich ist. In dieser Richtung sind derzeit noch keine abschließenden Versuche angestellt worden. Indessen es lassen sich einige Fälle namhaft machen, welche dafür sprechen, daß derartige Samen vorkommen. Ein solcher Samen ist einmal wahrscheinlich *Gloxinia*. Wir hatten *Gloxinia* schon in bezug auf die Nachreife und das Substrat als einen hartnäckigen Lichtkeimer erkannt. Soweit aus meinen vorläufigen Versuchen

über diese Frage mit *Gloxinia* etwas sicheres zu sagen ist, scheint nun auch die Hartnäckigkeit dieses Lichtkeimers mit Bezug auf die Temperatur zu bestehen. Ich habe *Gloxinia*-samen bei 21, 23, 31° im Thermostaten, weiter in der Vermehrung und im Dunkelzimmer bei ca. 15° gehalten. Eine Keimung aber habe ich im Dunkeln nie erzielen können.

Soweit ich aus der Literatur erschen kann, kann die Temperatur die Lichtwirkung auch bei der Keimung der Kiefern-samen nur ganz unerheblich modifizieren. Haack (1906. S. 10) sagt: Das Licht hat auf die Keimung des Kiefern-samens gleichmäßig bei allen angewandten Keimungstemperaturen (17—33° C) vom ersten Beginn der Keimung an und zwar zu Beginn relativ am stärksten einen fördernden Einfluß ausgeübt.

Ein weiterer Fall, wo Temperaturdifferenzen, zumindest in früheren Nachreifstadien, die Lichtwirkung wenig oder gar nicht modifizieren — abgesehen dann, wenn Temperatur und Substratwirkung verbunden sind — ist *Ranunculus sceleratus*. Schon aus dem Versuch 5 meiner vorläufigen Mitteilung (1911) geht hervor, daß die Temperatur der Vermehrung sowohl, wie die des Laboratoriums ca. 1 Monat alten Samen im Dunkeln nicht zur Keimung kommen läßt. Unterdessen habe ich 400 Samen von derselben Samenprobe (gesammelt im August) am 2. Dezember (also 3 Monate alt) auf mit destilliertem Wasser getränktem Filtrierpapier im Keimapparat bei 30° ausgelegt; bis zum 6. Januar habe ich keine Keimung im Dunkeln erzielt, ebensowenig bei 20° unter denselben Bedingungen am 12. Dezember ausgelegten Samen bis 13. Januar. Im Lichte waren unterdessen Keimungen aufgetreten.

Auf späteren Altersstadien verhält sich die Sache allerdings anders, indem dann auch im Dunkeln Keimungen auftreten (Lehmann. 1909). Über das Verhältnis dieser Dunkelkeimungen zur Temperatur liegen aber noch keine Untersuchungen vor. Dagegen konnte ich feststellen, daß die Temperatur im Vereine mit Knoopscher Nährlösung bei 30° auch im Dunkeln Keimungen von *Ranunculus sceleratus* hervorrufen konnte, während das bei 20° auch unter diesen Umständen nicht möglich ist. Eine Einwirkung der Temperatur auf den Lichtkeimungsvorgang liegt also doch hier vor.

In vielen Fällen ist diese Beziehung ja nun aber auch ohne irgendwelche Substratwirkung offenbar. Es erhebt sich nur dann die Frage, wie diese Beziehung sich bemerkbar macht und welche Verkettungen von Licht und Temperaturwirkung zu erkennen sind. Hiermit aber sind wir zu dem eigentlichen Thema meiner Untersuchungen gekommen.

Die Temperatur beeinflusst keineswegs alle Lebens- und im besonderen alle Reizerscheinungen der Pflanzen gleichmäßig. Greifen wir einmal einige der für uns instruktivsten Beispiele heraus.

Denken wir zuerst nochmals an die Wirkung der Temperatur auf die Lichtstimmung phototaktischer Schwärmer. Hier hat Strasburger (1878) Beispiele erbracht, daß Schwärmer bei Konstanz des phototaktischen Reizanstoßes, infolge der Temperaturerhöhung vom positiven zum negativen Tropfenrande wandern; oder es hat Massart (1891) gezeigt, daß *Chromulina Woroniniana* gegenüber demselben Lichtanstoß bei 5° negativ, bei 20° aber positiv phototaktisch reagiert. Wir sehen in diesen Fällen eine direkte Umkehrung der Lichtwirkung durch die Temperatur.

Aber nicht nur bei Lichtreizen greift die Temperatur derart modifizierend in den Reizvorgang ein. Bekannt sind auch die erst neuerlich von Lidfors um weitere Beispiele bereicherten Fälle, des Wechsels des Geotonus von negativer zu transversaler Reaktion unter dem Einflusse der Temperaturerniedrigung. Bekannt sind auch die unter dem Einflusse der Temperatur zustande kommenden nastischen Bewegungen, auf die Vöchting (1890) hingewiesen hat; und so ließe sich noch eine lange Reihe von Beispielen anführen.

Die Temperatur kehrt hier einmal die Reizstimmung direkt um, das andere Mal wird die Reizwirkung aufgehoben, ein drittes Mal wird ein neuer Reiz ausgelöst.

Hervorzuheben ist weiter, daß nicht nur konstantes Licht und konstante Temperaturen, wie wir in vielen Fällen kennen gelernt haben, die Reizvorgänge beeinflussen. Wechsel von Licht und Dunkelheit oder Temperaturwechsel sind auch häufig genug als Reizanlässe bekannt geworden. Man denke nur an die thermonastischen und photonastischen Bewegungen von Blüten und Blättern.

Diese kurze Zusammenstellung zeigt also Temperatur und Licht im regsten Wirkungswechsel auf das Zustandekommen von Reizvorgängen und es wird nun unsere Aufgabe sein, zu untersuchen, wie diese Einwirkungen in unserem speziellen Falle sich gestalten und wir werden nach Betrachtung unserer Versuche die erhaltenen Ergebnisse mit denen aus anderen Gebieten der Physiologie zu vergleichen haben.

Wenn wir aber an diese Aufgabe herantreten, so gliedert sich bald eine Reihe von Einzelgesichtspunkten und Einzelproblemen aus dem Ganzen heraus, welche wir nunmehr betrachten wollen.

Zuerst möchte ich bemerken, daß meine derzeitigen eingehenderen Untersuchungen das Problem der Einwirkung von Licht- und Temperaturwechsel auf die Keimung lichtempfindlicher Samen noch beiseite gelassen haben. Ich habe allerdings, wie aus meiner vorläufigen Mitteilung ersichtlich ist, auf einige Fälle schon kurz hingewiesen; habe aber die eingehendere Untersuchung noch für später zurückgestellt. Ich habe nur mit dauernd gleichmäßigen Lichtquellen und Temperaturen gearbeitet.

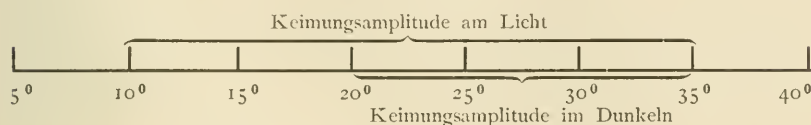
Bei diesen Untersuchungen trat aber für mich die Frage in den Vordergrund, in welcher Weise sich die Beziehungen von Licht- und Temperaturwirkung eigentlich aussprechen. Es war die Frage, ob sich irgendeine allgemeine Beziehung in beiden Fällen den Lichtsamen, sowie den Dunkelsamen, feststellen läßt, oder ob in beiden Fällen oder gar von Art zu Art die Beziehungen verschiedene waren.

Gehen wir zur Erläuterung der ganzen Fragestellung von einem Samen aus, welcher bei einer mittleren Temperatur im Lichte keimt, aber im Dunkeln nicht. Wird dann dieser Samen durch eine erhöhte oder durch eine erniedrigte Temperatur im Dunkeln zur Keimung zu bewegen sein?

Oder umgekehrt, ein Same, welcher bei einer mittleren, ihm günstigen Temperatur im Lichte nicht keimt sondern nur im Dunkeln; wird der zur Keimung im Lichte einer höheren oder einer niedrigeren Temperatur bedürfen?

Wir wollen uns die Sachlage zum näheren Verständnis durch eine Skizze veranschaulichen, indem wir auf einer horizontalen

Achse eine Anzahl von Temperaturintervallen abtragen und dann gleichzeitig angeben, zwischen welchen Intervallen nun die Licht- bzw. die Dunkelkeimung stattfindet.



Schema für temperaturempfindliche Lichtkeimer.

Wir werden daraus also erkennen, ob Licht und Temperatur in den einzelnen Fällen gleichsinnig oder ungleichsinnig einwirken.

Die zweite Frage wäre die, wie stark irgendeine bestimmte Lichtquelle sein muß, um noch eine keimfördernde oder hemmende Wirkung auf lichtempfindliche keimende Samen ausüben zu können. Nach allen bisherigen Erfahrungen wird das im einzelnen Falle sehr wechselnd sein. Samen ein und derselben Art werden sich darin sehr verschieden verhalten, je nach dem Stadium der Reife oder Nachreife in dem sie sich befinden. An eine absolute Angabe ist dabei jedenfalls zurzeit noch ganz und gar nicht zu denken. Es liegen, wie aus den allgemein, einleitenden Bemerkungen hervorgeht, da noch viel zu viel unbekannte oder nicht genügend bekannte, den Keimverlauf mit bestimmende Größen vor, so daß wir uns hier an Näherungswerte halten müssen. Da wir aber diesbezüglich noch recht sehr im Dunkeln tappen, so werden einzelne annähernde Angaben schon willkommen sein. Die Grenzwerte für einzelne Samensorten bestimmter, genau bekannter Provenienz werden erst später einigermaßen bestimmbar werden.

Die dritte Frage, welche zur Beantwortung vorlag, galt der Möglichkeit, daß bei dem wechselnden natürlichen Himmelslicht nicht die Lichtquelle an sich, sondern, wie schon oben kurz darauf hingewiesen wurde, der Lichtwechsel für die Wirkung verantwortlich zu machen sei. Hatte ja doch Gassner (1911. S. 504) z. B. bei den Samen seiner südamerikanischen Chlorisarten dem Lichtwechsel einen recht erheblichen Anteil an der Beeinflussung der Keimung zugeschrieben. Diese Frage wurde auch wieder bei verschiedenen Temperaturen geprüft.

Sodann hatte ich schon weiter oben darauf hingewiesen, daß

mit erhöhter Temperatur nicht nur diese Temperaturwirkung direkt den Samen beeinflusst, sondern daß mit steigender Temperatur schnell eine erhöhte Sättigung der Luft mit Wasserdampf sich ergibt, welche dann eventuell als wirksam betrachtet werden könnte. Dem wurde dadurch entgegengetreten, daß auch, derzeit allerdings erst ein Versuch, mit Samen einer Wasserpflanze direkt unter Wasser angestellt wurde, wodurch dann alle übrigen Bedingungen so gleichmäßig als möglich gestaltet werden konnten.

Fragen, wie lange das Licht bestimmter Intensität auf die Samen einwirken muß, um noch sichtliche Erfolge auszulösen, oder wie auf Licht folgende Dunkelheit den Prozeß beeinflusst, wurden hier nicht erörtert, es bleibt dies für später zurückgestellt.

Soweit die Einzel Gesichtspunkte und die Einzelfragen, in die ich mir das Gesamtproblem zur Untersuchung vorerst zerlegt habe.

Methoden der Untersuchung.

Meine Versuche gingen aus von einfachen Vorversuchen, welche in verschiedenen Gewächshäusern oder im Laboratorium des hiesigen Gartens und Institutes angestellt wurden. Über eine Reihe dieser Versuche habe ich schon in vorläufiger Form in meiner schon mehrfach erwähnten Mitteilung berichtet. Ich führe gegebenen Ortes die Ergebnisse solcher Versuche wieder mit an. Sie dienen einmal zur Erhärtung der mit künstlicher Lichtquelle erzielten Ergebnisse und sind weiter eine nicht unwillkommene Kontrolle dieser letzteren Versuche, welche ja unter Bedingungen ausgeführt wurden, wo die schädigenden Einflüsse der Laboratoriumsluft, wie in allererster Linie des Leuchtgases, nicht ausgeschaltet werden konnten. Schließlich sind aber die unter doch noch viel normaleren Verhältnissen, bei Beleuchtung mit dem gewöhnlichen Himmelslicht gewonnenen Ergebnisse auch an sich von Interesse.

Für die Untersuchungen wurde Material von verschiedener Provenienz herangezogen. Es war diesmal noch nicht möglich, alle die Punkte vollkommen zu berücksichtigen, welche sich erst im Laufe der Untersuchung recht fühlbar machten und die in der vorhergehenden Darstellung unter spezifischer Struktur und inneren Bedingungen erörtert wurden. Es bleibt dies

Untersuchungen der folgenden Jahre vorbehalten. Für die vorliegenden Versuche, deren Ergebnisse ja allgemein in Relationen bestanden, und nicht in der Aufstellung absoluter Werte, traten manche dieser Gesichtspunkte auch mehr oder weniger in den Hintergrund. Für eine Reihe von Versuchen, wie für solche mit *Epilobium*, *Ranunculus sceleratus*, *Verbascum*-Arten, *Veronica longifolia*, verwandte ich Material, welches ich entweder selbst gesammelt hatte, oder von dem ich doch wenigstens Sammelort und Zeit genau kannte. Für die übrigen Versuche aber bediente ich mich von Haage und Schmidt bezogenen Materials.

Das Samenmaterial wurde entweder von mir selbst gezählt oder die Zählung auf die ja von recht verschiedenen Seiten geübte Art und Weise kontrolliert, daß die Samen auf 20 Vierecke zu je 5 verteilt wurden, wodurch dann ein kurzer Blick genügt, um eventuelle Fehler zu bemerken. Um Fehler zu vermeiden, bediene ich mich übrigens selbst beim Zählen dieser Methode.

Die Samen der selbstgeernteten Arten wurden in Glasdosen in einem Schranke des Laboratoriums verwahrt, die von Haage und Schmidt bezogenen in den Originaldüten gehalten oder in Petrischalen aufgehoben.

Die abgezählten Samen kamen an Ort und Stelle zur Aussaat und wurden sofort unter die angegebenen Bedingungen gebracht. Es ist darauf besonderer Wert zu legen.

Zur Aussaat wurden stets verschlossene Petrischalen benutzt; zu jedem Versuch von annähernd gleicher Höhe. Auf den Grund der Petrischalen kamen 4 Lagen von garantiert chemisch reinem Filtrierpapier. Das Filtrierpapier wurde für jeden Versuch in allen Fällen mit gleichviel destilliertem Wasser getränkt. Die Menge des zur Benetzung nötigen Wassers war in Vorversuchen als bei der betreffenden Temperatur günstig für die einzelnen Arten erkannt worden. Die gleichmäßige Feuchtigkeit wurde durch Aufgießen bestimmter gleichmäßigen Quanten Wassers aufrecht erhalten.

Die direkt zu vergleichenden Versuche wurden in demselben Keimapparat neben- und nacheinander angestellt.

Als Keimapparat wurde verwendet der von Rodewald in den Landw. Versuchsstationen beschriebene (1898. S. 279).

Herr Professor Rodewald hatte seinerzeit in Kiel die Freundlichkeit, mir seine im Gebrauch befindlichen Apparate selbst zu zeigen und mich während meiner schon damals begonnenen Versuche mit seinem Rat zu unterstützen. Es sei ihm dafür mein bester Dank an dieser Stelle ausgesprochen. Mein Apparat wurde von demselben Schreiner, dem früheren Diener am Kieler landwirtschaftlichen Institute hergestellt, welcher auch die Apparate des Herrn Professor Rodewald ausführte.

Der Apparat hat recht erhebliche Vorteile. Einmal, und das war im vorliegenden Falle ausschlaggebend, war die Beleuchtung horizontal nebeneinander stehender Schalen von oben durch eine den Apparat abschließende Glasscheibe hier leicht möglich. Die Temperatur kann durch zwei Thermoregulatoren leicht und sicher konstant erhalten werden. Gewünschtenfalls kann auch durch selbsttätiges Nachsaugen die Feuchtigkeit gleichmäßig erhalten werden, worauf aber wegen der Benutzung von Petrischalen, welche auf den feuchten Sand gestellt wurden, hier verzichtet werden konnte. Die Durchlüftung im Apparat ist zudem eine ganz vorzügliche. Um die Gestalt des Apparates zu vergegenwärtigen, sei auf die Abbildung von Rodewald hingewiesen. Es war alles, abgesehen von den Maßen, wie in der dort gegebenen Abbildung (1898. S. 279). Der Keimapparat wurde in dem Dunkelzimmer des hiesigen Institutes zur Aufstellung gebracht.

Es handelte sich nun darum, eine Lichtquelle zu finden, welche sich geeignet zu vorliegendem Zwecke erwies. Da in unserem Institute elektrisches Licht nicht vorhanden ist, so konnte die Wahl nur unter verschiedenen Gaslichtquellen schwanken. Bei längerer Brenndauer bietet Gaslicht ja auch nicht zu verkennende Vorzüge. Jedenfalls ist es möglich, eine einigermaßen gleichmäßige Lichtstärke mehrere Wochen hintereinander zu halten. Andererseits kommt als Nachteil in erster Linie in Betracht: die geringe Lichtstärke. Dieselbe ist nicht insofern als nachteilig aufzufassen, als sie etwa die Keimung nicht stark genug beeinflusste. Es wird sich aus meinen Versuchen ergeben, daß mit Gaslampen von der von mir zur Verwendung gebrachten Lichtstärke ganz erhebliche Beeinflussungen der Keimung zu erzielen waren. Der Nachteil der geringen

Lichtstärke liegt aber darin, daß die Samen nicht sehr entfernt von der Lichtquelle zur Keimung angesetzt werden können und dadurch auch kleinere Schwankungsdifferenzen der Lichtquelle sich sehr schnell fühlbar machen. Wir werden aber bald sehen, daß diese Schwankungsdifferenzen für unsere derzeitigen Versuche belanglos sind. Den scheinbaren Nachteil der schnellen Veränderung der Intensität mit wachsendem Abstände von der Lichtquelle können wir aber, wie wir bald sehen werden, leicht in einen Vorteil verwandeln.

Ich entschloß mich, als Lichtquelle eine Grätzinlampe zu benutzen. Es ist das eine Auerlampe mit abwärts fallendem Licht. Diese Lampe hat den Vorteil einer für Gaslicht großen Lichtintensität gemeinsam mit einer leichten Handhabung. Den Gaszufluß regelte ich durch einen Gasdruckregulator. Ich werde dann mitteilen, wieweit dieser Apparat den Gasstrom gleichmäßig gestaltete. Die Lampe wurde über dem Keimapparat angebracht.

Von Wert war es nun natürlich, die zur Verwendung kommende Lichtintensität möglichst genau zu bestimmen. Ich besorgte das mit einem Leonhard Weberschen Photometer. Ich möchte an dieser Stelle nicht versäumen, meinen ganz besonderen Dank Herrn Professor Wolf in Tübingen auszusprechen, welcher mir das Instrument für meine Messungen wiederholt und auf längere Zeit zur Verfügung stellte.

Da zwischen dem Lichte der Grätzinflamme und der mit Benzin betriebenen Normalkerze des Photometers eine recht erhebliche Farbendifferenz besteht, so war es nicht möglich, die Intensität beider Lichtquellen direkt zu vergleichen. Ich maß deshalb nach der von Weber ausgearbeiteten Methode die Intensität im Rot und Grün und berechnete den Intensitätswert der ganzen Lichtquelle nach den Formeln

$$I = C \frac{R^2}{r^2} \quad \text{und} \quad I = Kr$$

deren Anwendung aus den Erläuterungen zu Webers Photometer ohne weiteres zu erkennen ist. Ich bestimmte so die Intensität meiner Lichtquelle zu wiederholten Malen. Die erste Bestimmung wurde einen Tag nach dem ersten Anbrennen ausgeführt, da der Strumpf in den ersten 24 Stunden erst

schneller an Intensität abnimmt. Dann wurde zu verschiedenen Malen, teils von Tag zu Tag, teils von Woche zu Woche die Intensität der Lichtquelle von neuem bestimmt. Es zeigte sich, daß die Grätzinlampe ein Brennen von fast 3 Wochen aushielt, ohne erheblich an Leuchtkraft abzunehmen; dann allerdings schreitet die Abnahme sehr schnell vorwärts und der Strumpf ist auszuwechseln. Ich tat das stets, wenn die im Gange befindlichen Versuche beendet waren oder brach die laufenden Untersuchungen ab, wegen der verschiedenen Lichtstärke verschiedener Strümpfe.

Um die Gleichmäßigkeit des Gasdruckes zu beobachten, wurden weiterhin Messungen zu verschiedenen Zeiten des Tages vorgenommen. Durch zeitweise von Herrn cand. rer. nat. Layh, Assistenten am botanischen Institut, freundlichst mit mir ausgeführte Messungen wurden meine Zahlen kontrolliert, was ja wichtig war, da ich nicht ohne weiteres meine Augen als Normfarben empfindende betrachten konnte.

Die Messungen ergaben mir nun folgende Werte:

Ich benutzte zu meinen Versuchen in der Hauptsache 3 Strümpfe; der erste und zweite gaben mir auf 53 cm Abstand eine Intensität von ca. 125 Kerzen, der dritte von ca. 130 Kerzen. Als Höchstschwankungen in der Intensität zeigten sich während der Brennzeit bei zahlreichen Messungen — die Intensität des ersten Strumpfes wurde ungefähr 20mal zu verschiedenen Tageszeiten und zu verschiedenen Zeiten während der Versuchsdauer gemessen — folgende. 1. und 2. Strumpf: nach unten bis 115, nach oben bis 130 Kerzen; 3. Strumpf: nach unten 125, nach oben 140 Kerzen. Ich nahm die am häufigsten gemessene Lichtstärke als Norm, die Schwankungen betrugen also ca. 15 Kerzen. Natürlich machen sich diese Intensitätsschwankungen in dieser Weise nur dann geltend, wenn die Samen in der hier zumeist zur Verwendung gekommenen geringen Entfernung von der Lichtquelle ausgelegt waren. Bei den späteren Untersuchungen mit geringerer Intensität, also entfernteren Lichtquellen, treten sie ganz in den Hintergrund.

Um auch eine ungefähre Vorstellung der Lichtverteilung in der angewandten Lichtquelle zu geben, sei darauf hingewiesen, daß die kurzwelligen Strahlen relativ stark in den Vorder-

grund treten, während die roten vor allem dem Petroleumlicht gegenüber erheblich in den Hintergrund treten. Beispielsweise wurde mit dem Photometer bei einer Intensität von 158 Kerzen im Grün eine solche von 63 Kerzen im Rot festgestellt und in dem gleichen Verhältnis bewegen sich die Messungen stets.

Ich bin mir wohl bewußt, daß die oben namhaft gemachten Schwankungen immerhin zu berücksichtigen sind. Aber hätten die Schwankungen auch 20 und mehr Kerzen erreicht, so wären die im folgenden zu beschreibenden Versuche doch immer noch mit demselben Erfolg ausführbar gewesen. Wir müssen nur bedenken, daß Intensitätsschwankungen von 20 Kerzen, also 15—20% in unserem Falle, in der Natur draußen gar nichts sind. Hier kommen Schwankungen einmal von hellstem Sonnenschein zum Dunkel der Nacht, aber auch während des Tages vom klaren zum bewölkten Himmel vor, welche viele hundert Prozent der Lichtmenge ausmachen. Um einen Begriff von den schwankenden Helligkeiten zu geben, welche bei Tageslicht vorkommen und denen die keimenden Samen ausgesetzt sind, beziehe ich mich am besten auf die nun schon über 2 Jahrzehnte in Kiel von Weber durchgeführten Helligkeitsbestimmungen. Herr Professor Weber hatte die Freundlichkeit, mir seine diesbezüglichen Abhandlungen zuzusenden, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank aussprechen möchte. Zum Vergleich mit meinen Untersuchungen sind aber die hier in Rede stehenden Weberschen Versuche besonders geeignet, da sie mit ganz gleicher photometrischer Methode angestellt wurden, wie die meinigen.

Einmal interessiert uns von diesen Angaben die Bemerkung (1893. S. 82): In wenigen Sekunden kann eine Änderung (der Lichtintensität) von 100% eintreten.

Weiter möchte ich Schwankungen der Helligkeit, die übrigens wie alle übrigen auf Messungen beruhen, welche an derselben Stelle mittags 12 Uhr durchgeführt wurden, angeben, welche von Tag zu Tag eintreten können.

	9. März 1905	2700 H.-K.
	10. „ 1905	42700 „
	11. „ 1905	5000 „
oder	7. Juli 1905	18400 „
	8. „ 1905	102300 „

usf. Natürlich kommen auch viel geringere tägliche Schwankungen vor. Die vorliegenden aber beziffern sich auf mehrere 100%.

Schließlich sei noch die Übersicht über die dreijährigen Monatsmittel (1890—1892) hier wiedergegeben:

Januar	11 140	} H.-K.
Februar	23 000	
März	34 760	
April	49 820	
Mai	60 950	
Juni	57 280	
Juli	60 020	
August	57 190	
September	38 080	
Oktober	26 770	
November	9 743	
Dezember	5 469	

Aus diesen Angaben erkennen wir die ungeheuren Verschiedenheiten der Lichtintensität, denen Versuche ausgesetzt sind, welche mit natürlicher Lichtquelle angestellt werden.

Mit dieser Lichtquelle wurde aber bisher gearbeitet. Es wird ohne weiteres klar sein, daß meine Versuche dagegen schon einen ganz erheblichen Fortschritt bringen.

Sehen wir uns nun aber einmal unsere Versuche an, z. B. diejenigen mit *Epilobium hirsutum* und *palustre* (Vers. 17—20), wo Intensitätsunterschiede von 30 Kerzen eingeführt wurden, so erkennen wir, wie außerordentlich wenig, ja kaum erkennbare Differenzen dadurch zustande gebracht werden. Und auch die mittlere Intensitätsdifferenz von 30 Kerzen (bis zum 31. Januar) hat bei *Whitlavia* noch nichts ausgerichtet (s. Versuch 10). Erst viel erheblichere Intensitätsdifferenzen können dann zu deutlicheren Veränderungen der Keimprocente führen, brauchen es aber nicht. Das wird durch unsere Versuche mit 25 und weniger Kerzen veranschaulicht.

Natürlich wird es eine weitere Aufgabe bleiben, die Verhältnisse, welche hier erst mehr qualitativ aufgedeckt wurden, nun auch quantitativ weiter zu verfolgen. Es wird sich bei der theoretischen Erörterung Gelegenheit bieten, auf diese Dinge noch weiter einzugehen.

Die Intensität des Lichtes konnte natürlich einmal für die zu beobachtenden Schalen durch Versetzen der Lichtquelle selbst geregelt werden. Dann aber konnten auch nebeneinander unter ganz denselben übrigen Bedingungen im gleichen Apparat durch verschiedene Stellung der Schalen in demselben die Entfernungen von der Lichtquelle verändert werden. Der zur Verwendung kommende Keimapparat hatte eine Grundfläche von 70 cm Länge und 45 cm Breite. Wenn die Lichtquelle beispielsweise 46 cm senkrecht über der Grundfläche angebracht wurde, so ergaben sich am Rande 51 cm Abstand. Die Differenz in der Beleuchtung zwischen randständigen und mittelständigen Schalen konnte damit aber bei der angegebenen Entfernung der Lichtquelle 30 Kerzen betragen. Diese Differenz wurde denn auch mehrfach, wie schon oben darauf exemplifiziert wurde, in den Versuchen benutzt. Es wurde ein Situationsplan der Stellung der Petrischalen in dem Apparat entworfen; jede Entfernung erhielt ihren Buchstaben, der dann auf den Petrischalen vermerkt wurde und so konnte auch bei dem Zurückstellen nie ein Irrtum vorkommen, da in Zweifelsfällen immer der Plan vorhanden war. Auf diese Weise konnten mehrere Stufen der Lichtintensität nebeneinander geprüft werden, wodurch erheblich an Zeit gespart wurde.

Zu meinen bisherigen Versuchen habe ich das Licht so benutzt, wie es mir meine Lichtquelle lieferte. Ich habe keine Zerlegungen und dergleichen eingeführt. Durch das Passieren der Glasscheibe meines Keimapparates ebenso wie der Petrischalendeckel wurden natürlich die ultravioletten Strahlen so gut wie ganz absorbiert, während die Summe aller übrigen sichtbaren und der ultraroten Strahlen meinen Samen zugute kam. Die von der Gesamtintensität auf diese Weise verloren gegangene Kerzenzahl kommt für unsere Versuche nicht in Anrechnung.

Eine wichtige Frage bildete nun noch die Verdunkelungsart der ohne Licht zur Keimung anzusetzenden Samen. Ich ging hierbei in der Weise vor, daß die zur Verdunkelung kommenden Petrischalen in tadellos schließende Blechbüchsen gebracht wurden. (Parkettwischbüchsen oder Farbenbüchsen im ungebrauchten Zustande.) Die Temperatur innerhalb dieser Büchsen

wich im höchsten Falle um einen Grad ab von der Temperatur im Lichte, wie ich durch mehrfache Messungen feststellte. Derartige Temperaturdifferenzen sind ja aber im vorliegenden Falle völlig ohne Belang.

Beeinflussungsrichtung von Licht und Temperatur bei der Keimung.

Was bisher in der Literatur über die Beeinflussungsrichtung von Licht und Temperatur bei Licht- und Dunkelkeimern vorlag, das war noch nicht sehr viel. Dennoch machten es mir diese gelegentlichen Angaben wahrscheinlich, daß Licht und Temperatur wenigstens in sehr vielen Fällen gleichsinnig die Keimung der Samen beeinflussen.

Behandeln wir zuerst, was in dieser Richtung über Dunkelkeimer bekannt geworden ist. Da findet sich gleich in der ersten Arbeit, welche über die Dunkelkeimer handelt, eine interessante Angabe. Remer (1904) schreibt bezüglich des Temperaturoptimums von *Phacelia tanacetifolia*: Die Feststellung des Temperaturoptimums ging aus vom Versuch im Thermostaten, der die Einhaltung von konstanten und intermittierenden Temperaturen von 20° aufwärts erlaubte. Nebenher wurden Versuche bei niedrigeren, innerhalb gewisser Grenzen schwankenden Temperaturen in geheizten und ungeheizten Räumen ausgeführt, die sich bald allen Versuchen im Thermostaten unbedingt überlegen erwiesen. Die besten Resultate ergab eine mit geringen Abweichungen nach oben und unten schwankende Temperatur von durchschnittlich 15—16° C. Über diesen Punkt schreibt dann später Heinricher (1909): Für Temperaturschwankungen ist *Phacelia* nach Remer nicht empfindlich, solange nicht dauernde Überschreitungen von 20° stattfinden. Meine Kulturen hatten stets Zimmertemperatur, die sich von 12° bis höchstens wenig über 20° schwankend als eine zuträgliche erwies.

Sodann berichtet Kinzel (1907), daß die keimungshemmende Wirkung des Lichtes auch bei frischen Samen von *Nigella sativa* nur in so ausgesprochener Weise zustande kommt, wenn die Temperatur nicht unter 20° sinkt; bei 10° und auch noch bei 15° tritt Keimung im Lichte ein, allerdings mit Verzögerung von mehreren Wochen. 30° indes ist außerordentlich ungünstig

für die Keimung im Licht, während Keimung im Dunkeln da noch gut vonstatten geht. Für *Asphodelus ramosus* bringt derselbe Autor folgende Angabe:

		dunkel	hell
Vers. A	nach 14 Tagen bei 20°	90 %	35 %
Vers. B	„ 16 „ „ 20°	90 %	42 %
„ „	„ 16 „ „ 14°	?	90 %

Weiter möchte ich hier die Angaben Kinzels u. a. über Zwiebelkeimungen anführen. Kinzel schreibt hierzu (1907. S. 273): Eine Notiz im österreichischen landwirtschaftlichen Wochenblatt von 1883, Nr. 30, welche das Keimungsoptimum bei 15,5° C mit 66 % findet, bei höherer Temperatur aber eine wesentlich niedrigere Keimziffer (40 %), berücksichtigt offenbar nicht, daß höhere Temperaturen nur bei gleichzeitiger Belichtung die Keimungsenergie störend beeinflussen, denn *Allium Cepa* keimte bei 20° im Dunkeln in 4 Tagen zu 75 %, im Lichte nur zu 7 %. . . . Ähnlich andere *Allium*-Arten.

Vergleicht man all diese Angaben untereinander, so bekommt man das Bild, daß bei höherer Temperatur der Lichteinfluß auf die Dunkelkeimer ungünstiger wird, als bei niedrigerer Temperatur.

Bezüglich der Lichtkeimer sind hierin kaum brauchbare Notizen vorhanden.

Recht interessant scheinen sich die Verhältnisse bei der von Gassner (1911. S. 702) studierten *Chloris* zu verhalten. Hier wirkt das Licht bei hohen Temperaturen (33—34°) fördernd, bei mittleren Temperaturen ist es indifferent, während bei niedrigeren Temperaturen eine hemmende Wirkung des Lichtes zu beobachten ist. Hier bei *Chloris* ist also die Amplitude der Lichtwirkung so weit, daß sie durch die Temperatur direkt umkehrbar ist.

Eigene Versuche.

A. Dunkelkeimer.

1. *Phlox Drummondii*.

Zuerst sei hier auf Versuch 6 meiner vorläufigen Mitteilung (1911) hingewiesen. Es hatte sich dort ergeben, daß in einem Zeitraume von über 3 Wochen die Samen von *Phlox Drum-*

mondii in der Vermehrung im Lichte nur 4 %, im Dunkeln 31 % Keimungen ergaben, während sie bei Laboratoriums-temperatur im Lichte und im Dunkeln, allerdings mit erheblicher Verzögerung im Lichte, 100 % Keimlinge erbrachten. Das habe ich unterdessen noch durch weitere Versuche bestätigen können, über welche ich aber hier nicht detailliert berichten will. Ich möchte nur noch auf ein Versehen in der damaligen Tabelle kurz hinweisen. Unter Vermehrung, dunkel, Kolonne a, heißt es: statt einfach ins Licht gebracht, ins Licht im Laboratorium gebracht. Gerade daraus geht ja erst hervor, daß auch nachträglich, in der niederen Temperatur auch im Lichte die Keimungen noch eintreten. Doch geht uns dieser Fall hier im Detail weiter nichts an, da wir es ja hier nicht mit wechselnden Temperaturen zu tun haben.

Hervorheben möchte ich indessen noch, daß ich diesen Versuch dann noch weiter bis zum 27. November fortgesetzt habe. In dieser Zeit waren dann auch in der Vermehrung noch mehr Keimungen hinzugekommen. Im Dunkeln war schon zu Ende Oktober, also nach wenig mehr als 4 Wochen, die volle Keimzahl erzielt worden. Im Lichte hatten sich aber bis 27. November, wohl dazu noch durch die niedrigere Lichtintensität des Herbstes begünstigt, nur noch 36 Keimlinge eingefunden, wodurch dann die Gesamtzahl auf 40 % gestiegen war. Immer noch, auch nach dieser langen Versuchszeit, ein deutlicher Einfluß der Temperatur auf das Endresultat.

2. *Nemophila insignis*.

Im Jahre 1909 hatte ich von Haage und Schmidt bezogene Samen von *Nemophila insignis* bei Zimmertemperatur ausgelegt und festgestellt, daß das Licht eine stark keimungshemmende Wirkung auf dieselben ausübt (1909. Tab. 16).

Versuch 5 und 6.

Am 9. Dezember 1911 legte ich nun je 2mal 100 Samen ins Dunkle und ins Licht im Keimapparat bei 29—30° C aus. Die Beleuchtung bestand in diffusem Himmelslicht von einem Nordfenster. Bis zum 8. Januar waren im Dunkeln in a 1, in

b 2 Samen gekeimt, im Lichte aber gar keiner. Da, wie bald klar wurde, sich die Samen unter anderen Bedingungen völlig keimfähig erwiesen, war weiter nichts anderes anzunehmen, als daß hier für die Keimung im Dunkeln das Temperaturmaximum beinahe erreicht war, für die Keimung im Lichte aber sogar überschritten. Ich stellte nun eine ganze Reihe weiterer Versuche an (von Dezember 1911 bis Februar 1912). Der eine Teil der Versuche wurde im Kalthaus, also bei einer Temperatur von ca. 10—12° ausgeführt, während der andere in der Vermehrung, also bei ca. 22—25° ausgeführt wurde.

Im Kalthaus keimten die Samen stets in sehr hohen Prozentsätzen, sowohl im Lichte als auch im Dunkeln. Bei dieser niedrigen Temperatur wurde die Lichtwirkung beinahe ausgeschaltet. Es kamen im Kalthaus im ganzen 1600 Samen zum Versuch. Die folgenden beiden Beispiele seien angeführt.

Versuch 5.

Samen ausgelegt im Kalthaus am 15. Dezember 1911.

	Hell		Dunkel	
	a	b	c	d
18. Dez.	6	6	63	59
19. Dez.	49	57	27	22
20.—27. Dez.	25	19	5	7
28. Dez.—4. Jan.	0	0	0	0
	80	82	95	88

Versuch 6.

Samen ausgelegt im Kalthaus am 20. Dezember 1911.

	Hell		Dunkel	
	a	b	c	d
25. Dez.	66	75	78	87
26.—27. Dez.	16	13	6	1
28.—30. Dez.	2	1	2	1
31. Dez.—4. Jan.	1	0	0	0
	85	89	86	89

Die etwas verzögernde Wirkung des Lichtes auch bei der hier zur Verwendung kommenden niedrigen Temperatur wäre in Versuch 6 wohl auch zutage getreten, wenn ich nicht am 23. und 24. Dezember mit der Kontrolle ausgesetzt hätte.

Die Ergebnisse der Versuche in der Vermehrung waren nun nicht so einwandfrei, als die hier aus dem Kalthause mitgeteilten. Im Lichte allerdings erhielt ich in der Vermehrung nie Keimungen bei der vorliegenden Versuchspflanze. Im Dunkeln waren die Ergebnisse aber nicht ganz gleichmäßig. Die Versuche in der Vermehrung wurden zu verschiedenen Zeiten, jedesmal mit 2mal 100 Samen angestellt, im ganzen 1000 Samen. Die Beobachtungszeit wurde einmal über 28, das andermal über 37 Tage ausgedehnt. Einzelne von den Samen waren nach dieser Zeit wohl verschimmelt; bei weitem die Mehrzahl war aber noch hart und gut und sah ebenso aus, wie die bei niedriger Temperatur ausgelegten. Dennoch aber keimten nach Verbringung in die niedrige Temperatur des Kalthauses die in der Vermehrung beleuchtet gewesenen Samen nicht, die daselbst verdunkelt gewesenen, soweit sie nicht in der Vermehrung selbst schon ausgekeimt waren, im Kalthause zu wechselnden Prozentsätzen — ich beobachtete bis zu 47 % — aus.

Die im Dunkeln in der Vermehrung ausgelegten Samen keimten manchmal gar nicht, manchmal aber doch zu Prozentsätzen bis 50. Was hier der Grund war, wurde mir nicht völlig klar. Ich habe dem auch weiter nicht nachgespürt, da ich unterdessen die Keimungsversuche unter exakteren Bedingungen anzustellen begonnen hatte.

Das Gesamtergebnis dieser ersten Versuche besteht also darin, daß bei der niederen Temperatur von $10-12^{\circ}$ die Samen von *Nemophila insignis* auf dem zur Verwendung gekommenen Reifestadium im Lichte und im Dunkeln zu ca. 90% auskeimen können, im Lichte nur wenig verzögert gegenüber der Dunkelheit. Bei der höheren Temperatur der Vermehrung ca. $22-25^{\circ}$ versagte die Keimung im Lichte völlig, im Dunkeln hingegen kamen noch Keimungen bis zu 50% zustande. Bei der Temperatur von $29-30^{\circ}$ keimten im Keimapparat im Dunkeln 1—2%, im Lichte aber keine Samen aus.

Wir wenden uns nun zu unseren Versuchen mit künstlicher Lichtquelle. Wir betrachten zuerst die Versuche mit gleichmäßiger Lichtintensität, aber veränderter Temperatur.

Versuch 7.

Lichtintensität 145—155 H.-K.

Temperatur 21° C.

Wassermenge 5 ccm. Versuchsbeginn 26. Januar 1912.

	hell		dunkel	
	a	b	a	b
28. Jan.	0	0	66	70
29. Jan.	1	2	5	4
30.—31. Jan.	0	0	3	1
1.—3. Febr.	0	0	0	0
	1	2	74	75

Wir finden also dieses Resultat in guter Übereinstimmung mit den ähnlichen Versuchen aus der Vermehrung. Im Lichte waren hier durchweg nur einige Keimlinge erschienen, während ja in der Vermehrung manchmal gar keine, manchmal bis zu 50%. Dieses veränderte Ergebnis hängt sicher mit den hier gleichmäßigeren Temperaturverhältnissen zusammen.

Versuch 8.

Lichtintensität 160 H.-K.

Temperatur 22—24°.

Wassermenge 5 ccm. Versuchsbeginn 24. Februar 1912.

	hell		dunkel	
	a	b	a	b
26. Febr.	0	0	22	30
27. Febr.	0	0	5	9
28.—29. Febr.	0	0	2	0
1.—4. März	0	0	1	0
	0	0	30	39

Schon die aus den obigen Angaben sich ergebende geringe Temperaturerhöhung hatte also einmal eine ganz erhebliche Herabminderung des Keimprozentos im Dunkeln nach sich gezogen und hatte andererseits die Keimung im Lichte ganz unterbunden.

Versuch 9.

Lichtintensität 160 H.-K.

Temperatur 31° C.

Wassermenge 5 ccm. Versuchsbeginn 16. Februar 1912.

Bis zum 24. Februar hatte sich weder im Lichte noch im Dunkeln ein Keimling gezeigt. Die Samen begannen zu faulen.

Versuche mit gleichmäßiger Temperatur und künstlicher Lichtquelle unter 21° habe ich nicht angestellt. Nehmen wir

aber hierfür den Kalthausversuch zu Hilfe, so zeigt sich, daß bei niedriger Temperatur die Lichtwirkung zuerst fast völlig ausgeschaltet ist; mit steigender Temperatur werden zuerst die Keimungen im Lichte seltener, dann ganz eingestellt. Gleichzeitig, aber erst bei höherer Temperatur, gehen die Keimungen im Dunkeln zurück, um schließlich auch unter den gegebenen Kulturbedingungen eingestellt zu werden.

Whitlavia grandiflora.

Zu derselben Zeit, zu welcher ich den schädigenden Einfluß des Lichtes auf die Keimung der Samen von *Nemophila insignis* fand, bemerkte ich auch die hemmende Wirkung auf den Keimungsprozeß der jetzt genannten *Hydrophyllae*. (1909. Tab. 16.) Es ergab sich damals bei Zimmertemperatur im April nur eine Verzögerung von wenigen Tagen im Lichte und ein schließliches Erreichen von 91% der Lichtsamens gegenüber 99% der Dunkelsamen. Mit wiederum von Haage und Schmidt bezogenen Samen kamen nun bei künstlicher Lichtquelle und unter den eben genannten Versuchsbedingungen die folgenden Versuche zustande.

Versuch 10.

Der Versuch wurde gegen Ende der gleichmäßigen Intensität der Lichtquelle angestellt und diese Abnahme der Intensität spricht sich auch deutlich in dem Versuche aus. Die Intensität der Lichtquelle wurde gemessen:

27.—29. Januar	für R = 51 cm	124 H.-K.
	„ R = 46 „	153 „
30. Januar	„ R = 51 „	130 „
	„ R = 46 „	160 „
31. Januar	„ R = 51 „	113 „
	„ R = 46 „	139 „
3. Februar	„ R = 51 „	81 „
	„ R = 46 „	100 „

Zu Anfang, 27. Januar—1. Februar Mittag, kam nun die Schale a in die niedere Intensität, gegen Ende die Schale b dahin und umgekehrt. Daraus ergibt sich für

	a	b
27.—30. Januar	124—130 H.-K.	153—160 H.-K.
31. Januar	113 H.-K.	139 H.-K.
3. Februar	100 „	80 „

Temperatur 21°.

Wassermenge 5 ccm. Versuchsbeginn 27. Januar 1912.

	hell		dunkel	
	a	b	a	b
28. Januar	0	0	2	6
29. „	0	0	68	65
30. „	5	7	11	11
31. „	7	2	2	4
1. Februar, Vormittag	28	1	0	0
2. „	13	2	2	1
3. „	0 dann ins Dunkle	0	0	1
6. „	—	31	—	—
			85	88

Dieser Versuch zeigt nun einmal die anfängliche starke Hemmung durch das Licht beider Intensitäten bei 21° C gegenüber dem Dunkel. Der Abfall der Lichtintensität hat dann bei a ein Auftreten von Keimungen zur Folge, während bei b die Lichtintensität sich offenbar noch so hoch erhält, daß noch keine umfangreicheren Keimungen hinzutreten. Wird dann aber die Lichtintensität vertauscht, b kommt in die schon erheblich niedrigere Lichtintensität von 80 H.-K., so beginnen auch in b die Keimungen, welche dann nach Verbringung ins Dunkle noch viel reichlicher werden.

Ich habe diesen Versuch schon an dieser Stelle bis zu Ende mitgeteilt, um zu zeigen, daß die nichtgekeimten Samen im Lichte nicht etwa beschädigt waren, sondern später im Dunkeln oder unter geringerer Lichtintensität noch wieder keimen.

Versuch 11.

Lichtintensität 160 Kerzen.

Temperatur 22—24° C.

Wassermenge 5 ccm. Versuchsbeginn 24. Februar 1912.

	hell		dunkel	
	a	b	a	b
26. Februar	0	0	58	52
27. „	0	0	15	20
28. „	0	0	3	10
29. „	0	0	2	2
1. März	4	2	3	4
2. „	0	1	0	3
3. „	0	0	0	1
4. „	0	0	0	0
	4	3	81	91

Der Erfolg der Keimung im Lichte ist gegenüber der um wenige Grade geringeren Temperatur auch hier etwas herabgesetzt vor allen, was die Keimenergie anbetrifft. Die Keimung im Dunkeln hat keine nennenswerte Veränderung erlitten.

Versuch 12.

Lichtintensität 160 Kerzen.

Temperatur 31° C.

Wassermenge 5 ccm. Versuchsbeginn 16. Februar 1912.

	hell		dunkel	
	a	b	a	b
19. Februar	0	0	3	2
20.—24. Februar	0	1	0	1
	Hierauf wurden die Samen in die niedere Temperatur (ca. 12°) der Dunkelkammer gebracht.			
1. März	96	92	96	(war verunreinigt worden)

Ähnlich, nur nicht ganz so rigoros, wirkt dann hier die erhöhte Temperatur. Im Dunkeln fast keine Keimung, im Lichte nur 1 Keimling auf 200. Daß die Samen alle noch keimfähig waren, beweisen die gleich darauf bei niederer Temperatur zustande kommenden Keimungen zu fast 100%.

Hinzufügen möchte ich dann auch hier einen allerdings etwas kurzen, aber völlig ausreichenden Versuch aus dem Kalt-
hause unter natürlicher Beleuchtung.

Versuch 13.

Samen ausgelegt im Kalthaus am 20. Dezember 1911.

	hell		dunkel	
	a	b	a	b
23. Dezember	77	51	66	50
25. „	14	38	31	31
	91	89	97	81

Das Gesamtergebnis dieser Versuche mit *Whitlavia* ist also ganz entsprechend dem mit *Nemophila*. Auch hier bei einer Temperatur von ca. 12° im Kalthause Keimung im Licht und Dunkeln gleich; also kein Lichteinfluß. Bei einer Temperatur von ca. 20° stark ausgesprochene Dunkelkeimung mit stetigem Zurücktreten der Keimungen im Lichte; endlich bei 30° fast völliges Versagen von Keimung im Licht und im Dunkeln.

Ganz gleichartige Ergebnisse, wie hier mit konstanter Licht-
quelle und den ergänzenden Versuchen im Kalthause erhielt

ich auch früher schon, wie aus Versuchstabelle 6 meiner vorläufigen Mitteilung hervorgeht, mit *Phlox Drummondii*. Auch da hatte sich gezeigt, daß bei Kalthautemperatur, allerdings mit Verzögerung im Lichte, die endlichen Keimungen im Licht und im Dunkel gleich hoch kommen, während bei der höheren Vermehrungstemperatur nur im Dunkel sehr verschleppte Keimungen zustande kamen, die Keimungen im Lichte aber fast ganz ausblieben.

Desgleichen stimmen meine Versuche mit *Nigella sativa* ganz mit den Erfahrungen von Kinzel an derselben Pflanze überein.

Fassen wir danach alles das zusammen, was aus meinen und den vorhergehenden fremden Untersuchungen in bezug auf die Einwirkung der Temperatur der lichtempfindlichen Dunkel-samen hervorgeht, so kommen wir zu dem Ergebnis, daß bei niedriger Temperatur die Samen der untersuchten Pflanzen durch das Licht nicht in der Keimung behindert werden, je höher aber die Temperatur ansteigt, um so fühlbarer macht sich die hemmende Wirkung der Temperatur auf den Keimungs-prozeß. Wir erkennen also eine gleichsinnige Wirkung von Temperatur und Licht in diesen Fällen. Diese Wirkung scheint ziemlich weit verbreitet zu sein, da wir sie an Samen aus den verschiedensten Familien beobachten können, nämlich: *Allium* (Liliaceen), *Nigella* (Ranunculaceen), *Phacelia*, *Nemophila*, *Whit-lavia* (Hydrophyllen), *Phlox* (Polemoniaceen).

Hierauf betrachten wir nach den Dunkelkeimern die

Lichtkeimer.

An den Anfang meiner Untersuchungen mit Lichtkeimern möchte ich die mit *Verbascum* stellen. In meiner vorläufigen Mitteilung hatte ich schon eingehend erörtert, daß *V. Thapsus* und *V. thapsiforme*, in der höheren Temperatur der Vermehrung ungefähr gleich gut im Lichte und im Dunkeln, allerdings im Dunkeln etwas verzögert, auch im völlig frischen, unnachgereiften Stadium, auskeimen können, während in der niedrigeren Temperatur des Laboratoriums entweder, wie bei *Verbascum Thapsus* gar keine Keimungen eintraten, oder aber, wie bei *V. thapsiforme*, eine ganz erhebliche Begünstigung der Lichtkeimer zu verzeichnen

war. Kinzel war ja seinerzeit zu ganz anderen Ergebnissen gekommen, indem er die Verbasca ganz vom Lichte bei der Keimung abhängig betrachtete. Ich habe schon darauf hingewiesen, daß ich derzeit noch nicht sagen kann, ob diese Differenzen aus der spezifischen Struktur, den inneren oder äußeren Bedingungen zu erklären sind. Nun möchte ich aber wenigstens noch einen Versuch anführen, welcher meine damaligen Resultate noch weiter zu stützen imstande ist. Bis dahin wurde das Auflegen und Zählen der Samen, auch der Dunkelsamen, im Tageslichte ausgeführt. Da ich nun dem Einwurf begegnen wollte, daß dieser kurze Aufenthalt im Tageslichte die Dunkelkeimungen hervorgerufen hätte, legte ich jetzt die Samen bei rotem Lichte in der Dunkelkammer auf und ließ sie so lange in der Verdunkelung liegen, bis sie aufgegangen waren, wofür ich die Zeit ja nun aus den vorhergehenden Versuchen zur Genüge kannte. Das Ergebnis war kein anderes; ich erhielt auch hier mit frischgeerntetem Material Keimungen von fast 100% im Dunkeln.

Epilobium roseum.

Über diese Versuche wurde, soweit sie damals gediehen waren, schon in vorläufiger Form berichtet (1911. Vers. 7 u. 8). Uns interessiert hier nur Versuch 8 und zwar nur insoweit, als er ohne wechselweis erhöhte Temperatur ausgeführt wurde. Das Material stammte von Tübingen und wurde am 6. Oktober gesammelt.

Versuch 14.

Versuchsbeginn am 7. Oktober 1911.

	Laboratorium				Warmhaus			
	hell		dunkel		hell		dunkel	
	a	b	a	b	a	b	a	b
10.—12. Oktober	0	0	0	0	53	22	0	0
13.—18. „	101	103	0 zu anderen		47	75	6	2
19.—21. „	—	—	0 Zwecken		—	—	91	99
	101	103	0	—	100	97	97	101

Mit am 7. Oktober in Lustnau gesammelten Material wurde dann bei schwacher, diffuser Beleuchtung im Keimapparat bei 30° resp. in der Dunkelkammer bei ziemlich konstant 10° der folgende Versuch angestellt.

Versuch 15.

Versuchsbeginn 16. Oktober 1911.

	Keimapparat				Dunkelzimmer	
	hell		dunkel		—	
	a	b	a	b	a	b
17.—25. Oktober 89		83	0	1	0	0
26.—31. „ 4		16	49	44		

Mein selbstgesammeltes Material von *Epilobium roseum* reichte zu weiteren Versuchen nicht mehr aus. Ich habe also derzeit noch keine Untersuchungen mit den Samen dieser Pflanze bei künstlichem Lichte angestellt. Soviel ist aber aus diesen Versuchen schon deutlich zu ersehen, daß hier die Temperatur gerade umgekehrt auf die Keimung einwirkt, als in den bisher besprochenen Fällen der Dunkelkeimer. Je höher innerhalb der für die betreffenden Samen überhaupt geeigneten Temperaturamplitude, um so günstiger das Keimprozent auch im Dunkeln. Wir werden das an zwei anderen *Epilobium*arten nun weiter im Detail verfolgen.

Epilobium hirsutum.

Mit Samen dieser Art stellte ich zuerst im Herbst Versuche im Laboratorium an; dieselben dienten aber zum größten Teil anderen Zwecken und ließen nur erkennen, daß die Laboratoriums-temperatur den Keimungen nicht günstig war. Die nächsten Versuche wurden bei künstlicher Lichtquelle und mit von Haage und Schmidt bezogenem Material angestellt.

Versuch 16.

Lichtintensität 145—155 Kerzen.

Temperatur 20°.

Versuchsbeginn 15. Januar 1912.

	hell		dunkel	
	a	b	a	b
19. Januar	25	40	0	0
20.—22. Januar	34	30	4	6
23.—27. „	17	10	1	4
28. Januar	—	—	ans Licht	—
3. Februar	—	—	68	—
	76	80	10	

Versuch 17.

Lichtintensität für a und b 145 Kerzen, für c—d 175 Kerzen.

Temperatur 22—24°.

Versuchsbeginn 24. Februar 1912.

	hell				dunkel	
	a	b	c	d	a	b
26. Februar	1	0	1	5	0	0
27. „	37	35	38	46	0	0
28. „	20	13	10	9	0	1
29. „	3	4	2	4	0	0
1. März	2	4	1	0	0	2
2. „	1	1	0	0	0	1
3. „	0	0	0	0	0	0
4. „	0	0	0	0	2	0
	64	57	52	64	2	4

Versuch 18.

Lichtintensität für a und b 145 Kerzen, für c und d 175 Kerzen.

Temperatur 31° C.

Versuchsbeginn 16. Februar 1912.

	hell				dunkel	
	a	b	c	d	a	b
18. Februar	45	47	34	37	3	5
19. „	10	9	15	12	1	2
20. „	10	9	14	6	8	5
21. „	0	1	0	0	8	4
22. „	1	1	0	2	8	3
23. „	0	2	1	0	10	13
24. „	0	0	0	2	11	4
26. „					9	13
	66	69	64	59	58	49

Ganz wie bei *Epilobium roseum* waren auch hier durch erhöhte Temperatur Keimungen im Dunkeln zu erzielen, allerdings bei 31° noch recht verzögert gegenüber den Lichtkeimungen, schließlich aber innerhalb der Versuchszeit die Lichtkeimungen fast einholend. Die Lichtkeimungen zeigten sich in Versuch 17 und 18 bei den verschiedenen Lichtintensitäten nicht merklich verschieden. Wir können daraus entnehmen, daß die etwas unsichere Angabe der Intensität bei Versuch 16 unser Versuchsergebnis nicht schädigt; lagen doch die Grenzen in diesem Versuch viel enger als in den beiden nächsten.

Epilobium palustre.

Das Samenmaterial war ebenfalls von Haage und Schmidt besorgt. Es kamen die folgenden Versuche zur Ausführung.

Versuch 19.

Lichtintensität für a und b 175 Kerzen, für c und d 145 Kerzen.

Temperatur 22—24° C.

Versuchsbeginn 24. Februar 1912.

	hell				dunkel	
	a	b	c	d	a	b
27. Februar	1	3	3	1	0	1
28. „	29	30	24	22	5	7
29. „	14	18	23	12	12	34
1. März	9	13	10	11	20	14
2. „	7	5	16	7	16	7
3. „	9	3	2	4	4	4
4. „	0	0	0	1	3	2
	69	72	78	68	60	69

Dieser Versuch zeigt, daß die zur Verwendung gekommenen Samen der Versuchspflanze auf dem vorliegenden Reifestadium bei der im Versuche angegebenen Temperatur nur wenig durch das Licht gefördert wurden. Man erkennt indessen in der Keimungsenergie noch eine deutliche Förderung, während das Endresultat in der Versuchszeit sich fast ausglich. Bei höherer Temperatur fehlt, wie der folgende Versuch zeigt, auch diese anfängliche Förderung durch das Licht; die Lichtwirkung ist also ganz ausgeschaltet.

Versuch 20.

Lichtintensität für a und b 175 Kerzen, für c und d 145 Kerzen.

Temperatur 31° C.

Versuchsbeginn 16. Februar 1912.

	hell				dunkel	
	a	b	c	d	a	b
19. Februar	16	13	29	16	11	12
20. „	13	23	32	29	19	32
21. „	16	16	18	14	17	16
22. „	7	7	9	12	13	9
23. „	9	9	3	4	7	6
24. „	1	2	3	2	5	3
	62	70	94	77	72	78

Eine weitere Frage wird es sein, festzustellen, ob die hier andeutungsweise in der höheren Temperatur vorhandene größere Keimzahl bei geringerer Lichtintensität und im Dunkeln, als in der höheren Lichtintensität auf der Temperaturwirkung beruht. Es käme dann zu einer Umkehrung der Lichtwirkung unter dem Einflusse der Temperatur, wie es ja Gassner (1911) für *Chloris* feststellte. Hierüber werden dann neue, speziell auf diese Frage gerichtete Versuche angestellt werden müssen.

Ein Schluß, den ich aber aus meinen Versuchen mit *Epilobium hirsutum* und *palustre* nicht gezogen haben möchte, ist der, daß nun etwa *Epilobium palustre* weniger lichtempfindliche Samen besäße, als *E. hirsutum*. Wir kennen ja hier weder die Reife-, noch die Nachreifebedingungen, so daß wir solche Schlüsse nicht ziehen können.

Veronica longifolia.

Ein fast völliger Ausschluß der Lichtwirkung durch höhere Temperatur kann auch bei den Samen dieser Pflanze erzielt werden. Der bei 21° ausgeführte Versuch währte zwar nur kurz, gibt aber eine völlig ausreichende Parallele zu dem bei 31° angesetzten, ebenso wie zu den vorher angeführten Versuchen mit Lichtkeimern. Bei den Samen dieser Pflanze kann auch das Nachreifealter angegeben werden. Dieselben wurden am 15. September 1911 im botanischen Garten zu Tübingen gesammelt, waren also $4\frac{1}{2}$ —5 Monate alt, als sie zum Versuche dienten.

Versuch 21.

Lichtintensität 150 Kerzen.

Temperatur 21°.

Wassermenge 6 ccm. Versuchsbeginn 31. Januar 1912.

	hell		dunkel	
	a	b	a	b
3. Februar	5	2	0	0
4. „	40	39	4	4
5. „	25	18	11	15
12. „	18	21	29	30
	88	80	44	49

Versuch 22.

Lichtintensität 160 Kerzen.

Temperatur 31° C.

Wassermenge 6 ccm. Versuchsbeginn 17. Februar 1912.

	hell		dunkel	
	a	b	a	b
19. Februar	4	7	11	3
20. „	52	62	50	25 (die Petrischale war zu trocken)
21. „	19	16	19	26
22. „	15	10	8	3
23. „	0	1	2	3
24. „	0	0	1	0
	90	96	91	70

Soweit die Versuche bei annähernder Gleichheit der Lichtintensität, aber verschiedener Temperatur. Was unsere hier in erster Linie stehende Frage anbetrifft, so hat sich sowohl bei Licht- als bei Dunkelkeimern eine gleichsinnige Wirkung des Lichtes und der Temperatur gezeigt. Innerhalb der die Keimung überhaupt erlaubenden Temperaturgrenze wird bei den Dunkelkeimern durch die niedrigeren Grade die Keimung auch im Lichte ermöglicht, bei den Lichtkeimern aber durch die höheren Grade die Keimung auch in der Dunkelheit. Es ist möglich, daß bei noch höheren Temperaturen, als sie hier zur Verwendung kamen, die Lichtwirkung dann bei den Lichtkeimern wieder herabgesetzt wird. Das Gesagte soll natürlich nur für die hier untersuchten und die aus der Literatur angeführten Fälle Geltung haben. Es sind das aber Samen aus so verschiedenen Verwandtschaftskreisen, worauf speziell schon bei den Dunkelkeimern aufmerksam gemacht wurde, daß man dieser Regel wohl eine ziemlich allgemeine Geltung zuschreiben können wird.

Was wir weiter schon jetzt aus unseren Ergebnissen schließen können, ist die Tatsache, daß schon relativ recht niedrige Lichtintensitäten sowohl keimungshemmend, als auch keimungsfördernd wirken können. Darauf werden wir indessen gleich noch näher einzugehen Gelegenheit haben.

Endlich bringen uns unsere Versuche darüber Aufschluß, daß nicht der Lichtwechsel für den Erfolg in der Natur verantwortlich zu machen ist, sondern eine dauernd annähernd gleichmäßige Lichtquelle auf die Keimung ebenso teils fördernd,

teils hemmend einwirkt, als der Wechsel von Licht und Dunkelheit unter den Verhältnissen der natürlichen Beleuchtung.

Eine eingehendere Diskussion der Ergebnisse wird zum Schluß der ganzen Arbeit folgen. Wir kommen damit zum zweiten Teile unserer Versuche, bei welchen nicht die Temperatur, sondern die Lichtintensität verändert wurde.

Versuche bei verschiedener Lichtintensität.

Wie ich schon mehrfach hervorhob, müssen alle die Faktoren möglichst beachtet sein, welche unter spezifischer Struktur und inneren Bedingungen oben erwähnt wurden, sobald es sich um die Gewinnung absoluter Werte bei dem Lichteinfluß auf die Samenkeimung handelt. Da diese Faktoren aber bei dem hier zur Verwendung gekommenen Samenmaterial zumeist unbekannt waren, so sollen die folgenden Angaben auch nur eine ungefähre Angabe der Lichtintensitäten sein, welche als wirksam bei der Keimung der hier benutzten Samenarten in Betracht kommen, zum andern aber eine Vorstellung dafür erbringen, in welcher Weise die verschiedenen Lichtintensitäten die Lichtempfindlichkeit beeinflussen. Ganz besonders nach den ja allerdings nur mit gänzlich relativen Lichtintensitäten ausgeführten Versuchen Lubimenkos (1911) mußte jede neue Mitteilung über diese Beeinflussung von Wert sein. Genannter Autor hatte durch Zwischenschalten einer verschiedenen Anzahl gleichstarker Papiere die Lichtintensität des Himmelslichtes stufenweis abgeschwächt. Dabei hatte sich einmal ergeben, daß die von ihm untersuchten Samen durch verschiedene Lichtintensität recht erheblich beeinflußt wurden. Es hatte sich aber für seine Versuchssamen kein einfacher Abfall der Wirksamkeit von hellem Licht über geringere Intensitäten zur Dunkelheit ergeben. Vielmehr waren Optima an verschiedenen Stellen der Intensitätskurve zu beobachten.

Meine Versuche mit verschiedener Lichtintensität wurden unter denselben Bedingungen als die bisherigen mit verschiedenen Temperaturen bei künstlichem Lichte und mit dem Photometer festgestellter Lichtintensität angestellt. Auf diese Weise wurde ein auch für andere Versuche sicherer Anhaltspunkt gewährt. Als Versuchssamen wurde in erster Linie

Epilobium hirsutum als Lichtsamen, *Whitlavia grandiflora* und *Nemophila insignis* als Dunkelsamen herangezogen. Die verschiedenen Lichtintensitäten kamen sämtlich bei einer Temperatur von 21° C zur Anwendung, einer Temperatur, bei welcher sich nach den oben mitgeteilten Versuchsergebnissen die verwendeten Samen besonders reaktionsfähig auf die Lichtwirkung zeigten, ohne in ihrer Keimungsfähigkeit im Licht bzw. Dunkeln irgendwie behindert zu sein.

Als Ausgang wurden die Versuche benutzt, welche im ersten Teile schon angeführt waren und bei denen die Lichtintensität durchschnittlich 150 Kerzen betrug. In einzelnen Fällen war ja schon in diesen Versuchen durch die verschiedene Anordnung im Keimapparat eine Abstufung der Intensität erzielt worden, die sich ja besonders bei *Whitlavia* auch schon fühlbar gemacht hatte. Über diese bisherigen Versuche wird natürlich hier nicht noch einmal im Detail berichtet. Ich werde nur immer auf die Tabellen und die betreffende Seite verweisen, wo dann der Leser nachschlagen möge, um die genauen Vergleichswerte aufzufinden.

Es handelt sich bei den hier folgenden Versuchen nur um geringere Lichtintensitäten. Die bisher zur Verwendung gekommenen Lichtintensitäten hatten ja ihre Dienste als hemmende oder anregende Faktoren völlig erfüllt, so daß es nun in erster Linie darauf ankam, zu studieren, wie weit abwärts die Beeinflussung bei den vorliegenden Samen noch möglich war. Es sei übrigens darauf hingewiesen, daß sicher nicht alle lichtempfindlichen Samen schon auf solche Lichtintensitäten, wie sie hier zur Verwendung kamen, in größerem Umfange reagieren. Eine Pflanze, deren Samen zur Reaktion scheinbar ziemlich erhebliche Lichtmengen braucht, scheint *Ranunculus sceleratus* zu sein, was aus meinen Versuchen immer mehr hervorgeht; dann scheint ja, wie ich auch schon kurz erwähnte, nach Gassners (1911) vorläufiger Mitteilung *Chloris* sehr großer Lichtmengen zur Beeinflussung zu benötigen.

Die zur Verwendung kommenden geringeren Lichtintensitäten wurden nun einfach dadurch hergestellt, daß die Lichtquelle weiter ab über dem Keimapparat angebracht wurde und nach dem Gesetze des Quadrates der Entfernungen dann die Licht-

stärke berechnet wurde. Auf diese Weise wurden also einmal Versuche angestellt bei einer Lichtstärke von 25 Hefner-Kerzen, dann bei einer Lichtstärke von 6 Hefner-Kerzen. So hatte ich 3 bzw. 4 Vergleichswerte. Wir wollen nun erst die Ergebnisse betrachten und uns dann den Schlußfolgerungen zuwenden.

Versuch 23.

Material: *Nemophila insignis* (Haage und Schmidt).

Temperatur 21°.

Lichtintensität 25 H.-K.

Wassermenge 5 ccm.

hell									dunkel					
	a	b	c	d	e	f	g	h	a	b	c	d	e	f
am 2. Tag	6	30	31	4	4	12	9	5	58	46	68	57	77	68
„ 3. „	1	7	3	7	2	6	2	0	29	30	16	15	5	2
„ 4. „	0	0	4	2	0	0	0	0	2	5	3	3	2	0
„ 5. „	0	0	2	0	—	—	—	—	0	1	0	2	—	—
	7	37	40	13	6	18	11	5	89	82	87	77	84	70

Dieser Versuch ist in seinem belichteten Teile recht ungleichmäßig. Er setzt sich eigentlich aus drei Versuchen zusammen, welche mehrere Tage hintereinander angestellt wurden, die aber hier der Übersichtlichkeit halber zusammengestellt wurden. Eins geht trotz aller Unregelmäßigkeiten aus diesem Versuche hervor, das Licht hat auch in der hier zur Verwendung gelangten viel niedrigeren Intensität bei der Temperatur von 21° Einfluß auf den Keimungsvorgang der *Nemophilasamen*. Der Einfluß ist noch vorhanden, wenn auch etwas abgeschwächt gegenüber der früher gebrauchten höheren Lichtintensität. Die Ungleichmäßigkeiten im Keimprocente aber sind wohl darauf zurückzuführen, daß hier näher der Grenze der empfundenen Lichtwirkung sicher bei den einzelnen Samen kleine Verschiedenheiten der inneren und äußeren Bedingungen schon viel größere Ausschläge hervorrufen, als dort, wo das Licht seine bestimmende Wirkung über alle solche individuelle Differenzen hinweg mit größerer Stärke durchsetzt, also bei höheren Intensitäten.

Versuch 24.

Material: *Nemophila insignis* (Haage und Schmidt).

Temperatur 21°.

Lichtintensität 6 H.-K.

Wassermenge 5 ccm. Versuchsbeginn 15. März 1912.

	hell		dunkel	
	a	b	a	b
17. März	5	15	63	47
18. „	4	6	12	3
19. „	0	0	0	0
20. „	0	0	0	0
21. „	0	0	0	0
22. „	0	0	0	0
	9	21	75	50

Wir erkennen also auch noch bei der geringen Lichtintensität von 6 H.-K. einen ganz ausgesprochenen Lichteinfluß auf die Keimung, welcher zudem kaum niedriger ist als derjenige bei 25 Kerzen. Es läßt sich aber wegen des ungleichmäßigen Ausfalles besonders der Versuche bei 25 Kerzen da nichts Sicheres über das Verhältnis aussagen. Tiefer abwärts mit der Lichtintensität ging ich hier wie in den folgenden Fällen nicht. Es lag mir ja nicht daran, eine Grenze der Lichtempfindlichkeit festzustellen, was aus den oben angegebenen Gründen doch mit dem vorliegenden Samenmaterial kaum zu einem irgendwie allgemein nutzbaren Ziele geführt hätte; es war mir nur wichtig zu zeigen, daß auch an sich noch geringe Lichtintensitäten den Keimungsvorgang erheblich modifizieren können. Und das geht aus meinen Versuchen doch vollauf zur Genüge hervor.

Nicht viel anders als bei *Nemophila* liegen die Verhältnisse bei *Whitlavia grandiflora*.

Versuch 25.

Material: *Whitlavia grandiflora* (Haage und Schmidt).

Temperatur 21°.

Lichtintensität 25 Kerzen.

Wassermenge 5 ccm.

	hell			dunkel	
	a	b	c	a	b
nach 2 Tagen	1	0	5	79	70
„ 3 „	38	12	43	14	16
„ 4 „	9	34	14	1	1
„ 5 „	0	1	2	0	1
„ 6 „	0	1	2	1	0
„ 7 „	1	0	—	—	—
	49	48	63	95	88

Versuch 26.

Material wie Vers. 25.

Temperatur 21°.

Lichtintensität 6 H.-K.

Wassermenge 5 ccm. Versuchsbeginn 15. März 1912.

		hell		dunkel	
		a	b	a	b
am	17. März	10	11	74	73
„	18. „	35	26	14	12
„	19. „	2	6	2	4
„	20. „	2	1	1	1
„	21. „	6	4	0	0
„	22. „	1	0	0	1
		56	48	91	91

Auch bei dieser Versuchspflanze war also noch bei 6 H.-K. der Erfolg der Belichtung deutlich zu erkennen.

Wenn nun allerdings sowohl bei *Nemophila insignis* als bei *Whitlavia grandiflora* unter den gegebenen Versuchsbedingungen eine Belichtung von einer Intensität von 25 und von 6 Kerzen nicht zu erheblich verschiedenen Resultaten führte, so ergibt sich doch aus Vergleichung der Versuchstabellen 23 und 24 mit 7 für *Nemophila* und 25 und 26 mit 10 für *Whitlavia*, daß eine stärkere Intensität viel eindringlicher wirkt, als eine schwächere. Versuch 7 zeigt bei einer Lichtintensität von ca. 150 Kerzen nur 1 oder 2 Keimlinge im Lichte, Versuch 23 aber bei 25 Kerzen 6—40 Lichtkeimlinge. Noch deutlicher ist das bei *Whitlavia*. Bei 150 H.-K. innerhalb 7 Tagen 12 Keimlinge im Lichte, bei 100 Kerzen 53 Keimlinge, ebensoviel dann aber ungefähr auch noch bei den viel geringeren Intensitäten von 25 und 6 Kerzen. Wir erkennen also die Einwirkung der verschiedenen Lichtintensitäten, wenn auch ziemlich große Differenzen in den Intensitäten vorhanden sein müssen, um zu erheblichen Unterschieden im Keimerfolg zu führen. Ich habe Versuche bei elektrischem Licht mit viel größeren Differenzen zur weiteren Aufklärung in Angriff genommen.

Und gehen wir nun über zu den Lichtkeimern.

Versuch 27.

Versuchsmaterial: *Epilobium hirsutum* (Haage und Schmidt).

Lichtintensität 25 Kerzen.

Temperatur 21°.

Versuchsbeginn 4. März.

		hell		dunkel	
		a	b	a	b
8. März	17	15		1	0
9. „	15	13		0	0
10. „	9	9		0	0
11. „	7	6		0	0
12. „	2	3		0	0
13. „	2	0		0	0
14. „	3	1		0	0
15. „	10	2		0	0
		65	49	1	0

Versuch 28.

Versuchsmaterial wie in Vers. 27.

Lichtintensität 6 H.-K.

Temperatur 21°.

Versuchsbeginn 15. März 1912.

		hell		dunkel	
		a	b	a	b
17. März	1	12		0	konnte wegen
18. „	12	8		1	Materialmangels
19. „	0	3		0	nicht angesetzt
20. „	1	1		0	werden
21. „	7	3		0	
22. „	3	2		0	
23. „	2	3		0	
25. „	5	3		0	
		31	34	1	

Wir haben also auch bei dem Lichtkeimer *Epilobium hirsutum* ein Einwirken von sehr niedrigen Lichtintensitäten auf den Keimungsprozeß festgestellt. Noch 25 H.-K. erlauben in 8 Tagen ein Auskeimen von 49—65 % der Samen bei gleichzeitig 0 oder 1 % Keimungen im Dunkeln. Bei 6 Kerzen ist das Keimprozent aber dann ganz erheblich herabgesetzt und kommt in der gleichen Versuchszeit zu nicht mehr als 34 % gegen 65 %. Vergleichen wir das mit unseren früheren Untersuchungen bei viel höherer Lichtintensität (150 H.-K.), so finden wir überraschenderweise dort ungefähr dieselben Keimprozent, als bei 25 H.-K., auch hier also wieder ein deutliches Zeichen, daß erst große Intensitätsdifferenzen auch bemerkbare Reaktionsunterschiede ergeben. Andererseits erkennen wir aber an der so stark herabgesetzten

Keimungsziffer bei 6 Kerzen, daß wir hier wohl der Grenze sehr nahe gekommen sind, welche Keimungen dieses Samens bei der zum Versuche angewandten Temperatur von 21° noch erlaubt.

Damit aber ist das wichtige Ergebnis gewonnen, daß mit der Temperatur und der Lichtintensität der Keimerfolg bei den lichtempfindlichen Samen sich ganz erheblich ändert.

Mehr anhangsweise sei dann noch des Versuches gedacht, auf welchen ich oben schon kurz hinwies und welcher ausgeführt wurde, um nochmals einwandfrei zu zeigen, daß bei der Lichtwirkung auf die Keimung keine Transpirations- oder ähnliche Wirkungen, sondern eben nur Lichtreize in Frage kommen. Schon Kinzel (1909. S. 536) hatte ja unter ähnlichem Gesichtspunkte, allerdings in erster Linie zur Abgrenzung gegenüber der Temperaturwirkung folgenden Versuch angestellt. Er benutzt dazu Samen von *Veronica Anagallis*, welche er in kleine Erlenmeyersche Kölbchen bringt, die ihrerseits in einem 1000 Liter Wasser fassenden Gefäß in einer Wassertiefe von ca. 40 cm angebracht wurden. Die Temperatur in diesem Gefäße konnte dauernd bei $16,7^{\circ}$ erhalten werden. Messungen innerhalb 6 Stunden ergaben überhaupt keine größeren Schwankungen als $\frac{1}{10}^{\circ}$. Das eine Gefäß wurde nun verdunkelt und zwar wurde, um weitergehende Bestrahlungsdifferenzen zu vermeiden, der Verdunkelungsstoff mit Farbe, welche derjenigen der Samenoberfläche glich, bestrichen. Die Keimung im Hellen begann nun in dem so vorbereiteten Apparat nach 6 Tagen und war nach 14 Tagen auf 80% fortgeschritten, im Dunkeln keimte auch in längerer Zeit kein einziger Samen.

Ich machte meinen Versuch auf einfachere Weise. Ich injizierte Samen von *Epilobium hirsutum* unter der Luftpumpe und brachte sie so unter Wasser. Nun waren sie allseitig von Wasser umgeben. Die Transpirationsverhältnisse waren in beiden Fällen also die gleichen. Da im Keimapparat die Temperatur streng gleichmäßig gehalten wurde, die Licht- und Dunkel-samen aber gleichen Temperaturgraden ausgesetzt waren, so konnte nur noch die Lichtdifferenz vorhanden sein. Den Erfolg zeigt der folgende Versuch.

Versuch 29.

Epilobium hirsutum (Material von Haage und Schmidt).

Lichtintensität 145—155 Kerzen.

Temperatur 21°.

Versuchsbeginn 20. Januar 1912.

	hell	dunkel
23. Januar	35	0
24. „	10	2
25.—30. Januar	18	5
		ins Licht
31. Januar	0	47
1.—3. Februar	3	27

Also auch bei allseitiger Umgebung von Wasser ist die scharfe Differenz in den Keimungsergebnissen im Licht und im Dunkeln deutlich erkennbar und wir können an der direkten Wirkung des Lichtes auf die Keimung lichtempfindlicher Samen nicht mehr zweifeln.

Zusammenfassung und Ausblicke.

Überblicken wir nun noch einmal kurz das, was uns unsere Versuche gelehrt haben.

Vor allem haben wir kennen gelernt, in welcher intensiver Weise die Temperatur in die Wechselbeziehung von Lichtwirkung und Keimungsprozessen eingreift. Die Temperatur gibt in vielen Fällen den Ausschlag, ob die Samen lichtempfindlich reagieren oder nicht, in anderen beeinflusst sie den Grad der Lichtempfindlichkeit in hohem Maße. Es ist hierbei gleichgültig, ob es sich um Licht- oder Dunkelkeimer handelt, in jedem Falle können zudem Vertreter der verschiedensten Verwandtschaftskreise in Frage kommen. Ich habe von Parallelen zu diesem Verhalten schon solche aus dem Gebiete der phototaktischen Reizbarkeit herangezogen. In anderen Fällen haben wir indessen auch gesehen, daß die Temperatur, wenigstens soweit wir bis jetzt die Sachlage durchschauen, den Lichteinfluß nicht modifiziert.

Was aber dann die Art und Weise der Beeinflussung der Lichtkeimung durch die Temperatur anbelangt, so fanden wir beide in gleicher Richtung wirkend. Innerhalb der Temperaturamplitude, welche die Keimung zuläßt, waren bei den unter

suchten Lichtkeimern die höheren Temperaturen einer Keimung im Dunkeln günstig, während bei den Dunkelkeimern die niedrigen Temperaturen eine Keimung im Lichte förderten.

Suchen wir nun nach ähnlichen Fällen einer gleichsinnigen Wirkung von Licht und Temperatur, so möchte ich einmal auf die nyktinastischen Bewegungen hinweisen. Es sind ja nun allerdings hier insofern andere Reizanlässe vorhanden, als es sich hier um Licht- und Temperaturschwankungen handelt, nicht aber um gleichbleibende Wirkungen. Dennoch aber wirken hier, wie schon Pfeffer gezeigt hat, Temperatur und Licht in vielen Fällen gemeinsam. Wo wir aber, wie durch die Untersuchungen Josts (1898) an den Blättern von *Acacia*, *Mimosa* usw. über die gemeinsame Wirkung von Licht und Temperatur genau unterrichtet sind, da hat sich eine gleichsinnige Wirkung beider Faktoren ergeben. Bei den Blüten sind wir ja, wie ebenso aus Josts Untersuchungen hervorgeht, derart über die Kombinationswirkung beider Faktoren wegen der komplizierenden Nachwirkungserscheinungen, noch nicht genügend orientiert, wenn wir allerdings auch hier eine gleichsinnige Wirkung beider Faktoren als wahrscheinlich betrachten können.

Indessen, schon nach den Untersuchungen Pfeffers hatten sich andere Fälle gezeigt, wo die Temperatur nicht oder kaum, das Licht fast ausschließlich wirkt und der besonders gut durch Stoppel (1910) untersuchte Fall von *Calendula* illustriert das noch eingehender. Andererseits ist bei *Tulipa* (Jost) die Temperatur der ausschließlich wirkende Faktor.

Wir erkennen also: dort, wo Temperatur und Licht gemeinsam wirken, eine gleichsinnige Wirkung, in anderen Fällen aber eine alleinige Wirkung des einen oder anderen Faktors, gerade wie bei unseren Lichtkeimungen.

Ein weiterer Fall gleichsinniger Wirkung von Licht und Temperatur liegt z. B. in der Beeinflussung der Spaltöffnungsweite vor (vgl. Pfeffer. II. S. 175—176), oder aber bei der Hutbildung von *Coprinus stercorarius*, welcher im Dunkeln nur unvollständige Hüte ausbilden kann, wenn er nicht bei einer Temperatur von über 15° C erzogen wird (Gräntz. 1898. S. 20). Andererseits hat wieder Fitting (1911. S. 208) gezeigt, daß z. B. bei *Geranium pyrenaicum* nur der Temperatur, und zwar

einer konstant hohen Temperatur, eine choristische Wirkung, also ein auf Reizverhältnissen beruhendes Hervorrufen des Abstoßens der Blumenblätter zukommt, nicht aber dem Licht.

Nach all dem dürfte es auch keineswegs etwa seltsam anmuten, daß sich in unserem Falle verschiedene keimende Samen untereinander ganz abweichend in bezug auf die Wechselwirkung von Licht und Temperatur verhalten.

Daß aber in unseren Fällen nun nicht der Lichtwechsel, wie etwa in den Fällen der nyktinastischen Bewegungen für die Keimung der hier untersuchten Samen verantwortlich zu machen ist, sondern gleichmäßiger Lichteinfluß wirksam ist, das zeigen unsere Versuche zur Genüge. Hier wurde überhaupt nicht mit Lichtwechsel gearbeitet, und dennoch zeigten sich eben-dieselben scharfen Differenzen von Licht- und Dunkelkeimungen, wie bei der normalen, wechselnden natürlichen Lichtquelle.

Wir haben dann weiter durch die vorliegenden Untersuchungen einen Anhaltspunkt dafür gewonnen, wie groß die Lichtintensitäten sein müssen, oder vielmehr wie klein sie noch sein können, um die photische Reaktion noch auszulösen. Die Versuche mit *Nemophila*, *Whitlavia*, *Epilobium hirsutum* ließen erkennen, daß noch 25, ja sogar 6 Hefnerkerzen genügen, um eine stark ausgeprägte Reaktion zustande zu bringen. Bezüglich anderer Lichtreize, z. B. des phototropischen, sind wir ja heute dank der Arbeiten von Blaauw, Fröschel, Nathanson und Pringsheim recht genau über die Menge des Lichtes orientiert, welche nötig ist, um die phototropische Reaktion auszulösen. Hier sind ja sogar die Präsentationszeiten (Produkt aus Intensität mal Reizdauer) aufs genaueste bekannt und es waren nach Blaauw bei längeren Reizdauern noch ca. 16 Kerzen nötig, um die Reaktion auszulösen. Auf dem Gebiete der Lichtkeimung sind wir ja nun allerdings noch lange nicht so weit. Hier wissen wir nun erst, wieviel Kerzen bei dauernder Beleuchtung ungefähr zur Auslösung der Reaktion nötig sind. Dazu hat sich ergeben, daß bei recht verschiedenen Intensitäten teils noch gleiche, teils nur wenig verschiedene Reaktionen erzielt werden; teils aber auch, wie bei *Epilobium hirsutum* sich die Intensitätsdifferenzen, wenigstens bei niedrigen Intensitäten, am Erfolge sehr wohl fühlbar machen.

Gerade in dem Falle der Lichtkeimung aber haben wir, so hoffe ich, vorzügliches Material, um nun auch einmal auf anderem Gebiete in den für die genannten tropistischen Reizerscheinungen ausgeführten Richtungen arbeiten zu können. Die Untersuchungen Linsbauers (1908) über die photochemische Induktion bei der Anthocyanbildung haben ja in offenbar ähnlichem Falle schon die ermutigendsten Resultate nach sich gezogen.

Daß aber die Lichtwirkung bei der Keimung wirklich auf der Einwirkung des Lichtes selbst und nicht etwa auf Transpirations- oder ähnlichen Differenzen beruht, das geht aus Kinzels früherem und meinem hier mitgeteilten Versuch 29 endgültig hervor. Und weiter machen es verschiedene Daten doch sehr wahrscheinlich, daß der Lichtreiz hier photochemischer Natur ist. Dagegen sprechen auch keineswegs etwa die Cieslarschen und Kinzelschen u. a. Versuche, welche zeigen, daß nicht nur die im allgemeinen als chemische zusammengefaßten stark brechbaren Strahlen auf die Keimung einwirken, sondern in vielen Fällen auch Strahlen der schwach brechbaren Spektrumschäfte. Denn es ist ja eine genugsam bekannte Tatsache, daß nicht nur die kurzwelligen, sondern auch die langwelligen Strahlen absorbiert werden und damit chemisch wirksam werden. Besonders bei der Einwirkung von Licht auf Farbstoffe, dem Bleichen der Farbstoffe, kommt das auch praktisch in Betracht (vgl. dazu z. B. Kurt Gebhardt, Kritische Bemerkungen zu dem Vorschlag von Dr. P. Kraus: Maßstäbliche Bemessung der Lichtwirkung auf Farbstoffe nach Bleichstunden. Zeitschr. f. angewandte Chemie. 1911. 24. 2).

Dennoch aber ist, wie ich schon eingangs hervorhob, die photochemische Wirkung keineswegs sicher. Ich möchte mich da an den allgemeinen Ausspruch Höbers halten (1911. S. 641): Ob diese Einflüsse (des Lichtes auf das Verhalten der Organismen) aber auf photochemische Reaktionen zurückzuführen sind, in denen die freie Energie des Systems vermehrt wird, oder ob es sich um den weit häufigeren Fall von Lichtwirkung handelt, bei dem das Licht, genau wie ein Katalysator, eine dem Gleichgewicht zustrebende Reaktion beschleunigt, also die freie Energie gerade umgekehrt schneller verschwinden macht, darüber ist gegenwärtig nichts zu sagen.

Hoffen wir aber, daß die gegenwärtig von den verschiedensten Seiten so lebhaft betriebenen Untersuchungen über Lichtkeimung uns auch auf diesem interessanten Gebiete der Ursachen dieser Reaktionen nähere Aufschlüsse bringen werden.

Tübingen, am 21. März 1912.

Literatur.

Ich bemerke ausdrücklich, daß diese Literaturliste keine vollständige mit Beziehung auf das Lichtkeimungsproblem sein soll. Ich verweise diesbezüglich auf mein Sammelreferat im Jahresbericht der Vereinigung für angewandte Botanik. 1911. **8**, 248—257 und die Literaturliste von Kinzel, Ber. d. bot. Ges. 1908. **26a**, 663.

1. Atterberg, A., Nachreife des Getreides. Landw. Versuchsstationen. 1907. **67**, 129—143.
2. Blaauw, A. H., Die Perzeption des Lichtes. Rec. trav. bot. Néerlandais. 1909. **5**.
3. Cieslar, Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf die Keimung der Samen. Forschungen aus dem Gebiete der Agrikulturphysik. 1883. **6**, 270—295.
4. Crocker, W., Rôle of seed coats in delayed germination. Bot. Gaz. 1906. **42**, 265—291.
5. —, Germination of the seeds of water plants. Bot. Gaz. 1907. **44**, 375—380.
6. Figdor, Über den Einfluß des Lichtes auf die Keimung der Samen einiger Gesneriaceen. Ber. d. d. bot. Ges. 1907. **25**, 582—585.
7. Fischer, A., Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Jahrb. f. wiss. Bot. 1891. **22**, 73—160.
8. —, Wasserstoff und Hydroxylionen als Keimungsreize. Ber. d. bot. Ges. 1907. **25**, 108—122.
9. Fitting, H., Untersuchungen über die vorzeitige Entblätterung von Blüten. Ebenda. 1911. **49**, 187—263.
10. Fröschel, P. Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. 1908. **117**.
11. Gassner, G., Über Keimungsbedingungen einiger südamerikanischer Gramineensamen. Ber. d. d. bot. Ges. 1910. **28**, 350—364.
12. —, Über Keimungsbedingungen einiger südamerikanischer Gramineensamen. II. Ebenda. 504.
13. —, Vorläufige Mitteilung neuerer Ergebnisse meiner Keimungsuntersuchungen mit *Chloris ciliata*. Ebenda. 1911. **29**, 708—722.
14. Goebel, K., Laboratoriumsnotiz. Flora. 1897. S. 74—75.
15. Gräntz, Fr., Einfluß des Lichtes auf die Entwicklung einiger Pilze. Diss. Leipzig. 1898.
16. Haack, Über die Keimung und Bewertung der Kiefernnsamen nach Keimproben. Untersuchungen aus dem mykologischen Laboratorium der Forstakademie zu Eberswalde. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. 1906. S. 441—475.
17. Heald, F., Gametophytic Regeneration. Leipz. Diss. 1899. S. 54.

18. Heinricher, Ein Fall beschleunigender Wirkung auf die Samenkeimung. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **15**, 503—516.
19. —, Beeinflussung der Samenkeimung durch das Licht. Wiesner Festschrift. 1908. S. 263—279.
20. —, Die Keimung von *Phacelia tanacetifolia* Benth. und das Licht. Bot. Zeitg. 1909. **67**, 45—66. I. Abt.
21. Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 3. Aufl. 1911.
22. Jost, L., Beiträge zur Kenntnis der nyctotropischen Bewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898. **31**, 345—390.
23. —, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1908. 2. Aufl.
24. Jönsson, Jaktagelser öfver Ljusets betydelse för fröns groning. Lunds universitets aarskrift. 1883. **29**.
25. Kinzel, W., Über die Keimung von *Cuscuta lupuliformis* Krock. Ein Beitrag zur Keimung halbreifer Samen. Landw. Versuchsstationen. 1901. **55**, 255.
26. —, Über den Einfluß des Lichtes auf die Keimung. »Lichtharte Samen«. Ber. d. d. bot. Ges. 1907. **25**, 269—276.
27. —, Die Wirkung des Lichtes auf die Keimung. Ebenda. 1908. **26a**, 105—115.
28. —, Lichtkeimung. Einige bestätigende und ergänzende Bemerkungen zu den vorläufigen Mitteilungen 1907 und 1908. Ebenda. 631—645.
29. —, Lichtkeimung. Weitere bestätigende Mitteilungen. Ebenda. 654—665.
30. —, Lichtkeimung, Erläuterungen und Ergänzungen. Ebenda. 1909. **27**, 536—546.
31. Laschke, W., Einige vergleichende Untersuchungen über den Einfluß des Keimbettes, sowie des Lichtes auf die Keimung verschiedener Sämereien. Landw. Versuchsstationen. 1907. **65**, 295.
32. Laurent, Sur le pouvoir germinatif des graines à la lumière solaire. Compt. rend. de l'Acad. d. sc. Paris 1910. S. 1295—1298.
33. Lehmann, E., Neuere Untersuchungen über Lichtkeimung. Zeitschr. f. Bot. 1909. **1**, 121—125.
34. —, Zur Keimungsphysiologie und -Biologie von *Ranunculus sceleratus* L. und einigen anderen Samen. Ber. d. d. bot. Ges. 1909. **27**, 476—494.
35. —, Neuere Untersuchungen über Lichtkeimung. Jahresber. der Vereinigung für angewandte Botanik. 1911. **8**, 248—257.
36. —, Temperatur und Temperaturwechsel in ihrer Wirkung auf die Keimung lichtempfindlicher Samen. Ber. d. d. bot. Ges. 1911. **29**, 577—589.
37. Lidfors, Die wintergrüne Flora. Eine biologische Untersuchung. Lunds universitets aarskrift. N. F. 1907. **2**, II.
38. —, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Psychroclinie. Ebenda. 1908. Afd. 2. **4**, III. 19 S.
39. Linsbauer, L., Über photochemische Induktion bei der Anthocyanbildung. Wiesner Festschrift. Wien. 1908. S. 421—436.
40. Lubimenko, W., Influence de la lumière sur le développement des fruits et des graines chez les végétaux supérieurs. Rev. de botanique. 1910. **22**, 145—175.
41. —, Influence de la lumière sur la germination des graines. Ebenda. 1911. **23**, 418—436.
42. Massart, J., Bullet. de l'acad. royale de Belgique. 1891. 3. sér. **22**, 164.

43. Nobbe, F., Handbuch der Samenkunde. 1876.
44. Nordhausen, M., Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen zur Anisophyllie. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1901. **37**, 12—54.
45. Oltmanns, F., Über positiven und negativen Heliotropismus. *Flora.* 1897. **83**, 1—32.
46. Pfeffer, W., Periodische Bewegungen. 1875.
47. —, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 1896. **1**. 1904. **2**.
48. Pringsheim, E. G., Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. *Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen.* 1907. **9**, 263—306.
49. Raciborski, Über die Keimung der Tabaksamen. *Bull. de l'inst. Bot. de Buitenzorg.* 1900. No. VI.
50. Remer, Die Keimung von *Phacelia tanacetifolia*. *Ber. d. d. bot. Ges.* 1904. **22**, 328—339.
51. Rodewald, H., Zur Methodik der Keimprüfungen. *Landw. Versuchsstationen.* 1898. **49**, 257—286.
53. Stoppel, R., Über den Einfluß des Lichtes auf das Öffnen und Schließen einiger Blüten. *Zeitschr. f. Bot.* 1910. **2**, 369—453.
52. Shull, Ch. A., The oxygen minimum and the germination of *Xanthium* seeds. *Bot. Gaz.* 1911. **52**, 453—477.
54. Strasburger, Wirkung des Lichts und der Wärme auf Schwärmosporen. 1878.
55. Tammes, T., Über den Einfluß der Sonnenstrahlen auf die Keimfähigkeit der Samen. *Landw. Jahrb.* 1900. **29**, 467—482.
56. Treboux, O., Die Keimung der Moosporen in ihrer Beziehung zum Lichte. *Ber. d. d. bot. Ges.* 1905. **23**, 397—401.
57. Vöchting, H., Über den Einfluß der Wärme auf die Blütenbewegungen der *Anemone stellata*. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1890. S. 265—297.
58. —, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. 1908.
59. Weber, L., Resultate der Tageslichtmessungen in Kiel in den Jahren 1890—1892; 1890—1895 (Monatsübersichten); 1898—1904; 1905—1908. *Schriften des Naturwissensch. Vereins für Schleswig-Holstein.* 1893. **10**, 77—94. 1897. **11**, 48. 1905. **13**, 97—114. 1909. **14**, 352—362.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Lehmann Ernst

Artikel/Article: [Über die Beeinflussung der Keimung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur. 465-529](#)