

Beiträge zur Frage der Lichtkeimung.

Von

Gustav Gaßner.

Mit 2 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Die Frage der Einwirkung des Lichtes auf die Keimung der Samen ist in den letzten Jahren in besonderem Maße Gegenstand botanischer Forschung gewesen. Es wird auf diese neueren Arbeiten im Laufe der folgenden Ausführungen, vor allem im letzten Teil dieser Mitteilung, noch näher einzugehen sein. An dieser Stelle genüge der Hinweis, daß wir trotz der umfangreichen neueren Untersuchungen von einer eigentlichen Lösung des Problems der Lichtkeimung auch heute noch weit entfernt sind.

Was wir bisher wirklich wissen, sind gewisse Tatsachen der Lichtkeimung. Wir kennen den keimungsauslösenden oder keimungshemmenden Einfluß des Lichtes auf eine große Anzahl von Samen, wir kennen die Bedeutung äußerer Faktoren, wie Temperatur des Keimbettes, und innerer Eigentümlichkeiten, wie sie in den Nachreifeerscheinungen der Samen zum Ausdruck kommen, auf den Keimungsverlauf lichtempfindlicher Samen, und wir wissen auch, daß sich die Lichtwirkung durch Anwendung chemischer Stoffe, seien es Säuren, seien es N-Verbindungen, ersetzen läßt. Wir besitzen also eine Fülle von Einzelheiten, deren Verständnis und innerer Zusammenhang jedoch auch heute noch den größten Schwierigkeiten begegnet.

Zu diesen bisherigen Feststellungen füge ich im folgenden eine kleine Sammlung von Versuchen und Beobachtungen mit verschiedener Fragestellung, um diese am Schluß der folgenden Mitteilung in einem allgemeinen Teil in unsere bisherigen Anschauungen vom Wesen der Lichtkeimung einzuordnen.

In bezug auf die technische Durchführung der im folgenden mitgeteilten Versuche kann ich mich kurz fassen und auf die an früherer Stelle gemachten Ausführungen (7, 8) verweisen; es ist dort in genügender Weise betont, daß den an Lichtkeimungsversuche zu stellenden Anforderungen in jeder Weise gerecht geworden ist.

Ein Teil der im folgenden mitgeteilten Versuche stammt noch aus der Zeit meiner Hamburger Tätigkeit (1911/12), während die übrigen Versuche im Rostocker Botanischen Institut durchgeführt sind. Auch haben einige Versuche meines Schülers E. A. Krüger, der am 23. April 1915 als Kriegsfreiwilliger den Tod fürs Vaterland gestorben ist, hier Aufnahme gefunden; diese Versuche sind entsprechend bezeichnet. Der im Rostocker Botanischen Institut durchgeführten Arbeiten E. A. Krügers habe ich außerdem an anderer Stelle in besonderer Weise gedacht (10).

II. Über latente Lichtwirkung bei der Keimung lichtempfindlicher Samen.

Es ist üblich, die Wirkung des Lichtes in Keimungsversuchen nach den Unterschieden der Keimungen in Licht und Dunkelheit zu beurteilen, indem eine Steigerung der Keimprozentage im belichteten Keimbett eine keimungsauslösende Wirkung des Lichtes beweist.

Im folgenden seien nun einige Versuche zusammengestellt, in denen das Licht infolge der besonderen Temperaturverhältnisse keine Keimungen auszulösen vermochte, während jedoch die spätere, unter anderen Temperaturbedingungen vorgenommene Untersuchung der Keimungsverhältnisse derartiger im Keimbett belichteter Samen ergibt, daß wir trotzdem, d. h. trotz des Nichteintretens von Keimungen während der beliebig langen Belichtungsdauer von einer überaus deutlichen fördernden Lichtwirkung sprechen müssen. Die Lichtwirkung ist wegen der besonderen Temperaturverhältnisse nur latent.

Als Versuchspflanze für die folgenden Versuche diente *Ranunculus sceleratus*, über deren Keimungsbedingungen ich unlängst an anderer Stelle (8) das Erforderliche mitgeteilt habe. *Ranunculus sceleratus* stellt den bisher nicht beobachteten

merkwürdigen Fall dar, „daß Belichtung im Keimbett weder bei höheren, noch bei niederen Temperaturen keimungsauslösend wirkt, sondern nur dann, wenn gleichzeitig Temperaturschwankungen zur Einwirkung auf die Samen kommen“. Temperaturschwankungen wirken auch an sich, d. h. auch in Dunkelheit bis zu einem gewissen Grade keimungsauslösend, wenn sie in geeigneter Weise zur Einwirkung kommen: die tiefen Temperaturen müssen die längere, die höheren die kürzere Zeit täglich einwirken.

Zur Charakterisierung dieser Keimungsverhältnisse beschränke ich mich auf die Wiedergabe der folgenden Versuchsreihe:

Tabelle 1.

Ranunculus sceleratus.

Versuche in Dunkelheit und Licht bei konstanten und bei regelmäßig intermittierenden Temperaturen. Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser.

Beginn der Versuche: 7. Dez. 1911, Schluß der Versuchsreihe 2920 : 26. Jan. 1912, der Versuchsreihen 2922 und 2934 : 18. Jan. 1912.

Versuchs-Nr.	Belichtung, Temperatur, bzw. Art der Behandlung mit intermittierenden Temperaturen	Durchschnittl. Keimprozent	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit. Tage
2920, 1 a-c	in Dunkelheit, konst. Temperatur von 12 ⁰	0	∞	∞
2 a-c	„ „ „ „ „ 19 ⁰	0	∞	∞
3 a-c	„ „ „ „ „ 24 ⁰	0,3	18	18
4 a-c	„ „ „ „ „ 28 ⁰	0	∞	∞
5 a-c	in Tageslicht, konst. Temperatur von 19 ⁰	0,7	42	43
6a, b	„ „ „ „ „ 28 ⁰	0	∞	∞
2922, 1 a-c	tägl. 4 Std. Dunkel 28 ⁰ , 20 Std. Dunkel 12 ⁰	50,3	10	17,62
2934, 1a, b	„ 4 „ Tageslicht 28 ⁰ , 20 „ „ 12 ⁰	87,0	8	14,73
2922, 2 a-c	„ 4 „ Dunkel 12 ⁰ , 20 „ Dunkel 28 ⁰	1,0	19	24,00
2934, 2a, b	„ 4 „ „ 28 ⁰ , 20 „ Tageslicht 28 ⁰	31,5	9	21,51
2922, 3 a-c	„ 4 „ Dunkel 28 ⁰ , 20 „ Dunkel 19 ⁰	3,7	12	21,64
2934, 3a, b	„ 4 „ Tageslicht 28 ⁰ , 20 „ „ 19 ⁰	60,5	7	19,94
2922, 4 a-c	„ 4 „ Dunkel 19 ⁰ , 20 „ Dunkel 28 ⁰	0,7	39	40,50
2934, 4a, b	„ 4 „ „ 19 ⁰ , 20 „ Tageslicht 28 ⁰	28,0	6	26,88

Anmerkung: „4 Std.“ bedeutet die Zeit von 10 vorm. bis 2 nachm., 20 Std die Zeit von 2 nachm. bis 10 vorm. „Dunkel“ bedeutet Aufenthalt im Dunkelthermostaten, „Tageslicht“ bedeutet Aufenthalt im Tageslichtthermostaten. In bezug auf Einzelheiten siehe die ausführliche Tabelle 3 b (8, S. 276).

Das Licht wirkt also bei konstanten Temperaturen nicht keimungsauslösend. An früherer Stelle (8) habe ich eine große Zahl von Versuchen wiedergegeben, in denen die Samen monatelang (z. B. in Versuch 2567 von 7. XI. 1911 bis 15. IV. 1912)

bei konstanten Temperaturen im belichteten Keimbett lagen, ohne zu keimen.

Hier erhebt sich nun die Frage: wirkt das Licht deshalb auf die Samen bei konstanten Temperaturen nicht keimungsauslösend, weil es bei konstanten Temperaturen wirkungslos ist, oder aber werden die Samen durch Lichtwirkung doch verändert und kommen nur wegen der fehlenden Temperaturschwankungen nicht zur Keimung?

Diese Frage ist im folgenden beantwortet. Die Versuche wurden in der Weise durchgeführt, daß die Samen zunächst im Keimbett bei konstanten Temperaturen belichtet wurden, wobei eben keine Keimungen ausgelöst werden, und daß sie dann in Dunkelheit mit intermittierenden Temperaturen weiter behandelt wurden (Tabelle 2, S. 613).

Ein Vergleich der bei nachfolgender intermittierender Behandlung in Dunkelheit erhaltenen Keimungsergebnisse zeigt, daß die Höhe der Keimprozente und der Keimungsverlauf davon abhängt, ob die Samen bei dem vorhergehenden Aufenthalt bei konstanter Temperatur belichtet oder nicht belichtet wurden. Die belichteten Samen zeigen höhere Keimprozente, einen früheren Keimbeginn und eine geringere durchschnittliche Keimgeschwindigkeit; die Unterschiede sind derartige, daß an der Tatsache einer latenten Lichtwirkung ein Zweifel nicht bestehen kann: die Samen von *Ranunculus sceleratus* werden bei konstanten Temperaturen durch das Licht nicht zur Keimung gebracht; trotzdem ist das Licht nicht wirkungslos, sondern bewirkt Veränderungen in dem Sinne, daß die Samen bei späterer Anwendung intermittierender Temperaturen sich durch die vorhergehende Belichtung deutlich gefördert zeigen.

Ganz kurz sei darauf hingewiesen, daß konstant brennendes Osramlicht von 600 N.-K. (stets in ca. 40 cm Entfernung von den Schalen) eine etwas stärker fördernde Wirkung ausübt als Tageslicht; es geht das vor allem aus der schnelleren Keimung der vorher mit Osramlicht belichteten Samen hervor. Der Grund dürfte darin liegen, daß die dem Tageslicht ausgesetzten Samen in den Nachtstunden unbelichtet sind, während das Osramlicht ununterbrochen wirkte. — Weiter sei erwähnt, daß auch der vorhergehende Aufenthalt im dunklen Keimbett

Tabelle 2.

Versuch mit *Ranunculus sceleratus*.

Versuchsprinzip: Samen zuerst belichtet und unbelichtet bei konstant 28°, dann in Dunkelheit gleichmäßig intermittiert: täglich 4 Std. (10 vorm. bis 2 nachm.) 28°, 20 Std. (2 nachm. bis 10 vorm.) 12°.

Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser.

Zahl der Samen in jeder Versuchsreihe: bei Nr. 3192 3×100 ,
bei den übrigen je 2×100 .

Versuchsbeginn bei Nr. 3192 bis 3199 16. April 1912,
bei Nr. 3200 bis 3202 20. April 1912.

Versuchsdauer gleichmäßig 42 Tage.

Versuchs-Nr.	Vorhergehender Aufenthalt bei konstant 28°		Keimungsergebnis bei darauf folgender intermittierender Behandlung: tägl. 4 Std. 28°, 20 Std. 12° und in Dunkelheit			
	Dauer des Aufenthaltes Tage	Art der Belichtung während des Aufenthaltes	Keimprozente		Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit. Tage
			der einzelnen Schalen	im Durchschnitt		
3192, 1a-c	0	—	50, 53, 64	55, 7	(0 +) 9	(0 +) 19,53
3193, 2a, b	1	Dunkel	54, 39	46, 5	(1 +) 9	(1 +) 15,85
1a, b	1	Osramlicht 600 N.-K.	81, 72	76, 5	(1 +) 7	(1 +) 14,16
3a, b	1	diff. Tageslicht	81, 69	75, 0	(1 +) 7	(1 +) 13,82
3194, 2a, b	2	Dunkel	28, 24	26, 0	(2 +) 8	(2 +) 12,60
1a, b	2	Osramlicht 600 N.-K.	75, 76	75, 5	(2 +) 6	(2 +) 11,01
3a, b	2	diff. Tageslicht	61, 77	69, 0	(2 +) 6	(2 +) 11,31
3200, 2a, b	2	Dunkel	25, 23	24, 0	(2 +) 7	(2 +) 12,03
1a, b	2	Osramlicht 600 N.-K.	80, 71	75, 5	(2 +) 6	(2 +) 11,69
3a, b	2	diff. Tageslicht	71, 72	71, 5	(2 +) 6	(2 +) 12,22
3195, 2a, b	3	Dunkel	26, 33	29, 5	(3 +) 7	(3 +) 11,75
1a, b	3	Osramlicht 600 N.-K.	72, 70	71, 0	(3 +) 5	(3 +) 8,81
3a, b	3	diff. Tageslicht	74, 78	76, 0	(3 +) 6	(3 +) 9,13
3196, 2a, b	4	Dunkel	34, 25	29, 5	(4 +) 7	(4 +) 9,78
1a, b	4	Osramlicht 600 N.-K.	77, 73	75, 0	(4 +) 6	(4 +) 8,46
3a, b	4	diff. Tageslicht	65, 79	72, 0	(4 +) 5	(4 +) 7,68
3201, 2a, b	4	Dunkel	16, 8	12, 0	(4 +) 7	(4 +) 10,12
1a, b	4	Osramlicht 600 N.-K.	69, 81	75, 0	(4 +) 6	(4 +) 8,23
3a, b	4	diff. Tageslicht	72, 73	72, 5	(4 +) 5	(4 +) 6,58
3197, 2a, b	6	Dunkel	41, 31	36, 0	(6 +) 6	(6 +) 7,77
1a, b	6	Osramlicht 600 N.-K.	72, 75	73, 5	(6 +) 5	(6 +) 6,63
3a, b	6	diff. Tageslicht	78, 70	74, 0	(6 +) 5	(6 +) 6,81
3198, 2a, b	8	Dunkel	36, 30	33, 0	(8 +) 6	(8 +) 7,07
1a, b	8	Osramlicht 600 N.-K.	77, 78	77, 5	(8 +) 5	(8 +) 5,94
3a, b	8	diff. Tageslicht	77, 77	77, 0	(8 +) 5	(8 +) 6,18
3202, 2a, b	10	Dunkel	23, 24	23, 5	(10 +) 6	(10 +) 7,13
1a, b	10	Osramlicht 600 N.-K.	84, 78	81, 0	(10 +) 5	(10 +) 5,90
3a, b	10	diff. Tageslicht	78, 75	76, 5	(10 +) 5	(10 +) 5,94
3199, 2a, b	15	Dunkel	33, 40	36, 5	(15 +) 6	(15 +) 7,31
1a, b	15	Osramlicht 600 N. K.	80, 87	83, 5	(15 +) 5	(15 +) 6,22
3a, b	15	diff. Tageslicht	78, 77	77, 5	(15 +) 5	(15 +) 6,18

bei konstanter Temperatur die Samen verändert, denn sie keimen bei der gleichen späteren Anwendung intermittierender Temperaturen anders als solche Samen, die von vornherein mit diesen intermittierenden Temperaturen behandelt wurden. Auf diese Feststellung soll hier nicht näher eingegangen werden, sie findet eine zweckmäßigere Besprechung bei einer später einmal zu gebenden Darlegung der Einwirkung des Temperaturwechsels auf die Keimungsverhältnisse von *Ranunculus sceleratus*.

Was im obigen gezeigt werden sollte, war die Existenz einer latenten Lichtwirkung, derart, daß das Licht auch für Samen, die im Keimbett trotz Belichtung nicht auskeimen, nicht wirkungslos ist, sondern, daß die Lichtwirkung infolge der besonderen Temperaturverhältnisse latent bleiben kann. Mittels besonderer Versuchsanstellung läßt sich jedoch ihre Existenz nachweisen.

III. Über die Einwirkung des Trocknens auf vorher belichtete Samen.

Die im vorigen Abschnitt dargelegten Versuche geben den Ausgangspunkt für die folgenden Versuchsreihen.

Wir können folgende Überlegung anstellen: die Samen von *Ranunculus sceleratus* werden durch Belichtung im Keimbett beeinflusst. Diese Wirkung ist auch bei konstanten Temperaturen vorhanden, bleibt aber latent und kann, wie im vorigen gezeigt, später durch Anwendung intermittierender Temperaturen nachgewiesen werden. Bereits diese Feststellung spricht in hohem Maße gegen die Annahme, daß wir die Lichtwirkung als Reizvorgang aufzufassen haben; ganz unmöglich aber wäre diese Annahme, wenn der Nachweis gelänge, daß die latente Lichtwirkung durch ein Trocknen der Samen nach erfolgter Belichtung und vor der Behandlung mit den keimungsauslösenden intermittierenden Temperaturen nicht aufgehoben wird, sondern nachher in der gleichen Weise in die Erscheinung tritt.

Im Hinblick auf diese Überlegung wurden Samen von *Ranunculus* zunächst bei konstanten Temperaturen teils hell, teils dunkel gehalten, wobei sie, wie wir sahen, durch Lichtwirkung wohl beeinflusst werden, aber nicht keimen können. Dann werden die Samen bei Zimmertemperatur in Dunkelheit

schnell getrocknet, bestimmte Zeit trocken aufgehoben, wieder ins Keimbett ausgelegt und nun unter gleichmäßiger Behandlung mit intermittierenden Temperaturen in Dunkelheit auf Keimverhalten geprüft. Zwei zu verschiedenen Zeitpunkten begonnene, nach diesem Prinzip durchgeführte Versuchsreihen sind im folgenden zusammengestellt. (Siehe Tabellen 3 und 4, S. 616, 617 und 618, 619.)

Die Ergebnisse beider Tabellen stimmen überein; es genügt einige Daten von Tabelle 3 anzuführen. Die drei Tage bei konstant 28° dunkel gehaltenen und dann mit intermittierenden Temperaturen behandelten Samen keimten mit 14,0%, die bei konstant 28° im Licht gehaltenen und dann ebenso behandelten mit 70,5 bzw. 61,5 %. Genau die gleichen bedeutenden Unterschiede machen sich geltend, wenn die Samen nach dem Aufenthalt bei konstant 28° zunächst getrocknet und erst nach Tagen (im Versuch der Tabelle 4 erst nach 24 Tagen!) wieder ins Keimbett ausgelegt werden.

Ranunculus sceleratus gibt zu Versuchen der vorstehenden Art deswegen ein so ausgezeichnetes Material ab, weil das Licht bei konstanten Temperaturen nicht keimungsauslösend wirkt; es läßt sich daher nicht der Einwand erheben, daß die Trocknung nur die bereits ausgelöste Keimung unterbricht. Daß dem nicht so ist, zeigten Versuche, in denen die vorher bei konstanten Temperaturen belichteten Samen in der gleichen Weise getrocknet, und dann wieder bei konstanten Temperaturen ausgelegt wurden; in diesem Fall treten Keimungen trotz der vorhergehenden Belichtung ebensowenig ein, wie sie das bei dauernder Belichtung tun.

Auf die prinzipielle Bedeutung der vorstehenden Versuche für die Frage der Lichtkeimung soll am Schluss dieser Mitteilung nochmals hingewiesen werden; zunächst sei noch einiger ähnlicher Versuche mit den Samen von *Chloris ciliata* gedacht: (Siehe Tabelle 5, S. 618.)

Auch in diesem Versuch zeigt sich, daß die Trocknung der Samen die Lichtwirkung nicht aufhebt, sondern nur unterbricht; jedoch ist der vorstehende Versuch, wie schon betont, nicht so beweisend als der entsprechende Versuch mit *Ranunculus sceleratus*, weil der Einwand erhoben werden

Versuche über die Einwirkung einer zwischen Lichtwirkung im

Versuchsmaterial: Ranun-

Samen in Petrischalen auf

Zahl der Samen in jeder

Versuchsbeginn gleichmäßig 29. April 1912; Samen zunächst 3 Tage (bis 2. Mai) hell und ein Teil sofort mit intermittierenden Temperaturen (täglich 4 Std. 28⁰, 20 Std. 12⁰) behandelt, ein dann wieder im Keimbett ausgelegt, und in der gleichen Weise mit intermittierenden Temperaturen

Versuchs-Nr.	Belichtung während des vorhergehenden Aufenthalts bei konstant 28 ⁰ (29. April bis 2. Mai)	Behandlung der Samen, nachdem sie gleichmäßig vom 29. IV. bis 2. V. dunkel bzw. hell bei konstant 28 ⁰ gehalten waren	Keimprocente	
			5	6
			Tagen ¹	
3263, 2a 2b 1a 1b 3a 3b	Dunkel	} sofort, d. h. ohne Zwischentrocknung, vom 2. V. ab regelmäßig intermittiert: täglich 4 Std. 28 ⁰ , 20 Std. 12 ⁰	(7. V.)	(8. V.)
	"		o	o
	Osramlicht 600 N.-K.		o	o
	"		o	1
	diff. Tageslicht		o	3
	"		o	6
3274, 2a 2b 1a 1b 3a 3b	Dunkel	} am 2. V. getrocknet, trocken aufbewahrt bis 3. V., am 3. V. wieder ins Keimbett ausgelegt und regelmäßig intermittiert: täglich 4 Std. 28 ⁰ , 20 Std. 12 ⁰	(8. V.)	(9. V.)
	"		o	o
	Osramlicht 600 N.-K.		o	o
	"		o	1
	diff. Tageslicht		o	o
	"		o	o
3275, 2a 2b 1a 1b 3a 3b	Dunkel	} am 2. V. getrocknet, trocken aufbewahrt bis 6. V., am 6. V. wieder ins Keimbett eingelegt und regelmäßig intermittiert: täglich 4 Std. 28 ⁰ , 20 Std. 12 ⁰	(11. V.)	(12. V.)
	"		o	o
	Osramlicht 600 N.-K.		o	o
	"		o	1
	diff. Tageslicht		o	4
	"		o	3
3276, 2a 2b 1a 1b 3a 3b	Dunkel	} am 2. V. getrocknet, trocken aufbewahrt bis 11. V., am 11. V. wieder ins Keimbett ausgelegt und regelmäßig intermittiert: täglich 4 Std. 28 ⁰ , 20 Std. 12 ⁰	(16. V.)	(17. V.)
	"		o	o
	Osramlicht 600 N.-K.		o	o
	"		o	5
	diff. Tageslicht		o	4
	"		o	1

¹⁾ Gerechnet vom Beginn der Behandlung mit der intermittierenden Temperatur: täglich

kann, daß das Licht die Keimung der Samen bereits ausgelöst und die Trocknung die schon ausgelöste Keimung nur unterbrochen habe. Bei Ranunculus fällt dieser Einwand deswegen ohne weiteres fort, weil eben das Licht hier bei konstanten Temperaturen nicht auslösend zu wirken vermag.

belle 3.

Keimbett und Keimung eingeschalteten Trocknung der Samen.

culus sceleratus, Ernte 1911.

Fließpapier mit dest. Wasser.

Schale 100.

dunkel bei konstant 28°. In dieser Zeit keine Keimungen. Vom 2. Mai ab alles in Dunkelheit, anderer Teil zunächst bei Zimmertemperatur getrocknet, verschieden lange trocken aufgehoben, behandelt. Nähere Einzelheiten im Text.

der einzelnen Schalen nach							Durchschnittliche Keimprocente am Versuchsschluß
7	8	9	10	12	15	20	
Tagen ¹							
(9. V.)	(10. V.)	(11. V.)	(12. V.)	(14. V.)	(17. V.)	(22. V.)	
0	3	7	7	10	11	11	14,0
3	5	10	11	14	16	17	
9	30	45	51	60	65	70	70,5
19	37	49	55	60	63	71	
10	19	28	36	42	47	56	61,5
13	30	49	52	59	65	67	
(10. V.)	(11. V.)	(12. V.)	(13. V.)	(15. V.)	(18. V.)	(23. V.)	
0	3	5	8	10	11	11	11,0
0	6	7	9	10	10	11	
9	36	47	57	62	67	71	68,0
12	32	39	45	54	60	65	
5	21	35	42	48	55	61	56,0
8	18	30	37	40	44	51	
(13. V.)	(14. V.)	(15. V.)	(16. V.)	(18. V.)	(21. V.)	(26. V.)	
1	4	4	6	7	10	10	10,5
1	5	5	9	10	10	11	
14	38	46	53	64	68	72	69,5
17	36	45	50	53	61	67	
9	25	36	41	48	59	63	61,0
7	22	28	35	43	51	59	
(18. V.)	(19. V.)	(20. V.)	(21. V.)	(23. V.)	(26. V.)	(31. V.)	
0	2	8	11	12	13	15	13,0
0	1	4	7	10	10	11	
18	33	51	61	68	71	74	75,0
16	35	50	56	65	69	76	
5	21	28	33	51	53	57	57,0
4	16	19	28	45	52	57	

¹ 4 Std. 28°, 20 Std. 12°.

IV. Über das Zusammenwirken von Licht und keimungsauslösenden Stoffen.

Wir wissen heute, daß sich die keimungsauslösende Wirkung des Lichtes in weitgehendem Maße durch die Anwendung bestimmter chemischer Stoffe ersetzen läßt. Der von Lehmann

Versuchsanstellung und Versuchsprinzip wie bei Versuchen der Tabelle 3, jedoch
Versuchsbeginn:

Versuchs- Nr.	Belichtung während des vorher- gehenden Aufenthalts bei konstant 28° (13. bis 17. V.)	Behandlung der Samen, nachdem sie gleichmäßig vom 13. bis 17. V. dunkel bzw. hell bei konstant 28° gehalten waren	Keimprozente	
			5	6
			Tagen ¹	
3292, 2a 2b 1a 1b	Dunkel	} sofort, d. h. ohne Zwischentrocknung, vom 17. V. regelmäßig intermittiert: täglich 4 Std. 28°, 20 Std. 12°	Datum: (22. V.)	(23. V.)
			0	2
	0		3	
	2		15	
0	13			
3293, 2a 2b 1a 1b	Dunkel	} am 17. V. getrocknet, trocken aufbewahrt bis 10. VI., am 10. VI. wieder ins Keim- bett ausgelegt und regelmäßig intermit- tiert: täglich 4 St. 28°, 20 St. 12°	Datum: (15. VI.)	(16. VI.)
			0	3
	0		1	
	1		15	
1	10			

¹⁾ Gerechnet vom Tage der Behandlung mit intermittierenden Temperaturen: täglich 4 Stunden 28°, 20 Stunden 12°.

Tabelle 5.

Versuch über die Einwirkung einer zwischen Lichtwirkung im Keimbett und Keimung eingeschalteter Trocknung der Samen.

Versuchsmaterial: *Chloris ciliata*, Ernte 1912, Zahl der Samen in jeder Versuchsreihe 2×100 . Die Samen wurden am 6. Juli 1912 in Petrischalen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser bei 12° in Dunkelheit ausgelegt und hier bis zum 26. Juli gelassen; in dieser Zeit keine Keimungen. Am 26. Juli erfolgte das Umstellen der Schalen in 33°, Belichtung und Weiterbehandlung in der folgenden Weise:

Versuchs- Nr.	Behandlung der Samen vom 26. Juli ab:	Keimprozente in 5 Tagen	
		vom 26.—31. Juli	vom 10.—15. Sept.
3565, 1a, b	sofort und dauernd in Dunkelheit bei 33°	1a: 10% 1b: 12%	
2a, b	zuerst 7 Stunden bei 33° Tageslicht, dann in Dunkelheit bei 33°	2a: 43% 2b: 45%	
3566, 1a, b	zuerst 7 Stunden in Dunkelheit bei 33°, dann bei dieser Temperatur getrocknet. Trocken aufgehoben bis zum 10. Septbr., an diesem Tage wieder ins Keimbett ausgelegt (auf Fließpapier mit dest. Wasser), in Dunkelheit bei 33° gehalten.		1a: 12% 1b: 15%
2a, b	zuerst 7 Stunden in Tageslicht bei 33°, dann genau behandelt wie Nr. 1a, b.		2a: 37% 2b: 44%

belle 4.

Samen zunächst 4 Tage (vom 13. bis 17. Mai) hell und dunkel bei konstant 28° gehalten.
13. Mai 1912.

der einzelnen Schalen nach							Durchschnittliche Keimprozent am Versuchsschluß
7	8	9	10	12	15	20	
Tagen ¹							
(24. V.)	(25. V.)	(26. V.)	(27. V.)	(29. V.)	(1. VI.)	(6. VI.)	
6	10	19	19	21	24	26	26,0
12	22	22	23	24	24	26	
40	51	58	60	63	65	68	69,5
39	57	61	64	68	68	71	
(17. VI.)	(18. VI.)	(19. VI.)	(20. VI.)	(22. VI.)	(25. VI.)	(30. VI.)	
6	9	15	17	19	21	21	24,0
9	19	19	20	22	25	27	
39	61	69	71	72	74	75	70,0
26	46	50	54	60	63	65	

¹) Gerechnet vom Tage der Behandlung mit intermittierenden Temperaturen: täglich 4 Stunden 28°, 20 Stunden 12°.

und Ottenwälder (17, 18, 19) ausgesprochenen keimungsauslösenden Wirkung der Säuren konnte ich in umfangreichen Versuchen die keimungsauslösende Wirkung der N-Verbindungen an die Seite stellen, sodaß wir augenblicklich die lichtempfindlichen Samen in Säuretypus und N-Typus gliedern können (8, 9).

Es fragt sich nun, in welchem Maße die keimungsauslösende Wirkung des Lichtes durch die gleichzeitige Anwesenheit von keimungsauslösenden Chemikalien beeinflusst wird. An sich erscheint es von vornherein wahrscheinlich, daß Lichtwirkung und Wirkung keimungsauslösender Stoffe sich summieren, wenn beide in dem gleichen Sinne wirksam sind.

Dieser Fall läßt sich in der Tat beobachten. Ich habe an anderer Stelle (8, S. 291) bereits Versuche in dieser Richtung angeführt, die für *Ranunculus sceleratus* ergaben, daß die keimungsauslösende Wirkung des Tageslichtes und der Knopschen Nährlösung sich in ihren Wirkungen addieren. Das Endergebnis dieser an anderer Stelle ausführlicher mitgeteilten Versuche sei in der folgenden Form zusammengestellt:

Tabelle 6.

Versuche mit *Ranunculus sceleratus*, Ernte 1911. Versuchsdauer: 7. Dezember 1911 bis 18. Januar 1912. Samen hell und dunkel, auf destilliertem Wasser bzw. Nährlösung, bei regelmäßig intermittierenden Temperaturen.

Versuchs-Nr.	Substrat	Belichtung	Keimprozente bei intermittierender Behandlung			
			I täglich 4 Std. 25° 20 Std. 12°	II täglich 4 Std. 12° 20 Std. 28°	III täglich 4 Std. 28° 20 Std. 19°	IV täglich 4 Std. 19° 20 Std. 28°
2922	dest. Wasser	Dunkelheit	50,3	1,0	3,7	0,7
2934	„ „	Tageslicht	87,0	31,5	60,5	28,0
2936	Nährlösung	Dunkelheit	86,3	35,7	40,7	55,0
2935	„ „	Tageslicht	86,5	81,5	84,0	86,0

Bei der intermittierenden Behandlung I genügte sowohl die Anwendung von Tageslicht wie die Anwendung von Nährlösung, um maximale Keimprozente zu erzielen; bei den übrigen intermittierenden Behandlungen führt dagegen nur die kombinierte Anwendung von Licht und Nährlösung zu dem gleichen Ziel.

Einen weiteren Versuch über die Kombination von Licht und keimungsauslösender Nährlösung habe ich dann früher schon für *Chloris ciliata* mitgeteilt (7, S. 81). Dieser Versuch ist jedoch insoweit von dem vorigen prinzipiell verschieden, als er nicht die keimungsauslösende Wirkung des Lichtes, sondern die keimungshemmende Wirkung dieses Faktors zum Gegenstand hat; wir haben ja in *Chloris* den ersten Fall kennen gelernt, daß die Lichtwirkung je nach äußeren Umständen, nämlich der Höhe der Keimungstemperatur verschieden ist, indem das Licht bei höheren Temperaturen keimungsauslösend, bei niederen dagegen keimungshemmend wirkt. In dem eben erwähnten und im folgenden nochmals kurz angeführten Versuch sind also keimungshemmende Wirkung des Lichtes und keimungsauslösende Wirkung der Nährlösung kombiniert:

Tabelle 7.

Versuche mit entspelzten Körnern von *Chloris ciliata*, Ernte 1911. Versuchsbeginn 15. November 1911. Keimungstemperatur gleichmäßig ca. 17°.

Versuchs-Nr.	Substrat	Belichtung	Durchschnittl. Keimproz. nach			
			3	5	10	20
			Tagen			
2885, 1 a-d	dest. Wasser	Dunkelheit	10,0	14,0	14,0	14,0
2884, 1 a-b	„ „	diff. Tageslicht	0	2,5	3,0	3,0
2885, 2 a-d	Nährlösung	Dunkelheit	89,0	95,5	97,0	98,0
2884, 2 a,b	„ „	diff. Tageslicht	66,0	83,0	92,0	93,0

Der keimungshemmende Einfluß des Lichtes macht sich auch bei Keimung auf der keimungsauslösenden Nährlösung bemerkbar; beide wirken also im entgegengesetzten Sinne. Das Gleiche zeigt die folgende unlängst durchgeführte Versuchsreihe:

Tabelle 8.

Versuch mit entspelzten Körnern von *Chloris ciliata*. Ernte 1914.

Versuchsbeginn: 26. Juli 1915. Keimungstemperatur: gleichmäßig ca. 22°.

Versuchs-Nr.	Substrat	Belichtung	Keimprozent der einzelnen Schalen nach					
			1	2	3	5	7	10
			Tagen					
3805, 1a, b 2a, b	dest. Wasser ,, ,,	Dunkel	a b	a b	a b	a b	a b	a b
		diff. Tageslicht	8 9	39 41	66 60	70 73	78 77	78 78
3807, 1a, b 2a, b	KNO ₃ 0,01 mol. ,, ,,	Dunkel	a b	a b	a b	a b	a b	a b
		diff. Tageslicht	20 26	53 57	75 72	84 83	87 86	89 88
			1 2	23 21	38 41	61 66	74 77	84 83

Während also in dem zuerst angeführten Beispiel von *Ranunculus sceleratus* keimungsauslösende Wirkung des Lichtes und keimungsauslösender Stoffe sich in ihren Wirkungen addieren, wirken in den letzten Versuchsreihen beide einander entgegen, weil eben das Licht unter den angegebenen Temperaturverhältnissen nicht mehr keimungsauslösend, sondern keimungshemmend wirkt, während die keimungsauslösenden Stoffe auch bei niederen Temperaturen ihre keimungsauslösende Wirkung bemerkbar zu machen suchen. Daraus ergibt sich in besonders deutlicher Weise, daß wir Lichtwirkung und Wirkung keimungsauslösender Stoffe nicht in vollem Umfang identifizieren dürfen.

Bei höheren Keimungstemperaturen wirkt nun auch bei *Chloris ciliata* das Licht keimungsauslösend, also in der gleichen Richtung wie keimungsauslösende Stoffe; die folgenden Versuche berichten über die kombinierte Anwendung des Lichtes und keimungsauslösender Stoffe unter diesen Bedingungen, wobei verschieden starke Nitratlösungen zur Anwendung kamen.

Die Versuche der Tabelle 9 (siehe S. 622) zeigen zunächst, daß das Licht die Keimung der auf destilliertes Wasser ausgelegten Samen fördert. Ein Vergleich der in Dunkelheit auf Wasser und KNO₃-Lösungen ausgelegten Körner ergibt andererseits eine keimungsauslösende Wirkung der KNO₃-Lösung, so weit es sich um

Tabelle 9.

Versuch mit entspelzten Körnern von *Chloris ciliata*. Ernte 1912.

Versuchsbeginn: 13. September 1912, Versuchsschluß: 23. September 1912.

Zahl der Samen in jeder Versuchsreihe bei Nr. 3626 und 3627 je 4×100 , bei den übrigen Versuchsnummern je 2×100 .

Samen auf Fließpapier mit dest. Wasser bzw. verschiedenen KNO_3 -Lösungen.

Keimungstemperatur gleichmäßig 33° .

Versuchs-Nr.	Keimbett		Keimprozent		Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
	Substrat	Belichtung	der einzelnen Schalen	im Durchschnitt		
3626, 1 a-d	dest. Wasser	Dunkel	50, 50, 47, 55	50,5	1	2,59
3627, 1 a-d	„ „	diff. Tageslicht	73, 71, 84, 69	74,25	1	2,67
3622, 10 a, b	KNO_3 0,02 mol.	Dunkel	85, 76	80,5	1	2,28
3623, 10 a, b	„ 0,02 „	diff. Tageslicht	84, 83	83,5	1	2,21
3622, 9 a, b	„ 0,05 „	Dunkel	85, 78	81,5	1	2,56
3623, 9 a, b	„ 0,05 „	diff. Tageslicht	83, 88	85,5	1	2,62
3622, 8 a, b	„ 0,10 „	Dunkel	54, 53	53,5	2	2,87
3623, 8 a, b	„ 0,10 „	diff. Tageslicht	48, 62	55,0	2	3,30
3622, 7 a, b	„ 0,15 „	Dunkel	32, 31	31,5	2	2,83
3623, 7 a, b	„ 0,15 „	diff. Tageslicht	39, 34	36,5	2	3,33
3622, 6 a, b	„ 0,18 „	Dunkel	26, 20	23,0	2	3,30
3623, 6 a, b	„ 0,18 „	diff. Tageslicht	21, 22	21,5	2	3,68
3622, 5 a, b	„ 0,20 „	Dunkel	26, 18	22,0	2	3,80
3623, 5 a, b	„ 0,20 „	diff. Tageslicht	21, 28	24,5	3	4,82
3622, 4 a, b	„ 0,22 „	Dunkel	18, 18	18,0	2	3,57
3623, 4 a, b	„ 0,22 „	diff. Tageslicht	13, 15	14,0	3	4,75
3622, 3 a, b	„ 0,24 „	Dunkel	15, 14	14,5	2	3,86
3623, 3 a, b	„ 0,24 „	diff. Tageslicht	14, 7	10,5	4	5,95
3622, 2 a, b	„ 0,27 „	Dunkel	15, 9	12,0	2	3,54
3623, 2 a, b	„ 0,27 „	diff. Tageslicht	3, 7	5,0	5	7,20
3622, 1 a, b	„ 0,30 „	Dunkel	7, 5	6,0	3	5,42
3623, 1 a, b	„ 0,30 „	diff. Tageslicht	3, 1	2,0	4	6,75

nicht zu hohe Konzentrationen handelt; bei höheren Konzentrationen ergibt sich in immer steigendem Maße eine Schädigungswirkung, wie das an anderer Stelle ausführlicher beschrieben worden ist (8).

Was nun die Kombination von Licht und keimungsfördernder KNO_3 -Lösung anbetrifft, so ergibt sich aus Tabelle 9, daß bei schwachen Konzentrationen von KNO_3 die fördernde Wirkung derselben durch Belichtung noch eine geringe Steigerung erfährt: Lichtwirkung und fördernde Wirkung von KNO_3 addieren sich also.

Insoweit bieten die in Tabelle 9 enthaltenen Versuche nichts Besonderes; das prinzipielle Neue liegt in den Versuchen mit stärkeren KNO_3 -Lösungen: vergleichen wir bei diesen die in Licht und Dunkelheit erzielten Keimprozent, vor allem auch die durchschnittlichen Keimgeschwindigkeiten, so sehen wir, daß das Licht nunmehr nicht mehr fördernd, sondern deutlich keimungshemmend wirkt. Vor allem die Unterschiede der Keimgeschwindigkeiten zeigen in überaus deutlicher Weise eine keimungshemmende Wirkung des Lichtes; auf 0,2 mol. keimen die im Licht befindlichen Samen durchschnittlich 1 Tag, auf 0,22 mol noch [mehr, auf 0,24 mol 2 Tage, auf 0,27 mol. fast 4 Tage länger als die unter gleichen Bedingungen in Dunkelheit zur Keimung schreitenden.

Damit ist also festgestellt, daß das Licht bei der gleichen Keimungstemperatur von 33° einerseits keimungsfördernd, andererseits keimungshemmend wirken kann; die erstere Wirkung ist auf destilliertem Wasser und schwachen KNO_3 -Lösungen, die hemmende Wirkung auf höheren Konzentrationen der keimungsauslösenden KNO_3 -Lösungen zu beobachten.

Genau die gleiche gegensinnige Wirkung des Lichtes unter gleichen Temperaturverhältnissen wurde in einem gleichzeitig durchgeführten und hier nicht ausführlich mitgeteilten Versuch mit $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ (Konzentrationen von 0,02—0,2 mol.) beobachtet. Eine weitere Versuchsreihe wurde wieder mit KNO_3 durchgeführt; um die fördernde Lichtwirkung von vornherein etwas mehr abzudämpfen und so die Möglichkeit eines möglichst krassen Hervortretens der Hemmungswirkung des Lichtes zu schaffen, wurden die zu dem folgenden Versuch verwendeten Samen unmittelbar vor Versuchsbeginn 1 Tag bei 75° vortrocknet; es ist früher (6, 7) gezeigt, daß eine derartige Vortrocknung die Nachreifevorgänge außerordentlich beschleunigt, derart, daß die unter sonst gleichen Umständen auf Lichtwirkung im Keimbett angewiesenen Samen in immer höherem Maße auch in Dunkelheit zur Keimung schreiten.

Auch die Ergebnisse des nachstehenden Versuchs lassen an der Tatsache einer keimungshemmenden Wirkung des Lichtes bei höheren Temperaturen keinen Zweifel. Das Gleiche gilt

Tabelle 10.

Versuche mit entspelzten Körnern von *Chloris ciliata*, Ernte 1912. Versuchsbeginn: 25. Septbr. 1912. Zahl der Samen in jeder Schale: 100 Korn. Samen auf Fließpapier mit dest. Wasser bezw. KNO_3 -Lösungen. Keimungstemperatur: gleichmäßig 33° .

Versuch-Nr.	Keimbett:		Keimungen der einzelnen Schalen nach						Durchschnittliche Keimprozentage am Versuchsschluß
	Substrat	Belichtung	1	2	3	5	7	12	
			Tagen						
3646, 2a	dest. Wasser	Dunkel	55	77	79	79	79	79	78,0
2b	„ „	„	66	79	79	80	80	80	
2c	„ „	„	54	74	75	75	75	75	
1a	„ „	diff. Tageslicht	58	85	90	92	92	92	89,0
1b	„ „	„	68	88	88	88	89	90	
1c	„ „	„	53	79	83	85	85	85	
3652, 2a	KNO_3 0,01 mol.	Dunkel	66	78	81	82	82	82	87,0
2b	„ 0,01 „	„	70	84	88	89	89	89	
2c	„ 0,01 „	„	78	86	87	89	90	90	
1a	„ 0,01 „	diff. Tageslicht	75	92	96	97	97	97	92,0
1b	„ 0,01 „	„	70	89	89	90	90	90	
1c	„ 0,01 „	„	78	87	88	88	89	89	
3651, 2a	KNO_3 0,20 mol.	Dunkel	4	38	47	49	51	51	54,3
2b	„ 0,20 „	„	6	44	48	51	52	54	
2c	„ 0,20 „	„	7	45	53	58	58	58	
1a	„ 0,20 „	diff. Tageslicht	0	19	42	60	62	66	61,3
1b	„ 0,20 „	„	0	25	40	47	52	57	
1c	„ 0,20 „	„	0	23	44	52	54	61	
3650, 2a	KNO_3 0,22 mol.	Dunkel	2	51	57	63	64	64	56,0
2b	„ 0,22 „	„	6	36	48	52	53	53	
2c	„ 0,22 „	„	4	35	43	43	46	51	
1a	„ 0,22 „	diff. Tageslicht	0	11	25	32	39	48	49,7
1b	„ 0,22 „	„	0	14	29	42	43	53	
1c	„ 0,22 „	„	0	8	27	43	44	48	
3649, 2a	KNO_3 0,24 mol.	Dunkel	0	38	49	54	55	55	49,3
2b	„ 0,24 „	„	1	26	35	38	39	40	
2c	„ 0,24 „	„	4	39	43	49	50	53	
1a	„ 0,24 „	diff. Tageslicht	0	7	21	34	42	42	46,0
1b	„ 0,24 „	„	0	7	14	24	29	48	
1c	„ 0,24 „	„	0	14	30	35	38	48	
3648, 2a	KNO_3 0,27 mol.	Dunkel	0	16	30	38	39	42	41,3
2b	„ 0,27 „	„	0	12	23	29	35	40	
2c	„ 0,27 „	„	0	18	30	35	40	42	
1a	„ 0,27 „	diff. Tageslicht	0	0	14	23	29	33	35,7
1b	„ 0,27 „	„	0	3	14	27	30	36	
1c	„ 0,27 „	„	0	4	15	29	32	38	
3647, 2a	KNO_3 0,30 mol.	Dunkel	0	18	29	37	37	38	39,0
2b	„ 0,30 „	„	0	11	27	33	36	38	
2c	„ 0,30 „	„	0	15	30	38	39	41	
1a	„ 0,30 „	diff. Tageslicht	0	2	6	14	18	20	23,3
1b	„ 0,30 „	„	0	0	4	7	13	17	
1c	„ 0,30 „	„	0	0	12	24	29	33	

für die beiden am Schluß dieses Abschnittes mitgeteilten, von E. A. Krüger angestellten Versuchsreihen, die mit Chloris-Samen Ernte 1914, bei etwas geringeren Keimungstemperaturen und auf $Mg(NO_3)_2$ beziehungsweise KNO_3 durchgeführt sind.

Die Beziehungen zwischen Lichtwirkung und Temperatur bei der Keimung von *Chloris ciliata* sind von mir früher (7,

Tabelle 11.

Versuche von E. A. Krüger.

Entspelzte Körner von *Chloris ciliata*, Ernte 1914. Zahl der Samen in jeder Schale: 100. Keimungstemperatur für alle Schalen gleichmäßig: leichtschwankende Temperatur von 26 bis 28°. Versuchsbeginn: 17. Juli 1914, Versuchsschluß: 24. Juli 1914.

Substrat	Belichtung	Keimprozentage der einzelnen Schalen nach					Durchschnittliche Keimprozentage am Versuchsschluß
		1	2	3	5	7	
		Tagen					
dest. Wasser	Dunkel	31	39	39	39	39	36,3
„ „	„	26	29	29	30	30	
„ „	„	23	35	38	44	40	
„ „	diff. Tageslicht	24	51	59	68	70	70,7
„ „	„ „	22	42	60	71	72	
„ „	„ „	30	47	58	67	70	
$Mg(NO_3)_2$ 0,005 mol.	Dunkel	48	64	68	69	71	73,5
„ „ 0,005 „	„	53	69	72	74	76	
„ „ 0,005 „	diff. Tageslicht	48	72	89	91	91	91,0
„ „ 0,005 „	„ „	51	70	81	89	91	
$Mg(NO_3)_2$ 0,05 mol.	Dunkel	42	67	77	77	77	74,5
„ „ 0,05 „	„	45	64	68	71	72	
„ „ 0,05 „	diff. Tageslicht	34	68	87	90	90	91,5
„ „ 0,05 „	„ „	22	60	89	93	93	
$Mg(NO_3)_2$ 0,10 mol.	Dunkel	37	56	66	72	72	65,0
„ „ 0,10 „	„	18	43	54	58	58	
„ „ 0,10 „	diff. Tageslicht	2	23	62	85	87	87,5
„ „ 0,10 „	„ „	4	18	53	86	88	
$Mg(NO_3)_2$ 0,125 mol.	Dunkel	20	33	48	56	56	55,0
„ „ 0,125 „	„	18	39	49	53	54	
„ „ 0,125 „	diff. Tageslicht	0	4	30	69	74	70,5
„ „ 0,125 „	„ „	1	6	25	63	67	
$Mg(NO_3)_2$ 0,15 mol.	Dunkel	5	15	24	39	41	46,0
„ „ 0,15 „	„	4	18	34	48	51	
„ „ 0,15 „	diff. Tageslicht	0	1	13	43	52	46,0
„ „ 0,15 „	„ „	0	1	13	30	40	
$Mg(NO_3)_2$ 0,20 mol.	Dunkel	0	4	7	17	17	19,5
„ „ 0,20 „	„	0	5	11	21	22	
„ „ 0,20 „	diff. Tageslicht	0	0	3	5	6	7,5
„ „ 0,20 „	„ „	0	0	1	6	9	

S. 78) dahin charakterisiert worden, »daß das Licht nur bei höheren Temperaturen (z. B. 33—34⁰) die Keimung befördert, bei Temperaturen von etwas über 20⁰ indifferent ist und bei Temperaturen darunter sogar die Keimung hemmt.« Auf Grund der obigen Versuche ist die Temperatur dieses absoluten

Tabelle 12.

Versuche von E. A. Krüger.

Entspelzte Körner von *Chloris ciliata*, Ernte 1914.

Zahl der Samen in jeder Schale: 100 Korn.

Keimungstemperatur für alle Schalen gleichmäßig: leichtschwankende Temperaturen 26 bis 28⁰.

Versuchsbeginn: 17. Juli 1914, Versuchsschluß: 24. Juli 1914.

Substrat	Belichtung	Keimprozent der einzelnen Schalen nach					Durchschnittliche Keimprozent am Versuchsschluß
		1	2	3	5	7	
		Tagen					
dest. Wasser	Dunkel	28	39	39	40	40	37,7
„ „	„	26	36	36	40	40	
„ „	„	21	29	32	33	33	
„ „	diff. Tageslicht	29	51	58	67	71	73,0
„ „	„ „	21	48	62	71	71	
„ „	„ „	29	54	69	75	77	
KNO ₃ 0,01 mol	Dunkel	42	56	62	64	66	70,5
„ 0,01 „	„	48	68	73	75	75	
„ 0,01 „	diff. Tageslicht	49	77	87	90	91	92,5
„ 0,01 „	„	48	82	93	94	94	
KNO ₃ 0,10 mol	Dunkel	44	64	74	77	78	79,5
„ 0,10 „	„	52	70	77	78	81	
„ 0,10 „	diff. Tageslicht	34	61	83	92	93	94,5
„ 0,10 „	„	37	69	84	94	96	
KNO ₃ 0,20 mol	Dunkel	28	55	62	66	67	68,5
„ 0,20 „	„	26	57	66	70	70	
„ 0,20 „	diff. Tageslicht	6	20	50	82	85	79,0
„ 0,20 „	„	4	10	42	70	73	
KNO ₃ 0,25 mol	Dunkel	21	35	40	44	46	50,5
„ 0,25 „	„	22	41	50	53	55	
„ 0,25 „	diff. Tageslicht	0	3	18	40	53	51,0
„ 0,25 „	„	0	6	26	40	49	
KNO ₃ 0,30 mol	Dunkel	6	24	31	38	38	29,5
„ 0,30 „	„	7	13	17	21	21	
„ 0,30 „	diff. Tageslicht	0	0	4	16	21	18,0
„ 0,30 „	„	0	0	3	11	15	
KNO ₃ 0,40 mol	Dunkel	0	0	0	0	0	3,0
„ 0,40 „	„	0	1	5	6	6	
„ 0,40 „	diff. Tageslicht	0	0	0	0	0	0,5
„ 0,40 „	„	0	0	0	1	1	

Einflusses auf die Frage der Lichtwirkung entkleidet: auf stärkeren Konzentrationen keimungsauslösender Stoffe wirkt das Licht auch bei höheren Temperaturen keimungshemmend, bei denen es auf destilliertem Wasser und auf schwachen Lösungen keimungsauslösender Stoffe keimungsfördernd wirkt.

V. Über Lichtwirkung bei Keimung auf nicht keimungsauslösenden Stoffen.

Es ist im vorigen Abschnitt der Nachweis erbracht, daß das Licht die Keimung von *Chloris ciliata* bei Temperaturen, unter denen es sonst keimungsauslösend wirkt, dann in hemmender Weise beeinflußt, wenn die Samen auf stärkeren Lösungen keimungsauslösender Stoffe ausgelegt werden.

Zur Erklärung dieser Erscheinung ging ich zunächst von der Beobachtung aus, daß nicht nur das Licht bei der Keimung auf keimungsauslösenden Stoffen unter Umständen hemmend wirken kann, sondern daß auch die keimungsauslösenden Stoffe selbst dann eine keimungshemmende Wirkung auszuüben vermögen, wenn sie in zu starker Konzentration zur Anwendung gebracht werden. Wenn also einerseits eine Steigerung der Konzentration keimungsauslösender Stoffe, andererseits eine Belichtung bei Keimung auf keimungsauslösenden Stoffen in gleicher Weise die Keimung hemmen, so besteht die Möglichkeit, daß die im vorigen Abschnitt festgestellte keimungshemmende Wirkung des Lichtes bei Keimung auf keimungsauslösenden Stoffen der keimungshemmenden Wirkung einer Steigerung der Konzentration dieser Stoffe entspricht; in diesem Fall würde also die Lichtwirkung in einer Bildung keimungsauslösender Stoffe zu erblicken sein.

Wenn die Verhältnisse so liegen, wie eben angegeben, so dürfte natürlich eine keimungshemmende Wirkung des Lichtes unter Temperaturverhältnissen, unter denen es sonst keimungsauslösend wirkt, nur auf Lösungen keimungsauslösender Stoffe zu beobachten sein. Versuche mit Lösungen nicht keimungsauslösender Stoffe müssen also die Entscheidung bringen. Derartige Versuche wurden zunächst im Sommer 1914 von E. A. Krüger durchgeführt und sind in den folgenden Tabellen enthalten.

Tabelle 13.

Versuche von E. A. Krüger.

Entspelzte Körner von *Chloris ciliata*, Ernte 1914.

Zahl der Samen in jeder Schale: 100 Korn.

Keimungstemperatur für alle Schalen gleichmäßig: leicht schwankende Temperatur von 21 bis 24°.

Versuchsbeginn: 26. Juli 1914, Versuchsschluß 1. August 1914.

Substrat	Belichtung	Keimprozent der einzelnen Schalen nach					Durch- schnittliche Keim- prozent am Versuchs- schluß
		1	2	3	4	6	
		Tage					
dest. Wasser	Dunkel	0	27	32	33	34	38,3
„ „	„	0	26	38	39	39	
„ „	„	0	35	40	41	42	
„ „	diff. Tageslicht	0	36	57	63	69	70,3
„ „	„ „	0	40	60	68	69	
„ „	„ „	0	28	50	60	73	
KCl 0,0001 mol.	Dunkel	0	28	36	38	38	36,0
„ 0,0001 „	„	0	24	32	34	34	
„ 0,0001 „	diff. Tageslicht	0	38	58	68	73	71,0
„ 0,0001 „	„ „	0	31	55	65	69	
KCl 0,001 mol.	Dunkel	0	27	33	33	34	34,5
„ 0,001 „	„	0	31	35	35	35	
„ 0,001 „	diff. Tageslicht	0	31	55	61	67	69,5
„ 0,001 „	„ „	0	37	53	62	72	
KCl 0,01 mol.	Dunkel	0	27	36	39	40	36,5
„ 0,01 „	„	0	23	30	31	33	
„ 0,01 „	diff. Tageslicht	0	27	63	73	76	73,5
„ 0,01 „	„ „	0	19	48	59	71	
KCl 0,1 mol.	Dunkel	0	20	24	27	27	23,0
„ 0,1 „	„	0	11	14	16	19	
„ 0,1 „	diff. Tageslicht	0	3	12	30	50	44,5
„ 0,1 „	„ „	0	3	11	21	39	
KCl 0,2 mol.	Dunkel	0	0	5	6	8	11,0
„ 0,2 „	„	0	1	8	11	14	
„ 0,2 „	diff. Tageslicht	0	0	0	3	17	16,0
„ 0,2 „	„ „	0	0	0	1	15	
KCl 0,3 mol.	Dunkel	0	0	0	3	7	5,5
„ 0,3 „	„	0	0	0	1	4	
„ 0,3 „	diff. Tageslicht	0	0	0	0	1	0,5
„ 0,3 „	„ „	0	0	0	0	0	

Als nicht keimungsauslösende Stoffe sind in den vorstehenden Versuchen KCl bzw. $MgCl_2$ gewählt. Der Vergleich der Keimungen auf destilliertem Wasser und auf schwachen Lösungen dieser Stoffe ergibt die fördernde Wirkung des Lichtes unter den angegebenen Temperaturverhältnissen. Bei mittleren

Tabelle 14.

Versuche von E. A. Krüger.

Entspelzte Körner von *Chloris ciliata*. Ernte 1914.

Zahl der Samen in jeder Schale: 100 Korn.

Keimungstemperatur für alle Schalen gleichmäßig: leicht schwankende Temperatur von 21—24°.

Versuchsbeginn: 26. Juli 1914, Versuchsschluß: 1. August 1914.

Substrat	Belichtung	Keimprozent der einzelnen Schalen nach					Durchschnittliche Keimprozent am Versuchsschluß
		1	2	3	4	6	
		Tagen					
dest. Wasser	Dunkel	0	27	32	33	34	38,3
„ „	„	0	26	38	39	39	
„ „	„	0	35	40	41	42	
„ „	diff. Tageslicht	0	36	57	63	69	70,3
„ „	„ „	0	40	60	68	69	
„ „	„ „	0	28	50	60	73	
MgCl ₂ 0,0001 mol.	Dunkel	0	33	44	45	45	38,0
„ 0,0001 „	„	0	28	30	30	31	
„ 0,0001 „	diff. Tageslicht	0	30	70	72	75	73,0
„ 0,0001 „	„ „	0	34	63	70	71	
MgCl ₂ 0,001 mol.	Dunkel	0	38	45	46	46	41,0
„ 0,001 „	„	0	26	35	36	36	
„ 0,001 „	diff. Tageslicht	0	31	52	56	72	70,0
„ 0,001 „	„ „	0	37	61	67	68	
MgCl ₂ 0,01 mol.	Dunkel	0	25	31	32	32	32,0
„ 0,01 „	„	0	21	28	29	32	
„ 0,01 „	diff. Tageslicht	0	40	58	70	75	72,5
„ 0,01 „	„ „	0	25	52	60	70	
MgCl ₂ 0,05 mol.	Dunkel	0	22	28	30	30	28,0
„ 0,05 „	„	0	14	21	24	26	
„ 0,05 „	diff. Tageslicht	0	4	22	33	42	44,0
„ 0,05 „	„ „	0	6	21	39	46	
MgCl ₂ 0,1 mol.	Dunkel	0	7	20	22	23	24,0
„ 0,1 „	„	0	4	17	22	25	
„ 0,1 „	diff. Tageslicht	0	1	4	13	24	23,0
„ 0,1 „	„ „	0	0	4	14	22	
MgCl ₂ 0,2 mol.	Dunkel	0	0	3	4	5	4,0
„ 0,2 „	„	0	0	1	1	3	
„ 0,2 „	diff. Tageslicht	0	0	0	0	0	0
„ 0,2 „	„ „	0	0	0	0	0	

Konzentrationen (KCl 0,1 mol., MgCl₂ 0,05 mol.) zeigt die Herabdrückung der Keimprozent bereits eine Schädigungswirkung dieser Lösungen an. In bezug auf die Lichtwirkung ist einerseits festzustellen, daß bei diesen Konzentrationen noch eine fördernde Wirkung besteht, denn die schließlich erhaltenen

Keimprozente sind im Licht höhere als in Dunkelheit, andererseits aber zeigt der Keimungsverlauf bereits eine gewisse hemmende Lichtwirkung, indem die Keimungen in Dunkelheit schneller eintreten als im Licht. Mit steigender Konzentration wird nun einerseits die schädigende Wirkung der betreffenden Lösung, andererseits aber die keimungshemmende Wirkung des Lichtes immer deutlicher, während die keimungsauslösende Wirkung des Lichtes zurücktritt; auf KCl 0,2 mol. treten nunmehr die ersten Keimungen in Dunkelheit nach zwei, im Licht aber erst nach vier Tagen ein; auf MgCl_2 0,2 mol. sind die ersten Keimungen im Dunkeln nach drei Tagen zu beobachten, während im Licht noch nach sechs Tagen Keimungen nicht zu verzeichnen sind.

Auf jeden Fall ergibt sich aus den vorstehenden Versuchen, daß die unter gleichen Versuchsbedingungen insbesondere gleichen Temperaturverhältnissen auf destilliertem Wasser und schwächeren Lösungen zu beobachtende fördernde Wirkung des Lichtes bei höheren Konzentrationen nicht mehr in dem gleichen Maße zutage tritt, sondern einer keimungshemmenden Wirkung Platz macht. Da dies nunmehr für nicht keimungsauslösende Stoffe festgestellt ist, kann die keimungshemmende Wirkung des Lichtes sich nicht in dem weiter oben angedeuteten Sinne einer Bildung keimungsauslösender Stoffe vollziehen; die Erklärung der keimungshemmenden Wirkung ist unzweifelhaft in anderer Richtung zu suchen.

In den letzten Wochen habe ich die Versuche E. A. Krügers nochmals selbst nachgeprüft und bin zu den gleichen Feststellungen gelangt; ich beschränke mich auf die Wiedergabe der folgenden Versuchsreihe: (Siehe Tabelle 15, S. 631.)

Der Versuch zeigt, daß das Licht bei einer Keimungstemperatur von 33° auf MgSO_4 0,18 mol die Keimung deutlich hemmt, auf destilliertem Wasser dagegen kaum beeinflußt. Wenn hier auf destilliertem Wasser eine fördernde Lichtwirkung nicht zu beobachten war, so liegt das unzweifelhaft an der weit vorgeschrittenen Nachreife der zum Versuche verwendeten Samen; es ist bereits (6, 7) früher gezeigt, daß gut nachgereifte Samen bei hohen Keimungstemperaturen in Dunkelheit ebenso gut keimen wie im Licht. So kann denn der vorstehende Versuch

Tabelle 15.

Versuche mit entspelzten Körnern von *Chloris ciliata*, Ernte 1914.

Versuchsbeginn: 29. VI. 1915, Versuchsschluß 16. VII. 1915.

Samen in Petrischalen auf Fließpapier mit dest. Wasser bezw. $MgSO_4$ 0,18 mol.

Zahl der Samen in jeder Versuchsreihe: 2×100 .

Versuchs-Nr.	Temperatur des Keimbettes	Substrat	Belichtung	Keimprozentage der einzelnen Schalen nach															
				1		2		3		4		6		10		17			
				Tagen															
				a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
3782, 1a,b	33 ⁰	dest. Wasser	Dunkel	42	37	71	68	74	72	81	76	85	77	85	78	85	79		
2a,b	33 ⁰	„ „	diff. Tageslicht	38	37	64	69	67	73	76	74	76	78	82	82	83	84		
3783, 1a,b	33 ⁰	$MgSO_4$ 0,18 mol.	Dunkel	22	31	47	50	52	55	55	60	57	60	57	63	59	63		
2a,b	33 ⁰	„ 0,18 „	diff. Tageslicht	4	6	25	32	31	42	35	44	38	47	40	49	42	49		
3784, 1a,b	ca. 22 ⁰	dest. Wasser	Dunkel	6	3	36	39	55	53	69	66	76	71	79	73	79	73		
2a,b	ca. 22 ⁰	„ „	diff. Tageslicht	0	0	10	21	18	25	27	31	44	36	51	47	52	48		
3785, 1a,b	ca. 22 ⁰	$MgSO_4$ 0,18 mol.	Dunkel	0	0	6	8	16	18	28	46	37	53	39	55	39	55		
2a,b	ca. 22 ⁰	„ 0,18 „	diff. Tageslicht	0	0	0	0	2	1	2	2	2	2	11	8	13	8		

nur die keimungshemmende Wirkung des Lichtes auf $MgSO_4$ gegenüber der indifferenten auf destilliertem Wasser zeigen.

Der zweite Teil der obigen Tabelle enthält Keimungsversuche bei einer niedrigen Temperatur (ca. 22⁰); hier macht sich auch auf destilliertem Wasser bereits eine deutliche keimungshemmende Wirkung des Lichtes bemerkbar. Auf eine derartige Abhängigkeit der Lichtwirkung von der Höhe der Keimungstemperatur ist früher bereits hingewiesen und wird später noch näher einzugehen sein. Die Keimungsversuche auf $MgSO_4$ 0,18 mol. bei 22⁰ zeigen, daß die bei dieser Temperatur auch auf destilliertem Wasser zu beobachtende keimungshemmende Wirkung des Lichtes ungleich schärfer hervortritt, wenn die Samen nicht auf destilliertem Wasser sondern auf stärkeren, an sich bereits bis zu einem gewissen Grade keimungshemmenden Lösungen von $MgSO_4$ dem Licht ausgesetzt werden.

Aus allen im Vorstehenden angeführten Versuchen ergibt sich also übereinstimmend, daß das Licht, und zwar auch bei hohen Keimungstemperaturen, die Keimung von *Chloris ciliata* dann stets hemmend beeinflusst, wenn die Samen statt auf Wasser auf stärkere Salzlösungen ausgelegt werden, wobei es gleichgültig ist, ob es sich

um keimungsauslösende Salze wie Nitrate, oder um nicht keimungsauslösende (z. B. KCl , $MgCl_2$, $MgSO_4$) handelt. Damit ist von neuem festgestellt, daß die Frage, in welchem Sinne das Licht die Keimung von *Chloris ciliata* beeinflußt, nicht nur von der Temperatur des Keimbettes, sondern auch von der Art des Substrates abhängt.

VI. Über Lichtwirkung in Abhängigkeit von Keimbetttemperatur und Nachreife der Samen.

In *Chloris ciliata* konnte ich seiner Zeit (6, 7) zum erstenmal den merkwürdigen Fall feststellen, daß das Licht auf die Keimung derselben Samen sowohl keimungsfördernd wie keimungshemmend wirken kann. Die an früherer Stelle ausführlich mitgeteilten Versuche führten, wie bereits oben angeführt, zu dem Ergebnis, »daß das Licht nur bei höheren Temperaturen die Keimung befördert, bei Temperaturen von etwas über 20^0 indifferent ist und bei Temperaturen darunter sogar die Keimung hemmt«. Ähnliche Beobachtungen einer je nach Höhe der Keimungstemperatur keimungsfördernden oder keimungshemmenden Wirkung sind dann kurz darauf von Baar (2) für andere Samen mitgeteilt worden, und wir müssen damit rechnen, daß diese Erscheinung im Pflanzenreich viel weiter verbreitet ist.

Für *Chloris ciliata* ist nun in den vorigen Abschnitten der Nachweis erbracht, daß sich auch unter gleichen Temperaturverhältnissen, und zwar durch geeignete Wahl des Substrates entweder eine keimungshemmende oder eine keimungsauslösende Wirkung des Lichtes erzwingen läßt. Damit aber ist die Temperatur ihrer bisherigen Sonderstellung als bestimmender Faktor der Lichtkeimung beraubt, und die früheren Feststellungen über die Beziehungen zwischen Keimbetttemperatur und Lichtwirkung bedurften schon aus diesem Grunde einer Korrektur bzw. Erweiterung.

Sie bedürfen das aber auch noch in anderer Hinsicht. 1911 charakterisierte ich den Einfluß der Temperatur dahin, daß das Licht bei höheren Temperaturen die Keimung befördert, bei Temperaturen von etwas über 20^0 indifferent ist und bei Tempe-

raturen unter 20° die Keimung hemmt. Keimungshemmende Wirkung wurde bei Temperaturen von 16 bis 17° beobachtet, während eine am 22. August 1911 bei einer Temperatur von 22° durchgeführte Versuchsreihe in Licht und Dunkelheit annähernd gleiche Keimprozente hervortreten ließ. (7, S. 77.)

Diesem letzteren Versuch sei nun zunächst der unter gleichen Temperaturverhältnissen durchgeführte und im obigen in Tabelle 15 wiedergegebene Versuch Nr. 3784 vom 29. Juni 1915 gegenübergestellt, in dem sich bei einer Temperatur von 22° eine deutliche keimungshemmende Wirkung des Lichtes beobachten ließ.

Und schließlich sei noch einer am 14. Mai 1914 von E. A. Krüger durchgeführten Versuchsreihe gedacht, in der bei der gleichen Temperatur von 22° eine deutliche keimungsauslösende Wirkung des Lichtes festgestellt wurde: $38,3\%$ in diffusem Tageslicht gegenüber $12,7\%$ in Dunkelheit,

Diese neueren Feststellungen stehen sowohl untereinander, wie mit den 1911 gemachten Angaben, in Widerspruch und zeigen zunächst wiederum, daß es nicht angängig ist, eine bestimmte Temperatur als Grenztemperatur aufzustellen, unterhalb deren das Licht unter allen Umständen keimungshemmend und oberhalb deren es keimungsauslösend wirkt.

Hatten wir in den vorigen Abschnitten das Substrat als Faktor kennen gelernt, der die Frage der Lichtwirkung bei der Keimung in diesem oder jenem Sinne zu bestimmen vermag, so müssen wir für die vorstehenden Feststellungen ein anderes Moment verantwortlich machen; denn die soeben erwähnten, bei 22° beobachteten Unterschiede der Lichtwirkung beziehen sich übereinstimmend auf destilliertes Wasser als Keimungsmedium. Es muß also noch ein anderer Faktor eine Umstimmung der Samen in dem Sinne bewirken können, daß sie bei gleicher Temperatur durch das Licht entweder gefördert oder gehemmt werden.

Diesen Faktor müssen wir in Unterschieden der Nachreife der in den verschiedenen Versuchen verwendeten Samen erblicken. Die Samen des Versuches vom Mai 1914, die eine fördernde Wirkung des Lichtes ergaben, waren etwa zwei Monate alt, die Samen, welche im August 1911 eine indifferente Lichtwirkung ergaben, hatten ein Alter von ca. fünf Monaten, und in den Versuchen dieses Jahres, in denen eine

keimungshemmende Lichtwirkung beobachtet wurde (Tabelle 15), wurden Samen von ca. 17 Monaten Alter verwendet.

Im folgenden seien zunächst zwei weitere Versuchsreihen mit verschieden altem, also verschieden nachgereiftem Samenmaterial einander gegenübergestellt, die ebenfalls eine je nach Alter der Samen verschiedenartige Lichtwirkung bei der gleichen Keimungstemperatur von 22° ergaben:

Tabelle 16.

Versuche mit entspelzten Körnern von *Chloris ciliata*, Ernte 1914.

Samen auf Fließpapier mit dest. Wasser.

Zahl der Samen: jeder Versuchsreihe: 2 × 100 Korn.

Keimbetttemperatur gleichmäßig ca. 22°.

Versuchs-Nr.	Versuchsbeginn	Belichtung	Keimprozent nach											
			1		2		3		5		7		10	
			Tagen											
			a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
Versuch von E. A. Krüger	25. V. 1914	Dunkel	0	0	11	7	19	13	24	18	27	21	Ables. vacant	
		diff. Tageslicht	0	0	19	12	25	30	37	42	41	45	„ „	
3805, 1a, b 2a, b	26. VII. 1915	Dunkel	8	9	39	41	66	60	70	73	78	77	78	78
		diff. Tageslicht	0	0	10	8	26	22	43	36	49	43	53	51

Aus dem Keimungsverlauf der vorstehenden Versuche ergibt sich in Übereinstimmung mit den weiter oben angeführten Versuchsergebnissen, daß Samen geringer Nachreife bei der Keimungstemperatur von 22° durch Lichtwirkung gefördert, solche vorgeschrittener Nachreife durch den gleichen Faktor gehemmt werden. So ist nochmals gezeigt, daß die Frage, ob das Licht bei einer bestimmten Keimungstemperatur hemmend oder fördernd wirkt, in der Tat auch von dem Nachreifezustand des verwendeten Pflanzenmaterials abhängt. Wenn ich früher (6, 7) die Bedeutung der Temperatur für die Frage der Lichtwirkung dahin ausdrückte, daß das Licht bei höheren Temperaturen keimungsauslösend, bei ca. 20° indifferent und bei niederen Temperaturen keimungshemmend wirkt, so gilt also, wie nunmehr festgestellt, diese Angabe nur für Samen eines ganz bestimmten Nachreifestadiums, wie ich es zufällig in meinen früheren entsprechenden Versuchen verwendet hatte.

Wenn die Lichtwirkung bei 22° eine je nach dem Nachreifezustand der Samen verschiedene, entweder fördernde oder aber

hemmende ist, so liegt die Frage nahe, ob nicht auch bei hoher Keimungstemperatur (33°), für welche in den früheren Versuchen (6, 7) je nach Nachreife entweder eine keimungsauslösende oder aber eine indifferente Lichtwirkung festgestellt werden konnte, eine keimungshemmende Wirkung beobachtet werden kann, wenn nämlich Samen sehr weit vorgeschrittener Nachreife, wie ich sie in meinen älteren Versuchen noch nicht verwendet habe, zur Keimung ausgelegt werden.

Das ist, wie die folgende Zusammenstellung zeigt, in der Tat der Fall.

Tabelle 17.

Versuche mit entspelzten Körnern von *Chloris ciliata*, Ernte 1912.

Samen auf Fließpapier mit destill. Wasser

Zahl der Samen in jeder Versuchsreihe: 3×100 bzw. 3×100 .

Keimungstemperatur 33° .

Versuchs-Nr.	Versuchsbeginn	Belichtung	Keimprozent der einzelnen Schalen nach																	
			1			2			3			4			6			9		
			Tagen																	
			a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c
3645, 2a-c 1a-c	17. IX. 1912	Dunkel	2	2	4	25	24	31	39	35	41	44	41	46	44	46	48	46	49	51
	„	diff. Tageslicht	2	5	5	29	33	41	63	60	61	74	71	72	78	75	72	81	76	74
3800, 1a-b 2a-b	10. VII. 1915	Dunkel	3	5		17	21		25	27		30	32		34	37		35	37	
	„	diff. Tageslicht	0	0		14	11		19	14		21	14		28	19		29	23	

Die im April 1912 geernteten Samen wurden nach den vorstehenden Versuchen im September 1912 durch das Licht bei einer Keimbetttemperatur von 33° in der Keimung gefördert, im Juli 1915 dagegen gehemmt. Die geringe, im Juli 1915 zu beobachtende Höhe der erzielten Keimprozent dürfte wohl darauf zurückzuführen sein, daß die Samen zu dieser Zeit bereits zum Teil ihre Keimfähigkeit eingebüßt hatten.

Im übrigen zeigen die in Tabelle 17 enthaltenen Versuche die hohe Bedeutung der Nachreifevorgänge für die Frage der Lichtwirkung. Wir haben auch bei der hohen Keimungstemperatur von 33° genau die gleiche Umstimmung der Samen mit vorschreitender Nachreife wie bei niedrigerer Keimungstemperatur. Der Unterschied bei verschiedenen Keimungstemperaturen besteht darin, daß zum Zutagetreten der keimungshemmenden Wirkung des Lichtes bei niedriger Keimungstemperatur (ca. 20°) eine ungleich ge-

ringere Nachreife genügt als bei hoher Keimungstemperatur (ca. 30°); es geht das aus einem Vergleich der im Vorstehenden mitgeteilten Tabellen mit Klarheit hervor.

Wenn wir die Bedeutung der Nachreifevorgänge für die Keimung von *Chloris ciliata* in vollem Umfang zum Ausdruck bringen wollen, so müssen wir also die keimungshemmende Wirkung des Lichtes in der gleichen Weise einführen wie die keimungsfördernde. Meine früheren Angaben (6, 7) über die Bedeutung der Nachreife für die Keimung von *Chloris ciliata* besagen nur, daß die Samen bei geringer Nachreife des Lichtes zur Keimung bedürfen, bei guter Nachreife dagegen nicht; diese Angaben beziehen sich, wie aus meinen früheren Angaben zu ersehen ist, auf eine hohe Keimungstemperatur von 33°. Auf Grund der obigen Versuche müssen wir diese Angaben dahin erweitern, daß die Nachreifevorgänge eine allmähliche Veränderung der Samen in dem Sinne bewirken, daß die im Anfang durch Lichtwirkung in der Keimung geförderten Samen zunächst durch Licht nicht mehr gefördert werden, bis schließlich die keimungsfördernde Wirkung des Lichtes einer keimungshemmenden Platz macht. Die Höhe der Keimungstemperatur spielt in soweit eine Rolle, als die keimungshemmende Wirkung des Lichtes sich bei niederen Keimungstemperaturen ungleich zeitiger, d. h. in früheren Nachreifestadien und auch relativ stärker offenbart, als bei hohen Keimungstemperaturen.

VII. Über Lichtwirkung auf vorbehandelte Samen.

Die Tatsache, daß das Licht unter gleichen Temperaturverhältnissen auf *Chloris ciliata* sowohl keimungsauslösend wie keimungshemmend wirkt, ist in den vorigen Abschnitten zunächst durch Keimungsversuche auf verschiedenem Substrat festgestellt und dann auch für Keimung auf dem gleichen Substrat durch Anwendung von Samen verschiedener Nachreife bestätigt worden. Im folgenden soll nun noch eine weitere Möglichkeit dargelegt werden, die ebenfalls gestattet, und zwar ebenfalls bei Keimung auf dem gleichen Substrat und sogar für Samen gleicher Nachreife, bei gleicher Temperatur des Keimbettes eine gegensinnige Lichtwirkung zu erzwingen.

Einen Hinweis in dieser Richtung habe ich bereits in meiner früheren ausführlichen Arbeit über die Keimungsverhältnisse von *Chloris ciliata* ausgesprochen (7, S. 79). „Eine weitere Komplikation“, so schrieb ich damals, „liegt nun anscheinend noch darin vor, daß die Temperaturgrenze, unterhalb deren das Licht keimungshemmend, und oberhalb deren es keimungsfördernd wirkt, je nach der Vorbehandlung der Samen eine verschiedene ist. So wirkte das Licht bei Temperaturen von 16 bis 17° auf nicht vorbehandelte, d. h. unmittelbar nach der Entspelzung ins Keimbett von 16 bis 17° ausgelegte Samen keimungshemmend . . . ; ein gleichzeitig angestellter Versuch, in dem die gleichen Samen zuerst zwölf Tage im dunklen Keimbett von 12° gehalten und dann ins belichtete und dunkle Keimbett von 16 bis 17° übertragen wurden, ergab, daß die gleiche Lichtmenge bei den gleichen Samen und den gleichen Temperaturen doch eine deutliche Steigerung der Keimprozente zu bewirken imstande ist“.

Mit den damals bereits angeführten Versuchen einer gegenseitigen Lichtwirkung bei der gleichen Keimungstemperatur von 16 bis 17° war bereits der Nachweis erbracht, daß die Frage der Lichtwirkung nicht nur von der Höhe der Keimbetttemperatur während der Belichtung abhängt. Die prinzipielle Bedeutung dieser älteren Versuche hatte ich seinerzeit allerdings nicht in genügender Weise betont, vor allem wohl, weil es sich damals noch um eine vereinzelt Beobachtung handelte; erst jetzt war es möglich, diese früheren Feststellungen an ähnliche Erscheinungen anzugliedern.

Zunächst sei nochmals auf die merkwürdige Wirkung hingewiesen, welche ein vorhergehender Aufenthalt bei tiefen Temperaturen auf die Samen von *Chloris ciliata* ausübt. Es ist früher (6, 7) gezeigt, daß gut nachgereifte entspelzte Körner von *Chloris ciliata*, die bei einer Keimungstemperatur von 33° in Dunkelheit und Licht gleich gut keimen, durch einen vorhergehenden Aufenthalt im Keimbett bei tiefer Temperatur (etwa 12°), wobei Keimungen nicht eintreten, so verändert werden, daß sie nunmehr bei 33° im Licht ungleich besser keimen als in Dunkelheit, also lichtempfindlich werden.

Diese merkwürdige Umstimmung findet in den folgenden

Versuchen wieder Verwendung. Es wurden Samen, die bei 22° in Dunkelheit besser keimten als im Licht, einige Zeit im dunkeln Keimbett bei 10 bis 12° gehalten, und dann erst ins belichtete bzw. unbelichtete Keimbett von 22° übertragen; es handelt sich also um eine Wiederholung der oben erwähnten Versuche des Jahres 1911.

Tabelle 18.

Versuche mit entspelzten Körnern von *Chloris ciliata*. Ernte 1914.

Samen am 7. Juli 1915 auf Fließpapier mit dest. Wasser ausgelegt und bis 16. Juli bei 10—12° in Dunkelheit belassen (keine Keimungen), vom 16. Juli ab bei 22°.

Zahl der Samen in jeder Versuchsreihe: 2×100 .

Versuchs-Nr.	Belichtung (vom 16. VII. ab)	Keimprozent bei 22° nach						
		1	2	3	4	6	10	13
		Tagen						
3794, 1a, b 2a, b	Dunkel	0 0	7 9	18 13	27 22	32 29	33 31	34 31
	diff. Tageslicht	2 3	15 10	29 26	34 38	47 49	58 53	58 53

In dem vorstehenden Versuch ist bei 22° eine deutliche fördernde Wirkung des Lichtes festzustellen, während die weiter oben in Tabelle 16, Versuch 3805, angeführten Versuche mit der gleichen Keimungstemperatur und dem gleichen Material eine keimungshemmende Wirkung des Lichtes ergeben hatten. Da die eben in Vergleich gesetzten Versuche der Tabellen 16 und 18 nicht genau gleichzeitig durchgeführt sind, sei im folgenden noch eine Versuchsreihe mitgeteilt, in der die nicht vorbehandelten und die zuerst bei 12° gehaltenen Samen am gleichen Tage bei 22° und auch bei 33° zur Keimung gebracht wurden (Tabelle 19, S. 639).

Die Versuche bei 33° ergaben in Übereinstimmung mit den früheren Feststellungen, daß die mit tiefen Temperaturen vorbehandelten Samen durch Lichtwirkung in der Keimung gefördert werden, die nicht vorbehandelten dagegen nicht. Bei einer Keimungstemperatur von 22° sind die Unterschiede zwischen vorbehandelten und nicht vorbehandelten Samen noch größer; denn diese werden ohne Vorbehandlung durch das Licht in der Keimung gehemmt mit Vorbehandlung dagegen durch Lichtwirkung gefördert.

So zeigt auch dieses letzte Beispiel, daß die während der Belichtung einwirkende Keimungstemperatur wohl die

Tabelle 19.

Versuche mit entspelzten Körnern von *Chloris ciliata*. Ernte 1914.

Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser.

Zahl der Samen in jeder Versuchsreihe: 2×100 .

Die Samen der Versuchsreihen 3818 und 3822 sind nicht vorbehandelt; sie wurden am 1. August 1915 in das Keimbett von 22° bzw. 33° ausgelegt.

Die Samen der Versuchsreihen 3819 und 3823 sind vorbehandelt; sie wurden am 17. Juli 1915 ins Keimbett ausgelegt, bis 1. August bei 10—12° in Dunkelheit gehalten (keine Keimungen), und am 1. August in 22° bzw. 33° hell und dunkel umgestellt.

Versuchs-Nr.	Betr. Vorbehandlung	Keimbetttemperatur (vom i. VIII. ab)	Belichtung im Keimbett (vom i. VIII. ab)	Keimungen der einzelnen Schalen nach				
				1	2	3	5	7
				Tagen				
3818, 1a, b	nicht vorbehandelt	33°	Dunkel	a b	a b	a b	a b	a b
2a, b	„ „	33°	diff. Tageslicht	51 48	75 70	83 82	85 82	85 82
3819, 1a, b	vorbehandelt	33°	Dunkel	47 48	68 73	74 84	76 88	80 88
2a, b	„ „	33°	diff. Tageslicht	26 31	61 59	61 60	67 60	67 62
3822, 1a, b	nicht vorbehandelt	ca. 22°	Dunkel	78 74	82 79	84 81	86 82	88 84
2a, b	„ „	ca. 22°	diff. Tageslicht	7 6	48 42	66 69	71 81	78 83
3823, 1a, b	vorbehandelt	ca. 22°	Dunkel	0 0	5 13	26 24	13 17	49 52
2a, b	„ „	ca. 22°	diff. Tageslicht	2 3	10 12	19 23	33 35	35 40
				12 17	32 49	46 51	58 61	69 66

Frage der Lichtwirkung mitbestimmt, aber andererseits nicht allein ausschlaggebend ist, indem unter bestimmten Voraussetzungen sowohl eine keimungsfördernde wie eine keimungshemmende Wirkung des Lichtes zutage tritt.

VIII. Über die Spelzenfunktion bei der Keimung von *Chloris ciliata*.

In ausführlichen Versuchsreihen habe ich bereits früher (6, 7) die eigenartige Spelzenfunktion von *Chloris ciliata* dargelegt, die auf eine Erschwerung des Sauerstoffzutrittes zum eingeschlossenen Korn zurückzuführen ist. Nachgereifte Samen von *Chloris ciliata*, die entspelzt bei einer Temperatur von 33° in Licht und Dunkelheit gleich gut keimen, keimen im nicht entspelzten Zustand im Licht ungleich besser als in Dunkelheit, sodaß also die Spelzen eine Umwandlung der an sich auch in Dunkelheit keimenden Samen in Lichtkeimer bewirken.

Die folgende Tabelle — ich beschränke mich auf die Wiedergabe einer Versuchsreihe — enthält Versuche mit nicht entspelzten Körnern, die gleichzeitig und in genau entsprechender Weise wie die in Tabelle 19 angeführten Versuche mit entspelzten Körnern durchgeführt sind.

Tabelle 20.

Versuche mit nicht entspelzten Körnern von *Chloris ciliata*, Ernte 1914. Der Versuch ist mit dem gleichen Material, gleichzeitig und mit der gleichen Methodik durchgeführt wie Versuch von Tabelle 19, nur wurden anstelle entspelzter Körner nicht entspelzte verwendet. Versuche Nr. 3824 und 3826 sind mit nicht vorbehandelten Samen durchgeführt, Versuche Nr. 3825 und 3827 mit Samen, die vom 17. Juli 1915 an zunächst bei 10 bis 12° im dunklen Keimbett gehalten, also vorbehandelt waren. In bezug auf Einzelheiten vergl. Tabelle 19.

Versuchs-Nr.	Betr. Vorbehandlung	Keimbetttemperatur (v. I. VIII. ab)	Belichtung im Keimbett (v. I. VIII. ab)	Keimungen der einzelnen Schalen nach									
				1	2	3	5	7					
				Tagen									
3824, 1a, b 2a, b	nicht vorbehandelt " "	33° "	Dunkel diff. Tageslicht	a	b	a	b	a	b	a	b		
				0	0	0	1	6	12	18	20	28	30
3825, 1a, b 2a, b	vorbehandelt "	" "	Dunkel diff. Tageslicht	0	0	2	0	13	12	42	42	54	51
				2	6	7	12	14	18	23	25	30	37
3826, 1a, b 2a, b	nicht vorbehandelt "	ca. 22° "	Dunkel diff. Tageslicht	10	4	29	16	51	44	73	65	80	72
				0	0	0	0	0	0	28	38	50	47
3827, 1a, b 2a, b	vorbehandelt "	" "	Dunkel diff. Tageslicht	0	0	0	0	6	1	12	8	17	19
				0	0	3	5	15	20	42	48	54	60

Die Ergebnisse der Versuche bei 33° stehen mit den früheren Feststellungen in Einklang: die Spelzen bewirken eine Umwandlung der Samen in Lichtkeimer, denn sie keimen entspelzt und ohne Vorbehandlung in Licht und Dunkelheit gleich gut, nicht entspelzt dagegen in Licht besser als in Dunkelheit. Bei den mit einer Temperatur von 10—12° vorbehandelten Samen kann sich dieser Einfluß der Spelzen nicht in gleich deutlicher Weise bemerkbar machen, weil diese ja schon wegen der Vorbehandlung in Licht besser keimen als in Dunkelheit. Das Gleiche gilt für die vorbehandelten und bei einer Temperatur von 22° zur Keimung gebrachten Körner.

Die nicht vorbehandelten Körner keimen bei 22° entspelzt schlechter in Licht als in Dunkelheit. Hier mußte die Feststellung der Spelzenfunktion von besonderem Interesse sein.

Ein Vergleich der entsprechenden Versuche in Tabelle 19 und 20 ergibt, daß die Spelzenfunktion nun nicht imstande ist, bei einer Keimungstemperatur von 22° die Samen so zu beeinflussen, daß sie im Licht besser keimen als in Dunkelheit. Vielmehr ist auch im unentspelzten Zustand der Keimungsverlauf im Licht ein gehemmter gegenüber dem in Dunkelheit. Während wir also bei 33° eine Umwandlung der entspelzt in Licht und Dunkelheit gleich gut keimenden Samen in Lichtkeimer haben, vermögen die Spelzen bei 22° keine Umwandlung der Samen in dem Sinne zu bewirken, daß eine fördernde Wirkung des Lichtes zutage tritt.

Die Spelzenfunktion macht sich also bei niedrigerer Keimungstemperatur nicht in derartiger Weise bemerkbar wie bei höherer. Daraus kann gefolgert werden, daß die die Spelzenfunktion bedingende Erschwerung des Sauerstoffzutrittes bei niederen Temperaturen verhältnismäßig geringer ist. Das würde mit meinen früheren Ausführungen (7) in Übereinstimmung stehen: die Sauerstoffversorgung der in den Spelzen eingeschlossenen Körner muß bei niederen Temperaturen eine verhältnismäßig bessere sein als bei höheren, weil einerseits der Sauerstoffverbrauch der keimenden Körner in der gleichen Zeiteinheit bei niederen Temperaturen ein geringerer, andererseits die Sauerstoffzufuhr durch Neuabsorption aus der umgebenden Luft entsprechend dem höheren Absorptionskoeffizienten des Wassers bei niederen Temperaturen ein gesteigerter ist.

IX. Über die semipermeable Samenschale von *Chloris ciliata*.

Im Jahre 1907 erhielten wir durch Brown (3) Kenntnis von dem Vorkommen semipermeabler Membranen bei den Gramineenfrüchten; die Samenschale von Gerste, Roggen, Weizen und Hafer läßt zwar Wasser passieren, dagegen nicht ohne weiteres die im Wasser gelösten Stoffe; gewisse Stoffe wie Jod, dringen mit dem Wasser ein, andere, wie z. B. Schwefelsäure, CuSO_4 , FeSO_4 werden dagegen nicht in das Innere des Kornes durchgelassen, sondern können nur dann eindringen, wenn die Samenschale verletzt wird.

Der ersten Veröffentlichung Browns sind dann weitere Arbeiten von Brown (4) und von Schroeder (21) gefolgt, welche die ersten Befunde bestätigten und erweiterten, während

gleichzeitig Untersuchungen von Armstrong (1) und von Traube (22) sich mit der Erklärung der Erscheinung befaßten.

Auf diesen letzten Punkt soll hier nicht eingegangen werden; es kommt uns im folgenden nur auf die Tatsache an, daß gerade gewisse Gramineenfrüchte durch semipermeable Membranen ausgezeichnet sind und daß nach den bisherigen Feststellungen gerade auch Stoffe wie Salze der Salpetersäure zu denjenigen gehören, die von der semipermeablen Hülle des Kornes nicht durchgelassen werden.

Da *Chloris ciliata* ebenfalls eine Graminee ist, so liegt die Frage nahe, ob und in welchem Umfang ihre Früchte ebenfalls durch die Anwesenheit einer semipermeablen Hülle ausgezeichnet sind. Die Beantwortung dieser Frage muß um deswillen besonders wichtig erscheinen, weil, wie bereits früher ausführlich gezeigt, sich die fördernde Wirkung des Lichtes im Keimungsprozess durch Anwendung bestimmter chemischer Stoffe ersetzen läßt. Zu diesen keimungsauslösenden Stoffen gehören aber in erster Linie salpetersaure Salze, von welchen für andere Gramineenfrüchte nachgewiesen ist, daß sie nicht in das Innere der unverletzten Körner einzudringen vermögen. Die Möglichkeit eines ähnlichen Verhaltens von *Chloris ciliata* mußte also in Betracht gezogen werden.

Im Sommer 1914 hat E. A. Krüger auf meine Veranlassung mit Versuchen über die Semipermeabilität der Samenschale der Chloriskörner begonnen; ich selbst habe diese Versuche in den letzten Wochen wiederholt und weiter ausgebaut.

Bei den Krügerschen Versuchen handelt es sich zunächst um die Feststellung des Eindringens von Jodlösungen und von Nitratlösungen in das Innere der Körner. Zu Versuchen mit Jodlösungen eignen sich die Samen von *Chloris* in ganz ausgezeichneter Weise deswegen, weil sie wegen ihrer relativen Kleinheit und der hornartigen Beschaffenheit des Endosperms fast durchsichtig sind und das Eindringen der Jodlösungen an den eintretenden Verfärbungen gut zu verfolgen gestatten.

Das Eindringen der Jodlösung vollzieht sich nun in derselben Weise wie das seiner Zeit Schroeder (21) für das Verhalten der Weizenkörner ausführlich beschrieben hat: die das Eindringen der Jodlösung anzeigenden Verfärbungen beginnen

nicht allseitig in der gleichen Weise, sondern es färbt sich zunächst der Embryo des Kornes braun, von hier aus setzt dann auch die Blaufärbung des Stärkeendosperms ein und schreitet allmählich nach der Spitze des Kornes fort. Ich gebe das mit Lupenvergrößerung im durchfallenden Licht (Beleuchtung mittels Spiegels von unten) sich bietende Bild in der beistehenden schematischen Weise wieder und unterscheide mit Krüger 4 Stadien: Nr. 0 = keine Verfärbungen, Nr. I = Verfärbung des Embryo und der angrenzenden Schichten des Endosperms, Nr. II = Verfärbung des ganzen Kornes mit Ausnahme der Spitzenregion, Nr. III = Verfärbung des ganzen Kornes.

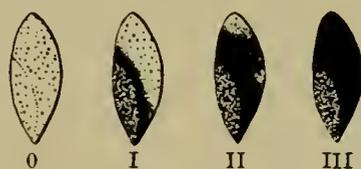


Abb. 1. Eindringen 1proz. Jodjodkalilösung in unversehrte Körner von *Chloris ciliata*. Erklärung im Text. (Vergr. ca. 10fach.)

Das Eindringen des Jodes geht äußerst schnell vor sich, schneller als der ebenfalls schnell verlaufende Quellungsprozeß. Hierüber liegen von Krüger umfangreiche Versuchsreihen vor, in denen einerseits trockene Körner in eine 1proz. Jodjodkalilösung eingelegt wurden, und in denen andererseits 10—12 Stunden in destilliertem Wasser vorgequollene Körner in die gleiche Jodlösung übertragen wurden. Diese Vorquellungsdauer ist, wie sich durch entsprechende Untersuchungen (Kobaltchlorürprobe) feststellen läßt, reichlich ausreichend, um bei allen Körnern ein Eindringen des Wassers durch das ganze Korn zu gewährleisten.

Ich beginne mit der Wiedergabe einer Versuchsreihe mit trockenen Körnern:

Tabelle 21.

Versuche von E. A. Krüger über das Eindringen von 1% Jodjodkalilösung in trockene Samen von *Chloris ciliata* (entspelzte Körner). Versuche in Dunkelheit bei Zimmertemperatur (ca. 22°). Zahl der Samen: 18.

Beobachtung nach	Beobachtete Samen im Stadium			
	0	I	II	III
1 Std.	18	0	0	0
2 „	18	0	0	0
3 „	11	6	1	0
4 „	3	15	0	1
5 „	1	12	4	1
6 „	0	2	11	5
7 „	0	0	6	12
8 „	0	0	1	17
10 „	0	0	0	18

Der vorstehende Versuch ist ursprünglich mit 20 Körnern durchgeführt; 2 Körner erwiesen sich nach dem Einlegen in die Jodlösung als beschädigt und sind daher nicht mit berücksichtigt. Es sei bei dieser Gelegenheit darauf hingewiesen, daß man selbstverständlich darauf achten muß, nur intakte Körner zu Versuchen der vorstehenden Art zu verwenden. Ganz läßt sich diese Forderung nicht erfüllen, weil Verletzungen beim Entspelzen sich nicht ganz vermeiden lassen und auch bei vorheriger Lupenbesichtigung nicht immer erkennbar sind. Sofortiges Eindringen der Jodlösung am Versuchsbeginn läßt jedoch diese Körner ohne weiteres hervortreten.

Für intakte Körner können wir nach dem in Tabelle 21 enthaltenen Versuch das beginnende Eindringen der Jodlösung in das Stärkeendosperm etwa nach 3 Stunden, die vollständige Durchtränkung der Körner mit Jodlösung etwa nach 7 Stunden feststellen.

Ungleich kürzer sind diese Zeiten, wenn die Versuche mit vorgequollenen Körnern durchgeführt werden; daraus ist oben bereits gefolgert worden, daß die Jodaufnahme schneller erfolgt als der Quellungsprozeß der Samen.

Tabelle 22.

Versuche von E. A. Krüger über das Eindringen von 1% Jodjodkalilösung in Samen von *Chloris ciliata*.

Versuchsanstellung wie in Tabelle 21, jedoch sind die Samen 12 Stunden in destilliertem Wasser vorgequollen, bevor sie in die Jodlösung eingelegt wurden.

Zahl der Samen: 17 (ursprünglich 20, 3 erwiesen sich nachträglich als verletzt).

Beobachtung nach	Beobachtete Samen im Stadium			
	0	I	II	III
1 Std.	15	2	0	0
2 „	1	5	2	9
3 „	0	0	2	15
4 „	0	0	0	17
5 „	0	0	0	17

Die in Tabelle 21 und 22 angeführten Versuche lassen keinen Zweifel an der leichten Durchlässigkeit der Samenschale von *Chloris* für Jod. Allerdings gilt das nicht für die ganze Samenschale, vielmehr deutet schon das allmähliche Vorschreiten der Verfärbung vom Embryoende her daraufhin, daß bei *Chloris*

eine ähnliche Lokalisierung der Eintrittsstelle vorliegt, wie bei den von Brown und Schroeder näher untersuchten Gramineenfrüchten.

Auf die weitere Wiedergabe der von E. A. Krüger mit Jodlösungen durchgeführten Versuche sei hier verzichtet; die weiteren Versuche behandelten die Frage, ob eine Beeinflussung des Jodeindringens entsprechend der Keimfähigkeit, Nachreifevorgängen, Temperatur, Belichtung, gleichzeitiger Anwesenheit keimungsauslösender Stoffe u. a. vorliegt; sie führten ausnahmslos zu negativen Ergebnissen.

Über das Eindringen von KNO_3 -Lösungen hat Krüger nur 2 Versuchsreihen durchgeführt. Es wurden entspelzte Chloriskörner auf Fließpapier, das mit KNO_3 0,01 bzw. 0,05 mol getränkt war, ausgelegt, und das Eindringen der KNO_3 -Lösung an Querschnitten auf mikrochemischem Wege (Blaufärbung durch Diphenylamin - Schwefelsäure) untersucht. Die Querschnitte erfolgten stets in der Mitte des Kornes, trafen also den oberen Zipfel des Embryo und das Endosperm.

Tabelle 23.

Versuche von E. A. Krüger.

Entspelzte Körner von *Chloris ciliata* auf Fließpapier mit KNO_3 0,05 mol.

Serie A: unverletzte Körner, Serie B: Körner mit künstlicher Verletzung am Embryo.

Zahl der Samen bei jeder Untersuchung bei Serie: A: 10, Serie B: 5.

Temperatur: 23 bis 25°

Untersuchung nach	Untersuchungsergebnis	
	Serie: A	Serie: B
15 Std.	9 — 1 +	alle +
30 Std.	7 — 3 +	alle +
54 Std.	3 — 6 + 1 ?	vacat

Während Jodlösung bereits nach spätestens 8 Stunden eingedrungen war, ließ sich KNO_3 -Lösung nach 15 Stunden kaum, nach 30 Stunden ebenfalls nur zum geringen Teil und erst nach 54 Stunden in größerem Prozentsatz feststellen. Diese Befunde zeigen, daß das Eindringen der KNO_3 -Lösung zum mindesten ungleich langsamer erfolgt als das der Jodlösung.

Bei der Beurteilung der erhaltenen Ergebnisse müssen wir nun weiter die Möglichkeit berücksichtigen, daß die erhaltenen positiven Ergebnisse auf übersehene oder während der Versuchsdauer eingetretene Verletzungen der Samenschalen zurückzuführen sind) denn verletzte Körner (Serie B der vorstehenden Tabelle) ergeben bereits nach kurzer Zeit deutliche positive Reaktion. Die hohen positiven Befunde bei intakten Körnern nach 54 Stunden sind fast mit Sicherheit darauf zurückzuführen, daß die untersuchten Körner stark angequollen und zum großen Teil angekeimt, also nicht mehr intakt waren. Die von Krüger erhaltenen Ergebnisse sprechen also nicht gegen, sondern für das Vorhandensein einer semipermeablen, für KNO_3 durchlässigen Samenschale.

In den letzten Wochen habe ich diese Versuche wiederholt und dabei der durch Quellung bzw. Einleitung des Keimungsprozesses bedingten Sprengung der Samenschale Rechnung getragen, und bin in der Tat auch bei langer Versuchsdauer zu Befunden gekommen, die zeigen, daß KNO_3 nicht in intakte Körner von *Chloris ciliata* einzudringen vermag. Es genügt die Wiedergabe der folgenden Versuchsreihe.

Tabelle 24.

Entspelte Körner von *Chloris ciliata* in Schalen mit KNO_3 0,1 mol. Lösung eingelegt.
Serie A unverletzte Körner.

Serie B am Embryoende leicht geritzte Körner.

Untersuchung nach	Serie A		Serie B	
	Zahl der untersuchten Samen	Befund	Zahl der untersuchten Samen	Befund
14 Std.	12	alle —	5	alle +
24 „	8	7 — 1 +	3	alle +
48 „	12	10 — 2 +		vacat
72 „	6	6 —	3	alle +
96 „	12	9 — 3 +	3	alle +

Während bei verletzten Körnern bereits nach 14 Stunden übereinstimmend Nitrat im Innern nachzuweisen war, sind die intakten Körner noch nach 96 Stunden zum weitaus größten Teil frei von Nitrat. Gewisse positive Befunde konnten aller-

dings auch hier gemacht werden; in zwei der beobachteten Fälle ließ sich doch nachträglich mikroskopisch nachweisen, daß feine, bei Lupenvergrößerung übersehene Risse der Samenschale die Ursache waren. Die Lupenbesichtigung des Materials wurde zum ersten Male vorgenommen, bevor die Körner in die mit KNO_3 -Lösung gefüllte Schale eingelegt wurden; eine zweite Besichtigung erfolgte unmittelbar vor der mikrochemischen Untersuchung, wobei ebenfalls nur äußerlich intakte Körner ausgewählt wurden. Mit zunehmender Versuchsdauer wird es natürlich immer schwieriger, intakte Körner anzutreffen, da die Körner stark quellen und, trotzdem sie in der Lösung liegen, ankeimen. Mit längerer Versuchsdauer mehren sich also in außerordentlicher Weise die Fälle, in denen die Samenschale gesprengt wird, und in gesteigertem Maße die Möglichkeit vorliegt, ganz leicht gesprengte Körner fälschlich als intakte zu benutzen. Positive Befunde bei langer Versuchsdauer sind also immer mit einer gewissen Vorsicht zu beurteilen, während negative ohne weiteres beweiskräftig sind.

Im übrigen können wir gerade bei *Chloris* auf die beweisende Kraft von Versuchen mit langer Versuchsdauer verzichten; für die Frage der Lichtkeimung genügt der Nachweis, daß KNO_3 in den ersten 48 bis 72 Stunden nicht in das Innere des Kornes eindringt, denn die keimungsauslösende Wirkung der KNO_3 -Lösung offenbart sich unter entsprechenden Temperaturverhältnissen bereits in dieser Zeit; ich verweise als Beispiel auf die in Tabelle 12 und 13 enthaltenen Ergebnisse, weiter vor allem auf meine früheren Versuche mit Nährlösung (7), deren keimungsauslösende Kraft ja auf ihren Nitratgehalt zurückgeführt werden konnte (8).

Versuche der in Tab. 24 wiedergegebenen Art wurden insgesamt siebenmal mit verschiedenen Temperaturen ($13/14^0$, 22^0 , 33^0), verschiedenen Konzentrationen von KNO_3 (0,01, 0,05, 0,1 mol) und in einem Versuch auch mit $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ durchgeführt, stets mit dem gleichen Ergebnis, daß intakte Körner, bei denen eine Sprengung oder Verletzung der Samenschale nicht festzustellen ist, sehr schnell das Wasser, dagegen nicht das Nitrat eindringen lassen. Ganz vereinzelt positive Fälle, etwa in dem in Tabelle 24 wiedergegebenen Umfang, waren auch hier nicht

ganz zu vermeiden, weil eben die Lupenbesichtigung keine absolute Sicherheit gibt, daß die Körner wirklich ganz intakt sind. Daher scheint es berechtigt zu sagen, daß die Samenschale von *Chloris* für die untersuchten Nitrate KNO_3 und $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ undurchlässig ist.

Daß wir es in der Tat mit einer semipermeablen Membran zu tun haben, zeigten noch die folgenden, in Anlehnung an einen früheren Brownschen Versuch (3) durchgeführten Versuchsreihen: entspelzte Körner wurden, teils intakt, teils am Embryo leicht geritzt, zunächst auf 24 Stunden oder längere

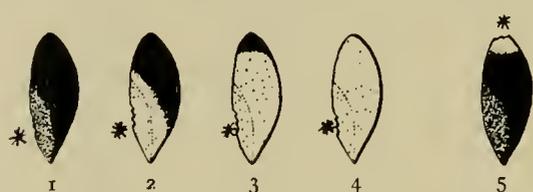


Abb. 2. Entfärben von verletzten *Chloris*-Samen, die vorher in Jodlösung gelegen hatten, mittels 5proz.

Natriumhyposulfitlösung.

Bei * die Verletzungsstelle, bei 1—4 am Embryo, bei 5 an der Spitze des Kornes.

Nr. 1 bei Einlegen in Hyposulfitlösung.

„ 2 nach $3\frac{1}{2}$ Stunden.

„ 3 „ 7 „

„ 4 „ 10 „

„ 5 „ $2\frac{1}{2}$ „

(Vergr. ca. 10fach.)

Zeit in 1proz. Jodlösung gelegt, und dann in 5proz. Natriumhyposulfitlösung, welche die Jodwirkung rückgängig macht, übertragen. Die verletzten Körner entfärben sich dann in der Weise, wie es die nebenstehende Figur andeutet, also von der Verletzungsstelle aus. Die intakten Körner andererseits bleiben tagelang (die Beobachtungen wurden bis auf 10 Tage ausgedehnt!) in der Sulfitlösung liegen, ohne sich zu verändern; der Embryo bleibt tiefbraun, das Endosperm schwarzblau. In ganz verschwindenden Ausnahmen wurde eine Entfärbung auch bei äußerlich intakten Körnern beobachtet; in einem mit 50 intakten Körnern durchgeführten Versuch entfärbten sich nur 3; bei einem begann die Entfärbung vom Embryoende her, bei den beiden anderen dagegen von der Spitze her. Schon dieser Unterschied deutet darauf hin, daß es sich um übersehene Verletzungen handeln dürfte. Bei der Kleinheit der Körner von *Chloris ciliata* müssen wir leider mit dieser Fehlerquelle rechnen.

Im übrigen aber lassen auch diese Versuche keinen Zweifel, daß die Samenschale von *Chloris ciliata* semipermeabel ist; sie zeigen weiter, daß die Semipermeabilität nicht an das

lebende Korn gebunden ist, denn auch die durch Jod abgetöteten Körner zeigen kein Eindringen der Hyposulfitlösung.

Die Versuche über die semipermeable Samenschale von *Chloris* lassen sich natürlich noch weiter ausbauen; die bisherigen Versuche genügen jedoch zu dem Nachweis, daß keimungsauslösende Stoffe (Nitratlösungen) innerhalb einer dem normalen Keimungsverlauf mindestens entsprechenden Zeit nicht in das Innere der intakten, ungekeimten Körner einzudringen vermögen.

X. Über Verfärbungen von Samen und Keimungssubstrat.

Im folgenden sei in Kürze einiger mehr gelegentlicher Beobachtungen über Verfärbungen von Samen im Keimbett sowie des Keimbettes selbst gedacht. Es ist nicht unmöglich, daß diese Verfärbungen irgend welchen Veränderungen der Samenschale parallel gehen, welche imstande sind, den Keimungsprozeß in dieser oder jener Richtung zu beeinflussen.

Bei Keimungsversuchen kann man sehr oft die Beobachtung machen, daß die Farbe der ausgelegten Samen sich verändert. Für *Chloris ciliata* habe ich bereits früher (7) einige Beobachtungen dieser Art mitgeteilt. Aber auch bei anderen Samen ist mir die Erscheinung nicht selten begegnet. So werden die braunen Körner von *Gloxinia hybrida* im Keimbett dunkelbraun-schwarz. Die braunen Körner von *Azalea* verfärben sich violettlich usw. Oft kann man auch die Beobachtung machen, daß das Substrat die Verfärbung mitbestimmt. Chlorissamen werden auf Ammoniaksalzen meist dunkelbraun, das Gleiche gilt für *Ranunculus sceleratus*. Die violettliche Verfärbung der *Azalea*-Samen fehlt auf Salpetersäure; ebenso zeigt *Gloxinia hybrida* je nach Substrat Verschiedenheiten.

Ein weiteres, ebenfalls noch sehr der Erforschung bedürftiges Gebiet sind die Verfärbungen des zu den Versuchen meist verwendeten Fließpapier-Substrates. Bei sehr vielen Samen läßt sich unmittelbar ein Diffundieren von Stoffen in das als Keimbett dienende feuchte Fließpapier beobachten und zwar ebenfalls gleichzeitig wieder eine Beeinflussung dieses Vorganges durch die chemische Beschaffenheit des Substrates. Bei *Digitalis lutea* diffundiert bereits wenige Stunden nach erfolgtem

Auslegen der Samen ins Keimbett ein rotbrauner Farbstoff; die auf Fließpapier liegenden Körner von *Gloxinia* sind meist von einer gelben Zone umgeben. Bei *Epilobium hirsutum* können wir auf destilliertem Wasser und KNO_3 -Lösung das Diffundieren eines bräunlichen Farbstoffes, auf Salzsäure dagegen das eines bläulichen Farbstoffes beobachten. Bei *Chloris ciliata* verfärbt sich ebenfalls, allerdings nur sehr langsam, das Filtrierpapier, und zwar ließ sich hier in verschiedenen Fällen die Beobachtung machen, daß das Papier der belichteten Schalen längere Zeit oder dauernd weiß blieb, während das der unbelichteten eine schmutzig hell-bräunliche Färbung annahm. Es deutet dies darauf hin, daß entweder die Bildung des diffundierenden Stoffes durch Lichtwirkung verhindert oder aber der gebildete Stoff selbst durch das Licht entfärbt wird.

Mit dieser Aufzählung einiger Beispiele will ich es genügen lassen. Mir lag nur daran, einmal auf die Tatsache hinzuweisen, daß Stoffe aus den Samen bzw. aus der Samenschale in das Keimsubstrat diffundieren. Die vorstehenden kurzen Ausführungen geben vielleicht die Veranlassung, daß auch von anderer Seite diesen Diffusionsvorgängen Aufmerksamkeit geschenkt wird.

XI. Über das Problem der Lichtkeimung.

Zur Erklärung der Tatsache, daß das Licht keimungsauslösend zu wirken vermag, kommen in der Hauptsache drei Wege in Betracht.

Zunächst kann man die Wirkung des Lichtes als Reizwirkung auffassen. Pfeffer (20) und Jost (14, S. 405) vertreten diesen Standpunkt, und Lehmann (16, S. 468) hat noch 1912 die Reiznatur der Lichtwirkung weiter zu stützen versucht.

Von diesem Standpunkt ist der letztere Autor jedoch neuerdings (17, 18) abgekommen und betrachtet jetzt die Lichtwirkung als katalytische Wirkung. Er geht davon aus, daß bekanntlich bei der Samenkeimung Enzyme eine außerordentliche Rolle spielen, und da sich die Lichtwirkung bei seinen Versuchssamen durch Auslegen der Samen auf gewisse Enzyme und durch Anwendung von Säure ersetzen ließ, so faßt er entsprechend die Lichtwirkung als katalytisch auf. Lehmanns Schüler Otten-

wälder (19) geht den gleichen Weg, weicht jedoch in der Begründung darin ab, daß er die keimungsauslösende Wirkung der Enzyme im Keimbett als experimentell noch nicht genügend gestützt beiseite läßt.

Einen dritten Weg habe ich selbst bereits (6, 7, S. 85) angedeutet: es gibt die Möglichkeit, daß der eigentliche Keimungsprozeß bei lichtempfindlichen Samen genau so verläuft wie bei nicht lichtempfindlichen, und daß die Lichtempfindlichkeit darin besteht, daß sich in irgend einer Weise erst während der Keimung ein »Hemmungsprinzip« ausbildet, dessen Bildung bzw. Wirksamkeit entweder durch Licht oder durch Anwendung chemischer Stoffe aufgehoben wird, so daß die Samen nur unter den letzteren Bedingungen keimen. Es würde sich also bei der keimungsfördernden Wirkung des Lichtes um die Hemmung einer Hemmung handeln.

Was die erste Möglichkeit, die Auffassung der Lichtwirkung als Reizwirkung anbetrifft, so schienen mir bereits 1911 wichtige Momente gegen eine derartige Möglichkeit zu sprechen (7, S. 85). Durch genauere Feststellung der erforderlichen Belichtungsintensitäten und Belichtungszeiten hat neuerdings Ottenwälder (19, S. 820) weiteres Material in dem Sinne zusammengetragen, daß das Licht nicht als Reiz wirken kann; denn ein Reizmengengesetz ließ sich nicht ableiten, und die Gültigkeit des Fechnerschen Gesetzes nicht beweisen.

In dem ersten Teil der vorstehenden Arbeit habe ich nun selbst Versuche zusammengestellt, die ebenfalls gegen die Reiznatur der Lichtwirkung sprechen. Es sind das einmal die Versuche mit latenter Lichtwirkung, in denen festgestellt wurde, daß das Licht zwar für sich nicht keimungsauslösend wirkt, andererseits aber die Samen so verändert, daß an dem Vorliegen einer Lichtwirkung kein Zweifel sein kann; es sind das weiter vor allem die Versuche mit Trocknung der Samen zwischen Belichtung und Keimungsauslösung. Hier bot *Ranunculus sceleratus* ein ganz ausgezeichnetes Objekt, bei dem sich Lichtwirkung und Keimungsverlauf beliebig trennen läßt. Die Tatsache, daß sich im Keimbett belichtete Samen trocknen und wochenlang trocken aufbewahren lassen, und daß dann bei späterer Einleitung des Keimungsverlaufes die frühere Lichtwirkung trotz-

dem in voller Schärfe hervortritt, widerspricht allen unseren bisherigen Kenntnissen auf dem Gebiet der Reizphysiologie. Eine ausschließliche Reizwirkung des Lichtes kann bei der Lichtkeimung von *Ranunculus sceleratus* nicht in Betracht kommen.

Was nun zunächst die im obigen dargelegten neueren Keimungsergebnisse mit den Samen von *Chloris ciliata* anbetrifft, so drehen sich diese in der Hauptsache um die Frage, in welchem Umfang Beziehungen zwischen Lichtwirkung und Keimbetttemperatur vorliegen. Bisher war man der Meinung, daß die Frage, in welchem Umfang und in welchem Sinne das Licht die Keimung beeinflußt, in erster Linie durch die Keimbetttemperatur bestimmt wird. Ohne hier nochmals auf die überaus komplizierten Keimungsverhältnisse von *Chloris ciliata* im einzelnen einzugehen, sei das prinzipielle Neue und Wichtige herausgehoben und dahin ausgedrückt, daß die ausschließliche Bedeutung, die wir bisher bei der Frage der Lichtwirkung der Temperatur beilegten, nicht besteht. Es gelang auf ganz verschiedenen Wegen, bei vollständig gleichen Temperaturverhältnissen des Keimbettes eine verschiedene und zwar auch gegensinnige, d. h. teils fördernde teils hemmende Lichtwirkung zu erzielen.

Aus diesen Versuchen folgt mit Notwendigkeit, daß die Lichtwirkung bei der Keimung kein einfacher Prozeß ist. Und da wir bei der gleichen Keimungstemperatur je nach der Versuchsanstellung entweder eine keimungsauslösende oder eine keimungshemmende Wirkung des Lichtes feststellen können, so liegt die Annahme nahe, daß das Licht bei jeder Temperatur, also gleichzeitig, zwei verschiedene Wirkungen ausübt, eine keimungsauslösende und eine keimungshemmende, von denen je nach den besonderen Umständen entweder die eine oder die andere zutage tritt.

Auf jeden Fall lassen diese neueren Feststellungen die Frage der Lichtkeimung ungleich komplizierter erscheinen, als wir es früher geahnt haben. Die Einzelheiten der Keimungsbedingungen einer einzigen Samenart wie *Chloris ciliata* sind bereits derartig verwickelte, daß für den Versuchsansteller die Darstellung

der Versuchsergebnisse, für den Leser der Überblick über die mannigfachen Versuchsreihen immer schwieriger wird.

Im Hinblick auf diese Mannigfaltigkeit der Erscheinungen bemerke ich von vornherein, daß die Zeit eines Verständnisses dieser Erscheinungen noch nicht gekommen ist; ich muß mich hier ebenfalls darauf beschränken, nur den Weg anzudeuten, auf dem wir nach meiner Meinung einer Lösung der schwebenden Probleme näher kommen können.

Von den oben angedeuteten Möglichkeiten einer Erklärung der Lichtwirkung hatten wir die einer Reizwirkung aus gewichtigen Gründen ausgeschaltet, so daß dann weiter die katalytische Lichtwirkung und die Theorie eines Hemmungsprinzipes übrig bleiben.

Für die erstere führen, wie bereits oben erwähnt, Lehmann (17, 18) und Ottenwälder (19) vor allem die Tatsache ins Feld, daß Säuren Lichtwirkung zu ersetzen vermögen. Es gilt das für die von diesen Autoren untersuchten Samen, vor allem *Epilobium*arten; ich selbst habe in den von mir untersuchten Fällen eine spezifische keimungsauslösende Wirkung der Säuren nicht festgestellt, wohl aber eine solche der N-Verbindungen, Nitrate, Nitrite usw. (8, 9). Die von Lehmann-Ottenwälder gegebene Begründung der katalytischen Wirkung des Lichtes kann dementsprechend nur eine beschränkte Gültigkeit für die von diesen Autoren untersuchten Samen haben, für welche eine fördernde Säurewirkung festgestellt ist; sie schwebt dagegen für die von mir untersuchten Fälle, und das sind nicht wenige, in der Luft.

Im übrigen seien in bezug auf die Annahme einer katalytischen Lichtwirkung in dem von Lehmann angedeuteten Sinne einige Bemerkungen hier angefügt. Lehmann und Ottenwälder gehen davon aus, daß die Mobilisierung der Reservestoffe die Keimungsauslösung bewirkt. »Enzyme, Salzsäure und Licht, zu der sich dann noch erhöhte Temperatur und in vielen Fällen der Sauerstoff gesellen, haben alle dieselbe Wirkung, sie beschleunigen oder ermöglichen die Keimung. Das kann aber nach unseren heutigen Erfahrungen auf keinem anderen Wege geschehen, als durch Beschleunigung der Abbauvorgänge im Samen. Eine solche Beschleunigung wird

aber sicher katalytischer Natur sein, und so kommen wir zu dem Ergebnis, daß wir dem Lichte hier katalytische Funktionen beim Eiweißabbau zuzusprechen haben« (17, S. 391).

Wenn wir zur klareren Betrachtung der Verhältnisse eine örtliche Trennung zwischen Keimling und Reservestoffgewebe annehmen, wie das z. B. bei den Gräsern der Fall ist, so würde also z. B. die Mobilisierung der im Endosperm enthaltenen Stoffe den Keimling zum Wachstum anregen.

Hier erheben sich unzweifelhaft gewisse Schwierigkeiten, und diese Schwierigkeiten bleiben in prinzipieller Weise auch für den Fall bestehen, daß Teile des Keimlings selbst als Reservestoffgewebe ausgebildet sind. Es kann m. E. kaum bewiesen erscheinen, daß die Mobilisierung der Reservestoffe bzw. die diesem Prozeß unmittelbar vorangehenden Verschiebungen enzymatischer Natur das Primäre und die Erweckung des Embryo das Sekundäre ist. Unseren sonstigen Kenntnissen entspricht es eigentlich mehr in dem Erwachen der Lebensfunktionen des Embryo das Primäre zu sehen.

In dieser Richtung lassen sich also gewisse Bedenken geltend machen. Im übrigen enthält natürlich die Annahme einer katalytischen Lichtwirkung in der jetzigen Form durchaus noch keine endgültige Klarlegung des Problems der Lichtkeimung, sondern nur einen Hinweis, in welcher Richtung wir die Erklärung zu suchen haben.

Damit will ich zu dem von mir näher untersuchten Fall von *Chloris ciliata* zurückkehren. Zunächst ist oben schon betont, daß Säure als solche nicht keimungsauslösend wirkt, womit die von Lehmann-Ottenwälder gegebene Motivierung der Lichtwirkung als katalytischer fortfällt; prinzipiell noch wichtiger ist nun aber der in den obigen Ausführungen erbrachte Nachweis, daß keimungsauslösende Stoffe wie Nitrate gar nicht in das Innere der ungekeimten Körner einzudringen vermögen und trotzdem keimungsauslösend wirken. Hier trennen sich die von Lehmann-Ottenwälder und mir eingeschlagenen Wege vollständig; denn Lehmann-Ottenwälder geben ausdrücklich das Eindringen der Säure in das Sameninnere an.

Selbstverständlich müssen wir mit der Möglichkeit rechnen, daß wir verschiedene Typen der Lichtkeimung zu unterscheiden

haben, und darum will ich die an *Chloris* erhaltenen Befunde nicht ohne weiteres verallgemeinern und nicht als Beweis gegen eine katalytische Lichtwirkung in den von Lehmann-Ottenwälder beobachteten Fällen anführen. Auf einen Punkt möchte ich aber doch noch hinweisen; nach Lehmann (16, S. 486) wirkt die Entfernung der Samenschale ebenfalls als Ersatz der Lichtwirkung; man kann sich nun sehr wohl vorstellen, daß die von ihm beobachtete Säurewirkung — und es sind zum Teil nicht geringe Konzentrationen, welche in den Versuchen Lehmann-Ottenwälders in optimaler Weise keimungsauslösend wirkten — die Samenschale in einer Weise verändert, welche der mechanischen Entfernung der Samenschale gleich kommt. Dann aber würde der Nachweis des Eindringens der Säuren in das Sameninnere kein wirklicher Beweis dafür sein, daß die Säure nur innerlich wirkt. Daß Veränderungen der Samenschale bei Keimung auf Säure gerade auch in den von Lehmann-Ottenwälder benutzten Samenarten wie *Epilobium* vorliegen, dafür reden die Verfärbungen des Keimbettes eine deutliche Sprache. Berücksichtigen wir ferner, daß nach Crocker und Davis (5) bei der Keimung von *Alisma* die hier ebenfalls zu beobachtende fördernde Wirkung von Säuren auf eine Veränderung und Erweichung der Samenschale zurückzuführen ist, so liegt es nahe, ähnliche Betrachtungen auch für die Samenschale anderer, durch Säurewirkung in der Keimung geförderter Samen anzustellen. —

Bei *Chloris ciliata* haben wir nun den prinzipiell äußerst wichtigen Fall, daß chemische Stoffe keimungsauslösend wirken, ohne in das Innere der Samen eindringen zu können. Diese Feststellung weist mit Notwendigkeit darauf hin, die keimungsauslösende Wirkung der betreffenden Stoffe auch in Vorgängen außerhalb des betreffenden Kornes zu suchen, und da keimungsauslösende Wirkung der N-Verbindungen und des Lichtes in gleicher Richtung liegen, so ergibt sich die Folgerung, auch die fördernde Lichtwirkung außerhalb des Kornes zu verlegen.

Damit aber komme ich auf das zurück, was ich bereits 1911 (7, S. 94) andeutete. Die Hypothese, die ich damals aufstellte, war die »Annahme der allmählichen, während des

Aufenthalts im Keimbett erfolgenden Ausbildung eines Hemmungsprinzipes« die durch Lichtwirkung bzw. Anwendung chemischer Stoffe inaktiviert bzw. verhindert wird. Ich hatte damals bereits mit der Möglichkeit gerechnet, daß dieses Hemmungsprinzip außerhalb des Kornes etwa als Hemmungsschicht sich bildet. Ob das richtig ist, wage ich auch heute nicht zu behaupten, denn es gibt auch andere Möglichkeiten, etwa Veränderung des Substrates, Ausscheidung von löslichen Hemmungsstoffen usw.

Die Hypothese eines äußeren Hemmungsprinzipes, die ich seinerzeit mehr als Arbeitshypothese aufgestellt hatte, um verschiedenartige Beobachtungen unter einheitlichen Gesichtspunkten zusammenfassen zu können, läßt sich nach den oben gemachten Ausführungen von dem Nichteindringen keimungsauslösender Stoffe kaum noch als in der Luft schwebend bezeichnen, sondern hat nunmehr eine tatsächliche Grundlage.

Und nun seien noch einige weitere Momente angeführt, die ebenfalls auf ein äußerliches Hemmungsprinzip, das natürlich auf den inneren Samen zurückwirken kann, vielleicht auch von hier aus beeinflußt werden kann, hindeuten. Es sind das zunächst die im X Abschnitt erwähnten Beobachtungen über die Diffusion von Stoffen aus den Samen in das umgebende Substrat. Weitere Beobachtungen finden sich in der Literatur. Ich verweise auf die Beobachtungen Gumbels (12, S. 285) über eine Beeinflussung des Keimbettes durch irgendwelche, von den Samen ausgeschiedenen Stoffe. Ich verweise ferner auf die Abhängigkeit des Auftretens von Schimmelpilzen im Keimbett, worüber Kinzel (15) in Berücksichtigung der Beobachtungen von Windisch (11) ausführlich berichtet. Auch andere Beobachtungen Kinzels (15), so z. B. über die keimungsauslösende Wirkung des Waschens der Samen, die sonst nicht zur Keimung schreiten, gehören hierher. Von neuesten Arbeiten sei auf Untersuchungen Heinrichers (13) hingewiesen, die von ihrem Autor allerdings ganz anders gedeutet werden. Es hat sich gezeigt, daß die Samen der Zwergmistel »auf totem, anorganischen Material (Glasplatten) nicht zu keimen vermögen, hierzu aber durch Zellulose als Reizstoff in vorzüglicher Weise angeregt werden. Auch bei den Keimungen auf den Fichten-

holzbrettchen . . . dürfte der Zellulose die Reizwirkung zuzuschreiben sein«. Gegen diese Deutung einer keimungsauslösenden Wirkung des Filtrierpapiers lassen sich mannigfache Bedenken geltend machen; eine Reizwirkung durch ungelöste Stoffe ist nicht recht vorstellbar, außerdem befindet sich ja Zellulose im Innern der Samen. Mit viel mehr Wahrscheinlichkeit dürfte die Erklärung der interessanten Beobachtungen Heinrichers in der Richtung zu suchen sein, daß bei Keimung auf Glas die gebildeten keimungshemmenden Stoffe an der Oberfläche des Samens bleiben, bei Keimung auf Holz oder Filtrierpapier dagegen durch Diffusion in das Substrat verdünnt und so unschädlich werden. Das würde mit den Ausführungen Wiesners (23), welcher ebenfalls den Hemmungsstoffen bei der Keimung der Mistelsamen eine Rolle zuweist, in Übereinstimmung stehen.

Es lassen sich also in der Tat für die Bildung und Ausscheidung äußerer, die Keimung beeinflussender Stoffe verschiedene Momente anführen; auch die Verfärbungen der Schale der im Keimbett liegenden Samen lassen sich in diesem Sinne verwenden. Auch die Tatsache, daß Samen mit schwarzer, lichtundurchlässiger Samenschale durch Lichtwirkung beeinflusst werden, wird verständlicher, wenn wir mit der Möglichkeit einer Beeinflussung von Stoffen an der Oberfläche oder außerhalb des Kornes rechnen. Weitere Untersuchungen in der Richtung eines äußeren Hemmungsprinzipes erscheinen natürlich noch dringend wünschenswert, aber auch Erfolg versprechend.

Vielleicht können wir auch durch chemische Untersuchungen der Frage der Bildung eines äußeren Hemmungsprinzipes näher kommen. Die Frage dürfte deswegen keine ganz einfache sein, weil sichtlich sowohl äußere Faktoren, wie auch Eigentümlichkeiten der Samen selbst mitspielen. Es sei hier nur noch betont, daß die Beeinflussung des Hemmungsprinzipes durch Lichtwirkung im Hinblick auf die Abhängigkeit der Lichtkeimung von der Temperatur kein einfacher photochemischer Prozeß sein kann.

Bei der Frage der Lichtkeimung haben wir bisher die keimungsfördernde Wirkung des Lichtes in den Vordergrund gestellt; daneben gibt es, wie wir gesehen hatten, sogar bei dem gleichen Samenmaterial, eine keimungshemmende. Worin

diese besteht, ob sie mit der fördernden unmittelbar verbunden ist, oder unabhängig davon in ganz anderer Weise sich vollzieht, läßt sich augenblicklich nicht endgültig entscheiden. Jedoch gibt die Feststellung, daß keimungsauslösende Stoffe wohl die keimungsfördernde Wirkung des Lichtes zu ersetzen vermögen, dagegen nicht die keimungshemmende in entsprechender Weise beeinflussen, einen Hinweis in dem Sinne, daß die keimungshemmende Wirkung des Lichtes in anderer Richtung zu suchen ist als die keimungsfördernde; die erstere vielleicht in einer Beeinflußung des inneren Kornes, möglicherweise auf die im normalen Keimungsverlauf sich abspielenden enzymatischen Vorgänge, die letztere, wie wir oben sahen, anscheinend in der Beeinflußung eines äußeren Hemmungsprinzipes. Auffallend ist es auf jeden Fall, daß wir Stoffe, welche die keimungshemmende Wirkung des Lichtes zu paralisieren vermögen, nicht kennen, während wir die keimungsauslösende Wirkung des Lichtes in mannigfacher Weise durch chemische Stoffe ersetzen können.

Auch in dieser Beziehung öffnet sich also noch ein weites Feld für künftige Forschungen, die uns hoffentlich der Lösung der strittigen Fragen näher bringen. Bis jetzt ist das Lichtkeimungsproblem durch die Feststellung der verschiedensten Einzelheiten nicht gerade einer Lösung näher gekommen; im Gegenteil, je mehr wir uns in das Problem zu vertiefen suchen, um so größere und zahlreichere Schwierigkeiten ergeben sich.

So können wir vorläufig nur in durchaus hypothetischer Form Richtungswege anzeigen, auf denen, soweit wir augenblicklich die Verhältnisse überblicken, eine Lösung der strittigen Probleme zu suchen sein dürfte. Mehr wollte ich auch nicht in den vorstehenden Zeilen. Daß die soeben durchgeführte Behandlung des Gegenstandes eine nur flüchtige und unvollkommene ist, dessen bin ich mir durchaus bewußt. Meine ursprüngliche Absicht einer umfassenderen Bearbeitung der Fragen, vor allem auch unter vollständiger Berücksichtigung der einschlägigen Literatur mußte ich wegen plötzlicher militärischer Einberufung aufgeben und auf einen späteren Zeitpunkt verschieben.

XII. Inhaltsübersicht und Hauptergebnisse.

- I. Einleitung (S. 609).
- II. Über latente Lichtwirkung bei der Keimung lichtempfindlicher Samen (S. 610). In Fällen, in denen lichtempfindliche Samen infolge besonderer Temperaturverhältnisse des Keimbettes durch Lichtwirkung nicht zur Keimung gebracht werden, ist das Licht trotzdem nicht wirkungslos. Eine fördernde Lichtwirkung ist vorhanden, bleibt jedoch latent, bis sie durch besondere Versuchsanstellung nachgewiesen werden kann.
- III. Über die Einwirkung des Trocknens auf vorher belichtete Samen (S. 614). Im Keimblatt belichtete Samen zeigen die fördernde Lichtwirkung auch dann, wenn zwischen Belichtung und Auslösung der Keimung ein Trocknen und längeres trockenes Aufbewahren der Samen eingeschaltet wird. Es gilt das insbesondere auch für die im II. Abschnitt dargelegte latente Lichtwirkung.
- IV. Über das Zusammenwirken von Licht und keimungsauslösenden Stoffen (S. 617). Die keimungsauslösende Wirkung des Lichtes läßt sich, wie a. O. gezeigt ist, durch Anwendung chemischer Stoffe ersetzen. Bei kombinierter Anwendung von Licht und keimungsauslösenden Stoffen auf lichtempfindliche Samen lassen sich folgende Fälle unterscheiden:
 1. keimungsförderndes Licht und keimungsauslösende Stoffe addieren sich in ihren Wirkungen.
 2. die keimungsfördernde Wirkung des Lichtes macht bei Keimung auf keimungsauslösenden Stoffen einer keimungshemmenden Platz, so daß also beide einander entgegenwirken.

Der erste Fall gilt für geringe, der zweite für starke, bereits etwas schädigend wirkende Konzentrationen keimungsauslösender Stoffe.
- V. Über Lichtwirkung bei Keimung auf nicht keimungsauslösenden Stoffen (S. 627). Lichtempfindliche Samen, die bei Keimung auf destilliertem Wasser eine keimungsfördernde Wirkung des Lichtes zeigen, zeigen die gleiche Wirkung auch bei Keimung auf schwachen Lösungen nicht keimungsauslösender Stoffe. Bei starken Lösungen dagegen, die an sich bereits keimungshemmend wirken, macht die keimungsfördernde Wirkung des Lichtes einer keimungshemmenden Platz.
- VI. Über Lichtwirkung in Abhängigkeit von Keimbetttemperatur und Nachreife (S. 632). Die älteren Angaben über die Bedeutung der Nachreifevorgänge für die Keimungsverhältnisse von *Chloris ciliata* sind dahin zu erweitern, daß die Nachreifevorgänge eine allmähliche Veränderung der Samen in dem Sinne bewirken, daß die im Anfang durch Lichtwirkung in der Keimung geförderten Samen zunächst durch Licht nicht mehr gefördert werden, bis schließlich die keimungsfördernde Wirkung des Lichtes einer keimungshemmenden Platz macht. Die Höhe der Keimungstemperatur spielt insoweit eine Rolle, als die keimungshemmende Wirkung des Lichtes sich bei niederen Keimungstemperaturen ungleich zeitiger, d. h. in früheren Nachreifestadien und auch relativ stärker offenbart, als bei hohen Keimungs-

temperaturen. So kommt es, daß wir bei Samen mittlerer Nachreife *ceteris paribus* bei niederer Keimungstemperatur eine keimungshemmende, bei hoher dagegen eine keimungsfördernde Lichtwirkung beobachten können.

- VII. Über Lichtwirkung auf vorbehandelte Samen (S. 636). Die in den Abschnitten IV—VI zusammengestellten Versuche zeigen bereits, daß die Höhe der Keimbetttemperatur zwar, wie seit einigen Jahren bekannt, die Frage der Lichtwirkung mitbestimmt, daß sie jedoch entgegen unseren bisherigen Anschauungen eine ausschließliche Sonderstellung nicht einnimmt. Vielmehr gelang es, bei völlig gleichen Temperaturverhältnissen eine ganz verschiedenartige Lichtwirkung zu erzwingen.

Einen weiteren Fall dieser Art stellen die im VII. Abschnitt enthaltenen Versuche dar, in denen Samen von *Chloris ciliata* bei einer bestimmten Keimungstemperatur entweder sofort belichtet oder aber zunächst mit niederen Temperaturen vorbehandelt und dann erst bei der gleichen Keimungstemperatur belichtet wurden. Je nachdem, ob die Samen mit niederen Temperaturen vorbehandelt waren oder nicht, wurden die gleichen Samen bei der gleichen Keimungstemperatur durch die gleiche Belichtung entweder gefördert oder gehemmt.

- VIII. Über die Spelzenfunktion bei der Keimung von *Chloris ciliata* (S. 639). Die Versuchsergebnisse stehen mit den älteren Angaben in Übereinstimmung.

- IX. Über die semipermeable Samenschale von *Chloris ciliata* (S. 641). Die Körner von *Chloris ciliata* sind wie andere Gramineenfrüchte durch eine semipermeable Hülle ausgezeichnet. Diese Feststellung ist insoweit von prinzipiellem Interesse, als sich zeigte, daß die Samenschale von *Chloris* für keimungsauslösende Stoffe (Nitrate) nicht durchlässig ist.

- X. Über Verfärbungen von Samen und Keimungssubstrat (S. 649). Verfärbungen von Samen im Keimbett und Keimungssubstrat lassen sich häufig beobachten und sind vielleicht für die Klärung des Problems der Lichtkeimung nicht ohne Interesse.

- XI. Über das Problem der Lichtkeimung (S. 650). Die in den vorhergehenden Abschnitten enthaltenen Ergebnisse lassen sich noch nicht in vollem Umfange deuten, sprechen jedoch dagegen, daß wir die fördernde Wirkung des Lichtes in einer Reizwirkung (Pfeffer-Jost) oder in einer katalytischen Wirkung auf das Sameninnere (Lehmann-Ottenwälder) zu erblicken haben. Die Lösung scheint, wenigstens was die fördernde Lichtwirkung anbetrifft, in der Richtung der Beeinflussung eines »Hemmungsprinzipes« durch Lichtwirkung bzw. chemische Stoffe zu liegen.

Es sei nochmals betont, daß die gezogenen Schlußfolgerungen vorläufig hypothetischer Natur und unter diesem Vorbehalt wiedergegeben sind.

Rostock i. M., Botanisches Institut der Universität,
z. Zt. Neustrelitz, August 1915.

Literaturverzeichnis.

1. Armstrong, H. E., The origine of osmotic effects. *Proceed. Royal Soc., Serie B*, Vol. 81, S. 94.
2. Baar, H., Über den Einfluß des Lichtes auf die Samenkeimung und seine Abhängigkeit von anderen Faktoren. *Sitz.-Ber. Kais. Akad. Wiss. Wien*. 1912, 121, 1—39.
3. Brown, A. J., On the Existence of a semipermeable membrane enclosing the seeds of some of the Gramineae. *Ann. of Bot.* 21, 1907. 79—89.
4. —, The selective permeability of the coverings of the seeds of *Hordeum vulgare*. *Proceed. of the Royal Soc.*, 1909, B., Vol. 81, S. 82.
5. Crocker, W., and Davis, W. E., Delayed germination in Seed of *Alisma Plantago*. *Bot. Gaz.* 1914. 58, 285—321.
6. Gaßner, G., Vorläufige Mitteilung neuerer Ergebnisse meiner Keimungsuntersuchungen mit *Chloris ciliata*. *Ber. D. B. G.* 1911. S. 788.
7. —, Untersuchungen über die Wirkung des Lichtes und des Temperaturwechsels auf die Keimung von *Chloris ciliata*. *Jahrb. d. Hamb. Wiss. Anst.* 1911. 29. 1—121.
8. —, Über die keimungsauslösende Wirkung der Stickstoffsalze auf lichtempfindliche Samen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1915. 55, 259—342.
9. —, Einige neue Fälle von keimungsauslösender Wirkung der Stickstoffverbindungen auf lichtempfindliche Samen. *Ber. D. B. G.* 1915. 33, 217—232.
10. —, Fragmentarisch gebliebene Arbeiten gefallener Kriegsteilnehmer aus dem Botanischen Institut der Universität Rostock. *Sitz.-Ber. d. Naturforsch. Gesellsch. Rostock*, 1915.
11. Green-Windisch, *Bioch. Zentralbl. f. Agrik. Chemie.* 1905. S. 623. (Zitiert nach Kinzel.)
12. Gümbel, H., Untersuchungen über die Keimungsverhältnisse verschiedener Unkräuter. *Landw. Jahrb.* 43. 1912.
13. Heinricher, E., Über besondere Keimungsbedingungen, welche die Samen der Zwergmistel, *Arcanthobium Oxycedri* (D. C.) M. Bieb. beanspruchen. *Zentralbl. f. Bakt. II. Abt.* 1915. 42, 705—711.
14. Jost, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.* 3. Aufl. Jena 1913.
15. Kinzel, W., *Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung.* Stuttgart 1913.
16. Lehmann, E., Über die Beeinflussung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur. *Zeitschr. f. Bot.* 1912. 4, 465—529.
17. —, Über katalytische Lichtwirkung bei der Samenkeimung. *Biochem. Zeitschr.* 1913. 50, 388—392.
18. Lehmann, E., u. Ottenwälder, A., Über katalytische Wirkung des Lichtes bei der Keimung lichtempfindlicher Samen. *Zeitschr. f. Botanik V.* 1913. 337—364.
19. Ottenwälder, A., Lichtintensität und Substrat bei der Lichtkeimung. *Zeitschr. f. Bot. VI.* 1914. 785—848.
20. Pfeffer, *Pflanzenphysiologie.* Leipzig. 1904.
21. Schroeder, H., Über die selektiv permeabele Hülle des Weizenkornes. *Flora N.F.* 2, 1911. 186—208.
22. Traube, J., *Biochem. Zeitschr.* 1910. 24, S. 323. *Pflügers Archiv* 1910. 132, S. 511 (zitiert nach Schroeder).
25. Wiesner, J. v., Über die Ruheperiode und über einige Keimungsbedingungen der Samen von *Viscum album*. *Ber. D. B. G.* 1887. 15, S. 512.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [7](#)

Autor(en)/Author(s): Gaßner Gustav

Artikel/Article: [Beiträge zur Frage der Lichtkeimung. 609-661](#)