

(Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Müncheberg i. M.)

Photoperiodismus.

(Sammelreferat.)

Von R. SCHICK.

Im Laufe des letzten Jahrzehnts haben sich unsere Ansichten über den Einfluß des Lichtes auf das Pflanzenwachstum grundlegend geän-

daraus zu ziehende Schlüsse soll im folgenden berichtet werden.

Die ersten Beobachtungen über den Einfluß der Tageslichtdauer auf das Pflanzenwachstum wurden ganz zufällig gemacht. In Nachkommenchaften der Tabaksorte „Maryland“ wurden im Jahre 1906 einige besonders üppige Pflanzen gefunden. Bis zum Ende der Vegetationsperiode blühte keine dieser Pflanzen. Im Gewächshaus überwinternte Stecklinge blühten während des Winters. Da diese üppigen Pflanzen praktisch von großem Wert waren, versuchte man in jeder Weise

die Samenbildung zu erzwingen. Nach mehrjährigen Beobachtungen fand man, daß diese Pflanzen während der kurzen Wintertage ihren Habitus vollkommen veränderten und unabhängig von ihrem Alter ohne weiteres dagegen blühten. Während des Sommers dagegen blühten sie niemals. Diese Beobachtungen veranlaßten GARNER und ALLARD (18), den Einfluß der Tageslichtlänge auf das Pflanzenwachstum genauer zu studieren.

Versuchsanordnungen. Für die Durchführung dieser Versuche gab es drei Möglichkeiten: 1. Künstliche Verkürzung oder Verlängerung der täglichen Belichtungsdauer; 2. Anbau der Versuchspflanzen in verschiedenen Jahreszeiten; 3. Anbau der Versuchspflanzen an Orten mit verschiedener geographischer Breite. Ich will zuerst nur auf die Versuche eingehen, bei denen mit künstlicher Verkürzung oder Verlängerung des Tageslichtes gearbeitet worden ist, da hierbei die übrigen Versuchsbedingungen am leichtesten konstant gehalten werden können und so die Reaktion auf Veränderung der Tageslichtdauer am klarsten hervortritt.

Die Versuche sind teilweise im Gewächshaus, teilweise im Freiland durchgeführt worden. Zur Verkürzung der Belichtungsdauer wurden die Pflanzen mit lichtundurchlässigen Kästen zugedeckt oder bei Topfkultur auch in kleine dunkle Häuser gestellt. Durch Ventilation dieser Kästen und Bewässe-

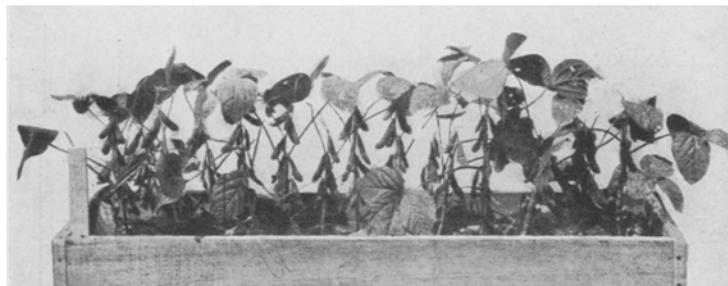


Abb. 1. Sojabohne „Peking“, gewachsen bei 7 Stunden Tagesdauer.
[Nach GARNER und ALLARD (18)].

dert. Während man früher der *Lichtintensität* und *Lichtqualität* die größte Bedeutung beilegte, haben die Untersuchungen von GARNER und

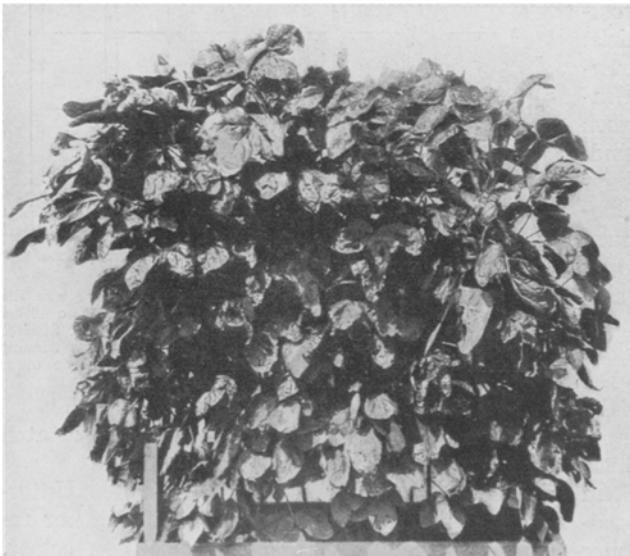


Abb. 2. Sojabohne „Peking“, gewachsen bei normaler Tageslänge in Washington
(ca. 15 Stunden). [Nach GARNER und ALLARD (18)].

ALLARD gezeigt, daß der Einfluß der *Tageslichtdauer* „einzigartig“ in seiner Wirkung auf die Entwicklung der Pflanzen ist. Untersuchungen hierüber sind in den letzten 10 Jahren an den verschiedensten Orten durchgeführt worden. Über die bisher vorliegenden Ergebnisse und einige für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung

rung aller Versuchspflanzen wurden Temperatur und Feuchtigkeit in allen Versuchen möglichst gleichmäßig für normal und abnormal belichtete Pflanzen gehalten. — Für die Verlängerung der Belichtungsdauer wurden gewöhnliche Glühlampen benutzt und auf die Einhaltung möglichst gleichmäßiger Temperaturen bei beleuchteten und unbeleuchteten Pflanzen geachtet.

Beispiele. In ihrer ersten Veröffentlichung berichteten GARNER und ALLARD (18) unter anderem über folgenden Versuch: Gleichzeitig ausgesetzte Sojabohnen der Sorten Mandarin, Peking, Tokio und Biloxi blühten bei normaler Tagesdauer in Washington (39° nördlicher Breite etwa 15 Stdn. Tageslicht) am 14. Juli bzw. 6. August, 21. August und 8. September. Bei künstlicher Verkürzung der täglichen Belichtung auf 12 Stdn. war die vegetative Entwicklung geringer, die beiden erstgenannten Sorten blühten aber bereits am 7. Juli, die beiden anderen am 14. Juli. (Abb. 1 und 2.) — Die Tabaksorte „Maryland Mammoth“ zeigte ebenfalls starkes vegetatives Wachstum ohne Blütenbildung bei normaler Tageslänge und geringes vegetatives Wachstum aber normale Blütenbildung bei 12 Stdn. Tagesdauer. Die genannten Versuche mit Sojabohnen sind an den verschiedenen Orten mit den gleichen Ergebnissen wiederholt worden, und die Sojabohne ist ein klassisches Objekt für derartige Versuche geworden.

Bei *Raphanus sativus* erhielten GARNER und ALLARD die umgekehrte Reaktion. Bei normaler Tageslänge normale Blütenbildung, bei 12 Stdn. täglicher Belichtung keine Blütenbildung.

TINKER (62) beobachtete in Aberystwyth ($52,5^{\circ}$ nördl. Breite) bei *Poa annua* keinen Einfluß der Tageslänge. Bei 6, 9, 12 Stdn. und normaler täglicher Belichtung blühten alle Pflanzen gleichzeitig und gaben die gleichen Samenmengen. — Stecklinge von *Chrysanthemum* blühten bei 6, 9 und 12 Stdn. Tageslänge um $2\frac{1}{2}$ Monate eher als solche, die dem normalen Tageslicht ausgesetzt waren. In diesem Versuch war auch die vegetative Entwicklung der kurzbelichteten Pflanzen besser als die der normal belichteten. — Bei 4 verschieden reinen Linien von *Dactylis glomerata* erhielt er bei 12 Stdn.

Tageslicht eine Verzögerung des Schossens und Blühens und eine starke Verminderung, bei 2 Sorten sogar völligen Ausfall der Samenbildung. Bei 6 und 9 Stdn. täglicher Belichtung blieben alle Sorten im winterlichen Rosettenstadium (Abb. 3).

Russische Versuche (12, 45) zeigten bei 18 stündiger Beleuchtung bei Hirse starke vegetative Entwicklung ohne Blütenbildung; bei 12 stündiger Beleuchtung geringe vegetative Entwicklung aber auffallend zahlreiche gut entwickelte



Abb. 3. *Dactylis glomerata* bei 12, 9, 6 stündiger und normaler (ca. 17 Stunden Tageslänge).
Nach TINKER (62).]

Blütenstände (Abb. 4). Versuche mit Gerste zeigten umgekehrte Verhältnisse; bei 9 und 12 Stunden Beleuchtung auffallend üppige vegetative Entwicklung mit später und mangelhafter Ährenbildung; bei 18 Stunden normale vegetative Entwicklung und reichliche Ährenbildung (Abb. 5).

Bei *Helianthus annuus* fanden GARNER und ALLARD (18) bei Verkürzung der Tagesdauer starke Verminderung des vegetativen Wachstums aber keinen Einfluß auf die Blütezeit. Ähnliche Verhältnisse fand TINKER (62) bei *Digitalis purpurea*. Bei *Helianthus tuberosus* erreichte er durch Verkürzung der Belichtungszeit frühere und stärkere Knollenbildung bei gleichzeitiger Verminderung des oberirdischen Wachstums. Dasselbe beobachteten DOROSHENKO und seine Mitarbeiter (14) und SCHICK (60) bei südamerikanischen Kulturkartoffeln, bei *Solanum demissum*, *Sol. palustre*, *Oxalis tuberosa* und *Ullucus tuberosus*. Bei vielen Formen dieser genannten Spezies wird bei 18-

stündiger Beleuchtung die Knollenbildung vollkommen verhindert.

Maß für die Reaktion. Diese Beispiele zeigen deutlich die Wirkung veränderter Tageslicht-



Abb. 4. Hirse, gewachsen bei 12 und 18 stündiger Tageslänge. [Nach MAXIMOV (45).]

länge auf das Pflanzenwachstum. Man erkennt den starken Einfluß auf die Ausbildung der vegetativen Organe und auf die Blütenbildung. Vom physiologischen Standpunkt hat der Übergang von der vegetativen zur reproduktiven Entwicklung eine wesentlich größere Bedeutung und ist auch leichter zu erfassen als die verschiedenen starke Entwicklung der vegetativen Organe. Außerdem gibt dieser Übergang auch innerhalb verschiedener Spezies ein leichter vergleichbares Maß als die verschiedene vegetative Entwicklung. Aus diesen Gründen hat man trotz des Widerspruches von LUBIMENKO und STCHEGOVA (43) die von GARNER und ALLARD (18) als Kriterium für die Wirkung der Tageslichtveränderung benutzte Beschleunigung oder Verzögerung der Blüten oder Knollenbildung als Maß für die Reaktion der Pflanzen beibehalten.

Definition der Begriffe Photoperiodismus und Lang- bzw. Kurztagpflanzen. Übersicht man die bisher genannten Beispiele, so erkennt man, daß eine Verkürzung des Tageslichtes den Blühbeginn in einigen Fällen (z. B. Soja, Chrysanthemum, Hirse) beschleunigt, in anderen Fällen z. B. Gerste, *Dactylis glomerata*, Rettich) verzögert oder verhindert und in wieder anderen Fällen (*Poa annua*, *Digitalis*, *Helianthus annuus*) nicht verändert. GARNER und ALLARD (18) bezeichnen die Reaktion der Pflanzen auf Veränderung der relativen Länge von Tag und Nacht als *Photoperiodismus*. Nach der Reaktion kann man unterscheiden *Kurztagpflanzen* (das Optimum

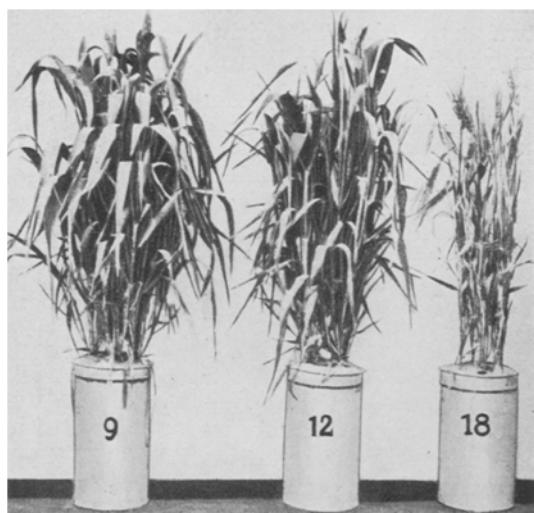


Abb. 5. Gerste, gewachsen bei 9, 12, und 18 stündiger Tageslänge. [Nach MAXIMOV (45).]

der erproduktiven Entwicklung wird bei 14 stündiger oder kürzerer Beleuchtung erreicht), *Langtagpflanzen* (das Optimum der reproduktiven Entwicklung wird bei mehr als 14 stündiger Beleuchtung erreicht) und *Tage neutrale Pflanzen* (die reproduktive Entwicklung wird durch Veränderung der Tageslichtdauer nicht beeinflußt).

14 Stunden Tageslänge ist wohl insofern als Grenze für die Kurztage anzunehmen, als diese Tageslänge noch in den Tropen erreicht wird. Die 12-Stundengrenze ist nicht geeignet, da sie nur in ganz kleinen Gebieten die maximale Tageslänge darstellt. Wie alle Einteilungen ist natürlich auch diese ziemlich willkürlich. Die Unterschiede in der Reaktion der Pflanzen sind zweifellos nur quantitativer und nicht qualitativer Natur.

Die von manchen Autoren noch eingeführte Gruppe von Pflanzen, deren Optimum der

Tageslänge zwischen 11 und 13 Stunden liegt, scheint mir unnötig. Die Grenzen dieser Gruppe sind ganz willkürlich. Ich habe daher alle Pflanzen, deren Tageslängenoptimum über 14 Stunden liegt, als Langtagpflanzen, alle übrigen, die auf Veränderung der Tageslänge reagieren, als Kurztagpflanzen bezeichnet.

LUBIMENKO (43) hat an dem Wort Photoperiodismus bemängelt, daß es eigentlich nur eine Veränderung der Tageslänge, nicht aber auch die Reaktion der Pflanze auf Veränderungen der Tageslänge bezeichnet. Er schlägt daher als Bezeichnung dieser Reaktion den Ausdruck photoperiodische Adaption in Analogie zur chromatischen Adaption vor. Zweifellos ist dieser Einwand berechtigt. Der Ausdruck Photoperiodismus ist aber bereits völlig in die Fachliteratur eingegangen und auch noch etwas bequemer als der Ausdruck photoperiodische Adaption, so daß wohl das Wort Photoperiodismus zur Bezeichnung der Reaktion auf veränderte Tageslängen beibehalten werden wird.

Verteilung der bisher untersuchten Pflanzen auf die verschiedenen Reaktionsgruppen. In den folgenden Tabellen sind die bisher geprüften Pflanzen in die genannten 3 Gruppen eingeteilt. In der Gruppe der Langtagpflanzen sind auch diejenigen aufgeführt, bei denen Dauerbeleuchtung mit Kunstlicht gute Erfolge gegeben hat. Es ist denkbar, daß die eine oder andere dieser Spezies zur Gruppe der Tagneutralen gehört. Allerdings ist die Wahrscheinlichkeit hierfür infolge des seltenen Vorkommens tagneutraler Formen gering.

Bei Pflanzen, die ihrer Knollen wegen kultiviert werden, ist der Einfluß auf die Knollenbildung, nicht der auf die Blütenbildung als Maß für die Reaktion benutzt worden, da in diesen Fällen die Knollen der Reproduktion dienen.

Tabelle 1. Tagneutrale Pflanzen.

Spezies:	Autor:
<i>Brassica oleracea</i> f. <i>Sabauda</i>	TINKER (65)
<i>Brassica rapa</i> f. <i>esculenta</i>	TINKER (65)
<i>Digitalis purpurea</i>	TINKER (62)
* <i>Fagopyrum vulgare</i>	G. u. A. (25)**, HARVEY (30)
<i>Helianthus annuus</i>	G. u. A. (18)
* <i>Hordeum vulgare</i> (Winter)	G. u. A. (21)
* <i>Lactuca sativa</i> (Sommer-salat)	BREMER (9)
<i>Nicotiana rustica</i>	G. u. A. (18)
* <i>Nicotiana tabacum</i>	G. u. A. (18)
* <i>Oryza sativa</i> (frühe Sorten)	YOSHII (69)
<i>Pastinaca sativa</i>	TINKER (64)

* Siehe auch die anderen Tabellen.

** G. u. A. = GARNER u. ALLARD.

Tabelle 1 (Fortsetzung).

Spezies:	Autor:
<i>Poa annua</i>	TINKER (62)
<i>Senecio vulgaris</i>	TINKER (64)
* <i>Soja hispida</i> var. Mandarin	G. u. A. (18)
* <i>Solanum tuberosum</i> (europäische Sorten)	SCHICK (60), TINKER (65)

Tabelle 2. Kurztagpflanzen.

Spezies:	Autor:
<i>Amaranthus hybridus</i>	G. u. A. (21)
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	G. u. A. (18)
<i>Annanas sativus</i>	McCLELLAND (47)
<i>Apios priceana</i>	G. u. A. (21)
<i>Apios tuberosa</i>	G. u. A. (21)
<i>Aster linariifolia</i>	G. u. A. (18)
<i>Bennincasa cerifera</i>	LUBIMENKO (43)
<i>Bidens frondosa</i>	G. u. A. (21)
* <i>Brassica oleracea capitata</i>	G. u. A. (18)
<i>Calonyction aculeatum</i>	G. u. A. (21)
<i>Cannabis sativa</i>	ADAMS (2), MCPHEE (48)
<i>Capsicum annuum</i>	DEATS (11)
<i>Chrysanthemum indicum</i>	G. u. A. (21), TINKER (62, 65)
<i>Coleus</i> sp.	G. u. A. (25)
<i>Cosmos bipinnatus</i>	G. u. A. (25), TINKER (65)
<i>Cosmos sulphureus</i>	G. u. A. (25)
<i>Dioscorea alata</i>	G. u. A. (21)
<i>Dioscorea divaricata</i>	G. u. A. (21)
<i>Dolichos biflorus</i>	G. u. A. (21)
<i>Dahlia variabilis</i>	G. u. A. (21), ZIMMERMANN (70)
<i>Euchlena perennis</i>	EMERSON (17), MAXIMOV (45)
<i>Euphorbia heterophylla</i>	G. u. A. (21)
<i>Gossypium herbaceum</i>	BERKLEY (7), LUBIMENKO (43)
<i>Helianthus angustifolius</i>	G. u. A. (25)
<i>Helianthus tuberosus</i>	G. u. A. (21), TINKER (62, 64)
<i>Holcus halapensis</i>	G. u. A. (21)
<i>Impatiens biflora</i>	G. u. A. (21)
<i>Ipomea batata</i>	McCLELLAND (47)
<i>Ipomea hederacea</i>	G. u. A. (21)
<i>Ipomea setosa</i>	G. u. A. (21)
<i>Malus sylvestris</i>	G. u. A. (21)
<i>Momordica charantia</i>	LUBIMENKO (43)
* <i>Nicotiana tabacum</i> var. Maryland Mammoth, Stewart 70 Leaf Cuban, Connecticut Broadleaf	G. u. A. (18)
<i>Oxalis tuberosa</i>	DOROSHENKO (14), SCHICK (60)
<i>Panicum miliaceum</i>	DOROSHENKO (13), MAXIMOV (45), RASUMOV (54)
<i>Perilla frutescens</i>	G. u. A. (25)
* <i>Phaseolus vulgaris</i>	DOROSHENKO (13), G. u. A. (18), LUBIMENKO (43), MAXIMOV (45)
<i>Phaseolus multiflorus</i>	G. u. A. (21), MAXIMOV (45), TINKER (62)
<i>Polygonum</i>	G. u. A. (21)
<i>Quamoclit pennata</i>	G. u. A. (21)
<i>Robinia pseudacacia</i>	MOCHKOV (49)
<i>Sagittaria latifolia</i>	G. u. A. (21)
<i>Seivria italica</i>	MAXIMOV (45)

Tabelle 2 (Fortsetzung).

Spezies:	Autor:
* <i>Soja hispida</i>	ADAMS (2), G. u. A. (18) LUBIMENKO (43), TINKER (62)
<i>Solanum demissum</i>	DOROSHENKO (14)
<i>Solanum palustre</i>	DOROSHENKO (14)
* <i>Solanum tuberosum</i>	McCLELLAND (47), (europäische Sorten) G. u. A. (21), DOROSHENKO (14)
<i>Solanum tuberosum</i>	DOROSHENKO (14), (südamerik. Sorten) SCHICK (60)
<i>Solidago Juncea</i>	G. u. A. (18, 21)
<i>Thephrosia candida</i>	McCLELLAND (46)
<i>Tithonia tubaeformis</i> . . .	G. u. A. (25)
<i>Tropaeolum minus</i>	DEATS (11)
<i>Ullucus tuberosus</i>	DOROSHENKO (14), SCHICK (60)
<i>Viola fimbriatula</i>	G. u. A. (18)
<i>Viola papilionacea</i>	G. u. A. (21)
<i>Xanthium pensylvanicum</i>	GILBERT (28)
<i>Zea Mays</i>	G. u. A. (21), MAXIMOV (45), McCLELLAND (47)

Tabelle 3. Langtagpflanzen.

Spezies:	Autor:
<i>Acer negundo</i>	G. u. A. (21)
<i>Agrostemma Githago</i> . . .	HIORTH (32)
<i>Allium cepa</i>	G. u. A. (21), McCLELLAND (47)
<i>Alopecurus pratense</i> . . .	TINKER (62)
<i>Althaea rosea</i>	G. u. A. (25)
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	TINKER (62, 64)
<i>Antirrhinum majus</i>	HIORTH (32)
<i>Avena sativa</i> (Winter- u. Sommerformen)	DOROSHENKO (13), G. u. A. (21), RASUMOV (55), TINKER (52, 64)
<i>Beta vulgaris</i>	G. u. A. (21, 25), TINKER (65), TJEBBES (66)
<i>Beta vulgaris</i> subsp. <i>cicla</i>	TINKER (65)
<i>Brassica napus</i> f. <i>napo-</i> <i>brassica</i>	TINKER (65)
<i>Brassica oleracea</i> f. <i>gongy-</i> <i>lodes</i>	TINKER (65)
<i>Cassia marylandica</i>	G. u. A. (26)
<i>Catabrosa algida</i>	KJELLMANN (35)
<i>Cicer arietanum</i>	MAXIMOV (45)
<i>Clarkia cult.</i>	TINKER (64)
<i>Clarkia elegans</i>	HIORTH (32)
<i>Clarkia pulchella</i>	HIORTH (32)
<i>Cochlearia fenestrata</i>	KJELLMAN (35)
<i>Collinsia bicolor</i>	HIORTH (32)
<i>Convolvulus sepium</i>	G. u. A. (21)
<i>Convolvulus tricolor</i>	G. u. A. (21)
<i>Cornus mas</i>	TJEBBES (66)
<i>Crocus vernus</i>	TJEBBES (66)
<i>Dactylis glomerata</i>	TINKER (62, 64)
<i>Daucus carota</i>	G. u. A. (18)
<i>Delphinium ajacis</i>	G. u. A. (25)
* <i>Fagopyrum vulgare</i>	ADAMS (2), G. u. A. (21), PFEIFFER (52) YOSHII (69)
<i>Gilia achilleifolia</i>	HIORTH (32)
<i>Godetia cult.</i>	TINKER (64)
<i>Hibiscus Muscheutos</i>	G. u. A. (18)
<i>Hibiscus trionum</i>	HIORTH (32)

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Spezies:	Autor:
* <i>Hordeum vulgare</i>	DOROSHENKO (12, 13), (Sommer) G. u. A. (21), HIORTH (32), LUBIMENKO (43)
<i>Humulus japonicus</i>	RASUMOV (55), TINKER (64)
<i>Hyacinthus orientalis</i> . . .	SCHAFFNER (57)
<i>Impatiens balsamine</i>	TJEBBES (66)
* <i>Lactuca sativa</i> (Frühjahrs- Salate)	G. u. A. (25)
<i>Lactuca spicata</i>	BREMER (9), G. u. A. (18)
<i>Lens esculentum</i>	DOROSHENKO (13)
<i>Lepidium sativum</i>	KJELLMANN (35)
<i>Lespedeza striata</i>	TINKER (64)
<i>Lespedeza stipulacea</i>	TINKER (64)
<i>Lilium longifolium</i>	HENDRICKS u. HARVEY (31)
<i>Linum usitatissimum</i>	ADAMS (2), DOROSHEN- KO (12), HIORTH (32), TJEBBES (66)
<i>Lolium perenne</i>	TINKER (62)
<i>Lycopersicum esculentum</i>	ADAMS (2), DEATS (11)
<i>Melandrium album</i>	HIORTH (32)
<i>Mikania scandens</i>	G. u. A. (18)
<i>Monarda didyma</i>	G. u. A. (25)
<i>Narcissus poeticus</i>	TJEBBES (66)
<i>Nemophila insignis</i>	TINKER (65)
<i>Nigella damascena</i>	TINKER (65)
<i>Nigella sativa</i>	HIORTH (32)
<i>Nolana</i> (mehrere Spezies)	HIORTH (32)
<i>Oenothera biennis</i>	G. u. A. (21)
* <i>Oryza sativa</i> (späte Sorten)	YOSHII (69)
<i>Papaver nudicaule</i>	LUBIMENKO (43)
<i>Papaver somniferum</i>	MAXIMOV (45)
<i>Papaver rheas</i>	MAXIMOV (45)
<i>Phacelia campanularia</i>	TINKER (65)
* <i>Phaseolus vulgaris</i>	DOROSHENKO (13), HIORTH (32), MAXI- MOV (45), TJEBBES (66)
<i>Phleum pratense</i>	TINKER (62, 64)
<i>Pisum sativum</i>	DOROSHENKO (13)
<i>Raphanus sativus</i>	G. u. A. (18, 21), TINKER (62)
<i>Rosa canina</i>	TJEBBES (66)
<i>Rudbekia bicolor</i>	G. u. A. 25
<i>Salix alba vitellina</i>	TJEBBES (66)
<i>Salix lanata</i>	MOCHKOV (49)
<i>Secale cereale</i> (Winter- u. Sommerformen)	ADAMS (2), DOROSHEN- KO (13), G. u. A. (21)
<i>Sedum spectabile</i>	G. u. A. (26)
<i>Sedum Woodwardii</i>	G. u. A. (26)
<i>Sempervivum Funkii</i>	KLEBS (37)
<i>Silene pendula</i>	HIORTH (32)
<i>Sinapis nigra</i>	LUBIMENKO (43)
<i>Spinacea oleracea</i>	G. u. A. (21)
<i>Steironema ciliatum</i>	G. u. A. (25)
<i>Trifolium hybridum</i>	ADAMS (2)
<i>Trifolium pratense</i>	TINKER (62, 64)
<i>Trifolium subterraneum</i>	TINKER (65)
<i>Triticum durum</i>	DOROSHENKO (12, 13)
<i>Triticum vulgare</i> (Som- mer- u. Winterformen)	ADAMS (2), DOROSHEN- KO (12, 13), G. u. A. (21)
<i>Tulipa Gesneriana</i>	TJEBBES (66)
<i>Vaccaria segetalis</i>	HIORTH (32)
<i>Vicia faba</i>	DOROSHENKO (13), HIORTH (32)

Wirkung von Tagesdauer und Lichtmenge. Ehe ich auf weitere Beobachtungen über den Einfluß der Tageslänge eingehen, möchte ich diejenigen Versuche erwähnen, die den Nachweis erbringen, daß es sich bei dem Photoperiodismus tatsächlich um eine Reaktion auf die verschiedene Tagesdauer und nicht um eine Reaktion auf verschiedene Lichtmengen handelt. Schon in ihrer ersten Veröffentlichung zeigten GARNER und ALLARD (18), daß verschieden starke Beschattung durch eine oder mehrere Lagen von Gaze nicht den Effekt hat, den eine Verkürzung des Tages bei bestimmten Pflanzen hervorruft. Weiter zeigten sie, daß eine Unterbrechung der Tagesbeleuchtung von 10—14 Uhr keine Wirkung bei 2 Kurztagpflanzen (*Soja hispida*, *Biloxi* und *Aster linariifolius*) hatte (Abb. 6). ADAMS (1, 2, 3), der die Verdunklung der Pflanzen zu verschiedenen Tageszeiten und in wechselnder Dauer durchführte und dann eine mittlere Beleuchtungsdauer errechnete, erhielt nicht die von GARNER und ALLARD bei einer wirklichen Verkürzung des Tages durch Verdunklung morgens und abends beschriebenen Reaktionen.

Im Jahre 1931 haben dann GARNER und ALLARD (25) umfangreiche Versuche hierzu veröffentlicht. Mit verschiedenen Langtag-, Kurztag- und tagneutralen Pflanzen wurden folgende Belichtungsversuche durchgeführt: 1. Abwechselnd normale Tageslänge und 10 Std. Tag; 2. Ein voller Tag (15 Std.) innerhalb 48 Std.; 3. Unterbrechung der Belichtung mittags einmal oder zweimal für zusammen 4—5 Std. Die erste Versuchsanstellung ergab eine Reaktion intermediär zwischen der auf Kurz- und Langtag. Die zweite Versuchsanordnung wirkte wie eine Kurztagbehandlung; die dritte wie eine Langtagbehandlung (Abb. 7). Mit Hilfe künstlicher Beleuchtung wurden dann noch Versuche durchgeführt, bei denen während 24 Std. 8, 12 und 16 Std. Licht gegeben wurde in Intervallen von $3\frac{1}{3}$ bis 12 Std. Fast ausnahmslos wirkte diese Versuchsanstellung bei den kurzen Intervallen als Langtag (Abb. 8 u. 9).

Tageslänge und Temperatur. Um die Bezie-

hungen zwischen Tageslänge und Temperatur zu klären, führten GARNER und ALLARD (24) umfangreiche Versuche mit Sojabohnen durch. 8 Jahre lang wurden von den 4 Sorten Mandarin, Peking, Tokio und Biloxi im Frühjahr und Sommer in Abständen von wenigen Tagen Aussaaten im Freiland gemacht, und die Tage vom Auflaufen bis zum Blühbeginn festgestellt. Bei Mandarin (nach früheren Versuchen tagneutral)



Abb. 6. Sojabohne „Biloxi“. Links: 12 Stunden Tageslicht (6 Uhr morgens — 6 Uhr abends). Rechts: Tageslicht von Sonnenaufgang bis 10 Uhr und von 2 Uhr bis Sonnenuntergang. [Nach GARNER und ALLARD (18).]

vergehen anfangs (Auflaufen am 19. Mai) 32 Tage. Diese Zeitspanne fällt während des Sommers (Einfluß der höheren Temperatur) auf 23 Tage und steigt im Herbst wieder auf 27 Tage. Bei den anderen drei Sorten (nach früheren Versuchen ausgeprägte Kurztagpflanzen) verringert sich diese Zeitspanne kontinuierlich von 63 auf 29, bzw. von 75 auf 37, bzw. von 106 auf 55 Tage. In diesen Fällen ist also der Einfluß der allmählichen Tageslichtverkürzung wesentlich stärker als der Temperatur.

Im Gewächshaus wurden Peking, Mandarin und Biloxi bei fast konstanten Temperaturen das ganze Jahr hindurch ausgesetzt. Während des Herbstes, Winters und Frühjahrs betrug bei allen Sorten die Zeit zwischen Auflaufen und Blühen 24—30 Tage. Bei Keimung im April

stieg diese Zahl auf 150 bei Biloxi und bei Keimung im Mai auf 66 bei Peking, während sie sich bei Mandarin nicht änderte. Während des Sommers im Freien gezogene Biloxi verhielt sich genau wie im Gewächshaus kultivierte. Also auch hier ganz eindeutige Wirkung der Tageslänge und untergeordnete Bedeutung der Temperatur.

Es bleibt also kein Zweifel, daß in den genannten Fällen die Veränderung der Tageslänge wesentlich stärkere Reaktionen auszulösen vermag als andere Umweltfaktoren, wie Temperatur, Feuchtigkeit, Lichtintensität oder Licht-

normaler Temperatur und Feuchtigkeit bei langen Tagen. — In der Natur tritt der Faktor Tageslänge natürlich nie isoliert auf, und die Reaktion auf diesen Faktor kann durch andere Einflüsse verwischt werden. So zeigte GILBERT (28) bei *Xanthium pennsylvanicum* die Beeinflussung der photoperiodischen Reaktion durch extreme Temperaturen.

Morphologische Veränderungen infolge Veränderung der Tageslänge. Außer den bisher immer genannten außerordentlichen Verschiebungen im Ablauf der Wachstumsphasen treten aber auch noch andere Veränderungen als Reaktion



Abb. 7. *Steinronema ciliatum* (Langtagpflanze). A normale Tageslänge. B Verdunkelung von 10 — 2 Uhr mittags. C 12 Std. D 10 Std. E 8 Std. F 5 Std. Tageslicht.
[Nach GARNER und ALLERT (25).]

qualität. Daß in einzelnen Fällen auch diese Faktoren ähnliche Wirkungen hervorrufen können, zeigen Versuche von EATON (15) über den Einfluß der Nachttemperaturen auf das Blühen von Soja. Bei künstlicher Erhöhung der Nachttemperatur trat eine starke Beschleunigung des Blühens ein. Die Differenzen waren ähnlich wie bei den Kurztagversuchen. Bei anderen Kurztagpflanzen erzielte EATON mit dieser Versuchsanstellung keinen Erfolg. BERKLEY (7) erhielt bei Baumwolle durch Temperatur-Erhöhung von 25° auf 35° ähnliche Wirkungen wie bei Verlängerung des Tageslichtes von 12 auf 16 Stunden. GILBERT (29) erhielt ebenfalls bei Soja und Baumwolle durch hohe Temperatur und geringe Luftfeuchtigkeit Beschleunigung der Blüte. Bei Cosmos erreichte er frühere Blütenbildung durch niedrige Temperaturen und hohe Luftfeuchtigkeit. TINKER (65) erhielt bei *Phaseolus multiflorus* bei Kultur im Orchideenhaus und kurzen Tagen eine ähnliche Wirkung wie bei

auf veränderte Tageslängen auf. Die starke vegetative Entwicklung ist häufig von morphologischen Veränderungen der Blätter und Stengel begleitet. MOCHKOV (49) berichtet, daß die Stacheln von *Robinia pseudacacia* bei Kurztagkultur nur selten ausgebildet werden. MAXIMOV (45) und TINKER (65) zeigten, daß *Phaseolus multiflorus* und *Phaseolus vulgaris* bei kurzen Tagen sich bestocken, bei langen Tagen dagegen ranken. TINKER (65) fand bei *Senecio vulgaris* keinen Einfluß verkürzter Tagesdauer auf den Beginn der Blüte. Aber die Blütenstände der normal belichteten Pflanzen waren bei Blühabeginn 5 cm hoch, während die von nur 10 Std. belichteten Pflanzen 2,5 cm hoch waren. Dieser Unterschied in der Höhe der Blütenstände blieb bis an das Ende der Vegetationsperiode erhalten. Die normal belichteten Pflanzen wurden 36 cm, die 10 Std. belichteten nur 20 cm hoch.

SCHAFFNER (58) beobachtete Übergang von gegenständiger zu wechselständiger Blattstel-

lung beim Hanf durch Änderung der Tagesdauer. Auch die Ausbildung bestimmter Farbstoffe ist durch die Tageslänge beeinflußbar. GARNER und ALLARD (18) berichten, daß gelbe Mohrrüben bei kurzen Tagen weiße Rüben bildeten; SCHICK (60) berichtet über Verminderung der Anthocyanbildung bei Kurztagkultur der Kartoffelsorte Wohltmann, MOSKOV (49) über Fehlen des Anthocyans bei Kurztagkulturen von *Robinia pseudacacia*.

der Tageslänge auf den Blattfall und die Ruheperiode ausdauernder Pflanzen beobachtet werden. Häufig scheint nicht die Tageslänge als solche, sondern ein Wechsel der Tageslänge diese Reaktion auszulösen. GARNER und ALLARD (21) berichten über Verhinderung des Blattfalls bei *Lividodendron tulipifera* durch lange Tage und über Aufhebung der Ruheperiode durch Übergang zu langen Tagen bei *Hibiscus Moscheutos* und *Aster linariifolia*.

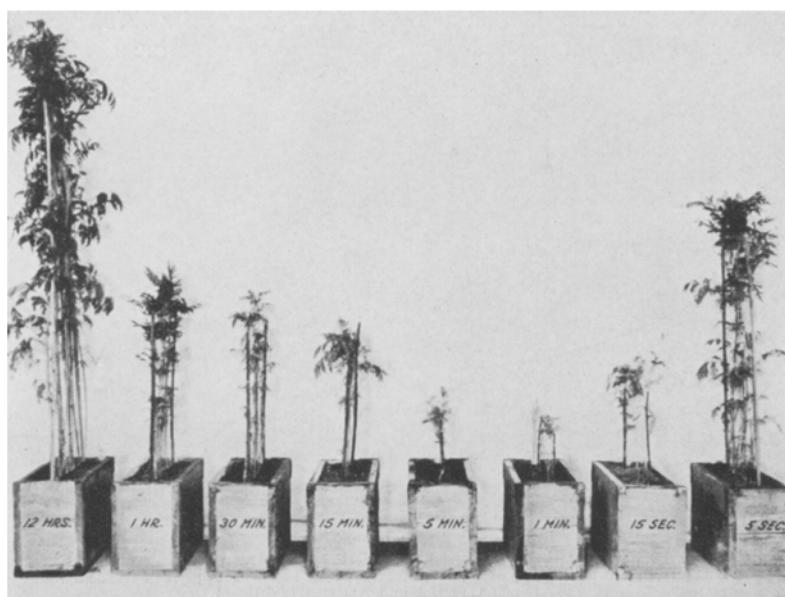


Abb. 8. *Cosmos sulphureus* (Kurztagpflanze), kultiviert bei 12 Stunden Licht und 12 Stunden Dunkelheit, die in den auf den Kästen angegebenen Intervallen gegeben wurden.
[Nach GARNER und ALLARD (25).]

SCHAFFNER (56, 57) berichtet über den Einfluß der Tageslänge auf die Geschlechtsausbildung diöcischer und monöcischer Pflanzen. Bei *Humulus japonicus* und *Cannabis sativa* erhielt er bei kurzen Tagen Geschlechtsumbildung bei zahlreichen Pflanzen. Diese Umbildung erfolgte gleichmäßig in beiden Geschlechtern. Allerdings ist von MCPHEE (48) bestritten worden, daß es sich hier um eine Wirkung der Tageslänge handelt. Auch beim Mais kann nach Untersuchungen von SCHAFFNER (59) eine Umbildung der Geschlechtsorgane bei Kultur in extrem kurzen Tagen eintreten. Er arbeitete mit zwei Maissorten, die bei normaler Kultur niemals weibliche Fruchtstände an Stelle der Rispe ausbildeten. Bei Novemberraissaat erhielt er bei allen Pflanzen Kolben an Stelle der Rispen. Die Häufigkeit der Umbildung war umgekehrt proportional der Tageslänge.

In manchen Fällen konnte auch ein Einfluß

Beziehungen zwischen photoperiodischer Reaktion und Herkunft der Pflanzen. Ich habe bereits gezeigt, daß man die Pflanzen in Lang- und Kurztagpflanzen einteilen kann und daß nur wenige in die Gruppe der tagneutralen gehören. Da nun während der Vegetationsperiode in den gemäßigten und polaren Zonen lange Tage vorherrschen, in den um den Äquator gelegenen Gebieten dagegen kurze, liegt der Gedanke einer Beziehung zwischen Herkunft der Pflanzen und ihrer photoperiodischen Reaktion nahe. Im allgemeinen scheint eine solche Beziehung zu bestehen. Die in der gemäßigten Zone beheimateten Gramineen, z. B. Weizen, Roggen, Hafer, Gerste, sind Langtagpflanzen; die in den Gebieten zwischen den Wendekreisen beheimateten dagegen, z. B. Hirse, Mais und deren Verwandte, sind Kurztagpflanzen. Eine absolute Gesetzmäßigkeit aber gibt es nicht. So nennt MAXIMOV (45) als Ausnahme *Cicer arietinum*, die Kicher-

erbse, eine Langtagpflanze aus südlichen Gebieten. MAXIMOV macht auch darauf aufmerksam, daß nicht nur die geographische Breite, sondern auch die Höhe über dem Meeresspiegel infolge der Verschiebung des Beginns der Vegetationsperiode eine Rolle spielt.

Zweifellos ist die Reaktion auf Veränderung der Tagesdauer nicht gleichmäßig bei allen Varietäten einer Spezies. Nach den bisher vorliegenden Ergebnissen scheint aber nur bei *Phaseolus vulgaris* die Reaktionsverschiedenheit so groß zu sein, daß ein Teil der Formen zu den Langtag-, ein anderer zu den Kurztagpflanzen

worden sind. KJELLMANN (35) berichtet im Jahre 1885, daß *Cochlearia fenestrata* und *Catabrosa algida*, 2 Spezies der arktischen Zone, nur während der sehr langen arktischen Sommertage blühen. GARNER und ALLARD (18) erwähnen, daß der Rettich, eine ausgesprochene Langtagpflanze, in den Tropen niemals blüht. Hier ist wohl auch zu erwähnen, daß einige Baumarten sich in manchen Zonen nur vegetativ weiter entwickeln und niemals blühen, während sie in ihrer Heimat ganz normal blühen und fruchten.

Das Schossen der Wintergetreide in Beziehung zur Tageslänge. Eine Erscheinung, die im Zu-



Abb. 9. *Rudbeckia bicolor* (Langtagpflanze), kultiviert bei 12 Stunden Licht und 12 Stunden Dunkelheit, die in den auf den Kästen angegebenen Intervallen gegeben wurden.
[Nach GARNER und ALLARD (25).]

gezählt werden muß. In allen anderen bisher untersuchten Fällen gehören alle Varietäten zu einer Reaktionsgruppe, wenn auch die Stärke der Reaktion verschieden ist. Schon die ersten Versuche von GARNER und ALLARD (18) zeigen die verschiedene Reaktion der benutzten Sojasorten. Die Versuche von TINKER (61) zeigen die verschiedene Reaktion der Varietäten einiger Gräser. Alle untersuchten Formen waren Langtagpflanzen. Die späten Sorten reagierten aber auf Verkürzung des Tages wesentlich stärker als die frühen. DOROSHENKO und RASUMOV (12, 13) untersuchten die photoperiodische Reaktion verschiedener Herkünfte einiger Kulturpflanzen. Bei Weizen, Roggen, Hafer und Gerste fanden sie völlig eindeutige Beziehungen zwischen geographischer Breite des Herkunftsortes und der photoperiodischen Reaktion. Bei anderen Arten waren die Beziehungen nicht ganz eindeutig.

Hier möchte ich auch auf Beobachtungen hinweisen, die über Habitusveränderungen und über Blütenbildung bei einzelnen Spezies in verschiedenen geographischen Breiten gemacht

sammenhang mit dem Photoperiodismus besprochen werden muß, ist das Schossen der Wintergetreide. Bei Sommeraussaat schossen fast alle Wintergetreide gar nicht oder erst spät im Herbst. Hierfür werden die verschiedensten Ursachen angenommen. Einmal soll die lange Vegetationsperiode der Winterformen dieses Verhalten erklären. Dem widersprechen zahlreiche Versuche, in denen Wintergetreide so spät ausgesät wurde, daß es erst im Frühjahr keimte. Die Vegetationsperiode war dann oft kürzer als die entsprechender Sommerformen. Andere Autoren glauben, daß die Wintergetreide eine Ruheperiode durchlaufen müssen. Dagegen sprechen Versuche, bei denen Wintergetreide bei Herbstaussaat im Gewächshaus ohne Ruheperiode schoßte. MAXIMOV (45) nimmt an, daß bei den Wintergetreiden die Vermehrungstendenz gehemmt ist. Ein äußerer Reiz muß den Übergang zur reproduktiven Entwicklung auslösen. Dieser Reiz ist normalerweise das Keimen bei niedrigen Temperaturen. Wahrscheinlich können aber auch bestimmte Tages-

längen einen solchen Reiz ausüben. WANSER (67) berichtet, daß das Tageslängenoptimum bei Winterweizen für die Periode vor dem Schossen anders liegt als für die Blüte. Weiter spricht für einen Einfluß der Tageslänge die Tatsache, daß in unseren Breiten im Frühjahr ausgesätes Wintergetreide erst im Herbst mit Beginn der kürzeren Tage schoßt.

Photoperiodische Nachwirkung. Untersuchungen von RASUMOV (54) zeigen, daß auch abnorme Tageslängen, die nur während weniger Tage gegeben werden, stimulierende Wirkung

lange Tage, Verhältnisse, wie sie ja auch in der Natur gegeben sind. Auch die umgekehrte Durchführung dieser Behandlung, erst einige lange und dann kurze Tage kann zu dieser optimalen Kombination führen. Auch bei Langtagpflanzen treten dieselben Erscheinungen natürlich bei umgekehrter Behandlungsweise auf. Bei dieser Nachwirkung handelt es sich nach der Ansicht von RASUMOV nicht um morphologische Veränderungen des Vegetationspunktes während der Zeit der Behandlung, sondern um Erscheinungen physiologischer Natur. TINKER (65)

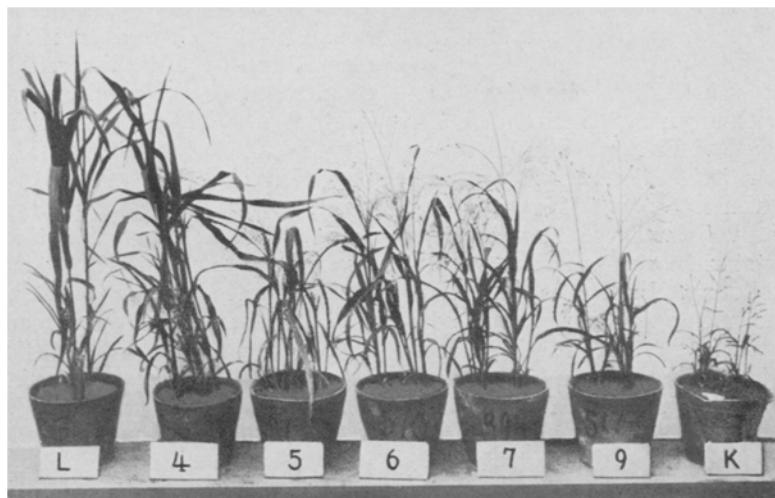


Abb. 10. Nachwirkung kurzer Tage auf die Entwicklung der Hirse. Links bei langen, rechts bei kurzen Tagen gezogene Pflanzen. In der Mitte Pflanzen, die am Anfang der Entwicklung eine Anzahl (siehe die Zahlen auf den Töpfen) kurzer Tage erhielten. [Nach RASUMOV (55).]

haben. Versuche mit Hirse, einer typischen Kurztagpflanze, zeigen, daß Verkürzung des Tages nach dem Keimen eine Beschleunigung des Schossens hervorruft. Bei langen Tagen (18 Std.) schoßte Hirse nach 51 Tagen, bei kurzen Tagen (10 Std.) nach 23 Tagen. 2 bis 3 Kurztage nach dem Keimen blieben ohne Einfluß. Bei 4 Kurztagen schoßte die Hirse nach 47, bei 5 nach 33 und bei 6 nach 26 Tagen. Der Anstoß zur Blütenbildung bleibt also bestehen, wenn auch nachträglich die kurzen Tage durch lange Tage ersetzt werden. Abb. 10 zeigt deutlich die bei dieser Behandlung auftretenden starken Veränderungen im Habitus der Pflanzen. Weiter erkennt man deutlich, daß dauernde Kurztagkultur zwar für die Schnelligkeit der reproduktiven Entwicklung ein Optimum ist, nicht aber auch für die Stärke der reproduktiven Entwicklung. Dieses Optimum liegt für Hirse zweifellos bei den Pflanzen, die 6—7 Kurztage am Anfang der Entwicklung erhielten und dann

beobachtete eine Nachwirkung der Taglänge im 2. Vegetationsjahr bei Beta und Brassica.

Die physiologischen Grundlagen der photoperiodischen Reaktion. KLEBS (36) vertrat auf Grund seiner Untersuchungen an *Sempervivum Funkii* die Anschauung, daß der morphologischen Ausbildung der Blütenorgane ein als „Blühreife“ bezeichneter Zustand vorausgeht, der durch Anhäufung von Kohlehydraten gekennzeichnet ist. Untersuchungen von KRAUS und KRAYBILL (40) bestätigen diese Auffassung. Tomaten blühen nach diesen Untersuchungen nur, wenn ein bestimmtes Verhältnis zwischen Kohlehydraten und Stickstoffverbindungen besteht. Anhäufung von Stickstoffverbindungen (reiche N-Düngung) fördert die vegetative Entwicklung und hemmt die Blüten- und Fruchtbildung. Eine wesentliche Vermehrung der Kohlehydrate über das optimale Verhältnis hinaus hemmt die gesamte Entwicklung. NIGHTINGALE (50) untersuchte die Beziehungen zwischen der chemischen Zu-

sammensetzung von Tomaten und der Tagesdauer, bei der sie gewachsen waren. Danach steht das Verhältnis von Kohlehydraten zu den unlöslichen Stickstoffverbindungen in noch deutlicheren Beziehungen zum Wuchstyp der Tomaten als das Verhältnis der Kohlehydrate zu den gesamten Stickstoffverbindungen. Starke N-Düngung und Kurztagkultur ergeben einen Überschuß von unlöslichen N-Verbindungen und starke vegetative Entwicklung ohne Blütenbildung. Langtagkultur und schwache N-Düngung ergab einen Überschuß an Kohlehydraten, geringe vegetative Entwicklung und wenig Früchte. Die günstigsten Ergebnisse wurden erzielt bei Langtagkultur und reicher N-Düngung.

MAXIMOV und seine Mitarbeiter (45) versuchten die Beziehungen zwischen chemischer Zusammensetzung und Entwicklung der Pflanzen von der synthetischen Seite her zu erfassen. Wasserkulturen von Langtaggersten gaben bei kurzen Tagen und vollständiger Nährlösung das übliche Bild der starken vegetativen Entwicklung ohne Ährenbildung. Entzug des N bei sonst gleichen Bedingungen ergab Verminderung der vegetativen Entwicklung und frühzeitige Ährenbildung. Die Wirkung der kurzen Tage wurde also in diesem Fall durch den N-Mangel aufgehoben. Allerdings zeigten Versuche mit anderen Pflanzen keine so eindeutigen Ergebnisse. Aber dieser eine Fall spricht schon dafür, daß es sich bei dem Kohlehydrat-Stickstoff-Verhältnis tatsächlich um die Ursache und nicht um eine Wirkung des Übergangs zur reproduktiven Entwicklung handelt. Welche physiologischen Vorgänge in der Pflanze infolge Veränderung der Länge von Tag und Nacht zu dieser veränderten Zusammensetzung und der Beschleunigung oder Verlangsamung der Blütenbildung führen, ist noch in keiner Weise geklärt. Wahrscheinlich liegt wohl die letzte Ursache in dem infolge der Tageslängenveränderung veränderten Verhältnis zwischen Assimilation und Respiration. Beachtenswert scheint mir bei diesem Problem, daß Teile einer Pflanze, die verschiedenen Tageslängen ausgesetzt werden, jeder einzeln in der für die betreffende Tageslänge typischen Weise reagiert [KNOTT (38)]. Auch die Frage, wodurch sich Langtag und Kurztagpflanzen physiologisch unterscheiden, ist noch nicht geklärt. LUBIMENKO (43) nimmt an, daß ein Unterschied in der Aktivität der Enzyme für Oxydation und Reduktion die Reaktion der Pflanzen auf die Tageslänge bestimmt.

Anpassung an ungünstige Tageslängenverhältnisse. GARNER und ALLARD (26) haben versucht,

festzustellen, ob eine Anpassung an ungünstige Tageslängen möglich ist. Ausdauernde Langtagstauden, 2 Sedumarten und *Cassia marylandica*, wurden 10 Jahre lang 12stündiger Beleuchtung ausgesetzt. Während die normal belichteten Kontrollen in allen Jahren blühten, kam keine der nur 12 Stunden belichteten Pflanzen zur Blüte. Im 11. Jahr wurden einige der 10 Jahre lang bei verkürztem Tag gewachsenen Pflanzen wieder normalen Tageslängen ausgesetzt. Diese Pflanzen blühten in dem Jahr gleichzeitig mit den Kontrollen. Eine Veränderung in der Reaktion ist also hier nicht eingetreten. Eigene Beobachtungen an südamerikanischen Kurztagkartoffeln sprechen aber für die Möglichkeit einer Anpassung. Die Verbreitung vieler Kulturpflanzen in Gebieten mit verschiedener Tageslichtdauer spricht für eine Selektion angepaßter Typen. Die Versuche von DOROSHENKO und seinen Mitarbeitern (12, 13) über die Beziehungen zwischen Herkunft und photoperiodischer Reaktion, verschiedener Varietäten machen dies ebenfalls wahrscheinlich. Das Auftreten von Pflanzen mit abweichender Reaktion bei Tabak (18) zeigt auch hier die Bedeutung mutativer Veränderungen für die Selektion.

Minimum, Optimum, Maximum der Tageslänge. Alle bisher genannten Versuche zeigen, daß es eine für den schnellen Übergang zur reproduktiven Entwicklung optimale Tageslänge gibt. Weiter wurde schon gezeigt (Versuche von RASUMOV S. 131), daß diese nicht immer auch optimal für die Gesamtentwicklung ist. Ob es ein Maximum der Tageslänge gibt, oberhalb dessen jede auch die vegetative Entwicklung unmöglich ist, ist noch nicht zu entscheiden. Sicher gibt es ein Minimum, unterhalb dessen jede Entwicklung aufhört. Die bereits genannten Versuche von GARNER und ALLARD (26) mit perennierenden Formen von *Sedum* und *Cassia* zeigen Verhinderung der Blütenbildung dieser 3 Langtagformen bei 12 Stunden Tagesdauer. Die beiden *Sedum*-arten blieben 10 Jahre bei dieser Tageslänge völlig gesund. *Cassia marylandica* dagegen zeigte eine außerordentlich geschwächte Entwicklung, während ja im allgemeinen Langtagpflanzen bei dieser Tageslänge sich sehr stark vegetativ entwickeln. Das Minimum der Tageslänge war hier also schon mit 12 Stunden fast erreicht. Bei *Poa annua* dagegen sind 6 Stunden (TINKER 61) noch innerhalb der optimalen Verhältnisse. Ob Beziehungen zwischen der Lage des Minimums und des Optimums bestehen, läßt sich bisher noch nicht entscheiden.

Vererbung des Reaktionstyps. Für den Züchter

ist eine wesentliche Frage wie diese Reaktion, die so außerordentlich große Veränderungen im Habitus und im Ertrag der Pflanzen auszulösen vermag, vererbt wird. Bisher liegt hierüber erst eine Untersuchung, die von BREMER (9), an Kopfsalat, vor. Die Salate kann man nach ihrer photoperiodischen Reaktion in 2 Gruppen einteilen. Bei den Sommersalaten wird das Schossen nicht durch die Tageslänge beeinflußt, sie sind tagneutral. Bei den Frühjahrsalaten wird das Schossen durch lange Tage beschleunigt und in vielen Fällen die Kopfbildung völlig unterdrückt. Diese Salate sind also Langtagpflanzen. Bremers Untersuchungen ergaben, daß es sich bei diesem Unterschied um ein einfach mendelndes Merkmal handelt. Das Allel „Schossen ist an die Tageslänge gebunden“, ist dominant über das Allel „Schossen ist nicht an die Tageslänge gebunden“. Wenn auch nicht in allen Fällen dieser einfache Erbgang zu erwarten ist, so spricht doch das mutative Auftreten abnormer konstanter Reaktionstypen (Tabaksorte Maryland Mammut) dafür, daß auch bei anderen Spezies nicht allzu komplizierte genetische Verhältnisse vorliegen.

Schlußfolgerungen für Pflanzenzüchtung und Pflanzenbau. In der züchterischen Praxis bestehen häufig große Schwierigkeiten, bestimmte Kreuzungen auszuführen, weil die beiden Sorten eine allzu verschiedene Blütezeit haben. Durch künstliche Veränderung der Tagedauer wird es oft möglich sein, diese Schwierigkeit zu beseitigen. Erstmalig hat wohl EMMERSON (17) bei seinen Mais-Theosinte-Kreuzungen hiervon Gebrauch gemacht. DAVIES (10) berichtet über Kreuzungsmöglichkeiten zwischen frühen und späten Formen von Gräsern mit Hilfe künstlicher Veränderung der Tageslänge. In vielen Fällen wird auch bei Pflanzen, die in einem bestimmten Klima sich nur vegetativ vermehren, die Möglichkeit bestehen, die für den Züchter notwendige generative Vermehrung durch Veränderung der Tageslänge zu erreichen. Auch die Anzucht von mehreren Generationen in einem Jahr mit Hilfe von Gewächshauskultur wird bei Berücksichtigung der optimalen Tageslänge oft möglich sein. Bei den starken physiologischen und morphologischen Veränderungen infolge ungünstiger Tageslänge werden bei nicht akklimatisierten Formen häufig sehr gute Eigenschaften verdeckt. Erst bei Kreuzung mit an die vorhandene Tageslänge angepaßten Formen wird man ihren Wert erkennen.

Bei unseren Futterpflanzen legen wir meistens besonderen Wert auf starke vegetative Entwicklung. Es ist denkbar, daß Gramineen, die

in Kurztaggebieten sich nur wenig vegetativ entwickeln, in Langtaggebieten große Futtermengen liefern. Versuche in dieser Richtung sollten unbedingt durchgeführt werden. Wahrscheinlich haben wir hier auch die Erklärung für das sehr verschiedene Verhalten von gezüchteten Futtergräsern in verschiedenen Gebieten. Vielleicht läßt sich auch bei der Züchtung von Holzgewächsen der schnelle Zuwachs bei abnormalen Tageslängen ausnutzen. Nach Versuchen von MOSKOV (49) wachsen *Salix lanata* (Langtagpflanze) und *Robinia pseudacacia* (Kurztagpflanze) bei abnormalen Tageslängen außerordentlich schnell. Allerdings wächst *Robinia pseudacacia* bis zum Eintritt des Frostes und ist dann infolge der schlechten Ausreifung nur wenig winterfest. Anatomische und chemische Veränderungen unter dem Einfluß veränderter Tageslänge lassen MOCHKOV vermuten, daß es möglich sein wird, durch bestimmte Tageslängen den Eintritt der Blühfähigkeit bei langlebigen Holzgewächsen zu beschleunigen.

Auch in der Samenkontrolle hat man begonnen, die verschiedene Reaktion verschiedener Varietäten auf bestimmte Tageslängen als Hilfsmittel zur Identifikation heranzuziehen. OAKLEY und WESTOVER (51) berichten über gute Erfolge bei Luzerne. TINKER (65) hatte Erfolg bei der Bestimmung von verschiedenen Varietäten von Gräsern. PIETERS (53) berichtet über Unterschiede im Internodienwachstum von 1- und 2-jährigem Steinklee bei verschiedenen Tageslängen, die aber für eine sichere Unterscheidung nicht ausreichten.

Für den Pflanzenbau lassen sich ebenfalls einige Folgerungen ableiten. Es ist eine alte Erfahrung, daß das Sommergetreide früh ausgesät werden muß, um höchste Erträge zu bringen. Alle unsere Getreide sind Langtagpflanzen. Kurze Tage fördern die vegetative, lange Tage die reproduktive Entwicklung. Aus einer günstigen Kombination dieser Tageslängen folgt ein optimaler Ertrag. Späte Aussaat verschiebt nicht die Erntezeit, sondern nur den Ertrag, da bei den langen Tagen die reproductive Entwicklung auf Kosten der Gesamtentwicklung zu schnell einsetzt. Nicht die Temperatur, sondern die Tageslänge zur Zeit des Auflaufens ist das Ausschlaggebende. Daher die Überlegenheit der Frühsaaten, auch wenn sie sich anfangs infolge der tiefen Temperaturen nur wenig entwickeln. Da starke N-Düngung weitgehend die Folgen ungünstiger Tageslängen aufheben kann, erklärt sich auf diese Weise wohl auch die besonders günstige Stickstoffwirkung bei Spätaus-

saaten. Auch die traditionell eingehaltene Reihenfolge, in der die Sommergetreide bei uns ausgesät werden, dürfte auf der verschiedenen starken Reaktion der Arten auf lange und kurze Tage beruhen.

Ich hoffe, daß diese Zusammenstellung die Ansicht bestätigt, daß wir im Photoperiodismus eine Erscheinung vor uns haben, die wie nur selten eine andere das größte Interesse bei den Theoretikern und Praktikern des Pflanzenbaues erregen muß.

Literaturverzeichnis.

1. ADAMS, J.: The effect of certain plants of altering the daily period of light. Ann. Bot. **37**, 75—94 (1923).
2. ADAMS, J.: Duration of light and growth. Ann. Bot. **38**, 509—524 (1924).
3. ADAMS, J.: The effect on tomato, soy beans and other plants of altering the daily period of light. Amer. J. Bot. **11**, 229—232 (1924).
4. ADAMS, J.: Does light determine the date of heading out in winter wheat and winter rye. Amer. J. Bot. **11**, 535—539 (1924).
5. ADAMS, J.: Some further experiments on the relation of light to growth. Amer. J. Bot. **12**, 398 bis 412 (1925).
6. AUCHTER, E., and C. P. HARLEY: Effect of various length of day on development of some horticulture plants. Amer. Soc. Hort. Sci. Proc. Report **1924**, 199.
7. BERKLEY, E. E.: Studies of the effects of different lengths of day with variations in temperature on vegetative growth and reproduction in cotton. Ann. Missouri Bot. Garden **18**, 573—604 (1931).
8. BREMER, A. H.: Cabbage lettuce in frames and open ground. Meld. Norges Landbr. **9**, 1 (1929).
9. BREMER, A. H.: Einfluß der Tageslänge auf die Wachstumsphasen des Salats. Genetische Untersuchungen I. Gartenbauwiss. **4**, 469—483 (1931).
10. DAVIES, J. G.: On a method of cross-pollinating late and early Cocksfoot Welsh Plant Breeding Station Rec. 1926 unveröffentlicht.
11. DEATS, M. E.: The effect on plants of the increase and decrease of the period of illumination over that of the normal day period. Amer. J. Bot. **12**, 384—392 (1925).
12. DOROSHENKO, A.: Photoperiodism of some cultivated forms in connection with their origin. Bull. Appl. Bot. **17**, 167—220 (1927).
13. DOROSHENKO, A., and V. I. RASUMOV: Photoperiodism of some cultivated forms in connection with their origin II. Bull. Appl. Bot. **22**, 219—276 (1929).
14. DOROSHENKO, A., H. D. CARPETSCHENKO and H. I. NESTEROV: Influence of the length of day on the tuber set of potatoes and several other plants. Bull. Appl. Bot. **23**, 31—60 (1929/30).
15. EATON, E. M.: Assimilation-respiration balance as related to length of day reactions of soy beans. Bot. Gaz. **77**, 311—321 (1924).
16. EATON, S. V.: Effects of variation in day length and clipping of plants on nodule development and growth of soy beans. Bot. Gaz. **91**, 113—143 (1930).
17. EMERSON, R. A.: Control of flowering in Teosinte. J. Hered. **15**, 41 (1924).
18. GARNER, W., and H. A. ALLARD: Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction on plants. J. agricult. Res. **18**, 553—606 (1920).
19. GARNER, W., and H. A. ALLARD: Flowering and fruiting of plants controlled by length of day. Yb. U. S. Dep. Agricult. **1920**, 852.
20. GARNER, W., and H. A. ALLARD: Effect of light on plants. Ann. Rep. Smithsonian Inst. **1920**, 569.
21. GARNER, W., and H. A. ALLARD: Further studies in photoperiodism, the response of the plant to relative length of day and night. J. agricult. Res. **23**, 871—920 (1923).
22. GARNER, W., and H. A. ALLARD: Localization of the response in plants to relative length of day and night. J. agricult. Res. **31**, 555 (1925).
23. GARNER, W., and H. A. ALLARD: Effect of short alternating periods of light and darkness on plant growth. Science N. S. **66**, 40—42 (1927).
24. GARNER, W., and H. A. ALLARD: Photoperiodic Response of soy beans in relation to temperature and other environmental factors.
25. GARNER, W., and H. A. ALLARD: Effect of abnormally long and short alternations of light and darkness on growth and development of plants. J. agricult. Res. **42**, 629—651 (1931).
26. GARNER, W., and H. A. ALLARD: Duration of the flowerless condition of some plants in response to unfavorable length of day. J. agricult. Res. **41**, 439—444 (1931).
27. GARNER, W., C. W. BACON and H. A. ALLARD: Photoperiodism in relation to hydrogen concentration of the cell sap and the carbohydrate content of the plant. J. agricult. Res. **27**, 119—156 (1924).
28. GILBERT, B. E.: Interrelation of relative day length and temperature. Bot. Gaz. **81**, 1—24 (1926).
29. GILBERT, B. E.: The response of certain photoperiodic plants to differing temperatures and humidity conditions. Ann. Bot. **1926**, 315.
30. HARVEY, R. B.: Growth of plants in artificial light. Bot. Gaz. **74**, 447 (1922).
31. HENDRICKS, E., and R. B. HARVEY: The growth of plants in artificial light. Bot. Gaz. **77**, 330 (1924).
32. HIORTH, G.: Die Anwendung elektrischer Beleuchtung für Vererbungsversuche mit Pflanzen. Züchter **1**, 204—209 (1929).
33. JOHANSSON, N.: Einige Versuche über die Einwirkung verschiedener Belichtung auf die vegetative Entwicklung von *Raphanus sativus*. Flora **121**, 222—235 (1927).
34. KELLERMANN, K. F.: A review of the discovery of photoperiodism: The influence of length of daily light periods upon the growth of plants. Quart. Rev. Biol. **1**, 87 (1926).

35. KJELLMANN, F. K.: Aus dem Leben der Polarplanten. In „Studien und Forschungen“ von Nordenskiöld. Leipzig 1885.
36. KLEBS, G.: Fortpflanzung der Gewächse. Handw. Nat. 4, 276—296 (1913).
37. KLEBS, G.: Über die Blütenbildung von *Sempervivum*. Flora 111/112, 128—151 (1918).
38. KNOTT, G. E.: Further Localization of the response in plant tissues to relative length of day and night. Amer. Soc. Hort. Sci. Proc. 23, 67 (1926).
39. KOLTZOFF, L. J.: Influence de la durée d'éclairage sur la croissance et le développement des plantes. Bull. Inst. Agr. Exp. 1923, 139—142.
40. KRAUS, E. J., and H. R. KRAYBILL: Vegetation and reproduction with special reference to the tomato. Oregon Agr. Exp. Stat. Bull. 149.
41. LOEW, O.: Was gibt den Anstoß zur Blütenbildung. Fortschr. Landw. 2, 105—106 (1927).
42. LUBIMENKO, V., et O. STCHEGLOVA: Sur l'adaption photoperiodique chez les plantes vertes. J. Soc. Bot. Russie 12, 113—162 (1927).
43. LUBIMENKO, V., et O. STCHEGLOVA: L'adaptation photoperiodique des plantes. Rev. gén. Bot. 40, 513—536, 577—590, 675—689, 747—768 (1928).
44. MAXIMOV, N. A.: Importance du rapport entre la durée du jour et de la nuit pour la vie de la plante (photoperiodisme). Trav. Bot. appl. select. 14, 71—90 (1925).
45. MAXIMOV, N. A.: Experimentelle Änderungen der Länge der Vegetationsperiode bei den Pflanzen. Biol. Zbl. 49, 513—543 (1929).
46. McCLELLAND, T. B.: The photoperiodism of *Theephrosia candida*. J. agricult. Res. 28, 495—560 (1924).
47. McCLELLAND, T. B.: Studies of the photoperiodism of some economic plants. J. agricult. Res. 37, 603—628 (1928).
48. MCPHEE, H. C.: The influence of environment on sex in hemp, *Cannabis sativa* L. J. agricult. Res. 28, 1067—1080 (1924).
49. MOCHKOV, B.: Der Photoperiodismus einiger Baumarten. Bull. Appl. Bot. 23, 479—510 (1930).
50. NIGHTINGALE, G. T.: Light in relation to the growth and chemical composition of some horticultural plants. Proc. amer. Soc. Hort. Sci. 1922, 18—29.
51. OAKLEY, R. A., and H. L. WESTOVER: Effect of length of day on Seedlings of Alfalfa varieties and the possibility of utilizing this as a practical means of identification. J. agricult. Res. 21, 599—607 (1921).
52. PFEIFFER, N. E.: Microchemical and morphological studies of effect of light on plants. Bot. Gaz. 81, 173—195 (1926).
53. PIETERS, A. J.: Differences in internode length between, and effect of variations in light duration upon seedlings of annual and biennial white sweet clover. J. agricult. Res. 31, 585 (1925).
54. RASUMOV, V. J.: Über die photoperiodische Nachwirkung im Zusammenhang mit der Wirkung verschiedener Aussaattermine auf die Pflanzen. Planta 10, 345—373 (1930) und Bull. Appl. Bot. 23, 61—109 (1930).
55. ROBERTS, R. H.: Relation of composition to the growth and fruitfulness of young apples as affected by seedling shading and photoperiod. Plant. Phys. 2, 237 (1927).
56. SCHAFFNER, I. H.: The influence of relative length of daylight on the reversal of sex in hemp. Ecology 4, 322—334 (1923).
57. SCHAFFNER, I. H.: Sex reversal in the Japanese hop. Bull. Torrey bot. Club 1923, 73—79.
58. SCHAFFNER, I. H.: The change of opposite to alternative Phyllotaxy and repeated rejuvenations in hemp by means of changed photoperiodicity. Ecologie 7, 315—325 (1926).
59. SCHAFFNER, I. H.: Control of sex reversal in the tassel of Indian corn. Bot. Gaz. 84, 440 (1928).
60. SCHICK, R.: Über den Einfluß der Tageslänge auf den Knollenansatz der Kartoffel. Züchter 3, 365—369 (1931).
61. TINKER, M. A. H.: Effect of length of day on flowering and growth. Nature 114, 350—351 (1924).
62. TINKER, M. A. H.: Effect of length of day upon the growth and reproduction of some economic plants. Ann. Bot. 39, 720—755 (1925).
63. TINKER, M. A. H.: The effect of length of day upon the growth and internal composition of some economic plants. Rep. Brit. Ass. Adv. Sci. (Oxford) 1926, 412.
64. TINKER, M. A. H.: The effect of length of day upon the growth and chemical composition of the tissues of certain economic plants. Ann. Bot. 42, 101 (1928).
65. TINKER, M. A. H.: On the effect of length of daily period of illumination upon the growth of plants. J. roy. Hort. Soc. 54, 354—378 (1929).
66. TJEBBES, K., u. I. C. T. L. UPHOF: Der Einfluß des elektrischen Lichtes auf das Pflanzenwachstum. Landw. Jb. 56, 315—326 (1921).
67. WANSER, H.: Photoperiodismus in wheat. Science 56, 313—315 (1922).
68. WIESNER, J.: Der Lichtgenuss der Pflanzen. Leipzig 1907.
69. YOSHII, Y.: On the influence of the relative length of day and night on plants. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. 2, Nr 2, 4. Ser.
70. ZIMMERMANN, P. W., and E. HITCHCOCK: Root formation and flowering of dahlia cuttings when subjected to different day lengths. Bot. Gaz. 87, 1—13 (1929).