

***Arabidopsis Thaliana* (L.) Heynh. als Objekt für genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen¹⁾**

VON F. LAIBACH

Mit 5 Abbildungen im Text

Einleitung

Während unserer Untersuchungen über Wuchsstoffe hat mich die Frage nach den Ursachen der Blütenbildung besonders interessiert, insofern als mir Beziehungen zwischen beiden Problemen zu bestehen schienen. Als ich mich dann im Jahre 1937 entschloß, an dieser Frage selbst mitzuarbeiten, kam es zunächst darauf an, ein geeignetes Versuchsobjekt zu finden.

Von verschiedenen *Coleus*-Arten, die wir zu unseren Wuchsstoffversuchen benutzt hatten, wußte ich, daß sie sich für bestimmte Versuche über Blütenbildung eignen. Es gibt bei ihnen Kurztagpflanzen (*C. thyrsoides* Baker, *C. Frederici* G. Taylor u.a.) und Langtagpflanzen (z. B. die im hiesigen Institut viel benutzte als *C.*-rot bezeichnete Form von *C. Blumei* Benth. u. a.), die sich z. T. auch kreuzen lassen (wie *C. Blumei* und *C. Frederici*, wobei der Kurztagcharakter der letzteren stark dominiert). Dabei ist die Kultur der *C.*-Arten leicht, Vermehrung durch Stecklinge sowie Propfung möglich. Da aber die Entwicklung bis zur Blüte ziemlich lange dauert, die Pflanzen viel Platz einnehmen und die Bastarde steril sind (nur durch Polyploidisierung werden sie fertil), erweisen sie sich trotz ihrer sonstigen Eignung für manche Versuche als wenig brauchbar.

Die Untersuchungen sollten aber sowohl von genetischer wie von entwicklungsphysiologischer Seite in Angriff genommen werden, und so mußte ich mich nach einem weiteren Objekt umsehen, das folgenden Anforderungen genügte: 1. hohe Fruchtbarkeit, 2. leichte

¹⁾ Die ausführlichen Veröffentlichungen über unsere Versuche mit diesem Objekt werden später in „Beiträge zur Biologie der Pflanzen“ erscheinen, deren Herausgabe ich von jetzt ab übernommen habe.

Kultivierbarkeit auf engem Raum, 3. rasche Entwicklung, 4. Vorhandensein vieler, auf die tägliche Photoperiode verschieden reagierender Sippen, 5. leichte Kreuzbarkeit bei voller Fertilität der Bastarde, 6. nicht zu hohe Chromosomenzahl.

Das Versuchsobjekt

Diesen Anforderungen entsprach von den vielen geprüften Pflanzen am besten *Arabidopsis Thaliana* (L.) Heynh. Sie erwies sich als ein nicht nur für Untersuchungen über die Ursachen der Blüten-

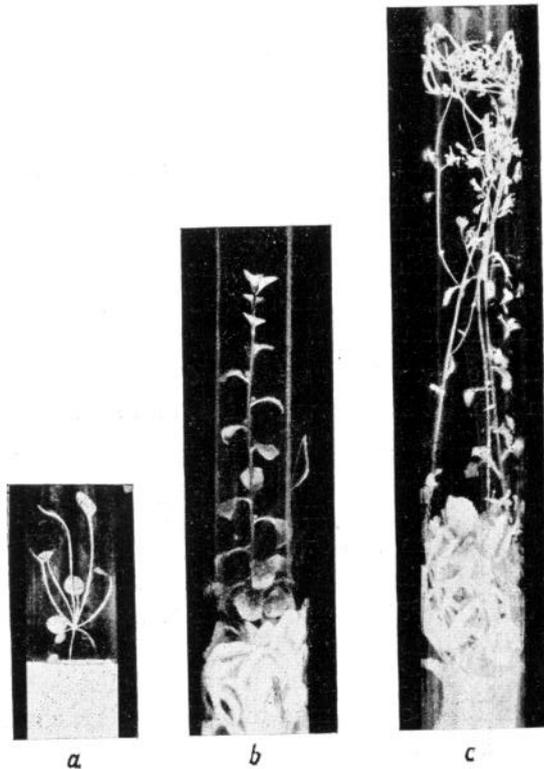


Abb. 1. Reagenzglaskulturen der wintereinjährigen Sippe *Ko* (Kopenhagen) in verschiedenem Alter. a) Keimpflanze, b) ohne Blütenanlagen geschoßt, c) blühend.

bildung, sondern überhaupt für das Studium genetischer und entwicklungsphysiologischer Fragen sehr brauchbares Objekt.

Eine kräftige Pflanze bringt Tausende von Samen hervor (40 bis 60 pro Schote). Unter optimalen Bedingungen läuft bei gewissen Sippen die ganze Entwicklung in 30 Tagen ab; man kann also maximal zwölf Generationen im Jahre ziehen, bequem zehn.

An die Kultur stellt die Pflanze keinerlei besondere Anforderungen. Sie ist außerdem mit wenig Raum zufrieden. Bei Dichtsaat kann man in ein paar Töpfen oder Schalen eine F_2 in einer für die statistische Auswertung ausreichenden Zahl ziehen. Selbst in einer gewöhnlichen Petrischale lassen sich auf Fließpapier, das mit Leitungswasser getränkt wird, Hunderte von Pflänzchen bis zur Blütenbildung bringen. Man kann *A.* auch in gewöhnlichen Reagenzröhrchen auf geeignetem Agar-Nährboden in Reinkultur von der Keimung bis zur Samenreife ziehen (Abb. 1), und was dergleichen Möglichkeiten mehr sind.

Die Autogamie der Pflanze hat den Vorzug, daß man zur Gewinnung der F_2 -Samen die Blüten der F_1 -Generation sich selbst überlassen kann, also nicht künstlich zu bestäuben braucht. Die frühzeitige Selbstbestäubung erschwert andererseits etwas die Kreuzungsversuche. Bei einiger Übung lassen sich aber die Blüten wie bei *Erophila verna* (GRIESINGER 1934/35) rechtzeitig kastrieren (Binokularmikroskop). Außerdem sind die Stamina wie bei *Capsella* und einigen andern Kreuziferen gegenüber schädlichen Einflüssen (Dunkelheit, Frost, Eintrocknen) empfindlicher als die Karpelle, so daß man durch geeignete Vorbehandlung der Pflanzen leicht Blüten mit rudimentären Antheren erhalten kann. Solche treten auch ohnedies in der Gewächshauskultur, besonders in den lichtärmeren Monaten des Jahres, regelmäßig auf.

Die Zahl der Chromosomen beträgt $n = 5$ (vgl. LAIBACH 1907).

Bei den ersten Aussaaten mit selbst gesammelten Samen (1937 und früher) stellte ich eine sehr geringe Variabilität in dem Material fest. Im Laufe der letzten fünf Jahre konnte ich aber weit über hundert Sippen aus Samen verschiedener Herkunft isolieren, die sich in morphologischen und physiologischen Merkmalen unterscheiden. Da auch in der Natur fast ausschließlich Autogamie vorkommt, die Pflanzen also weitgehend homozygotisch sind, war es nicht schwer, aus den verschiedenen Herkünften reine Linien zu erhalten. Sie wurden vorläufig, bis die genetische Analyse weiter fortgeschritten ist, nach ihrer Herkunft bezeichnet, z. B. *Bo* (Bonn), *Bl* (Bologna), *Br* (Brünn), *Ca* (Catania), *Co* (Coimbra), *Di* (Dijon), *Eo* (Estland-Ost), *Ko* (Kopenhagen), *Li* (Limburg), *Lm* (Le Mans), *Lu* (Lund), *Ma* (Marburg), *Mt* (Martuba [Cyrenaika]), *Rs* (Rshew), *St* (Stockholm), *Wa* (Warschau) (Abb. 2).

Seit 1937 habe ich die Sippen als reine Linien immer wieder im Gewächshaus, aber auch im Freien (Topfkultur), mitunter auch im

Konstanzraum bei künstlichem Licht geprüft. 1940 wurden dann die damals vorhandenen 39 und im Laufe des Jahres hinzukommenden ca. 50 Linien in regelmäßigen monatlichen Aussaaten untersucht. Wir sind dadurch über die Blühbedingungen und das Blühalter der einzelnen Sippen ziemlich gut orientiert. Es gibt eine fast kontinuierliche Folge von früh bis zu spät blühenden Formen. Im übrigen

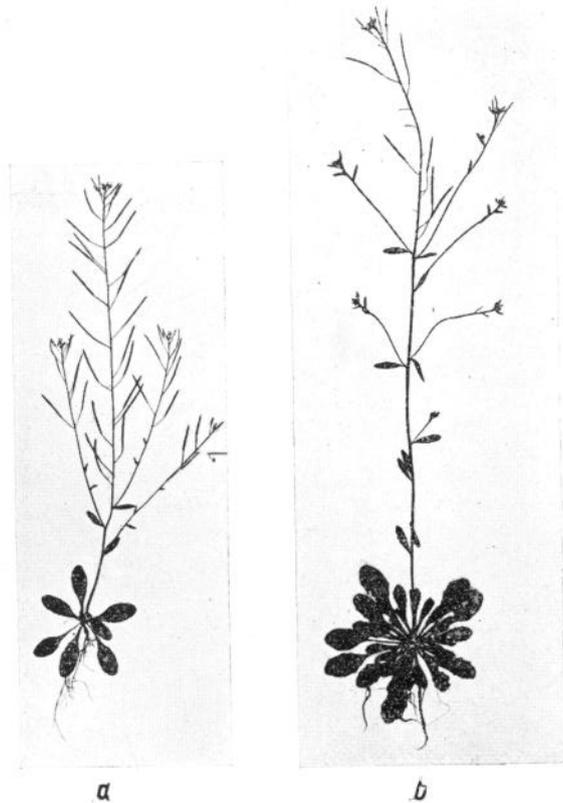


Abb. 2. Eine frühe und eine späte Sippe. a) *Wa* (Warschau), b) *Bl*. (Bologna). Aussaat: 12. 3. 1942. Gepreßt: a) 15. 5. 42, b) 25. 5. 42. Die späte Sippe entwickelt viel mehr Rosetten- und Stengelblätter. (Etwa $\frac{1}{2}$ natürl. Gr.).

könnte man durch Kombinationszüchtung jede etwa noch vorhandene Lücke schließen und leicht Formen gewinnen, die unter bestimmten Bedingungen innerhalb eines Spielraumes von acht Tagen und mehreren Monaten zur gewünschten Zeit Blütenanlagen hervorbringen.

Die Sippen unterscheiden sich noch durch weitere physiologische Merkmale: es gibt z. B. solche, die gleich nach der Reife

keimen, und andere, die eine Nachreife durchmachen, solche, die nur im Licht, und andere, die im Licht und Dunkeln gleich gut keimen, usw.

Die morphologischen Unterschiede betreffen den Anthozyan-gehalt, die Behaarung, die Blattgröße und -gestalt, Form und Größe der Schote, Gewicht der Samen usw.

Sippen gleicher Herkunft sind mitunter sehr ähnlich. So scheinen sich die beiden Sippen aus Bologna morphologisch im wesentlichen in der Behaarung (*Bl* kahl, *Bl*₁ behaart) zu unterscheiden. Die drei aus Gießen sind frühblühend, die aus Nordeuropa entweder wintereinjährig (*Ko* und *St*) oder spätblühend (*Lu*). Die wintereinjährigen Sippen erhalten durch Vernalisation den Charakter von sommereinjährigen.

Sämtliche Sippen sind Langtagformen; eine Kurztagform habe ich bis jetzt nicht entdeckt¹⁾.

Nomenklatorisches und Methodisches

Die von GARNER und ALLARD (1920) vorgeschlagene Bezeichnung „Photoperiodismus“ für die Abhängigkeit der pflanzlichen Entwicklung, besonders der Blütenbildung, von der täglichen Photoperiode ist eine unglückliche Wortbildung, worauf schon LUBIMENKO und ŠZEGLOVA (1928) hingewiesen haben. Sie schlugen in Analogie zur „chromatischen Adaptation“ „photoperiodische Adaptation“ vor. Die Bezeichnung Photoperiodismus müßte jedenfalls ganz aus dem Schrifttum verschwinden. Was würde man zu dem Vorschlag sagen, die Fähigkeit der Pflanze, auf photische, thermische, chemische, seismische usw. Einflüsse zu reagieren, als „Photismus“, „Thermismus“, „Chemismus“, „Seismismus“ usw. zu bezeichnen! Das Wort „Chemismus“, das einen ganz andern Sinn hat, zeigt die Unmöglichkeit eines solchen Vorschlags, so erwünscht an sich solche kurze Bezeichnungen wären.

Da die „kritische Periode“, die bei der Definition der Lang- und Kurztagpflanzen vielfach Verwendung findet, umständlich zu bestimmen ist, so sollte man sich bei der Einteilung der auf die tägliche Photoperiode verschieden reagierenden Pflanzentypen von dem Begriff ganz frei machen. Ich schlage folgende Einteilung der nur im Licht zur generativen Vermehrung schreitenden Pflanzen vor: 1. Pflanzen mit photoperiodischer Anpassung (Lang- und Kurztagpfl.) und 2. Pflanzen ohne photoperiodische Anpassung (tagneutrale Pfl.). Bei der ersten Gruppe beruht die Lichtabhängigkeit der Blütenbildung in erster

¹⁾ Für Versuche mit Kurztagpflanzen benutzen wir die oben erwähnten *Coleus*-Arten (*C. Frederici* und *C. thyrsoideus*) sowie *Selaginella Martensii* Spr., deren Kurztagcharakter wir vor einiger Zeit festgestellt haben.

Linie auf der täglichen Beleuchtungsdauer, bei der zweiten Gruppe spielt diese keine wesentliche Rolle. Die Wirkung einer Veränderung der täglichen Lichtmenge durch Veränderung der Beleuchtungsdauer kann nur bei der zweiten Gruppe, nicht aber bei der ersten durch entsprechende Veränderung der Intensität aufgehoben werden. Zwischen beiden Gruppen sind die Grenzen fließend. Langtagpflanzen sind photoperiodisch adaptierte Pflanzen, die bei periodischer Beleuchtung länger (oder ebensolang) vegetativ bleiben als bei Dauerlicht. Kurztagpflanzen sind photoperiodisch adaptierte Pflanzen, die bei periodischer Beleuchtung früher (oder ebensofrüh) blühen als bei Dauerlicht.

Wenn man feststellen will, ob eine Pflanze früher in die generative Phase eintritt als eine andere, so pflegt man gewöhnlich die Zeit, die vom Beginn des Versuchs (Aussaat, Keimung usw.) bis zum Sichtbarwerden der ersten Blütenanlagen verstreicht, oder die Anzahl der Laubblätter, die der ersten Blüte vorangehen, zu bestimmen, wobei man die letzte Methode für die einwandfreiere hält (vgl. VON DENFFER 1940/41). Beide Methoden sind aber mit Vorsicht zu verwenden, wie an ein paar Beispielen gezeigt werden soll:

1. Die frühere Sippe *Wa* zeigte in einem Versuche bei 8stündiger Beleuchtung und hoher Lichtintensität nach 44 Tagen, in auf $\frac{1}{3}$ abgeschwächtem Licht erst in 62 Tagen Blütenanlagen. Die Zahl der der ersten Blüte an der Hauptachse vorangehenden Blätter (Grund- und Stengelblätter) betrug im ersten Falle 32,2 (25,2 + 6,7), im zweiten 23,6 (19,3 + 4,3). Wenn man den Blühbeginn zeitlich bestimmt, dann würde also *Wa* im starken Licht eher blühen als im abgeschwächten, wenn man ihn entwicklungsgeschichtlich (nach der Zahl der vor der Blüte gebildeten Blätter) festlegt, wäre es umgekehrt. Nun ist aber die Blattbildung am Vegetationspunkt im schwachen Licht verlangsamt; es wurden bis zum Sichtbarwerden der Blütenanlagen nur 0,38 Blätter pro Tag gebildet gegenüber 0,73 im starken Licht. Läuft aber die Organbildung am Vegetationspunkt verschieden schnell ab, dann kann man über den Zeitpunkt des Übergangs in die generative Phase ohne weiteres nichts Sicheres aussagen. Denn auch dann, wenn in beiden Fällen der blühreife Zustand gleichzeitig erreicht wird, muß im schwachen Licht die Zahl der Blätter geringer sein und das Sichtbarwerden der Blütenanlagen später erfolgen als in stärkerem Licht, eben wegen der gehemmten Organbildung am Vegetationspunkt und wegen der langsameren Entwicklung der Organanlagen.

2. Ganz entsprechend verhielten sich auch *Wa*-Pflanzen, die auf schlechtem und gutem Nährboden in Dauerlicht gleicher Intensität gezogen wurden, etwa in Sand bzw. Erde, oder in Petrischalen auf Fließpapier, das mit Leitungswasser bzw. mit einer mineralischen Nährlösung getränkt war. Die Blütenanlagen wurden auf dem nährstoffarmen Substrat später gebildet als auf nährstoffreichem. Hier entstanden aber immer mehr Blätter als dort (Sand 3,6, Erde 5,2; Leitungswasser 3,4, Nährlösung 4,8). Während also die Entwicklung, insbesondere die Blattbildung, verschieden schnell abläuft, vollziehen sich offenbar die zur Blütenbildung führenden Prozesse ziemlich gleich schnell.

Man sieht aus diesen Beispielen, daß man die Zahl der Blätter nicht ohne weiteres als Maß für den früheren oder späteren Blühbeginn einer Pflanze ansehen darf. Man muß das Entwicklungstempo mit berücksichtigen. Nur wenn die Blätter gleich schnell am Vegetationspunkt entstehen, kann man ihre Zahl der Bestimmung des Zeitpunkts der Blütenbildung zugrunde legen. Sonst muß man Zeit und Blattzahl berücksichtigen, wobei man aber auch dann nur eine Entscheidung treffen kann, wenn die Versuche, nach beiden Methoden ausgewertet, gleichsinnig verlaufen. Andernfalls muß man ein anderes Verfahren anwenden. Man kann z. B. prüfen, wie lange die Pflanzen mindestens unter den Versuchsbedingungen gestanden haben müssen, damit sie später auch unter Bedingungen, die für das Blühen ungeeigneter sind, bald zur Blütenbildung schreiten. Auf diese Weise konnte ich zeigen, daß *Wa* schon 5 Tage nach der Keimung oder 7 Tage nach der Aussaat im Dauerlicht blühreif wird; denn im Kurztag trat bald nachher Blütenbildung ein, während sie nach kürzerem Aufenthalt im Dauerlicht (4 Tage, von der Keimung gerechnet) später oder (3 und weniger Tage) erst nach längerer Zeit einsetzte.

Über die Ursachen der Blütenbildung

Nachdem ich mich vergeblich bemüht hatte, aus blühreifen Kruziferen, aus Orchideenpollinien und anderen Ausgangsmaterialien ein Blühormon zu extrahieren (vgl. hierzu auch HAMMER und BONNER 1938, MELCHERS und LANG 1941), mußte ein anderer Weg beschritten werden. Es wurde geprüft, wie sich bei verschiedenen Sippen von *A.* mit der Änderung der täglichen Dauer, der Intensität und der Qualität der Beleuchtung neben den Blühterminen andere Entwicklungsvorgänge ändern, um daraus u. U. indirekte Schlüsse auf die Ursache der Blütenbildung ziehen zu können.

Aus den vielen Versuchen mit verschiedener Dauer und Intensität der Beleuchtung greife ich hier nur einen heraus (Abb. 3).

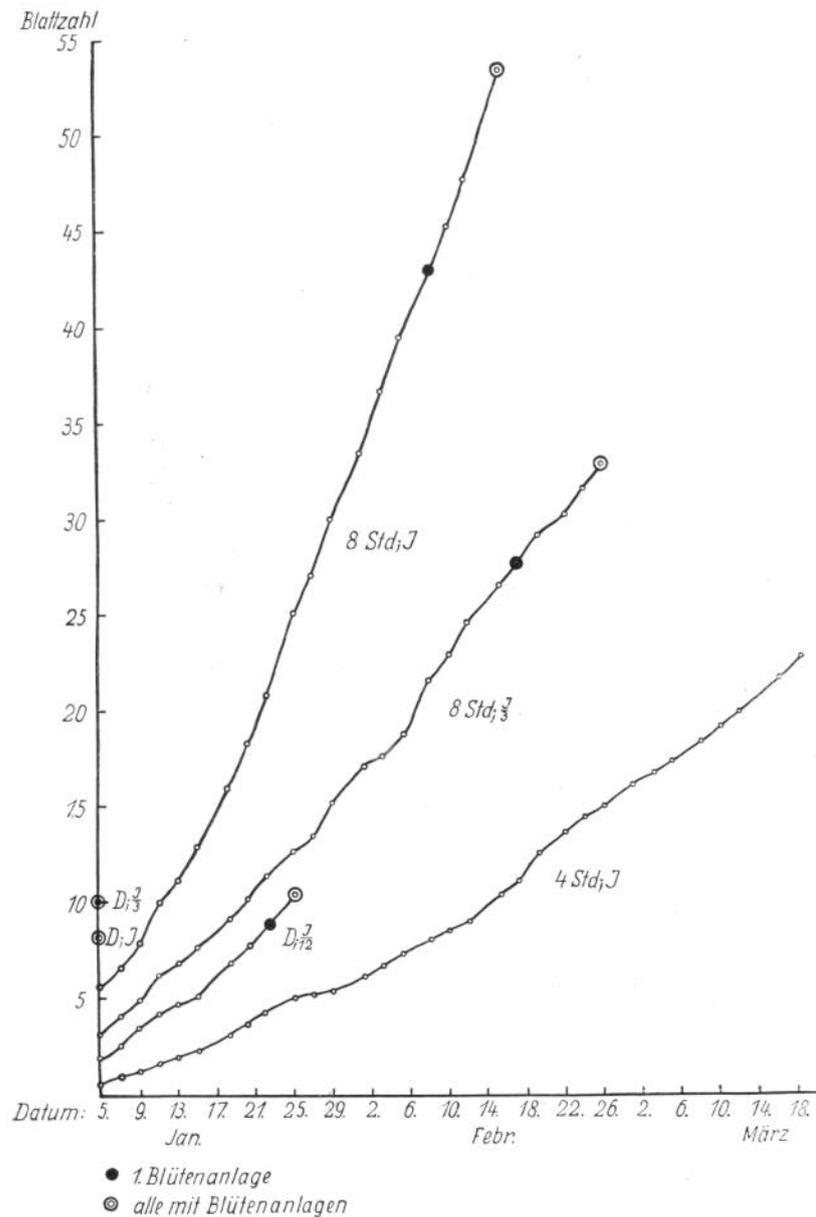


Abb. 3. Blühbeginn und Blattzahl bei der Sippe Li_3 unter verschiedenen Lichtbedingungen. D = Dauerlicht, J = Intensität.

Die Kurven zeigen, daß neben der Beleuchtungsdauer trotz des Langtagcharakters von *A.* die Lichtintensität eine große Rolle spielt. Durch ihre Herabsetzung auf $\frac{1}{3}$ wird allerdings noch keine Verzögerung des Blühbeginns hervorgerufen, wohl aber durch Herabsetzung auf $\frac{1}{12}$, wie ja auch — bei anderen Versuchen — 16stündige Beleuchtung keinen großen Unterschied ergibt gegenüber Dauerbeleuchtung, wohl aber 8stündige Beleuchtung. Es ist anzunehmen, daß die Intensitätsschwächung des Lichtes und die Abkürzung der Beleuchtungsdauer in gleicher Weise auf die stofflichen Vorgänge einwirken, die zur Blütenbildung führen, daß es sich also nur um quantitative Unterschiede handelt.

Was die Wirkung verschiedenfarbigen Lichtes auf die Blütenbildung anlangt, so hat sich in Übereinstimmung mit früheren Autoren auch bei *A.* gezeigt, daß rotes und auch blaues Licht wesentlich stärker die Blütenbildung fördern als grünes Licht.

Einige Versuche aus dem Jahre 1939, die bei natürlichem Lichte unter Benutzung Schott'scher Filtergläser ausgeführt wurden, machten es wahrscheinlich, daß rotes und blaues Licht etwa gleich wirksam sind. Da das verwendete Licht nicht energetisch ausgeglichen war, so zeigten zwar die unter den Blaugläsern BG 7 und BG 12 wachsenden Pflanzen etwas früher Blütenanlagen als die unter den Rotgläsern RG 1 und RG 2 wachsenden. Wenn man dann aber zur Zeit, wenn die Pflanzen unter den Blaugläsern Blütenanlagen erkennen ließen, die Rotfilter für 4 Stunden täglich entfernte und während dieser Zeit die Pflanzen dem vollen Tageslicht aussetzte, so wurden auch bei ihnen nach 2—3 Tagen Blütenanlagen sichtbar, ein Zeichen, daß sie schon vorher vorhanden gewesen sein mußten.

In den Jahren 1942/43 wurden dann Filterversuche, mit Osram Nitra-Lampen als Lichtquelle, und zwar in zweierlei Weise ausgeführt: Einmal blieben die Pflanzen von der Aussaat bis zur Blüte dauernd in dem farbigen Licht; das andere Mal wurden sie, um engere Spektralbezirke benutzen zu können, 8 Stunden mit weißem Licht vorbestrahlt; für die übrigen 16 Stunden wurden verschiedene Filter zwischengeschaltet. Bei jeder Serie wurde die Energie der Strahlung durch NG-Gläser oder durch Veränderung des Abstandes der Pflanzen von der Lichtquelle ausgeglichen (Messung mit einer 51 Thermosäule von Moll und einem Hartmann & Braun-Spiegelgalvanometer).

Auch bei diesen Versuchen zeigten die Pflanzen, die dauernd unter den Filtergläsern RG1 und BG 18 ($6800 \text{ Erg sec}^{-1} \text{ cm}^{-2}$) bzw. unter RG 1, BG 7 und BG 14 (ca. $8000 \text{ Erg sec}^{-1} \text{ cm}^{-2}$) wuchsen, daß

die Blütenbildung ungefähr gleich stark angeregt wird. Daraus darf geschlossen werden, daß Rot und Blau keinen allzu großen Unterschied bezüglich ihres Einflusses auf die Blütenbildung aufweisen.

Bei den anderen Versuchen, bei denen die Filtergläser nur 16 Std. täglich eingeschaltet waren, war der Unterschied zwischen Rot und Blau auch gering, aber Grün rief eine deutliche Verzögerung hervor, wie die folgende Übersicht zeigt:

Zusatzlicht	Tage	Zahl der Blätter
GR 2 (rot)	14	4,1 + 1,7 = 5,8
BG 12 (blau)	17	3,5 + 2,0 = 5,5
VG 9 (grün)	22	8,2 + 2,7 = 10,9

Bei der Auswertung solcher Versuche bleibt zu beachten, daß man zwar nach der ersten Methode (nur farbiges Licht) nachweisen kann, wie die einzelnen Spektralbereiche auf die Blütenbildung einwirken, daß sich bei der Verwendung der zweiten Methode (Wechsel zwischen weißem und farbigem Licht) dagegen nur feststellen läßt, wie farbiges Licht als Zusatzlicht zu weißem die Blütenbildung beeinflußt. Unsere Versuche lassen keine Unterschiede erkennen, je nachdem ob man die eine oder andere Methode anwendet; es ist aber von vornherein durchaus nicht gesagt, daß das immer so sein muß und gleiche Spektralbereiche stets die gleiche Wirkung auf die Blütenbildung ausüben, ob sie allein oder im Wechsel mit weißem Licht geprüft werden. Darüber muß man sich immer klar sein, wenn man, wie wir das vorhaben, mit engeren Spektralbereichen arbeiten will und wegen der unzureichenden Lichtintensitäten auf die zweite Methode angewiesen ist.

Alle bisherigen Versuche mit verschiedener Beleuchtungsdauer und verschiedener Lichtintensität haben ergeben, daß die frühzeitige Blütenbildung nicht von dem rascheren Tempo der Blattbildung, auch nicht von einer gesteigerten Trockengewichtszunahme und nicht von einer stärkeren Verhinderung des Etiolements abhängt. Bei 8stündiger täglicher Beleuchtung wird die Blattbildung gefördert, die Trockengewichtszunahme ist erheblich höher und das Etiolement ist stärker unterdrückt als in Dauerlicht von $\frac{1}{12}$ Intensität. Trotzdem kommen die Sippen hier früher zur Blüte als bei 8stündiger Beleuchtung (vgl. Abb. 4).

Dagegen ist der Chlorophyllgehalt der Pflanzen in abgeschwächtem Dauerlicht ($\frac{1}{12}$ J) deutlich größer als unter 8-, 6- und 4stündiger Beleuchtung (J). Dieser Unterschied zeigt sich in der Farbe der Blätter so deutlich, daß er als gesichert angesehen werden

kann, ohne daß — wegen der Zeitverhältnisse — bis jetzt die vorgesehene quantitative Untersuchung stattfinden konnte. Kurztagpflanzen wie *Coleus Frederici* und eine *Xanthium*-Art¹⁾ verhalten sich nicht anders. Es übt also bei gleicher täglicher Lichtmenge eine zeitweilige tägliche Verdunkelung auf die Chlorophyllbildung einen stärker hemmenden Einfluß aus als die Herabsetzung der Lichtintensität.

In diesen Versuchen geht die Blütenbildung mit der Chlorophyllbildung konform. Das zeigt auch die Beobachtung, daß im

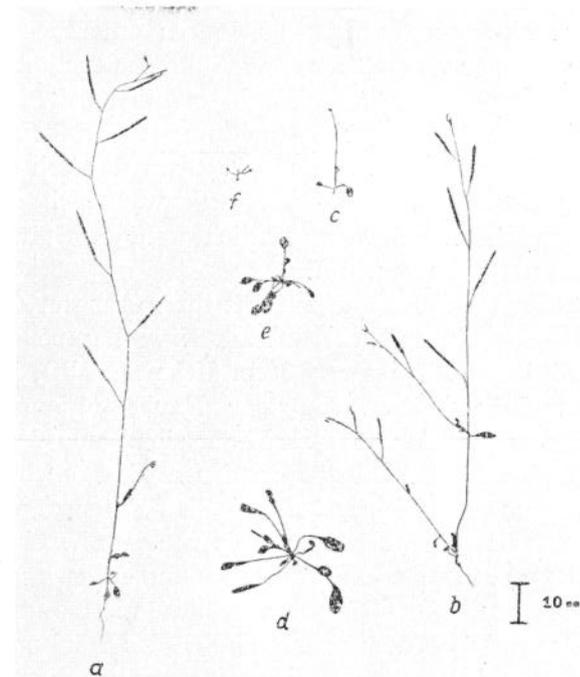


Abb. 4. Sippe *Wa* (Warschau), unter verschiedenen Lichtbedingungen gezogen: a) Dauerlicht, Intensität J, b) D., J/3, c) D., J/12, d) 8 Std., J., e) 8 Std. J/3, f) 4 Std., J.

8-Stunden-Tag der Chlorophyllgehalt der Blätter allmählich mit ihrem Älterwerden wächst, daß sich die Pflanzen dann aber auch immer mehr ihrer Blühreife nähern²⁾. Trotzdem wäre der Schluß un-

¹⁾ Das *Xanthium*-Samenmaterial verdanke ich Herrn Dr. A. LANG, Arbeitsstätte für Virusforschung der KWI-Institute für Biochemie und Biologie, Bot. Abteilung, Berlin-Dahlem.

²⁾ Im 4-Stunden-Tag bei einer Temperatur von 22° kommt *Gr* (Graz) nicht zur Blüte, hält man die Pflanzen aber während der täglichen Dunkelperiode bei 0°,

berechtigt, daß der Chlorophyllgehalt an sich etwas mit der Blütenbildung zu tun hat. Das Verhalten der Kurztagpflanzen spricht schon dagegen, bilden sie doch im 8-Stunden-Tag weniger Chlorophyll als im schwachen Dauerlicht, kommen aber früher zur Blüte. Der Chlorophyllbefund zeigt also nur, daß es neben der Blütenbildung noch andere Prozesse gibt, auf die eine Reduzierung der täglichen Lichtmenge verschieden wirkt, je nachdem sie durch zeitweiliges völliges Verdunkeln oder durch Herabsetzung der Lichtintensität herbeigeführt wird.

Ein weiterer Unterschied wurde gefunden, als ich mit der Jodprobe den Stärkegehalt junger Pflanzen untersuchte, die verschieden intensiv oder verschieden lang täglich beleuchtet wurden:

1. Die beiden Sippen *Es* und *Li*₃ standen seit der Aussaat (19. 2. 43) a) unter 6stündiger Beleuchtung (Lichtintensität = J), b) unter Dauerlicht von $\frac{1}{12}$ J. Am 13. 3. 43 wurde nach der 18stündigen Dunkelperiode (vorm. 8^h) geprüft. Es ergab sich, daß solange verdunkelt gewesene Pflanzen wesentlich weniger Stärke besaßen als die unter Dauerlicht von $\frac{1}{12}$ J.

2. Die Sippe *Gr* (Graz) erhielt seit ihrer Aussaat (10. 12. 42) täglich von 8—16^h weißes Licht (Osram Nitra-Lampe, 500 Watt), gefiltert mit fließendem Wasser (2,3 cm dicke Schicht), Fensterglas (2 mm dick), und dem Wärmeschutzglas „Exuro“ (1,5 mm dick) der „Deutschen Spiegelglas-A.-G., Werk Mitterteich“, und dann wurden von 16—8^h täglich die Zinkkästen, in denen die Töpfchen mit den Pflanzen standen, mit a) Holzdeckel, b) BG 12-Filter, c) VG 9-Filter, d) RG 2-Filter bedeckt. Am 13. 3. wurde vor dem Wechsel der Beleuchtungsart geprüft. Die 16 Stunden verdunkelt gewesenen Pflanzen enthielten wieder sehr viel weniger Stärke als die unter BG 12- und RG 2-Gläsern. Die Stufenfolge bezüglich des Stärkegehalts war: BG 12 > RG 1 > VG \geq Holzdeckel. Das ist aber auch die Reihenfolge, in der die Pflanzen aufblühen. Die Intensität der Beleuchtung unter den Filtern betrug ca. 1500 Erg sec⁻¹ cm⁻².

Diese zwei Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, daß auch schwaches Licht, das zur Assimilation kaum ausreicht, genügt, um bei unserer ausgesprochenen Langtagpflanze die Stärke vor starkem Abbau zu bewahren, daß dagegen eine längere tägliche Dunkelperiode die Hydrolyse der Stärke fördert. Auch hier kann natürlich zunächst nicht gesagt werden, daß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen

dann blühen sie nach einiger Zeit. In diesem Falle ist aber auch der Chlorophyllgehalt höher als bei den dauernd warm stehenden Pflanzen. Eine vorläufige Bestimmung verdanke ich Herrn Kollegen SEYBOLD (Heidelberg).

diesem Phänomen und der Blütenbildung besteht. Es ist aber beachtenswert, daß nach LUBIMENKO und ŠZEGLOVA (1928) bei verschiedenen Kurztagpflanzen die Stärke bei periodischer Beleuchtung während der täglichen Dunkelperiode nicht so stark abgebaut wird wie bei Langtagpflanzen. Ich kann das für Arten derselben Gattung, nämlich *Coleus-rot* (Langtagpfl.) und *C. Frederici* (Kurztagpfl.) bestätigen. Bei 8stündiger täglicher Beleuchtung zeigten die beiden Kurztagformen nach der 16stündigen Dunkelperiode viel deutlichere Stärkereaktion als die Langtagart. Darüber hinaus aber zeigte sich, daß im Dauerlicht von $\frac{1}{12}$ J die Blätter von *C.-rot* über die ganze Blattfläche sehr reich an Stärke sind, die von *C. Frederici* dagegen nur an den Blättzähnen Stärkereaktion geben.

Demnach scheint also die Blütenbildung bei den photoperiodisch reagierenden Pflanzen mit der Verhinderung der Hydrolyse parallel zu gehen, wobei interessant ist, daß die Hemmung des Stärkeabbaus schon durch ganz schwache Lichtintensitäten verursacht werden kann und offenbar auch von der Qualität des Lichtes abhängig ist (vgl. oben die Unterschiede zwischen den Rot- und Blau-Gläsern einerseits und dem Grün-Glas andererseits); doch sind das zunächst nur Ansatzpunkte für die weiteren Untersuchungen, bei denen zunächst einmal quantitative Bestimmungen des Stärkegehalts notwendig sind.

Mutabilität

Die starke Variabilität bei *A.* ist zweifellos im wesentlichen auf Genmutationen zurückzuführen. Für einige Eigenschaften (s. folgenden Abschnitt) ist das schon nachgewiesen oder wahrscheinlich gemacht. Die Unterscheidungsmerkmale der einzelnen Sippen beruhen im allgemeinen nicht auf Defektmutationen. Bei manchen ist ein besonderer Selektionswert nicht ohne weiteres zu erkennen (Behaarung, Ausbildung des Blattrandes usw.), bei anderen könnte er angenommen werden (Wintereinjährigkeit bei den nordischen Formen). Nur in einem Fall begegnete ich einer Form, die Hemmungserscheinungen aufweist. Und zwar handelt es sich um eine Sippe, die aus Samenmaterial aus der Eifel im Laufe der Generationen herauspaltete. Sie stellt eine Kümmerform dar von niedrigem Wuchs mit abnormen Blüten, die meist nur wenige kurze Schoten hervorbringen.

Bekanntlich besitzen die experimentell erzeugten Mutationen oder auch die in der Kultur auftretenden vielfach negativen Selektionswert (Letalität, Sterilität, Verkümmern, partielle Entwick-

lungshemmungen usw.). Zur Erklärung dieser Tatsache nimmt man an, daß die gesamte genetische Konstitution sich in jedem Organismus allmählich zu einer optimalen herausgebildet hat und jede Änderung eines Alleles daher leicht zu Störungen führt. Diese Hypothese scheint mir nicht ganz überzeugend. Ich habe mir daher vorgenommen, bei *A.* einmal zu prüfen, ob nicht von den vielen hier zu beobachtenden Mutationen, die ihre Bewährungsprobe in der Natur ja bestanden haben, öfter die eine oder andere auch experimentell ausgelöst werden kann oder ob auch hier in der Hauptsache immer nur Defektmutationen auftreten. Versuche mit Röntgenstrahlen sind eingeleitet; sie werden in Gemeinschaft mit dem K. W. I. für Biophysik in Frankfurt a. M. durchgeführt.

Daneben eignet sich unser Versuchsobjekt sehr gut für das Studium von Genommutationen. Wie sich gezeigt hat, lassen sich mittels der Kolchizinmethode leicht polyploide Formen erzielen. Wenn man solche bei den frühesten Sippen herstellt, so läßt sich bei der raschen Generationsfolge das aktuelle Problem der Beständigkeit der Autopolyploiden ebenso wie der Allopolyploiden leicht lösen. Auch hier sind Versuche schon seit einiger Zeit im Gange.

Kreuzungsanalysen

Gewisse Schwierigkeiten bereitet die Tatsache, daß es sich bei den *A.*-Sippen vielfach um quantitative Merkmalsunterschiede handelt, bei denen polymere Faktoren eine Rolle spielen können. Wie es eine Stufenleiter von früh- bis spätblühenden Formen gibt, so variiert z. B. auch die Behaarung von stark bis nicht behaart.

Vz ist unbehaart, *Wa* schwach und *Di* stark behaart. Die Kreuzung zwischen *Vz* und *Wa* zeigt, daß der Unterschied unifaktoriell bedingt ist. In der F_2 von $Vz \times Wa$ wurde gefunden: 2,78 behaart: 1 unbehaart (Individuenzahl 1697).

Bei Kreuzung von *Vz* mit *Di* wurde immer ein von 1 : 3 stark abweichendes Verhältnis festgestellt. Die Zahl der behaarten war zu klein: in einem Versuch z. B. 1,6 behaart : 1 unbehaart (Individuenzahl 766). Das liegt aber, wie bewiesen werden konnte, an sekundären Einflüssen. *Vz* keimt gut (wie *Wa*), *Di* schlechter (*Vz* 94%, *Di* 62%). Auch in der F_2 der Kreuzung $Vz \times Di$ keimen die unbehaarten besser als die behaarten, daher die Abweichung vom Verhältnis 3 : 1. In anderen Kreuzungen scheint kompliziertere Spaltung vorzuliegen.

Mit der genetischen Analyse der Keimungsunterschiede zwischen verschiedenen Sippen ist begonnen.

Von Kreuzungen zwischen wintereinjährigen und frühblühenden sommereinjährigen Sippen ist schon eine ganze Reihe hergestellt worden. Auch hier ist die Analyse nicht einfach (vgl. hierzu PURVIS, 1939). Absolute Dominanz des einen oder andern Merkmals wurde nicht beobachtet. Es liegt vielmehr intermediäres Verhalten vor, wobei aber einmal das Merkmal spätblühend, das andere Mal das Merkmal frühblühend sehr stark überwiegen kann.

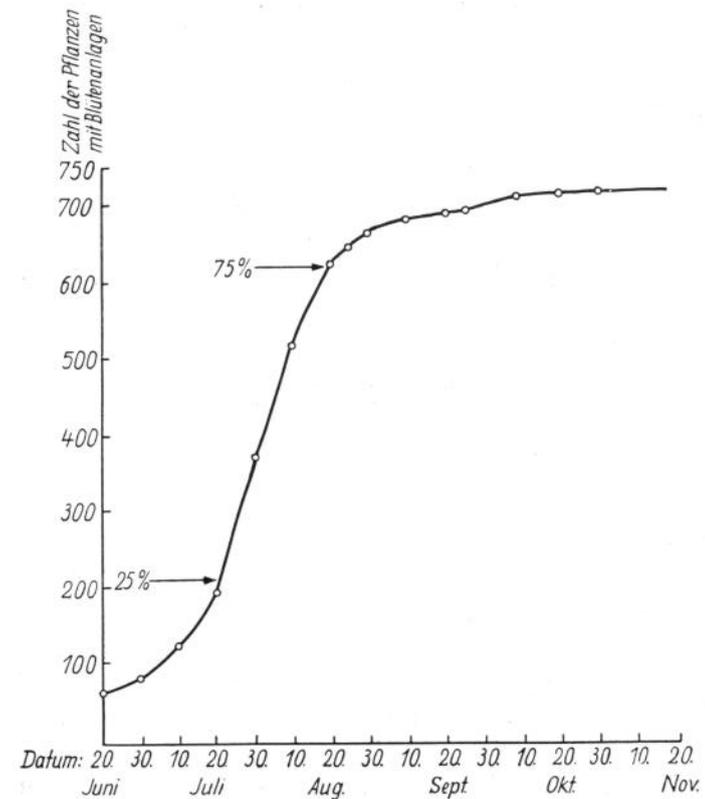


Abb. 5. $St \times Wa$ Der Verlauf der Blütenbildung in der F_2 -Generation.

Bei der Kreuzung von *Di* (früh) mit *Ko* (wintereinjährig), Aussaat: 11. 5. 1940, benötigte *Di* 22, *Ko* 93, $Di \times Ko$ 88 Tage von der Keimung bis zum Sichtbarwerden der Blütenanlagen. Bei der Kreuzung von *St* (wintereinjährig) mit *Wa* (früh), Aussaat: 14. 6. 1941, brauchte *St* 123, *Wa* 13, $St \times Wa$ 14 Tage. Bei Aussaaten im Herbst wichen die Bastarde $St \times Wa$ stärker von *Wa* ab. *St* und *Wa* keimen beide gut. Die Zahl der F_2 -Pflanzen, Aussaat 10. 5. 1941, betrug 852. Der Blühbeginn des F_2 -Bastards war gegenüber dem des gleichzeitig

ausgesäten sommereinjährigen Eltern *Wa* um 6 Tage verzögert. Während aber die *Wa*-Pflanzen in 8 Tagen sämtlich Blüten gebildet hatten, zog sich dies für das erste Viertel der F_2 -Pflanzen bis auf 44 Tage hinaus. Für die Blütenbildung des 2. und 3. Viertels wurden über 20 Tage benötigt. Ungefähr am 20. 8. hatten drei Viertel (639) aller Pflanzen Blütenanlagen, dann macht die Kurve einen scharfen Knick und geht ganz flach weiter; die Blütenbildung bei dem letzten Viertel erstreckt sich über Monate (Abb. 5).

Es sieht also so aus, als ob hier unifaktorielle Vererbung vorliegt. Die Versuche sind aber im Gewächshaus ausgeführt worden. Da hier die Tageslänge und die Lichtintensität im Laufe der sich über Monate erstreckenden Versuche wechseln, kann man zu ganz exakten Ergebnissen nicht kommen. Es ist der große Vorzug unserer Versuchspflanze, daß man bei ihrer Anspruchslosigkeit an den Raum die Versuche ohne erhebliche Kosten auch unter konstanten Lichtbedingungen durchführen kann, wie das z. Z. geschieht. Unter vier 150 Watt Nitra-Lampen lassen sich leicht mehrere Tausend F_2 -Pflanzen kultivieren und zur Blüte bringen, wobei man noch den Vorteil hat, daß Störungen durch tierische Schädlinge, die man im Gewächshaus nie ganz vermeiden kann, bei der nötigen Vorsicht so gut wie ausgeschlossen sind.

Schluß.

Aus der kurzen Übersicht über einige unserer seit mehreren Jahren mit *Arabidopsis Thaliana* (L.) Heynh. durchgeführten Versuche geht wohl klar hervor, daß es sich hier um ein Objekt handelt, das für genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen sehr geeignet ist und in mancher Beziehung dem Paradeobjekt der Genetiker, der *Drosophila*, nahe kommt. Es beruht das hauptsächlich auf der hohen Fruchtbarkeit, der raschen Entwicklung, der leichten Kultivierbarkeit, geringen Raumbeanspruchung, den vielen Rasseunterschieden und der geringen Chromosomenzahl. Wegen des Vorkommens außerordentlich vieler Formen mit verschiedenem Blühalter kommt die Pflanze besonders für Untersuchungen über die Ursachen der Blütenbildung in Betracht.

Dem Reichsforschungsrat sowie der W. G. Kerckhoff-Stiftung zu Bad Nauheim danke ich für die Unterstützung der Arbeit.

Schrifttum

v. DENFFER, D., Wechselbeziehungen zwischen Stickstoffbedürfnis und photoperiodischer Reaktion bei einigen Lang- und Kurztagpflanzen. *Planta* **31**, 418

(1940/41). — GARNER, W. W., u. H. A. ALLARD, Effects of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *J. Agric. Res.* **18**, 553 (1920). — GRIESINGER, R., Zytologische und experimentelle Untersuchungen an *Erophila verna*. *Flora*, N. F. **29**, 363 (1934/35). — HAMMER, K. G., u. J. BONNER, Photoperiodism in relation to hormones and factors in floral initiation and development. *Bot. Gaz.* **100**, 388 (1938). — LAIBACH, F., Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. *Beih. Bot. Centralbl.* **27**, 5 (1907). — Ders., Die Ursachen der Blütenbildung und das Blüh-hormon. *Natur und Volk* **70**, 55 (1940). — LUBIMENKO, V. N., u. O. A. SZEGLOVA, L'adaptation photopériodique des plantes. *Rev. Bot.* **40**, 513 (1928). — MELCHERS, G., Die Auslösung des generativen Entwicklungsabschnittes der höheren Pflanzen. *Der Züchter* **14**, 177 (1942). Hier weitere Literatur. — Ders. u. A. LANG, Über den hemmenden Einfluß der Blätter in der photoperiodischen Reaktion der Pflanzen. *Naturwiss.* **29**, 82 (1941). — PURVIS, O. N., Studies in Vernalisation of Cereals. V. The Inheritance of the Spring and Winter Habit in Hybrids of Pettkus Rye. *Ann. of Bot.*, N. S. **3**, 719 (1939).