

Die Anpassung der Pflanzen an den jahres- und tagesperiodischen Wechsel der Außenbedingungen.

Von E. BÜNNING, Straßburg i. Els.

I. Einleitung.

Wenn es auch schon lange bekannt ist, daß die Pflanze für ihre optimale Entwicklung auf ein bestimmtes Klima angewiesen ist, so erkennen wir doch erst in jüngster Zeit, nicht zuletzt durch die umfangreichen Versuche zur Übertragung von Kulturpflanzen aus ihrer Heimat in andere Gebiete, wie sehr die höheren Pflanzen selbst an zunächst unbeachtet gebliebene Feinheiten des Klimas ihrer Heimat angepaßt sein können. Für die Entwicklung der Pflanzen kommt es beispielsweise hinsichtlich der beiden wichtigsten Klimafaktoren, Licht und Temperatur, nicht nur, wie man es sich ursprünglich vorgestellt hatte, auf bestimmte durchschnittliche Intensitäten und Mengen des täglich gebotenen Lichts und nicht nur auf bestimmte Durchschnittstemperaturen und Temperatursummen an, sondern die Pflanzen können auch dem für ihr Heimatgebiet charakteristischen tages- und jahresperiodischen Wechsel dieser äußeren Faktoren sehr fein angepaßt sein. Von einem völligen Verständnis dieses eigentümlichen Angepaßtseins sind wir noch weit entfernt, aber wir sehen doch jetzt, daß dabei, wie ich es hier schon einleitend schematisch formulieren möchte, die Harmonie „endogener“, von innen angestrebter Rhythmen mit den klimatischen Rhythmen eine wichtige Rolle spielt; eben diese Rolle will ich hier darzustellen versuchen.

II. Anpassungen an den jahresperiodischen Klimawechsel.

1. *Nachweis der endogenen Jahresrhythmik.* Es ist heute eine allgemein anerkannte Tatsache, daß das etwa bei unseren Laubbäumen so auffällige Wechseln von Ruhe und Tätigkeit in der Funktion der Blattform keine einfache und unmittelbare Wirkung des jahresperiodischen Wechsels der Außenbedingungen ist, sondern die Pflanze schon von innen her in durchaus ähnlichen Zeitabständen diese verschiedenartigen physiologischen Zustände anstrebt und die äußeren Bedingungen — neben ihrer unbezweifelbaren direkten Wirkung auf die Entwicklungsbereitschaft und Entwicklung — dadurch wichtig werden, daß sie die innere Rhythmik zeitlich regulieren, also festlegen, in welchen Monaten die von innen angestrebte Periode der Blattform und in welchen Monaten die ebenfalls von innen angestrebte längere Periode äußerer Ruhe abläuft.

Von den Beweisen für die Existenz der endogenen Jahresrhythmik seien hier die wichtigsten kurz zusammengestellt. Wichtig ist es schon, daß

sich die „ruhenden“ Pflanzen nicht zu jeder Zeit beliebig leicht durch günstige Außenbedingungen zum Treiben bringen lassen; erst dann, wenn ohnehin die endogene Ruhepause annähernd beendet ist, gelingt das Treiben ziemlich leicht. Noch überzeugender ist aber die Tatsache, daß die Periodizität auch dann erkennbar wird, wenn die Außenbedingungen überhaupt keine Schwankungen oder jedenfalls nur solche Schwankungen aufweisen, die nicht mit der von der Pflanze durchlaufenen Entwicklungsperiodizität vergleichbar sind. Hier



Fig. 1. Selbständigkeit des jahresperiodischen Entwicklungsablaufs in den einzelnen Ästen nach dem Fortfall der klimatischen Regulierung (*Firmiana colorata*, angepflanzt in einem gleichmäßig feuchten Tropengebiet). Aus BÜNNING, 1939.

sei etwa daran erinnert, daß die Bäume der gemäßigten Zonen auch dann noch ihre Periodizität erkennen lassen, wenn sie in ein gleichmäßig feuchtes Tropenklima übertragen werden und dort jahrelang verbleiben. Auch die Bäume, die einem Tropenklima mit regelmäßig einander ablösenden Trocken- und Regenzeiten angepaßt sind, zeigen nach der Übertragung in ein solches gleichmäßig feuchtes Tropenklima noch die Jahresperiodizität der Entwicklung. Besonders bemerkenswert ist dabei die Tatsache, daß sich nunmehr, wo die zeitliche Regulierung der inneren Rhythmik durch äußere Reize fortfällt, die einzelnen Äste der Bäume durchaus wie selbständige Individuen verhalten, also nicht mehr synchron, sondern völlig regellos durcheinander die verschiedenen Entwicklungsphasen durchlaufen (Fig. 1); auch die Länge der Gesamtperiode braucht bei diesem Fortfall der ektogenen Regulierung nicht mehr genau 12 Monate zu betragen. Das Walten einer solchen inneren Rhythmik ist keineswegs nur bei Bäumen erkennbar; von zahlreichen anderen Pflanzen ist die Erscheinung ebenfalls bekannt. Als besonders

interessant will ich noch das Verhalten der Samen mancher Arten herausgreifen, deren Keimfähigkeit sich mehrere Jahre hindurch jahresperiodisch steigert (Fig. 2).

2. *Mechanismus der endogenen Jahresrhythmik.* Eine befriedigende Theorie für den physiologischen Mechanismus des selbsttätigen jahresperiodischen Wechsels der physiologischen Zustände ist bisher nicht aufgestellt worden. Dächte man früher vor allem an eine Bedeutung der Anhäufung von Reservestoffen, die schließlich den Ruhezustand erzwingen sollte, so müssen wir dem jetzt entgegenhalten, daß beispielsweise der Ruhebeginn an Bäumen unabhängig von der Intensität der Stoffproduktion in dem betreffenden Sommer ist, vor allem aber ja auch schon an Organen ohne auffällige Stoffwechselleistungen, ja sogar in „ruhen-

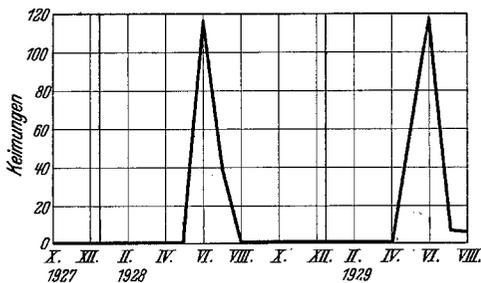


Fig. 2. Jahresperiodische Schwankungen der Keimfähigkeit bei Samen von *Euryale ferox*. Konstruiert aus Versuchen von OKADA. Aus BÜNNING, 1939.

den“ Samen die innere Rhythmik ablaufen kann. Es wird auch keine befriedigende Erklärung gefunden, wenn man etwa darauf hinweist, daß in der sog. Ruheperiode nachweislich Vorgänge, nämlich beispielsweise in Knospen Differenzierungen ablaufen und die Beendigung der Ruhe an den Abschluß dieser Differenzierungsvorgänge geknüpft sei; denn wir können die Ruhe im Herbst, wenn sie noch nicht die größte Tiefe erreicht hat, viel leichter unterbrechen als später, obwohl jene Differenzierungsvorgänge im Herbst erst beginnen. Trotzdem ist der Hinweis auf den Ablauf solcher Differenzierungsvorgänge hier nicht uninteressant. Zeigt er uns doch, daß wir die innere Rhythmik nicht eigentlich als einen Wechsel von Ruhe und Tätigkeit auffassen dürfen. In einem derartigen Wechsel besteht die Rhythmik nur scheinbar oder doch nicht ausschließlich; die Organentfaltung ist eben auffälliger als die Differenzierung. Wir haben es also, ähnlich wie es mehrfach für die tierische Entwicklung betont worden ist, mit einem Wechsel von Organentfaltung und Gewebedifferenzierung zu tun. Dabei ist aber nicht etwa die eine Entwicklungsphase Ursache der anderen, sondern beide müssen als Folgen irgendwelcher plasmatischer Verschiedenheiten aufgefaßt werden, wobei der Ausdruck „plasmatisch“ im weitesten Sinne des Wortes benutzt wird. Die eben genannte Möglichkeit vorzeitiger Unterbrechung der Ruhe zeigt ja, daß der eine plasmatische Zustand sehr wohl ex-

perimentell in den anderen übergeführt werden kann und dann wieder die diesem entsprechenden Entwicklungspotenzen aktiv werden, obwohl die jenem anderen Zustand entsprechenden Potenzen noch nicht zur Entfaltung gekommen waren.

Wir können also über die an vielen Pflanzen bzw. ihren Organen erkannte endogene Jahresrhythmik bisher nur sagen, daß sie auf dem regelmäßigen Wechsel zweier verschiedenartiger plasmatischer Zustände beruht. Worin die Verschiedenheit dieser Zustände eigentlich besteht, und warum der eine Zustand nach einer festliegenden Zeit zwangsläufig den anderen nach sich zieht, wissen wir nicht.

3. *Harmonie und Disharmonie zwischen innerer und äußerer Rhythmik.* Zweifellos kann das Vorhandensein einer endogenen Jahresrhythmik den Pflanzen in Gebieten mit ausgeprägten jahresperiodischen Klimaschwankungen erhebliche Vorteile bringen. Leicht erkennbar wird das, wenn wir das Verhalten von Pflanzen, denen eine solche Rhythmik fehlt, in einem periodisch kalten oder periodisch trockenen Klima untersuchen. Bei den mehrjährigen Blütenpflanzen, also namentlich den Bäumen und Sträuchern, fehlt zwar eine innere Rhythmik anscheinend nie ganz, aber diese Rhythmik kann doch, wenn die Pflanze einem während des ganzen Jahres sehr gleichmäßigen Klima angepaßt ist, ganz ohne Beziehung zur Jahresrhythmik sein, d. h. der Zeitabstand zwischen zwei gleichen Entwicklungszuständen beträgt dann nicht mehr 12, sondern beispielsweise 4, 6, 8 Monate oder auch mehr als 1 Jahr. Die jeweiligen „Ruhepausen“ belaufen sich nun also nicht mehr auf etwa ein halbes Jahr, sondern zumeist auf wenige Monate oder Wochen. Nehmen wir als Beispiel die Vertreter der Dipterocarpaceenfamilie, von der zum mindesten viele Arten auf ein sehr gleichmäßig feuchtes Tropengebiet beschränkt sind. Diese Arten stellen in vielen Teilen Sumatras und Borneos den Hauptanteil unter den Waldbäumen. Auch diese Dipterocarpaceenarten werfen ihr Laub, und zwar entweder in allen Ästen gleichzeitig, so daß der ganze Baum dann vorübergehend kahl steht, oder in jedem Ast selbständig. Nach wenigen Wochen aber beginnen sie bereits wieder neue Blätter zu bilden. Wachsen diese Bäume nun in einem periodisch für mehrere Monate trockenen Gebiet auf, so sind sie großen Gefahren ausgesetzt. Selbst wenn auch das Austreiben während der Trockenperiode direkt durch den Wassermangel verzögert werden kann, so besteht doch zum mindesten die Gefahr, daß eine in der Trockenzeit einsetzende zufällige kurze Regenperiode von einigen Tagen oder Wochen das endogen bereits wieder angestrebte Austreiben sofort ermöglicht und die neugebildeten Blätter dann während der Fortdauer jener Trockenperiode zugrunde gehen. Man gewinnt den Eindruck, daß sich bei diesen Dipterocarpaceen, ebenso wie bei vielen anderen Pflanzen solcher gleichmäßig feuchten Tropengebiete, die innere Rhythmik erblich nicht so umzugestalten

vermochte, daß sie der Jahresperiode entspricht; daher konnte zum mindesten ein erheblicher Teil der Dipterocarpaceenarten nicht in die unmittelbar benachbarten Tropengebiete einwandern, in denen alljährlich eine mehrmonatige Trockenperiode besteht.

Noch anders verhalten sich die meisten Farne. Zwar können auch die Farne, wenn sie in einem periodisch kalten oder periodisch trockenen Klima wachsen, eine mehrmonatige Periode fehlender Blattbildung einschalten; aber diese Ruhe ist bei ihnen zumeist nicht Ausdruck einer von außen nur gesteuerten endogenen Rhythmik, sondern unmittelbare Folge der ungünstigen Außenbedingungen. Übertragen wir diese Farne nämlich in ein Klima ohne solche ungünstigen Monate, so können sie während des ganzen Jahres fortgesetzt neue Blätter bilden. Die meisten Farne müssen schon wegen dieses Fehlens einer inneren Jahresrhythmik die gleichmäßig feuchten Tropengebiete vorziehen; denn selbst wenn sie sich zwar auch durch ungünstige Außenbedingungen (Winter bzw. Trockenzeit) eine Ruhepause aufzwingen lassen, so besteht doch, ähnlich wie bei jenen Dipterocarpaceen, die Gefahr, daß sie durch eine zufällige Unterbrechung jener Periode ungünstigen Klimas (zufällige Temperaturerhöhung bzw. zufällige Regenfälle) wieder zum Austreiben veranlaßt werden und die neugebildeten Blätter dann zugrunde gehen. So haben sich in den Tropen nur wenige Farne, die möglicherweise eine endogene Jahresrhythmik aufweisen, den periodisch trockenen Gebieten anpassen können.

Ganz im Gegensatz zu den meisten Farnen besitzen die Gräser durchweg eine sehr ausgeprägte endogene Jahresrhythmik. Namentlich an tropischen Gräsern konnte ich immer wieder beobachten, daß die Rhizome auch bei günstigen Feuchtigkeitsverhältnissen ihre Ruhe hartnäckig beibehalten, während sie nach der normalen Zeitdauer dieser Ruhe auch bei noch ziemlich dürftigen Niederschlägen recht schnell wieder die Blattbildung einsetzen lassen. Damit vor allem dürfte es zusammenhängen, daß die Gräser in den Tropengebieten dort ihre günstigste Entwicklung zeigen, wo alljährlich eine mehrmonatige Trockenperiode besteht. Würden sich die Gräser nicht so verhalten, sondern die Ruhe schon bei zufälligen kurzen Regenperioden unterbrechen, so müßten die neuentstehenden Blätter zugrunde gehen, weil die jungen Grasblätter, wie ROUSCHAL zeigte, aus anatomischen Gründen mit Schwierigkeiten des Wassertransports zu kämpfen haben.

Wir müssen nun aber noch weiter gehen und feststellen, daß nicht nur das Vorhandensein bzw. Nichtvorhandensein der inneren Rhythmik für die Entwicklungsmöglichkeit einer Art in einem bestimmten Gebiet wichtig ist, sondern auch die besondere Form, in der diese Rhythmik ausgeprägt ist, also etwa die endogen angestrebte Zeitdauer der beiden Hauptphasen sowie die endogen angestrebte Übergangsgeschwindigkeit von der einen

zur anderen Phase. Das können uns etwa die Untersuchungen LANGLETS an Kiefern und Fichten demonstrieren. Diese Untersuchungen gingen von der merkwürdigen Tatsache aus, daß nicht nur skandinavische Kiefernrasen südlicher Herkunft nach der Übertragung in nördlichere Gebiete, sondern auch die der nördlichen Gebiete nach der Übertragung in südlichere Gebiete Skandinaviens leichter als in ihrem Heimatgebiet zugrunde gehen. Wir können uns diese (in ähnlicher Weise auch von anderen Forschern mitgeteilten) Beobachtungen etwa folgendermaßen erklären (Fig. 3): Die Kiefer der südlichen Herkunft treibt nur langsam; daher kommt sie in nördlichen Gebieten, wo schon ein geringer Temperaturanstieg den Übergang zum Sommer darstellt, zu spät zum Treiben, kann also den

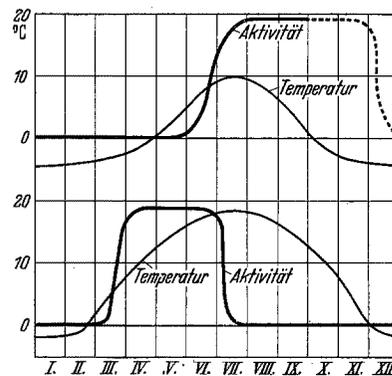


Fig. 3. Disharmonie zwischen äußerer und innerer Jahresrhythmik. Schwach ausgezogene Kurven: Temperaturverlauf. Stark ausgezogene Kurven: von den Pflanzen angestrebter jahresperiodischer Aktivitätsverlauf. Obere Kurven: Verhalten eines Baumes südlicher Herkunft in polarer Region. Untere Kurven: Verhalten eines Baumes polarer Herkunft in südlicher Region. Aus BÜNNING, 1939.

kurzen Sommer nicht ausnutzen. Zudem streben diese Rassen ihrer Herkunft gemäß eine ziemlich lange sommerliche Tätigkeitsperiode an; sie sind also noch nicht wieder im Ruhezustand und damit in dem mit diesem immer verbundenen Stadium größerer Resistenz, wenn im höheren Norden erneut der Winter beginnt; sie leiden dann also Schaden. Das Ergebnis des entgegengesetzten Experiments kann man dadurch erklären, daß die Kiefer der nördlichen Herkunft in südlichen Gebieten zu schnell treibt, weil für sie ein geringer Temperaturanstieg den Übergang zum Sommer bedeutet; denn einem zwar kurzen, aber ziemlich unvermittelt beginnenden Sommer ist ihre innere Rhythmik angeglichen. Im Süden ist sie nunmehr (da die Aufhebung der Ruhe zugleich Resistenzverminderung bedeutet) der Gefahr hier noch wieder einsetzender Spätfröste ausgesetzt. Außerdem kehrt diese Kiefernrasse, da sie einem sehr kurzen Sommer angepaßt ist, schon wieder in den Ruhezustand zurück, wenn der im südlicheren Gebiet relativ langsame Anstieg der günstigen Außenbedingungen den optimalen Wert erreicht

hat. In beiden Fällen also muß die Disharmonie von innerer und äußerer Rhythmik zu erheblichen Entwicklungsstörungen oder zum Absterben der Pflanzen führen.

III. Anpassungen an den tagesperiodischen Licht-Dunkel-Wechsel.

1. Nachweis der endogenen Tagesrhythmik.

Das Vorhandensein einer endogenen Tagesrhythmik

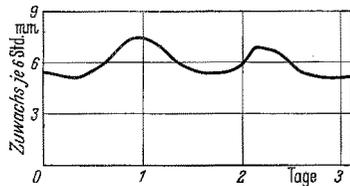


Fig. 4. Endogen-tagesperiodische Wachstumsschwankungen von *Helianthus annuus*. Aus BÜNNING, 1939.

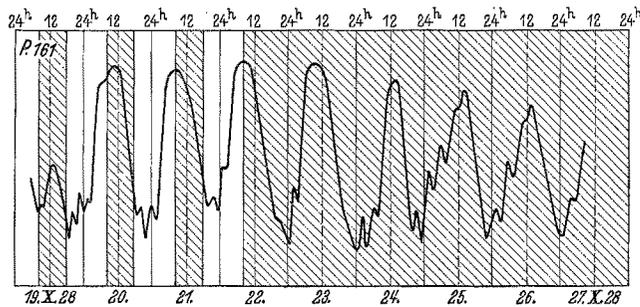


Fig. 5. Endogen-tagesperiodische Fortsetzung der zunächst durch einen Licht-Dunkel-Wechsel regulierten tagesperiodischen Bewegungen von *Canavalia* (schraffiert: Dunkelzeiten). Nach KLEINHOONTE.

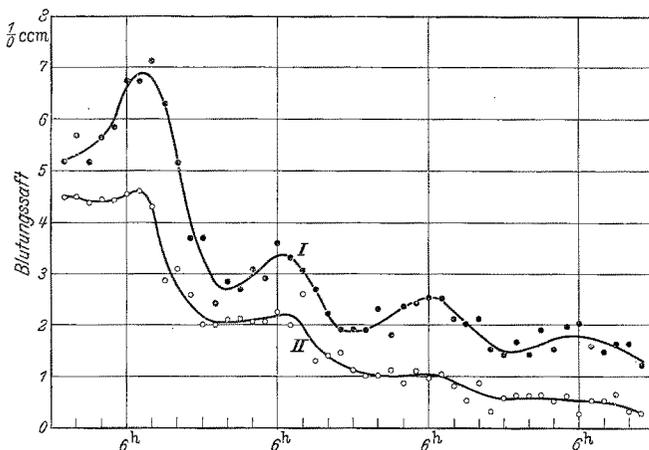


Fig. 6. Blutungskurven von *Plectranthus*. Nach SPEIDEL.

ist bei den Pflanzen mit analogen Methoden nachgewiesen worden wie die Existenz der endogenen Jahresrhythmik. Nur sind die bequemeren durchführbaren Beobachtungen über die endogene Tagesrhythmik begrifflicherweise noch zahlreicher. An den verschiedenartigsten physiologischen Vorgängen ist das Bestehen einer solchen inneren Rhythmik erkannt worden. Wieder konnte der

Nachweis durch Übertragung der Pflanzen in konstante Außenbedingungen geführt werden. So wurde ermittelt, daß sich die endogene Tagesrhythmik beispielsweise in endogen-tagesperiodischen Blattbewegungen, Wachstumsschwankungen, Schwankungen der Zellteilungshäufigkeit, der Blutungsintensität und vieler anderen Vorgänge äußern kann (Fig. 4—6). Besonders hervorgehoben sei hier nur noch die in jüngster Zeit von WHITE getroffene Feststellung, daß isolierte, in Nährlösungen bei konstanten Außenbedingungen kultivierte Wurzeln tagesperiodische Intensitätsschwankungen der Wasserabgabe aufweisen.

Ebenso wie bei der Jahresrhythmik wird auch bei der Tagesrhythmik der endogene Charakter in Versuchen unter konstanten Außenbedingungen nicht nur aus der Unabhängigkeit der einzelnen Phasen von der Tageszeit, sondern auch daraus erkennbar, daß die Dauer der vollen Periode jetzt nicht mehr genau dem ursprünglichen Betrag (dort 12 Monate, hier 24 Stunden) zu entsprechen braucht.

So wie die Jahresrhythmik ist auch die Tagesrhythmik durch äußere Faktoren, in erster Linie durch Licht, außerdem aber z. B. durch Temperaturreize, regulierbar, d. h. durch äußere Reize kann der Zeitpunkt des Beginns der einzelnen Phasen der inneren Rhythmik festgelegt und außerdem die Gesamtdauer der Periode in bestimmten Grenzen modifiziert werden. Über die Gesetzmäßigkeiten dieser Regulierung sind wir vor allem durch das Studium tagesperiodischer Blattbewegungen recht gut unterrichtet. — An dieser Stelle sei noch erwähnt, daß nach der Auffassung STOPPELS ein Teil der unter konstanten Außenbedingungen erkennbaren periodischen Erscheinungen nicht endogen, sondern durch noch unbekannte Außenbedingungen entsteht.

2. Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik. Anscheinend lassen sich alle Fälle endogen-tagesperiodischer Schwankungen auf tagesperiodische Atmungsschwankungen zurückführen. Diese Atmungsschwankungen entstehen durch einen periodischen Wechsel der Fermentaktivität. In der einen Phase der inneren Rhythmik überwiegen die hydrolysierenden, in der anderen Phase die synthetisierenden Fähigkeiten der Fermente. Dieser Aktivitätswechsel ist eng mit Kolloidzustandsänderungen in den Chromatophoren verknüpft, und der Mechanismus des Alternierens der beiden Phasen dürfte etwa so

zu verstehen sein, daß in der Phase überwiegender Hydrolyse zwangsläufig die Atmung gesteigert wird und durch die infolgedessen erhöhte Kohlendioxidkonzentration schließlich ein Chromatophorenzustand geschaffen wird, der für die synthetischen Fermentleistungen günstiger ist, so daß sich die Atmung verringert (und zugleich die assimilatorische Leistungsfähigkeit erhöht), bis durch

die nunmehr wieder niedriger werdende Kohlendioxydkonzentration schließlich wieder der oben als Ausgangspunkt gewählte Kolloidzustand geschaffen wird.

Ebenso wie bei der endogenen Jahresrhythmik haben wir es also auch hier im Grunde mit der Aufeinanderfolge zweier verschiedenartiger plasmatischer Zustände zu tun, nicht einfach mit quantitativen Unterschieden, die uns berechtigen könnten, in der einen Phase eine Ruhe-, in der anderen eine Aktivitätsperiode zu sehen.

3. *Harmonie und Disharmonie zwischen innerer und äußerer Tagesrhythmik.* Nach diesen Feststellungen erscheint es fast selbstverständlich, daß die Pflanze auf äußere Reize quantitativ und möglicherweise auch qualitativ verschiedenartig reagieren muß, je nachdem, in welcher Phase der inneren Rhythmik sie sich befindet. Demzufolge müßten sich Pflanzen, die eine solche endogene Tagesrhythmik besitzen, nur dann optimal entwickeln können, wenn der Verlauf der äußeren Rhythmik dem der inneren entspricht. Zum mindesten ist anzunehmen, daß solche Pflanzen auf einen tagesperiodischen Verlauf der Außenbedingungen angewiesen sind. Darüber hinaus könnte aber auch, je nachdem wie die innere Rhythmik bei den einzelnen Arten abläuft (ganz analog der Bedeutung von Besonderheiten im Verlauf der inneren Jahresrhythmik), eine *bestimmte tägliche Zeitdauer der Licht- und der Dunkelperiode* erforderlich sein. In diesen Überlegungen scheint mir die natürliche und nächstliegende Erklärung für die sog. photoperiodischen Reaktionen zu liegen.

Die meistuntersuchte photoperiodische Reaktion ist die Beeinflussung der Blütenbildung. Wir unterscheiden bekanntlich Langtagpflanzen, bei denen zunehmende tägliche Beleuchtungsdauer die Blütenentwicklung fördert, und Kurztagpflanzen, bei denen, bis zu einer gewissen unteren Grenze, eine Verkürzung der täglichen Beleuchtungsdauer eine Beschleunigung der Blütenbildung bedingt. Daß es bei diesen Reaktionen nicht auf die Lichtmengen ankommt, ist lange erkannt worden, aber interessanterweise ist auch nicht schlechthin die Dauer von Licht und Dunkelheit innerhalb eines Tages entscheidend. Beispielsweise wirkt ein Beleuchtungswechsel von 6:6 Stunden durchaus nicht ebenso auf die Pflanze wie ein Beleuchtungswechsel von 12:12 Stunden. Recht instruktiv sind Daten einer neuen Arbeit von ALLARD und GARNER. Beim Licht-Dunkel-Verhältnis 1:1 ergab sich an Sojabohnen eindeutig die optimale Wirkung des 24-Stunden-Zyklus (Licht-Dunkel-Wechsel 12:12 Stunden):

Zykluslänge Stunden	Tage bis zum Ausreten von Blütenknospen
16 und kürzer	keine Blütenbildung
18	23
24	18
28	31
32 und länger	keine Blütenbildung

Noch bemerkenswerter ist die Beobachtung von Moškov, daß bei einer Kurztagpflanze, für deren Blüten normalerweise 9 Stunden tägliche Lichtdauer genügen, eine noch kürzere tägliche Beleuchtungsdauer, nämlich 6 Stunden, nicht nur nicht, wie es für eine Kurztagpflanze zu erwarten wäre, die Blütenbildung beschleunigt, sondern sie sogar ganz ausschließt, sofern diese 6 Stunden nicht zusammenhängend geboten werden, sondern erst 3 Stunden Licht und nach Ablauf von 9 Stunden Dunkelheit die restlichen 3 Stunden Licht. Ferner sei hier noch auf die in diesem Zusammenhang interessanten Versuche SNYDERS hingewiesen. Kurze Lichtreize wirkten auf die Versuchspflanze verschieden, je nachdem zu welcher Tageszeit sie geboten wurden. Der Autor kommt dabei selber, ohne meine Arbeiten zu kennen, zu dem Ergebnis: „It would seem that utilization of cycles other than those based on 24 hours may bring about ambiguous results because of cyclic changes in sensitivity on the part of the plant which seem to follow a 24-hour cycle.“ Dieses Ergebnis führt zu der Auffassung, die ich schon 1937 vertreten habe. Im einzelnen hatte ich damals ausgeführt, daß ein Lichtreiz die Blütenbildung begünstigt, wenn er in die „Tag-“ oder „Morgenphase“ der inneren Rhythmik fällt, die Blütenbildung aber hemmt, wenn er während der „Abend-“ bzw. „Nachtphase“ der inneren Rhythmik geboten wird. Dabei ist die Tagphase diejenige, die durch den normalen Licht-Dunkel-Wechsel so einreguliert wird, daß sie zeitlich mit der Lichtphase zusammenfällt, während die Nachtphase der inneren Rhythmik normalerweise mehr oder weniger in die Dunkelphase hineinreguliert wird.

Es scheint mir nicht erforderlich zu sein, nach einer anderen Grundlage für die Entstehung der photoperiodischen Reaktionen zu suchen, als sie in dem Zusammenwirken von innerer und äußerer Rhythmik ungewungen erkannt ist. Wenn man etwa an Stelle dieser Anschauung annimmt, die photoperiodische Reaktion stehe damit im Zusammenhang, daß die Lichtphase bestimmte Vorgänge induziere, die in der anschließenden Dunkelperiode nur langsam wieder abklängen, so daß erst nach etwa einem halben Tag wieder der Ausgangszustand hergestellt sei und daher eine verfrühte zweite Lichtperiode qualitativ andersartig wirke, so mag das zwar durchaus richtig sein, widerspricht aber in keiner Weise der hier dargelegten Ansicht; denn die enge Beziehung der zum Abklingen erforderlichen Zeit zur Tagesrhythmik weist doch wohl darauf hin, daß das, was hier abklingt, nichts anderes ist als die durch jene Lichtphase zeitlich einregulierte Tagphase der inneren Rhythmik. Wir sollten diese Formulierung hier ebenso vorziehen wie bei der Beurteilung der tagesperiodischen Blattbewegungen, wo wir auch nicht mehr sagen, die abendliche Bewegungsphase sei die durch eine mehrere Stunden lange Reaktionszeit ausgezeichnete photonastische Reaktion auf den morgendlichen Beleuchtungsbeginn. Da-

her glaube ich, den Versuch, nicht schon in der Disharmonie von innerer und äußerer Rhythmik die Grundlage für die Möglichkeit photoperiodischer Reaktionen zu sehen, als eine unnötige Komplikation unserer Annahmen ansehen zu dürfen.

Bei dieser Feststellung darf allerdings zur Vermeidung von Mißverständnissen nicht übersehen werden, daß es auch sog. photoperiodische Reaktionen gibt, die mit diesem Entstehungsmechanismus offenbar nichts gemeinsam haben. Bei manchen Langtagpflanzen (einige Autoren bezeichnen sogar nur diese Typen als eigentliche Langtagpflanzen) führt nicht nur eine Verlängerung der täglichen Beleuchtungsdauer über 12 Stunden hinaus zur Beschleunigung der Blütenbildung, sondern auch das Dauerlicht wirkt zum mindesten noch ebenso günstig wie der lange Tag. Bei diesen Typen kommt es nicht mehr wie in dem weiter oben gekennzeichneten Sinn auf die dem normalen Licht-Dunkel-Wechsel angemessene *Periodizität* der Beleuchtung an, sondern es tritt eine einfache günstige Wirkung des Lichtes in den Vordergrund.

Eine Darstellung der vielseitigen Probleme des Photoperiodismus liegt nicht in meiner Absicht; ich wollte nur zeigen, daß in diesen Reaktionen die Bedeutung der Harmonie von innerer und äußerer Rhythmik zum Ausdruck kommt.

Wir sehen also in der Tatsache, daß die Pflanze in der einen Phase der inneren Rhythmik auf Licht qualitativ anders reagiert als in der anderen Phase, das Grundschemata zur Erklärung von solchen photoperiodischen Reaktionen, bei denen nicht nur eine einfache Wirkung des Lichtes entscheidend ist, also nicht die Entwicklung einfach um so günstiger abläuft, je mehr Licht geboten wird, sondern wo es statt dessen auf die eng an die Tagesrhythmik gebundene Aufeinanderfolge von Licht und Dunkelheit ankommt. Nun muß aber noch an einem größeren Material geklärt werden, worin sich die innere Rhythmik bei den verschiedenen photoperiodischen Typen unterscheidet. Der wichtigste Unterschied scheint der zu sein, daß die Pflanzen, die bei extrem kurzer täglicher Beleuchtungsdauer ihre Blüten am schnellsten entwickeln, auch eine extrem kurze Tagphase der inneren Rhythmik besitzen. Bei ihnen muß natürlich die tägliche Beleuchtungsdauer möglichst kurz sein, damit vermieden wird, daß die Pflanze in der (sehr langen) Nachtphase der inneren Rhythmik Licht erhält. Pflanzen mit einer längeren optimalen Beleuchtungsdauer haben ganz entsprechend eine längere Tagphase der inneren Rhythmik. Jedoch ist zu berücksichtigen, daß zahlreiche komplizierende Faktoren wirksam werden können. Die Pflanzen unterscheiden sich z. B. auch darin, daß die innere Rhythmik bei einigen leichter, bei anderen weniger leicht durch äußere Reize, namentlich durch das Licht selber, regulierbar und modifizierbar ist. Auch diese Verschiedenheiten haben natürlich einen Einfluß darauf, ob die Pflanze bei einer bestimmten Beleuchtungsart während der Nachtphase ihrer inneren Rhythmik viel oder

wenig Licht erhält. Der Analyse stehen also noch umfangreiche weitere Aufgaben bevor.

IV. Entstehung der inneren Rhythmen.

Wir haben sowohl beim Studium der jahresperiodischen als auch beim Studium der tagesperiodischen Erscheinungen gesehen, daß dem Verhältnis von innerer und äußerer Rhythmik eine große Bedeutung für die Entwicklung der Pflanzen zukommt. Man kann die Analogie beider Fragenkreise noch mehr betonen, wenn man ebenso wie von Langtag- und Kurztagpflanzen auch von Langsommer- und Kurzsommerpflanzen spricht. So wie wir Kurztagpflanzen namentlich in den Tropen, Langtagpflanzen in den äquatorferneren Gebieten finden, stammen die Kurzsommerpflanzen vorwiegend aus den polaren, die Langsommerpflanzen aus weniger äquatorfernen Gebieten (vgl. die erwähnten Kiefernrassen!) bzw. aus solchen Tropenregionen, in denen während des größten Teiles des Jahres günstige Vegetationsbedingungen bestehen. Man könnte noch den Typ der Dauersommerpflanzen hinzufügen, zu dem viele der in immerfeuchten Tropengebieten heimischen Pflanzen gehören. Den sog. tagneutralen Pflanzen kann man sommerneutrale gegenüberstellen, die entweder keine oder nur eine schwach ausgeprägte bzw. leicht modifizierbare innere Rhythmik besitzen und die daher (wie z. B. einige über weite Erdgebiete verbreitete Farne) je nach den zufälligen äußeren Bedingungen schnell ihre „Ruhe“ abbrechen bzw. wieder eintreten lassen können. (Interessanterweise verhalten sich die Farne nach den Untersuchungen KAUFHOLDS auch gegenüber dem tagesperiodischen Wechsel der Außenbedingungen, d. h. gegenüber dem Licht-Dunkel-Wechsel, indifferent. In Übereinstimmung damit ist bei ihnen auch eine endogene Tagesrhythmik nicht erkennbar. Endogene Jahres- und Tagesrhythmik scheinen also erst bei den Blütenpflanzen zur vollen Entwicklung gekommen zu sein.)

Da die inneren Rhythmen einen sehr hohen Selektionswert haben, liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß ihre Anpassung an die dem Heimatgebiet gemäße Form anders als auf dem Wege der Selektion vor sich gegangen ist. Zwar sah man in der Existenz der inneren Tagesrhythmik früher gelegentlich einen Beweis für die „Vererbung erworbener Eigenschaften“, indem man annahm, diese Rhythmik sei den Pflanzen im Laufe der Generationen allmählich eingepreßt worden; aber es ist doch viel wahrscheinlicher, daß hier eine Selektion aus einer ursprünglich nicht streng an die 24-Stunden-Dauer gebundenen Rhythmik erfolgt ist. Noch jetzt ist die Periodenlänge keineswegs unbedingt genau der Tagesdauer angeglichen; es gibt zwischen den einzelnen Rassen erbliche Verschiedenheiten um mehrere Stunden.

Einen Hinweis darauf, daß Unterschiede in der inneren Tagesrhythmik (ich meine hier nicht nur die eben genannte Verschiedenheit der Gesamtlänge) mutativ entstehen können, möchte ich in der

Feststellung LANGS sehen, daß auch die photo-periodische Reaktionsweise (nämlich beim Tabak der Kurztagcharakter) auf einer (relativ häufig erfolgenden) Genmutation beruht. (Dazu mag noch erwähnt werden, daß der Kurztagcharakter monofaktoriell bedingt ist; aus meinen eigenen Kreuzungsversuchen mit Rassen verschiedener endogener Rhythmik hatte ich 1935 erkannt, daß die Annahme, die Verschiedenheiten seien monofaktoriell bedingt, dem tatsächlichen Erbgang zum mindesten nicht widerspricht.)

Noch überzeugender kann wohl die Entstehung der endogenen *Jahresrhythmik* durch Selektionsvorgänge vertreten werden; denn während alle grünen Pflanzen dem tagesperiodischen Licht-Dunkel-Wechsel ausgesetzt sind und daher, wenn überhaupt eine endogene, ungefähr der Tagesdauer entsprechende Rhythmik vorhanden ist, eine Selektion zur 24-Stunden-Rhythmik erfolgen mußte, sind nicht alle Pflanzen einem jahresperiodischen Wechsel der Außenbedingungen angepaßt, und dementsprechend beobachten wir in den immerfeuchten Tropengebieten noch eine große Mannigfaltigkeit von Rhythmen, die von der 12-Monats-Rhythmik weit verschieden sind. Und in solchen Tropengebieten finden wir nicht nur besonders große artmäßige, sondern auch auffälligere rassenmäßige Verschiedenheiten.

Selbstverständlich konnte ich nur einige Grund-

fragen des behandelten Themas herausgreifen; dazu zwingt auch die geringe Menge des bis jetzt vorliegenden Versuchsmaterials. Die zukünftige Forschung wird die Bedeutung der inneren Rhythmen und ihres Zusammenwirkens mit den Klimarhythmen noch klarer herausarbeiten müssen.

Literatur.

Zur Frage der endogenen Jahresrhythmik vgl. die Literaturangaben bei BÜNNING, *Die Physiologie des Wachstums und der Bewegungen*. Berlin 1939. Außerdem wurden hier Beobachtungen aus einem noch unveröffentlichten ausführlichen Bericht über eine Reise durch Sumatra vorweggenommen. Vgl. auch L. DIELS, *Ber. D. Bot. Ges.* 36, 337 (1918). Die erwähnten Untersuchungen LANGLETS habe ich in einigen Punkten, teilweise auf Grund eigener Beobachtungen, etwas anders ausgewertet als dieser Forscher. — Die Literatur zur endogenen Tagesrhythmik ist ebenfalls aus dem erstgenannten Buch zu entnehmen. Die neuesten Angaben über die endogene Tagesrhythmik des Blutes stammen von B. SPEIDEL, *Planta* (Berl.) 30, 67 (1939) und K. H. GROSSENBACHER, *Amer. J. Bot.* 26, 107 (1939). — P. R. WHITE, *Amer. J. Bot.* 25, 223 (1938). — Zum Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik: BÜNNING, *Z. Bot.* 37, 433 (1942) — Photoperiodismus: B. S. MOŠKOV, *C. r. Acad. Sci. URSS*, N. s. 22, 184 (1939). — W. E. SNYDER, *Bot. Gaz.* 102, 302 (1940). — A. LANG, *Z. indukt. Abstammungslehre* 80, 210 (1942) — *Biol. Zbl.* 61, 427 (1941). — A. W. KAUFHOLD, *Beih. Bot. Zbl. A* 60, 641 (1940). — H. A. ALLARD u. W. W. GARNER, *J. agric. Res.* 63, 305 (1941).

Einige weitere Spaltprodukte des Urans¹⁾.

VON OTTO HAHN und FRITZ STRASSMANN.

Die Aufspaltung des Urans unter der Einwirkung von Neutronen hat schon bisher eine sehr große Anzahl aktiver Isotope mittelschwerer Elemente erkennen lassen. Es sieht aber so aus, als ob auch heute noch durchaus nicht alle Spaltreaktionen und Spaltprodukte bekannt sind. Mit längerer Bestrahlungsdauer und stärkeren Strahlenquellen werden wohl sicher noch längerlebige Isotope aufgefunden werden können, und mit einer weiteren Verbesserung analytischer Schnellmethoden werden sich noch kürzerlebige Körper feststellen lassen und bisher für einheitlich gehaltene Stoffe als komplex erweisen.

Im folgenden geben wir eine kurze Zusammenstellung von Ergebnissen über neue oder bisher unsichere Bruchstücke der Uranspaltung, wobei wir aber betonen, daß die Versuche zum Teil noch einen etwas vorläufigen Charakter tragen, besonders was die Halbwertszeiten der neuen Isotope anbelangt. Die genaue Festlegung der radioaktiven Konstanten solcher Isotope wird um so schwieriger, je isotonenreicher die einzelnen Elementgruppen werden und je gliederreicher ihre weiteren Umwandlungen. Leider sind wir ja auch an die begrenzte Leistungsfähigkeit der uns zur Verfügung stehenden Strahlenquellen gebunden.

Zinn (50).

Bis zu einer von NISHINA und Mitarbeitern unlängst veröffentlichten Arbeit (1) war Zinn das einzige Element zwischen Brom (35) und Cer (58), von dem aktive

¹⁾ Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Chemie, Berlin-Dahlem. Eingegangen am 22. September 1943.

Spaltprodukte aus Uran nicht bekannt waren. Diese Forscher erhielten bei der Bestrahlung des Urans mit schnellen Neutronen zwei aktive Atomarten von 70 Minuten und 60 Stunden Halbwertszeit, von denen sie die längerlebige mit Sicherheit, die andere mit Wahrscheinlichkeit dem Zinn zuschreiben. Eigene Versuche konnten diese Ergebnisse im wesentlichen bestätigen. Darüber hinaus haben wir aber noch zwei weitere Zinnisotope und wahrscheinlich noch ein fünftes festgestellt. Die von uns gefundenen Halbwertszeiten sind ~ 20 Minuten, ~ 70 Minuten, ~ 4–5 Stunden, ~ 80 Stunden und ~ 11 Tage. Als nur wahrscheinlich dem Zinn zugehörig müssen wir das 4–5 Stunden-Isotop bezeichnen; es könnte sich auch um ein Antimonisotop handeln.

Versuche zur systematischen chemischen Abtrennung von Antimon als möglichem Umwandlungsprodukt des Zinns und darauf folgende schnell und chemisch einwandfrei durchzuführende, gut reproduzierbare Zinnfällungen, sind bisher fehlgeschlagen. Laufende, in bestimmten Zeitabständen vorgenommene Messungen von reinen Zinnfraktionen, frei von möglichen Folgeprodukten, ähnlich wie wir es früher für die kurzlebigen Barium- und Strontiumisotope durchgeführt hatten, konnten also beim Zinn bisher nicht erhalten werden. Die oben gefundenen Halbwertszeiten können deshalb durch Nachbildung von Antimon (oder auch noch Tellur) verfälscht sein.

Die genannten Isotope wurden sowohl mit Li-D, Be-D wie auch mit D-D-Neutronen, verstärkt und unverstärkt, erhalten; sicher handelt es sich dabei also