

Aus dem Staatsinstitut für Allgemeine Botanik in Hamburg

ÜBER DEN EINFLUSS DES LICHTES AUF DEN WUCHSSTOFF-  
UND HEMMSTOFFHAUSHALT VON *BRYOPHYLLUM*  
*DAIGREMONTIANUM* UND *HELIANTHUS ANNUUS*

Von

E. RAADTS, H. SÖDING und E. L. NUERNBERGK

Mit 18 Textabbildungen

(Eingegangen am 22. Februar 1963)

**A. Einleitung**

In den nachstehend beschriebenen Versuchen soll ein Beitrag zu dem Problem gegeben werden, wie das im Licht und im Dunkeln unterschiedliche Wachstum höherer Pflanzen vom Wuchsstoff- und Hemmstoffhaushalt beeinflusst wird. Gelten z. B. für diesen Haushalt einheitliche Gesichtspunkte, oder verhalten sich die einzelnen Pflanzenarten verschieden? Wie ist ferner der unterschiedliche Einfluß verschiedener Spektralbezirke unter Einbeziehung des kurzwelligen Infrarots vom Standpunkt des Wuchsstoff- und Hemmstoffhaushaltes zu erklären?

Über die Wirkung des Lichtes auf das Wachstum gibt es viele gute Untersuchungen, in denen aber die von uns gestellten Fragen nicht alle zu ihrem Recht kommen. So wissen wir, daß bei hohen Temperaturen und im Dunkeln ein gesteigertes Längenwachstum vorhanden ist, doch gibt die Literatur keine befriedigende Antwort darüber, ob hiermit eine gesteigerte Wuchsstoffproduktion bzw. eine verminderte Hemmstoffbildung ursächlich oder beiläufig verbunden ist. Das gleiche gilt auch für den Einfluß hoher oder niedriger Beleuchtungsintensitäten.

Ferner ist in den letzten Jahren auch die Frage der unterschiedlichen Einwirkung verschiedener Spektralbezirke auf das Wachstum intensiv bearbeitet worden (vgl. die Übersichten bei BORTHWICK u. HENDRICKS 1961, MOHR 1961 und NUERNBERGK 1961), wobei aber die primäre oder sekundäre Bedeutung des Wuchsstoff- und Hemmstoffhaushaltes zu kurz kam oder überhaupt nicht gestreift wurde.

Bei der Bearbeitung unseres Themas mußten wir uns mancherlei Beschränkungen auferlegen. So stand uns für die eigentlichen Versuche nur ein Zeitraum von rund 2 Jahren zur Verfügung, so daß viele Einzelprobleme ungelöst bleiben mußten und auch nur 2 Versuchsobjekte studiert werden konnten. Ob sich andere Pflanzenarten — Pflanzenorgane mit beschränktem Wachstum wie *Avena*-Koleoptilen kommen hier weniger in Frage — ebenso wie *Bryophyllum* und *Helianthus* verhalten, kann man vielleicht vermuten, aber nicht mit Sicherheit angeben.

Ferner sind wir bei der Anstellung der Versuche von der Existenz eines Wuchsstoff- und eines Hemmstoffkomplexes in der Pflanze ausgegangen. In älteren Wachstumstheorien spielen die Hemmstoffe noch keine Rolle, zudem konnten sie bis heute analytisch nicht so gut erfaßt werden wie die eigentlichen Wuchsstoffe. Wuchsstoff- und Hemmstofftransport spielen vermutlich gleichfalls eine Rolle, ebenso auch ein wechselndes Reaktionsvermögen der Zellen auf Wuchsstoffe und Hemmstoffe. Mit diesen beiden Faktoren konnten wir uns aus verschiedenen Gründen nicht experimentell beschäftigen, sondern mußten uns neben den Wachstumsmessungen auf die Feststellung der Wuchsstoffmengen und der indirekt erschlossenen Hemmstoffmengen in unseren Objekten beschränken.

Unsere Versuche wurden durch das Vorhandensein guter Klimakammern zwar sehr gefördert, erfuhren aber auf dem Lichtsektor die allgemein bekannte Einschränkung, daß es sehr schwierig ist, monochromatisches Licht hoher Intensität für länger dauernde Beleuchtungen und größere Lichtfelder zu erzeugen. Ähnlich wie in den Versuchen von NUERNBERGK (1962a) über den  $\text{CO}_2$ -Stoffwechsel von *Bryophyllum* in Abhängigkeit von der Temperatur stellen die von uns benutzten Lampentypen und -kombinationen nur Kompromißlösungen dar, die darauf zielten, breitere Spektralbänder herzustellen, die aber je nach Lampentyp bestimmte Schwerpunkte aufwiesen und sich dadurch voneinander unterscheiden. Nur auf diese Weise war es möglich, unsere Pflanzen mit genügend hohen Strahlungsintensitäten zu behandeln.

## B. Literaturübersicht

Die ältere Ansicht von der Notwendigkeit des Lichtes für die Wuchsstoffbildung ist nach v. GUTTENBERG u. ZETSCHKE (1956) dahin zu korrigieren, daß das Licht nicht für die Wuchsstoffbildung, sondern nur für die Leitung des Wuchsstoffes erforderlich ist, und zwar lediglich mittelbar durch Bereitstellung der energieliefernden Kohlenhydrate. In den älteren Versuchen habe der Wuchsstoff verdunkelter Pflanzen infolge mangelnder Leitung nicht abgefangen werden können, wodurch mangelnde Auxinsynthese vorgetäuscht sei. Mit der Extraktionsmethode konnten die Verfasser gerade im Dunkeln einen starken Anstieg des Wuchsstoffgehaltes nachweisen, der nach ihrer Ansicht in erster Linie auf einer Anhäufung beruht, da kein Transport mehr stattfindet. Eigene Beobachtungen an *Bryophyllum* legten aber die Vermutung nahe, daß die Wuchsstoffbildung jedenfalls bei dieser Pflanze doch vom Licht abhängig ist. *Bryophyllum daigremontianum* läßt sich unter künstlicher Belichtung gut kultivieren (NUERNBERGK 1962a) und eignet sich daher gut, um die Wirkung des Lichtes auf die Wuchsstoffbildung auch in Abhängigkeit von der Intensität und der spektralen Zusammensetzung zu

prüfen. Gegenüber der Verdunkelung ist die Anwendung verschiedener Intensitäten von Vorteil, da eine eventuelle Schädigung der Pflanzen durch längere Dunkelheit wegfällt. Außerdem bietet sich bei Kultur im Kunstlichtraum die Möglichkeit, auch den Einfluß der Temperatur auf die Wuchsstoffbildung zu beobachten.

Neben der Wuchsstoffbildung sollte die Entstehung von Hemmstoffen im Licht untersucht werden. Als Ursache für die Wachstumshemmung im Licht wird von den verschiedenen Autoren teils ein vermindertes Reaktionsvermögen auf Wuchsstoff (VAN OVERBEEK 1933, AVERY u. LA RUE 1938, GALSTON u. HAND 1949, DE WIT 1957), teils eine Wuchsstoffzerstörung (GALSTON u. BAKER 1949, 1951, 1953, MELCHIOR 1957, BLAAUW-JANSEN 1959) angenommen. Über die Bildung von Hemmstoffen im Licht liegen nur wenige Beobachtungen vor. Nach MEYER (1958) sollen die photolytischen Abbauprodukte der IES gleichzeitig als Hemmstoffe des Wuchsstofftransportes wirken. Den Nachweis eines abfangbaren Hemmstoffes erbrachte BAYER (1961) nach Belichtung etiolierter *Helianthushypokotyle*. In Extrakten grüner Pflanzen sind in fast allen Fällen Hemmstoffe enthalten, die die Wuchsstoffwerte im Test vermindern (LINSER 1940). Außerdem verändert die Anwesenheit von Hemmstoff die Wirkungskurve des Wuchsstoffes in charakteristischer Weise (LARSEN 1947). An Hand von Wirkungskurven kann daher der Gehalt an Hemmstoff im Extrakt verdunkelter und verschieden stark belichteter Pflanzen verglichen werden.

Im Gegensatz zu älteren Pflanzen sind Keimlinge durch Reservestoffe von der Photosynthese unabhängig und haben außerdem in den ersten Tagen noch genügend Reservewuchsstoffe zum Wachstum (SÖDING 1952). Wenn also im Wuchsstoffgehalt belichteter und unbelichteter Keimlinge Unterschiede beständen, brauchte das Licht daher nicht die Synthese, sondern nur die Aktivierung bzw. Inaktivierung der Wuchsstoffe beeinflussen zu haben. Ältere Autoren untersuchten die Beziehung zwischen der Menge freien abgefangenen Auxins und der Hypokotylllänge. Nach VAN OVERBEEK (1933) geben die Kotyledonen verdunkelter und belichteter *Raphanus*keimlinge bis zum 6. Tage dieselbe Menge Wuchsstoff ab. BÜNNING (1941) erhielt dagegen aus den Kotyledonen von *Sinapsis* im Licht weniger Wuchsstoff als im Dunkeln. Mc ILVAINE u. POPP (1940) fanden bei *Brassica*-Keimlingen ebenfalls eine Reduktion des Wuchsstoffgehaltes im Licht; allgemein war die abgefangene Wuchsstoffmenge etwa proportional der Hypokotylllänge im Dunkeln und in unterschiedlichen Spektralbereichen. Während nach VAN OVERBEEK (1933) das Reaktionsvermögen auf Wuchsstoff im Licht vermindert wird, nimmt BÜNNING eine Zerstörung des Wuchsstoffes im Licht an. Beobachtungen über den extrahierbaren Wuchsstoff liegen für die *Avena*-Koleoptile bei OPPENOORTH (1941) vor. In der Koleoptile

nimmt der Gehalt an extrahierbarem Auxin im Gegensatz zum Diffusionsauxin im weißen bzw. grünen (546 nm) und blauen Licht (436 nm) zu. Nach Ansicht des Autors wird eine größere Menge gebundenen Wuchsstoffes gebildet, die nur mit der Extraktionsmethode erfaßt werden kann. Nach BLAAUW-JANSEN (1959) wird dagegen der Gehalt an Indoleessigsäure (IES) in der *Avena*-Koleoptile durch Bestrahlung mit Rot und kurzwelligem Infrarot herabgesetzt.

Neuere Arbeiten (MEIJER 1959, RUGE 1960) sprechen wiederum dem Blaulicht eine fördernde Wirkung auf den Wuchsstoffgehalt zu. Es herrscht also keinesfalls Einigkeit über den Lichteinfluß auf den Wuchsstoffhaushalt der Keimlinge. Daher sollte bei *Helianthus*-Keimlingen ebenfalls mit der Extraktionsmethode die Wuchsstoffkonzentration bei verdunkelten und belichteten Pflanzen bestimmt werden, wobei verschiedene Beleuchtungsintensitäten und in einigen Versuchen auch verschiedene Lichtfarben zur Anwendung kamen. Außerdem sollte auch bei den Keimlingen die Hemmstoffbildung im Licht untersucht werden.

## C. Methodik

### 1. Versuchspflanzen

Von *Helianthus annuus* L. *Bismarckianus* wurden sowohl Keimlinge als auch größere Pflanzen mit 3—4 Blattpaaren untersucht. Für die Keimlingsversuche wurden 10—15 Achaenen nach 24stündigem Quellen und Vorkeimen auf Filterpapier in Sägemehl oder Bimskies gepflanzt und im Kunstlicht aufgezogen. Zur Extraktion kamen Kotyledonen und Hypokotyle von 4—9 Tage alten Keimpflanzen. Die Anzucht älterer Pflanzen erfolgte aus vorgekeimten Achaenen einzeln in Töpfen mit Gartenerde im Gewächshaus. Extrahiert wurden entweder die Sproßgipfel mit 3—4 Blattpaaren oder einzelne Blattpaare und Internodien.

*Bryophyllum daigremontianum* (HAMET et PERRIER) BERG. wurde aus Brutknospen in Anzuchtschalen gezogen. Nachdem die jungen Pflanzen 2—3 Blattpaare gebildet hatten, wurden sie in Töpfe gepflanzt. In den ersten Versuchen, die im Gewächshaus ausgeführt wurden, benutzten wir Erde. Für die Versuche in der Klimakammer wurden die Pflanzen in Bimskies gezogen und 1—2mal wöchentlich mit Nährlösung begossen. Die Nährlösung war dieselbe, die auch NUERNBERGK (1962a) benutzte. Zur Untersuchung kamen Bryophyllen, die 4—8 Blattpaare gebildet hatten. Extrahiert wurden die Sproßspitzen mit 2—3 Blattpaaren, in einigen Fällen auch die ganzen Pflanzen.

### 2. Bestrahlung

Die Beleuchtung erfolgte sowohl mit natürlichem Tageslicht wie auch mit Kunstlicht. Im letzten Fall fanden folgende Lampen Verwendung:

*Lichtfarbe Weiß.* 65 W Sylvania-Leuchtstofflampen „soft white“ und „warm white de luxe“ im Verhältnis 1:1 kombiniert; Leuchtstofflampen mit Innenreflektor der Type TLF 65 W/34 (weiß de Luxe) von Philips; Hochdruck-Hg-Lampen mit Leuchtstoff der Typen HPL 250 W und HPL 400 W von Philips.

Das Spektrum der Sylvania-Leuchtstofflampen unterscheidet sich von dem der TLF-Lampen hauptsächlich durch seinen geringeren Rotanteil im Bereich von 655 nm. Die Sylvania-Lampen haben das Rotmaximum bei 610 nm, die TLF-Weiß de Luxe-Lampen bei 655 nm. Die Infrarot-Strahlung der Leuchtstofflampen

ist äußerst gering; nur in der Nähe der Elektroden ist mit einer solchen Strahlung zu rechnen. Demgegenüber haben die HPL-Lampen infolge der hohen Erhitzung ihres Entladungsröhrchens eine beträchtliche IR-Strahlung. Außerdem ist der Blau-Violett-Anteil ihres Spektrums viel größer als bei den Leuchtstofflampen (vgl. die Kurvenzusammenstellung bei NUERNBERGK 1962).

Meistens wurden die HPL-Lampen in Verbindung mit einem 10 cm dicken Filter von strömendem Wasser benutzt. Da dieses Wasserfilter nach GENZEL (1952) noch die kurzwellige IR-Strahlung um 735 nm durchläßt, gaben also die Leuchtstofflampen praktisch Weißlicht ohne kurzwelliges IR, die HPL-Lampen dagegen Weißlicht mit kurzwelligem IR.

*Lichtfarbe Gelb.* Natriumdampflampe der Type SO 140 von Philips. Der Lichtstrom dieser Lampe besteht zu 90% aus dem Licht der beiden Wellenlängen 589,0 und 589,6 nm. Daneben wird noch etwas IR emittiert, das von uns nicht mit Hilfe von Wasserfiltern eliminiert wurde.

*Lichtfarbe Grün.* Philips-Leuchtstofflampen der Type TL 40 W/17. Die maximale Emission dieser Lampen liegt bei 525 nm, doch erstreckt sich das Spektrum des Leuchtstoffs, wenn auch sehr abgeschwächt, von etwa 460—640 nm. Außerdem sind auch die blauen und violetten Linien des Hg-Spektrums sichtbar (vgl. die Kurven bei NUERNBERGK 1961, S. 118). Kurzwelliges IR wird nicht ausgesandt.

*Lichtfarbe Blau.* Philips-Leuchtstofflampen, Type TL 40 W/18. Der Leuchtstoff dieser Lampen gibt eine bis etwa 620 nm reichende Strahlung mit dem Schwerpunkt bei ~410 nm ohne kurzwelliges IR. Die blauvioletten Hg-Linien sind im Spektrum stark zu sehen, während die grün-gelben Hg-Linien stark abgeschwächt sind (vgl. NUERNBERGK l. c.).

Verschiedene Beleuchtungsintensitäten wurden in den Kunstlichtversuchen durch mehr oder weniger großen Abstand der Lampen von den Pflanzen erzeugt. Eine Verdunkelung erfolgte mit Dunkelstürzen, nur in einigen Versuchen durch Überführung der Pflanzen in einen Dunkelraum.

*Tageslicht.* Die Gesamtintensität des im Gewächshaus während einer bestimmten Versuchszeit herrschenden Tageslichtes wurde nur in einem Fall (s. S. 643) genauer im Vergleich zu den bei den Kunstlichtversuchen benutzten Beleuchtungsintensitäten ermittelt. Dagegen wurde verschiedentlich der Rot- und Blaugehalt des Tageslichtes im Vergleich zum Lampenlicht bestimmt. Wir gebrauchten hierfür ein AEG-Luxmeter, auf dessen Photoelement entweder ein Rotfilter RG 1 (2 mm) oder ein Blaufilter BG 12 (2 mm) von Schott & Gen. gesetzt wurde. Das Rotfilter ließ alle Wellenlängen > 580 nm durch, das Blaufilter hatte seine maximale Durchlässigkeit bei ~400 nm. Beim Vorschalten vor ein Handspektroskop waren die beiden Hg-Linien bei 546 und 578 nm im Spektrum der HPL-Lampen nur noch ganz schwach bei weit geöffnetem Spalt sichtbar, das breite, durch den Leuchtstoff erzeugte Band im Bereich von 600 — > 720 nm war nicht mehr wahrnehmbar (vgl. dazu die Kurve im Farb- und Filterglas-Katalog von Schott & Gen., Mainz 1959).

Das mit diesen beiden Filtern<sup>1</sup> gemessene Rot/Blau-Verhältnis des sichtbaren Spektrums betrug für die

HPL-Lampen . . . . .	0,85—1,24
HPLR-Lampen	} in den hier beschriebenen . . . . . 0,65
Philips-Attralux-Glühlampe	

<sup>1</sup> Bei diesen Messungen wurde das dem AEG-Luxmeter beigegebene Platinopalfilter zur Lichtabschwächung wegen selektiver Blau-Absorption nicht benutzt. Die etwa notwendige Lichtabschwächung, z.B. bei Sonnenlicht, wurde mit vorgehalteter Drahtgaze ausgeführt.

Kombination 1:1 der Sylvania-Leuchtstofflampen . . . . .	2,06
Philips-Leuchtstofflampen TLF 65 W/34 . . . . .	2,02
Tageslicht Mitte Februar bei bedecktem Himmel und Schnee . . . . .	0,8—1,3
Tageslicht im Februar bei etwas verschleierter Sonne und Schnee, im Schatten gemessen . . . . .	1,3
Tageslicht Ende Februar gegen Mittag bei stärkerer Sonne und Schnee, im Schatten gemessen . . . . .	2,4—2,8
Tageslicht Mitte Februar bei bedecktem Himmel und Schnee im Gewächshaus gegen 11 Uhr . . . . .	1,11
Tageslicht am 14. 5. 63 um 12,30 Uhr, trübe, zum Teil Regen . . . . .	0,94—1,0
Tageslicht am 14. 5. 63 um 16,10 Uhr bei blauem Himmel und durch Wolken verdeckter Sonne . . . . .	0,53
HPL-Lampe und Tageslicht bei bedecktem Himmel und Schnee, kombiniert im Gewächshaus . . . . .	1,0

Aus diesen Messungen ist zu ersehen, daß das Licht der HPL-Lampen, bei dem ein besonders gutes Gedeihen der Bryophyten zu beobachten war, in seinem Rot/Blau-Verhältnis weitgehend dem Tageslicht bei bedecktem Himmel entspricht. Das Rot/Blau-Verhältnis bei sonnigem Wetter nähert sich etwas dem entsprechenden Verhältnis bei den Leuchtstofflampen, doch ist es sehr auffallend, daß bei diesen der langwellige Anteil des sichtbaren Lichtes *stark* den kurzwelligen Anteil überwiegt.

Der stärkere Blauanteil des Tageslichtes bei bedecktem Himmel scheint nicht mit den Angaben bei SAUBERER u. HÄRTEL (1959, S. 23) übereinzustimmen, nach denen das *Himmelslicht* bei bedecktem Himmel weniger Blau-Violett enthalten soll. Wahrscheinlich hängt der Unterschied damit zusammen, daß wir bei Sonnenschein nicht das Himmelslicht getrennt, sondern immer Himmel + Sonne gemessen haben.

### 3. Energiemessung

Die Messung der auf die Pflanzen fallenden Strahlung bei Kunstlichtbeleuchtung erfolgte nach der von NUERNBERGK (1962a) beschriebenen Methode. Die direkte Lichtmessung am Standort der Versuchsobjekte wurde also mit 2 für die jeweils benutzten Lichtquellen energetisch geeichten Luxmetern von B. LANGE und AEG ausgeführt. Die hiermit ermittelten „spezifischen Luxwerte“ konnten mit Hilfe der vorher festgestellten Umrechnungsfaktoren dann auch in  $\mu\text{W}/\text{cm}^2$  angegeben werden.

### 4. Wuchsstoffanalyse

Die Wuchsstoffe wurden mit 50%igem Äthanol + 0,1%  $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$  20 Std bei  $+4^\circ\text{C}$  extrahiert (LINSER-MAYR-MASCHEK 1954). Vorher wurden die Pflanzen bei  $70^\circ\text{C}$  getrocknet und das Trockengewicht bestimmt. Auf 1 g Trockengewicht wurden 30  $\text{cm}^3$  Extraktionslösung verwendet.

Nach der Extraktion wurde der Rückstand abzentrifugiert, 1mal mit derselben Menge des Lösungsmittels nachgewaschen, wieder zentrifugiert und beide Lösungen zusammengeschüttet. Der Alkohol wurde durch Abdampfen auf dem Wasserbad entfernt und die wäßrige Phase, deren  $\text{pH}$ -Wert 3,0—3,2 betrug, dreimal mit der 1—2fachen Menge Chloroform ausgeschüttelt. Nach Abdampfen des Chloroforms wurde der Rückstand mit etwas Alkohol gelöst und auf Agarwürfel aufgeträufelt. Um den Wuchsstoffgehalt verschieden behandelter Serien vergleichen zu können, wurde die Zahl der Agarwürfel so gewählt, daß jeweils 1 Würfel den Extrakt aus derselben Menge Frischgewicht erhielt. Die Ausgangskonzentration wurde möglichst überoptimal genommen und von dieser wurden mehrere Verdünnungen durch Übereinanderlegen von wuchsstoffhaltigen mit reinen Agarwürfeln hergestellt unter

Zugabe von etwas Alkohol. Der Wuchsstoffgehalt wurde im Tageslichthafertest mit der Hafersorte Carsten 7 bestimmt. Aus den verschiedenen Verdünnungen ergaben sich Wirkungskurven, deren mehr oder weniger flacher Verlauf gleichzeitig auf die Anwesenheit von Hemmstoffen schließen ließ.

Außer der Wuchsstoffkonzentration wurden bei den meisten Versuchen auch die Internodienlängen und das Frisch- und Trockengewicht der extrahierten Pflanzenteile verglichen.

Mit Rücksicht auf die spätere Extraktion der Wachststoffe wurde das Pflanzengewebe bei möglichst niedriger Temperatur (70°) getrocknet. Hierbei bleibt noch etwas Wasser im Gewebe gebunden, ein Kontrollversuch ergab noch etwa 10% Wasser. Die Gewichtsunterschiede verschieden kultivierter *Bryophyllum*-Pflanzen sind aber so groß, daß eventuell geringe Unterschiede im Gehalt an gebundenem Wasser nicht von Bedeutung sind.

## D. Versuchsergebnisse

### I. Ältere Pflanzen

**a) *Helianthus annuus*.** Wir wiederholten zunächst die Versuche von v. GUTTENBERG u. ZETSCHKE (1956). Die genannten Autoren extrahierten 20 Std bei Zimmertemperatur mit Äther. Bei dieser Methode ist eine zusätzliche Wuchsstoffbildung aus Vorstufen möglich, und die ermittelten Wuchsstoffwerte können größer sein als die des freien Wuchsstoffes in der Pflanze. Unsere Extraktionsmethode (Trocknen der Pflanze bei 70° C und Extraktion mit 50%igem Alkohol) schloß eine enzymatische Aktivierung von Wuchsstoff aus Vorstufen aus.

*Ganzer oberer Sproßteil.* Die Anzucht der Pflanzen erfolgte von Ende August bis Ende September 1959 im Gewächshaus. Für den Versuch wurden 2 gleichmäßig entwickelte Serien zu je 6 Pflanzen ausgesucht und eine davon 8 Tage mit großen Dunkelstürzen verdunkelt. Die Temperatur war in beiden Fällen annähernd gleich, 16—29° C unter den Stürzen, 16—32° C außerhalb der Stürze. Nach dieser Zeit war der Zuwachs der beiden obersten Internodien bei den verdunkelten Pflanzen fast ebenso groß wie bei den Pflanzen im Licht; im übrigen zeigten die verdunkelten Pflanzen aber deutliche Schädigungen. Die Blätter hingen nach unten und das unterste (aber nicht mehr untersuchte) Blattpaar war z. T. schon gelb.

v. GUTTENBERG u. ZETSCHKE fanden im Ätherextrakt der Pflanzen große Mengen Hemmstoff, die die Auxinwirkung vollständig überdeckten. Dieser Hemmstoff konnte mit der neutralen Phase entfernt werden. Bei der Extraktion mit 50%igem Alkohol wird er aber anscheinend nicht erfaßt, denn wir erhielten schon beim Test kleiner Extraktmengen Wuchsstoffkrümmungen. Diese gaben bei den verdunkelten Pflanzen die größten Werte, woraus auf einen erhöhten Wuchsstoffgehalt geschlossen werden kann. Die Optimumkurven (Konzentrationen von 12,5—200 mg Frischgewicht/Agarwürfel) unterschieden sich bei Licht- und Dunkelpflanzen nicht nur in der Lage, sondern auch in der Höhe

ihres Maximalwertes (Abb. 1). Er lag bei belichteten Pflanzen bedeutend tiefer als bei verdunkelten Pflanzen. Belichtete Pflanzen enthalten also jedenfalls Hemmstoff, der die Krümmungen reduziert. Bei Verdunkelung wird demnach nicht nur der Wuchsstoffgehalt vermehrt, sondern auch gleichzeitig der Hemmstoffgehalt vermindert.

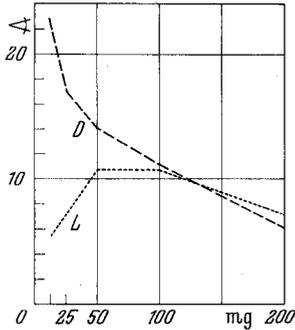


Abb. 1. Konzentrationskurven der Sproßextrakte belichteter und verdunkelter *Helianthus*-Pflanzen. ----- belichtet; ----- verdunkelt. Abszisse: Frischgewicht des extrahierten Gewebes je Agarwürfel in mg. Ordinate: Krümmungswinkel im Hafertest

im Hafertest. Die älteren Organe, wie das 1. und 2. Blattpaar von unten und das 1., 2. und 3. Internodium, enthielten reichlich extrahierbaren Wuchsstoff. Die Krümmungswerte der Einzelorgane lagen

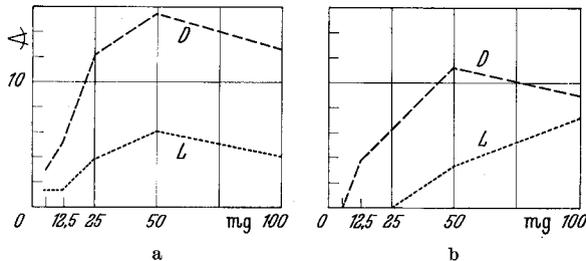


Abb. 2a u. b. Konzentrationskurven von a) Blattextrakten, b) Internodienextrakten belichteter und verdunkelter *Helianthus*-Pflanzen (2. Blattpaar und Internodium). ----- belichtet; ----- verdunkelt. Abszisse: Frischgewicht des extrahierten Gewebes je Agarwürfel in mg. Ordinate: Krümmungswinkel im Hafertest

in jedem Fall wiederum bei Dunkelpflanzen höher als bei Lichtpflanzen. Die Krümmungmaxima waren, soweit beobachtet, vor allem in den Blattextrakten sehr unterschiedlich und erreichten bei belichteten Blättern nur geringe Werte (Abb. 2a und b).

Unsere Untersuchungen bestätigen also im Wesentlichen die Ergebnisse von VON GUTTENBERG u. ZETSCHKE, daß der Wuchsstoffgehalt der

Pflanzen nach Verdunkelung ansteigt. Die Konzentrationskurven der Extrakte sprechen jedoch für einen großen Anteil an Hemmstoff bei belichteten Pflanzen, der die Wuchsstoffkrümmungen im Hafertest stark reduziert. Der Unterschied in der Wuchsstoffkonzentration der Licht- und Dunkelpflanzen ist daher nicht so groß, wie er nach Einzelwerten zu sein scheint.

**b) Bryophyllum.** Die Untersuchungen an *Bryophyllum* wurden mit wenigen Ausnahmen im Kunstlicht durchgeführt. Nach HAHN (1959) ist bei verschiedenen gärtnerischen Kulturpflanzen bei künstlichem Licht eine Intensität von 4000—5000 lx für eine gute Wuchsstoffausbeute ausreichend (bemerkenswert ist, daß diese Intensität auch schon eine gute Photosynthese ermöglicht). Je nach dem Spektrum der verwendeten Lampentypen besteht jedoch ein Unterschied in Anzahl und Konzentration der einzelnen Wuchsstoffe. Alle für die Pflanzenkultur benutzten Lampen weichen in ihrer spektralen Zusammensetzung mehr oder weniger weitgehend vom natürlichen Tageslicht ab. Bevor die eigentlichen Untersuchungen besprochen werden, sollen hier einige Beobachtungen über morphologische und physiologische Unterschiede zwischen Kunstlicht — und Gewächshauspflanzen von *Bryophyllum* gezeigt werden.

1. *Natürliches Tageslicht im Vergleich mit Sylvania-Leuchtstofflampen*  
„soft-white“ + „warm white de luxe“

*Bryophyllum daigremontianum* entwickelt sich unter Sylvania-Leuchtstofflampen bei einer Intensität von 5000 lx ( $\sim 1640 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) gut und blieb im Gesamtwachstum nicht nennenswert hinter den Pflanzen im natürlichen Tageslicht zurück. In ihrem Aussehen unterschieden sich die Kunstlichtpflanzen jedoch weitgehend von den Gewächshauspflanzen. Im Lichte der Leuchtstofflampen bildeten sie sehr viel Anthocyan, so daß die Blätter eine dunkle, blaugrüne Farbe hatten. Ferner war es auffallend, daß die Blätter kleiner blieben, während gleichzeitig die Blattbildung etwas beschleunigt war. Wahrscheinlich stehen diese beiden Prozesse in Zusammenhang. Außerdem warfen die Pflanzen im Gewächshaus die unteren Blätter eher ab als im Kunstlichtraum, so daß auch dadurch die Zahl der gesamten Blätter bei Kunstlichtpflanzen erhöht war (Abb. 3).

Die Belichtung stimmte während des Monats Mai in der Tagesdauer sowie in der gesamten eingestrahelten Energie bei beiden Pflanzengruppen annähernd überein. Eine Lichtsummenmessung mit Hilfe eines an einen AEG-Milliamperestundenmesser angeschlossenen Photoelements ergab zwischen dem 4., 5. und 20. 5. 60 im Gewächshaus einen Tagesdurchschnitt von 51,6 mA.h, in der Kammer in Sporthöhe einen solchen von 57 mA.h.

Charakteristische Unterschiede in der Anthocyanbildung bei Beleuchtung mit spektral verschiedenartigem Licht hat der eine von uns

(N.) bereits früher beobachtet. Er beleuchtete im Januar — März in demselben Gewächshaus, in dem auch unsere Bryophyllen standen, Tomaten- und Kartoffelpflanzen einerseits mit HPL-Lampen mit erheblicher Strahlungsemission bei 620—680 nm (Maximum bei 655 nm), andererseits mit reinen Hochdruck-Hg-Lampen (HO 450 W) ohne eine solche Rotstrahlung, jedoch mit praktisch dem gleichen Anteil an kurzwelligem IR, wie ihn auch die HPL-Lampen ausstrahlen. Die Temperatur betrug etwa 10—12° C. Nur die unter den HPL-Lampen stehenden

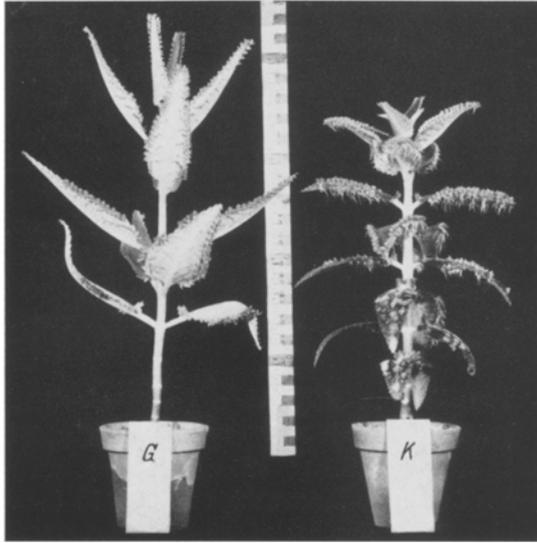


Abb. 3. Habitus von *Bryophyllum daigremontianum* im natürlichen Tageslicht (G Gewächshaus) und unter Sylvania-Leuchtstofflampen (K Klimakammer).

Pflanzen zeigten starke Anthocyanbildung in Blättern und Stengeln. Auch *Stapelia variegata* wies bei Kultur im HPL-Licht eine höhere Anthocyanbildung auf im Vergleich zur Kultur im reinen Tageslicht.

Aus allen diesen Ergebnissen ist zu schließen, daß das einwirkende Licht eine gewisse Intensität im sichtbaren Rot haben muß, um eine Anthocyanbildung zu verursachen. Nach den Angaben auf S. 639, 640 findet man im Licht der Leuchtstofflampen viel Rot, dagegen nur wenig im Tageslicht bei bedecktem Himmel. Andererseits beeinträchtigt die beträchtliche Intensität im blau-violetten Spektralteil bei den HPL-Lampen nicht die Anthocyanerzeugung. Ebenso wenig ist das kurzwellige IR von Bedeutung, das bei HPL-Lampen (mit Anthocyanbildung) und reinen Hochdruck-Hg-Lampen (ohne Anthocyanbildung) reichlich, dagegen im diffusen Tageslicht (ohne Anthocyanbildung) und im Licht der Leuchtstofflampen (mit Anthocyanbildung) kaum vorhanden ist.

Diese Befunde stimmen gut mit der Theorie der Anthocyanbildung nach BORTHWICK u. HENDRICKS (1961, S. 303, 323; vgl. auch MOHR 1961, S. 454, 455) überein, nach der die Photoreaktion für das Auftreten von Anthocyan hohe Energien erfordert und Aktionsmaxima sowohl im blauen als auch im roten Spektralgebiet hat. Ob dabei auch noch die sog. Hochenergie-Reaktion nach MOHR (l.c. und 1961 a, S. 47, 49) in Frage kommt, scheint uns zweifelhaft zu sein, denn diese würde ein Aktionsspektrum im Blau/IR bzw. nach HENDRICKS et al. (zit. bei MOHR l.c., S. 49) eine sensitivierte photochemische Reaktion auf Grund einer *gleichzeitigen* Dauererregung des reversiblen Rot/IR-Pigmentsystems sowohl in der Rot als auch der IR absorbierenden Form voraussetzen. Wie wir aber sahen, spielt in unseren Versuchen das IR für die Anthocyanbildung überhaupt keine Rolle.

Wuchsstoffanalysen wurden bei *Bryophyllum* aus den Sproßspitzen mit den beiden jüngsten Blattpaaren und Internodium im ersten Versuch — und einige Monate später — 7. und 8. Blattpaar und Internodium im zweiten Versuch) gemacht. Es zeigte sich, daß nach etwa 6 Wochen Kultur unter den

Lampen bei einer täglichen Belichtungsdauer von 12,5 Std die Wuchsstoffkonzentration in den Sproßspitzen der Pflanzen derjenigen von Gewächshaus-Bryophyllen gleich war (28. 3. 60). Mit der gleichen Zunahme der täglichen Belichtungsdauer im natürlichen und im Kunstlicht nahm die Wuchsstoffkonzentration jedoch im künstlichen Licht ab. Pflanzen, die 14 Wochen bei zunehmender Belichtungsdauer bis zu 16 Std unter den Lampen kultiviert wurden, hatten eine extrem geringe Wuchsstoffkonzentration (22. 7. 60), während Gewächshaus-Bryophyllen keine Wuchsstoffverminderung, sondern sogar eine Erhöhung gegenüber dem natürlichen 12,5 Std-Tag im März zeigten. Dieses letzte Ergebnis steht im Gegensatz zu der vorhergehenden Untersuchung (RAADTS 1962), wonach Gewächshauspflanzen während des Sommers ebenfalls nur wenig Wuchsstoff enthielten. Die Ursache für diese Differenz können wir nicht angeben. Aus den verschiedenen Strahlungsbedingungen der einzelnen Jahre ist jedenfalls kein eindeutiger Schluß zu ziehen.

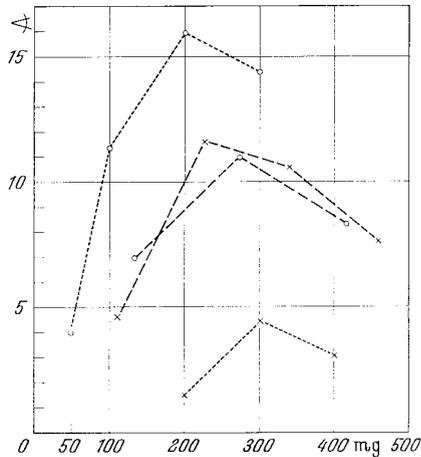


Abb. 4. Wuchsstoffkonzentrationen von Gewächshaus- und Kunstlichtpflanzen im 12,5- und 16 Std-Tag. ----- am 28. 3. 60, ..... am 22. 7. 60. Abszisse und Ordinate wie bei Abb. 2. o Gewächshauspflanzen, x Kunstlichtpflanzen

Die Wirkungskurven der Extrakte der Gewächshaus- und der Kunstlichtpflanzen (Abb. 4) unterschieden sich außerdem sehr stark in der Höhe ihrer Maxima. Das niedrige Maximum bei Kunstlichtpflanzen spricht für eine Zunahme von Hemmstoff. Bei Sylvania-Leuchtstofflampen ist also die *Dauer* der täglichen Belichtung für die Wuchs- und Hemmstoffbildung von Bedeutung.

Trotz der Verschiedenheit des Wuchs- und Hemmstoffgehaltes der Kunstlichtpflanzen im 12,5- und 16 Std-Tag unterschieden sich die

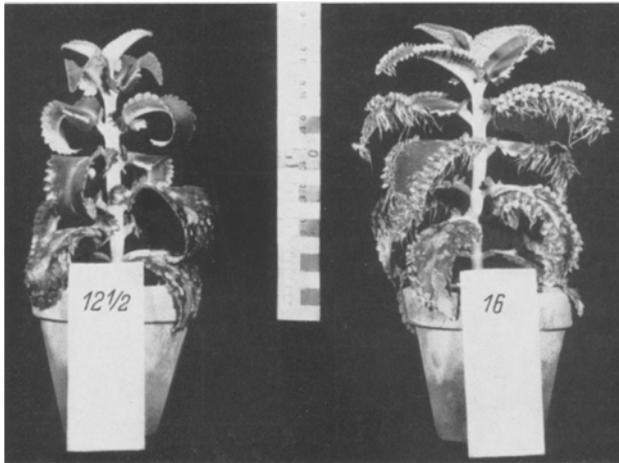


Abb. 5. Habitus von *Bryophyllum daigremontianum* im 12,5 (links) und 16 Std-Tag (rechts) unter Sylvania-Leuchtstofflampen

Bryophyllen weder in der Sproßhöhe noch in der Blattbildung. Auffallend ist nur das Einrollen der Blätter bei 12,5stündiger künstlicher Beleuchtung, während die Blätter bei 16stündiger Belichtung flach ausgebreitet waren und zahlreiche Brutknospen zeigten (Abb. 5). Die Bestrahlungsdauer machte sich außerdem durch ein erhöhtes Trockengewicht und entsprechend geringeren Wassergehalt bei längerer Belichtungszeit bemerkbar.

## 2. Leuchtstofflampen Sylvania, Philips Weiß de Luxe und Na-Dampf lampen

Wie in den vorigen Versuchen benutzten wir eine Kombination von Sylvania-Leuchtstofflampen „soft white“ und „warm white de luxe“ und verglichen ihre Wirkung auf das Wachstum und die Wuchsstoffbildung von *Bryophyllum* mit Philips-Leuchtstofflampen „weiß de Luxe“ mit Innenreflektor. Die Emissionsspektren beider Lampentypen unterschieden sich nach dem auf S. 638 Gesagten vor allem in ihrem Anteil an physiologisch wirksamer Rotstrahlung. Während Philips-Lampen ihr Maximum bei der Wellenlänge 660 nm, also in der Nähe des Absorptionsmaximums des Chlorophylls a und des hellroten Teils des Hellrot/Dunkelrot-Pigmentsystems haben, liegt das Maximum bei den Sylvania-Lampen bei 610 nm mit einem starken Abfall nach 660 nm. Nach NUERNBERGK (1961) sind

die Sylvania-Lampen wegen ihres geringen Anteils an Rotstrahlung bei 660 nm für die Pflanzenkultur weniger geeignet. Photosynthese findet jedoch auch bei kürzeren Wellenlängen und auch noch im Na-Licht statt. Bei Pflanzen mit dickeren Blättern wie Succulenten ist sogar die Photosynthese im Gelb/Orange besser als im Rot, da die Gesamtbeleuchtung aller Chloroplasten besser ist (NÜERNBERGK 1961). Nur morphogenetisch wirken die monochromatischen Wellenlängen des Na-Lichtes wegen des Fehlens des blauen Spektralbezirkes ungünstig auf die Entwicklung ein.

Für die Untersuchung wurden junge *Bryophyllum*-Pflanzen aus dem Gewächshaus für 3, 5, 7 und 9 Wochen unter die verschiedenen Lampentypen gebracht und 12,5 Std täglich mit einer Intensität von 7000—7500 spez. lx, was für die Leuchtstofflampen und die Na-Lampe angenähert einer Intensität von 2130—2460  $\mu\text{W}/\text{cm}^2$  entspricht, belichtet. Extrahiert wurde der ganze Sproß mit Ausnahme des ältesten Blattpaares und Internodiums. Zur Zeit der Untersuchung hatten die Pflanzen 4, 6, 7 bzw. 8 Blattpaare gebildet.

Unter Sylvania- und Philips-Leuchtstofflampen entwickelten sich die Pflanzen gleich gut. Das Frischgewicht nahm in jedem Falle gleichmäßig zu, und auch im Trockengewicht, das in allen Versuchen etwa 5% des Frischgewichtes betrug, war kein Unterschied. Der einzige, aber auch nur geringe Unterschied bestand in der Sproßlänge. Mit Ausnahme des ersten Versuches waren die Pflanzen unter den Sylvania-Lampen durchschnittlich 11% niedriger als unter den Philips-Lampen. Die Wuchsstoffkonzentration der Pflanzen war in allen Versuchen bei Belichtung mit Philips- und mit Sylvania-Lampen gleich (Abb. 6).

Unter der Na-Lampe wuchsen die Pflanzen während der 9 Wochen weiter, im Vergleich zur Kontrolle im weißen Licht verringerte sich aber die Gewichtszunahme nach einigen Wochen fortlaufend. Die verminderte Gewichtszunahme ist eine Folge der verzögerten Blattentwicklung. Die Spitzenblätter entwickelten sich langsamer, so daß im gelben Licht im Laufe der Versuchszeit ein Blattpaar weniger gebildet wurde als im weißen Licht. Die Internodien verlängerten sich dagegen übermäßig. Die Pflanzen waren im gelben Licht etwa 50% höher als im weißen Licht. Auffallend war ferner ein geringerer Anteil des Trockengewichtes am Gesamtgewicht (4,4% gegenüber 5,0% bei weißem Licht), nur im letzten Versuch war die Differenz unbedeutend (5,0% gegenüber 5,2%).

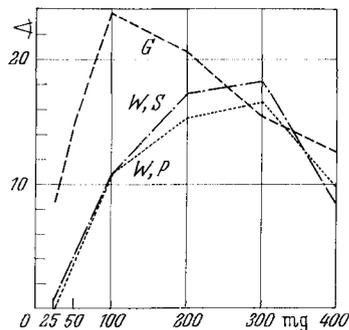


Abb. 6. Wuchsstoffkonzentration von *Bryophyllum* im weißen Licht (Philips-„W. P.“ und Sylvania-Leuchtstofflampen „W. S.“) und im gelben Licht (Na-Dampflampe „G.“) ——— Philips TLF 65 W/34; - - - - Sylvania-Leuchtstofflampe; ····· Na-Dampflampe. Abszisse und Ordinate wie bei Abb. 2

Morphogenetisch wirkt das gelbe Licht ähnlich wie Dunkelheit. In beiden Fällen erfolgt Verlängerung der Internodien, verzögerte Blattentwicklung und Abnahme des Trockengewichtsanteils am Gesamtgewicht (s. unten). Die Wuchsstoffkonzentration lag in 2 Versuchen etwas, in einem Versuch (Abb. 6) sehr hoch über derjenigen der Pflanzen im weißen Licht. Nur im letzten Versuch war sie etwas geringer, wohl als Folge immer stärker werdender Wachstumsstörungen durch die abnormen Lichtverhältnisse. Der Hemmstoffgehalt schien herabgesetzt zu sein.

### 3. Verdunkelungsversuche

*Bryophyllum*-pflanzen wurden 1—9 Tage verdunkelt. Die Anzucht der Pflanzen erfolgte z. T. im Winter im Gewächshaus mit einer 13stündigen Zusatzbelichtung während des Tages mit 400 W-Hg-Hochdrucklampen mit Leuchtstoff (HPL). Wegen der starken Wärmestrahlung konnten die Lampen nur in einem größeren Abstand über den Pflanzen angebracht werden, so daß die Intensität des Zusatzlichtes nur etwa 2000—3000 lx betrug. Zum Teil wurden die Pflanzen im Klimaraum unter Leuchtstofflampen mit einer Intensität von etwa 5000 lx ( $\sim 1650 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) und einer täglichen Belichtungsdauer von  $12\frac{1}{2}$  Std angezogen. Die Beleuchtungsintensität war also in beiden Fällen relativ gering. Die Verdunkelung erfolgte meist durch Bedecken mit Dunkelstürzen, bei einigen Versuchen im Kunstlichtraum auch durch Überführen in eine Dunkelkammer mit gleicher Temperatur. Für die Wuchsstoffuntersuchungen wurden im allgemeinen nur die obersten Sproßspitzen mit den beiden jüngsten Blattpaaren und Internodien verwendet, in einigen Versuchen auch Spitzen mit 4 Blattpaaren und Internodien.

Auf Verdunkelung reagierten die Pflanzen mit einer geringen Zunahme des Frischgewichts durch eine stärkere Wasseraufnahme, während das Trockengewicht geringer blieb als bei den belichteten Pflanzen. Der Anteil des Trockengewichtes am Gesamtgewicht war daher bei verdunkelten Pflanzen stets kleiner als bei belichteten. Die Reaktion war schon nach 24stündiger Dunkelheit deutlich, verstärkte sich dann noch etwas und blieb nach 2—3 Tagen annähernd konstant. Die erhöhte Wasseraufnahme erfolgte wohl hauptsächlich in den Internodien, die sich im Dunkeln stärker streckten als im Licht. Nach längerer Verdunkelung ließ das Wachstum nach, indem die Bildung eines neuen Blattpaares nur verzögert erfolgte.

Die Wuchsstoffuntersuchungen ergaben schon nach 24 Std Dunkelheit eine Abnahme der Konzentration (2 Versuche; Wuchsstoffgehalt je 100 mg Frischgewicht/Agarwürfel im Licht  $5,3^0$  bzw.  $6,4^0$ , im Dunkeln  $3,5^0$  bzw.  $5,3^0$ ). Mit zunehmender Dauer der Verdunkelung nahm die Wuchsstoffkonzentration laufend weiter ab (Abb. 7). Das gilt sowohl für Gewächshauspflanzen als auch für Pflanzen aus dem Kunstlichtraum (im ganzen 7 eindeutig in diesem Sinne verlaufene Versuche; 2 weitere Versuche, beide mit Gewächshauspflanzen, zeigten keine Wuchsstoffabnahme, sondern eine kleine Zunahme).

Es sei noch erwähnt, daß Pflanzen, die nach einer täglichen Belichtungsdauer von 16 Std nur eine geringe Wuchsstoffkonzentration hatten (vgl. S. 645), nach 24stündiger Verdunkelung eine mehr oder minder bessere Ausbeute ergaben (2 Versuche). Unter bestimmten Lichtverhältnissen kann daher auch der Wuchsstoffgehalt durch Verdunkelung gesteigert bzw. der Hemmstoffgehalt vermindert werden.

#### 4. Belichtung

##### mit verschiedenen Intensitäten

Die Abhängigkeit des Wuchsstoffgehaltes vom Licht konnte bei *Bryophyllum* auch festgestellt werden, wenn die Pflanzen mit verschiedenen Beleuchtungsintensitäten bestrahlt worden waren.

Diese Untersuchungen wurden ausschließlich in der Klimakammer bei einer Temperatur von 20—22° C, in 2 Versuchen von 17° C ausgeführt. Die Photoperiode betrug 12,5—13 Std. Als Lichtquelle benutzten wir Philips-Leuchtstofflampen „weiß de Luxe“ mit Innenreflektor, mit denen bei einem Abstand von etwa 15 cm vom Sproßgipfel eine maximale Intensität von 12000 lx (=  $\sim 3940 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) zu erzielen war. Höhere Intensitäten wurden mit 400 W-HPL-Lampen erreicht, sie betragen im Maximum 45000 lx ( $\sim 11100 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ )<sup>1</sup>. Bei den HPL-Lampen wurde zur Absorption der Wärmestrahlung zwischen Pflanzen und Lampe eine Plexiglasuvette mit einer 15 cm hohen Schicht Wasser angebracht.

Zur Untersuchung kamen gleiche Serien von je 4—7 Pflanzen, die 6—7 Tage verschiedenen Beleuchtungsintensitäten ausgesetzt wurden. Geprüft wurden nur die Sproßspitzen mit 2—3 Blattpaaren und Internodien von Pflanzen, die insgesamt 3—7 Blattpaare gebildet hatten. Es wurden 2 Versuchsserien durchgeführt, bei denen im ersten Fall die Pflanzen von niedriger in höhere, im zweiten Fall von höherer in niedrigere Beleuchtungsintensität kamen.

Bei der Vorbelichtung mit niedrigerer Intensität wurden alle Serien 3 bis 7 Wochen bei 4000—5000 lx ( $\sim 1300$ — $1650 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) angezogen; die erste Serie blieb bei dieser Intensität, die zweite wurde in 11000—12000—15000 lx ( $\sim 3600$  bis  $3900$ — $4900 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) überführt, bei den Versuchen mit HPL-Lampen außerdem noch eine weitere Serie in 25000—45000 lx ( $\sim 6200$ — $11000 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ). Bei Vorbelichtung mit höherer Intensität erfolgte die Anzucht der Pflanzen ebenfalls in

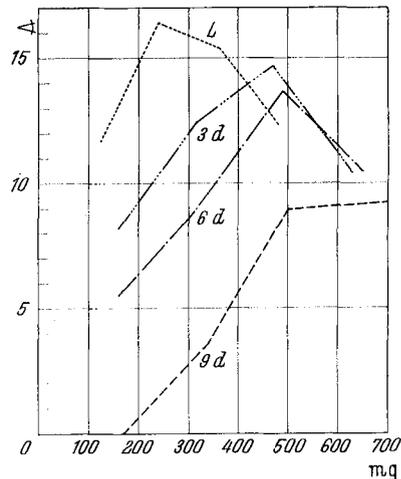


Abb. 7. Wuchsstoffkonzentration von *Bryophyllum* nach 3-, 6- und 9tägiger Verdunkelung. — Kontrolle im Licht (L), —····· 3 Tage, —····· 6 Tage, —····· 9 Tage verdunkelt. Abszisse und Ordinate wie bei Abb. 2

<sup>1</sup> Der niedrige Konversionsfaktor für das HPL-Licht gegenüber dem Leuchtstofflampenlicht beruht darauf, daß die Photoelemente ähnlich wie das menschliche Auge für den im HPL-Licht stärker vertretenen grünen Spektralteil besonders empfindlich sind.

niedriger Intensität, darauf wurde bei Versuchen mit HPL-Lampen 7 Tage, bei Versuchen mit Leuchtstofflampen 7—20 Tage eine höhere Intensität gegeben, worauf dann eine Herabsetzung der Beleuchtungsstärke erfolgte.

Der Einfluß der Beleuchtungsintensität auf das Wachstum der Pflanzen

Der Einfluß der Bestrahlungsstärke war schon nach 7 Tagen deutlich an verschiedenen äußeren Merkmalen zu erkennen. Pflanzen, die aus einer schwachen in eine stärkere Intensität gebracht worden waren, hatten in dieser etwas kürzere Internodien (letztes und vorletztes Internodium) bekommen; umgekehrt streckten sich die Internodien stärker, wenn die Beleuchtungsintensität herabgesetzt wurde. Die Entwicklung des jüngsten Blattpaares wurde dagegen mit zunehmender Beleuchtungsstärke gefördert. Je jünger die betreffende Blattanlage war, um so größer ist der prozentuale Einfluß der Beleuchtungszunahme auf die Blattlänge. Das Längenwachstum des vorletzten Blattpaares war bei den beiden Lampentypen verschieden. Bei Leuchtstofflampen waren auch diese Blätter bei höherer Beleuchtungsintensität etwas länger, unter den HPL-Lampen aber kürzer. Diese Unterschiede waren aber in beiden Fällen nur gering; meist erreichten sie nicht 10%.

Bei niedrigen Intensitäten rollten sich die Blätter ein oder waren doch mehr oder weniger nach unten gebogen, bei höheren Intensitäten blieben sie jedoch flach ausgebreitet. Die Beleuchtungsintensität hatte somit eine ähnliche Wirkung wie die tägliche Belichtungsdauer (vgl. Abb. 5: 12,5 und 16 Std Licht). Man kann daraus folgern, daß bei dem Eintreten dieser Epinastie die Strahlungsmenge ( $J \times t$ ) eine Rolle spielt.

Hohe Intensitäten fördern auch die Anthocyanbildung. Die Blätter, die bei 4000—5000 lx grün waren, wurden bei höheren Intensitäten dunkel blaugrün. Der Unterschied in der Blattfarbe wurde auch durch die Temperatur während des Versuchs beeinflusst. Er war bei mittleren Temperaturen (20—30° C) sehr auffallend, dagegen bei hohen Temperaturen (27—30° C) kaum noch vorhanden. Hier blieb die Anthocyanbildung fast ganz aus. Eine Erklärung für diese Erscheinung ist vielleicht darin zu finden, daß bei hoher Intensität überschüssige Kohlenhydrate gebildet werden, die in hoher Temperatur eine starke Atmung bedingen, in niedriger Temperatur aber zur Anthocyan-synthese dienen.

Eine Beleuchtungszunahme machte sich in geringem Maße auch am *Frischgewicht* der Sproßspitzen bemerkbar; es wurde unter Leuchtstofflampen ein wenig erhöht, unter HPL-Lampen dagegen meist ein wenig vermindert. Die Änderungen machten in beiden Fällen bis zu 15% aus (Beobachtungen hier wie im übrigen nach 6—7 Tagen).

In allen Versuchen wurde dagegen mit zunehmender Beleuchtungsintensität das *Trockengewicht* erhöht, mit abnehmender Intensität vermindert. Sowohl der Anteil des Trockengewichtes am Gesamtgewicht wie auch dessen absolute Menge war in hoher Intensität größer, auch in den

Tabelle 1. *Frisch- und Trockengewicht von Bryophyllumpflanzen bei verschiedenen Beleuchtungsintensitäten*

Lampentyp	Beleuchtungsintensität	Frischgewicht	Trockengewicht	Anteil des Trockengewichts am Gesamtgewicht
	lx	g	mg	%
Leuchtstofflampen	4000	2,684	134	5,0
	12000	2,783	185	6,6
HPL-Lampen	5000	2,966	150	5,0
	15000	2,730	176	6,4

Versuchen, in denen das Frischgewicht vermindert erschien (Tabelle 1). Wurden die Pflanzen von hoher in niedrige Intensitäten gebracht, so verminderte sich der Trockengewichtsanteil entsprechend.

#### Der Einfluß der Beleuchtungsintensität auf die Wuchsstoff- und Hemmstoffbildung

a) **Übergang von niedriger zu höherer Beleuchtungsintensität.** *Leuchtstofflampen.* In 5 von 6 Versuchen war die Wuchsstoffkonzentration, bezogen auf das Frischgewicht nach stärkerer Beleuchtung größer als bei den Kontrollpflanzen in schwächerem Licht. Die Abb. 8a und 9a geben 2 Wirkungskurven der Extrakte wieder. In diesen 5 Versuchen ergaben die Extrakte stärker bestrahlter Pflanzen im ansteigenden Kurvenast höhere Wuchsstoffwerte und erreichten auch die Maximalwirkung bei einer niedrigeren Konzentration. Die Höhe der Maxima war jedoch in den einzelnen Versuchen verschieden; teils waren sie gleich (Abb. 9a), teils bei schwach belichteten Pflanzen höher als bei stark belichteten (Abb. 8a).

*HPL-Lampen.* Bei Bestrahlung mit stärkeren Beleuchtungsintensitäten traten unter den HPL-Lampen vor allem eine mehr oder weniger deutliche Abnahme des Krümmungsmaximums auf. Im Kurvenanstieg ließ sich in den Extrakten nur in *einem* Versuch eine höhere Wuchsstoffkonzentration bei starker Belichtung nachweisen (75 mg Frischgewicht je Agarwürfel: 4000 lx,  $\sim 990 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ : 2,7°; 12000 lx;  $\sim 3000 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ : 7,1°; 32000 lx,  $\sim 7900 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ : 8,2°; Abb. 9b). In 2 weiteren Versuchen waren sehr geringe Extraktkonzentrationen annähernd gleich wirksam. Überoptimale Konzentrationen hemmten mit zunehmender Beleuchtungsintensität stärker, dabei waren die Wirkungskurven mehr oder weniger stark abgeflacht (Abb. 8b).

*Die Form der Wirkungskurve.* Sowohl bei Belichtung mit Leuchtstofflampen als auch mit HPL-Lampen zeigten die Wirkungskurven der Extrakte vielfach, aber nicht immer Unterschiede in der Höhe ihrer Gipfel, wobei dann die Extrakte schwach belichteter Pflanzen ein höheres Maximum besaßen (Tabelle 2). Die Wirkungskurven lassen sich

nur so deuten (vgl. Diskussion), daß durch zunehmend intensivere Belichtung sowohl die Wuchsstoffbildung als auch die Hemmstoffbildung gefördert wird. Welcher der Prozesse am stärksten in Erscheinung tritt,

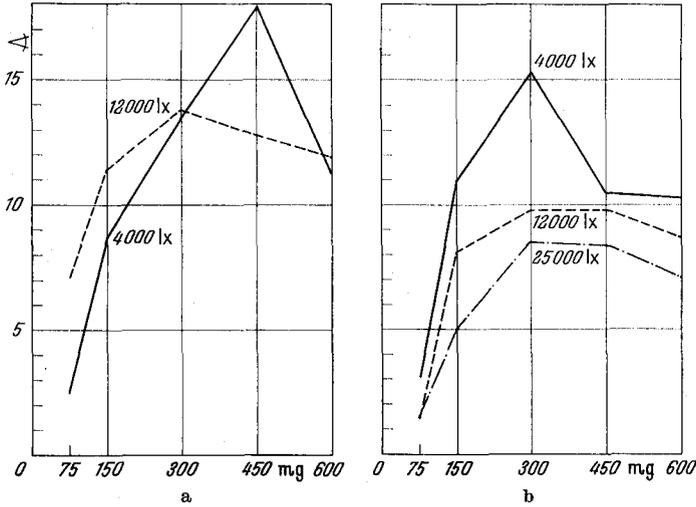


Abb. 8a u. b. Wirkungskurven von *Bryophyllum*-Extrakten nach Überführen der Pflanzen von schwacher in stärkere Beleuchtungsintensität (Sproßspitze mit 2 Blattpaaren). a Leuchtstofflampen, b HPL-Lampen. Abszisse und Ordinate wie bei Abb. 2

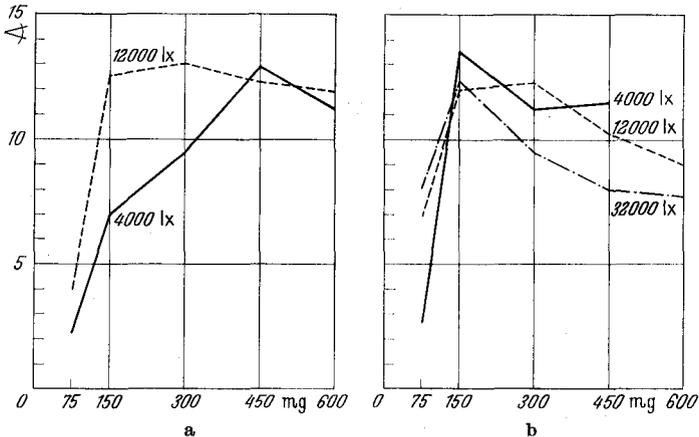


Abb. 9a u. b. Wirkungskurven von *Bryophyllum*-Extrakten nach Überführen der Pflanzen von schwacher in stärkere Beleuchtungsintensität (Sproßspitze mit 3 Blattpaaren). a Leuchtstofflampen, b HPL-Lampen. Abszisse und Ordinate wie bei Abb. 2

scheint durch die Lichtqualität wesentlich beeinflusst zu werden. Weiße Leuchtstofflampen dürften ein die Wuchsstoffbildung stärker förderndes Spektrum haben, während unter HPL-Lampen mehr Hemmstoffe gebildet werden (vgl. Abb. 8a und b). Vielleicht mag dies mit dem höheren

Tabelle 2. Maximale Krümmungswinkel der Wuchsstoffextrakte von verschiedenen großen Sproßspitzen von *Bryophyllum*, belichtet mit unterschiedlichen Intensitäten

Lampentyp	Datum	Sproßspitze mit 2 Blattpaaren und kleiner Knospe			Datum	Sproßspitze mit 3 Blattpaaren		
		4000 bis 5000 lx	11 000 bis 15 000 lx	25 000 bis 45 000 lx		4000 bis 5000 lx	11 000 bis 15 000 lx	32 000 lx
HPL- Lampen	9. 3. 62	15,8°	11,8°	10,0°	5. 6. 62	13,5°	12,3°	12,3°
	25. 5. 62	15,3°	9,8°	8,5°				
Philips- Leuchtstoff- lampen	9. 4. 62	17,1°	13,8°	—	11. 4. 62	14,4°	14,7°	—
	7. 5. 62	17,9°	13,8°	—	7. 5. 62	12,9°	13,0°	—
	3. 8. 62	13,6°	12,8°	—	11. 4. 61 (30° C)	15,7°	16,4°	—

Blau-Violett-Anteil der HPL-Lampen (s. Kurvenbild bei NUERNBERGK 1962) zusammenhängen.

Ferner scheint nach den bisherigen Beobachtungen die Größe der extrahierten Sproßgipfel die Wirkungskurven zu beeinflussen. So zeigten Extrakte aus Sproßspitzen mit 2 Blattpaaren und kleiner Knospe ein verringertes Krümmungsmaximum bei den stärker belichteten Pflanzen, Extrakte aus Sproßspitzen mit 3 Blattpaaren aber nicht (Tabelle 2). Wir lassen es dahingestellt, ob hier wirklich eine allgemein gültige Regel vorliegt und wie die Erklärung sein würde.

In je einem weiteren Versuch mit Leuchtstoff- und mit HPL-Lampen verglichen wir den Wuchsstoffgehalt des 3. Blattpaares bei stärkerer und schwächerer Beleuchtung (Übergang von 4000—5000 lx auf 12000—15000 lx bzw. von ~1200 bis 1300 auf 3000—3700  $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ ). Auch hier war bei stärkerer Belichtung die Wuchsstoffbildung gefördert. Während der Unterschied bei den Leuchtstofflampen dieses Mal nur gering war, zeigte er sich bei den HPL-Lampen sehr auffallend (etwa die doppelten Krümmungswinkel).

**b) Übergang von stärkerer in schwächere Beleuchtungsintensität. Leuchtstofflampen.** In 3 Versuchen nahm der Wuchsstoffgehalt ab, wenn die Pflanzen von stärkerer Beleuchtungsintensität in schwächere gebracht wurden. *1. Versuch:* 10 Tage Vorbelichtung mit etwa 7000 lx (~2300  $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ ), dann 7 Tage bei 4000 bzw. 2000 lx (~1300 bzw. 650  $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ ). *2. Versuch:* 14 Tage bei etwa 9000 lx (~2900  $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ ), dann 6 Tage bei 6400 lx (~2100  $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) bzw. 2800 lx (~900  $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) bzw. 1200 lx (~400  $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ ). *3. Versuch:* 20 Tage bei 6400 lx (~2100  $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ ), dann 6 Tage bei 2500 lx (~820  $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ ). In allen Versuchen war die Wuchsstoffkonzentration bei niedriger Beleuchtungsintensität geringer.

**HPL-Lampen.** In 2 Versuchen erhielten die Pflanzen 7 Tage eine Vorbelichtung mit 32000 bzw. 45000 lx (~7900 bzw. 11000  $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ ). Eine Serie blieb weitere 7 Tage bei dieser Intensität, eine weitere wurde für diese Zeit in 12000 lx bzw. 15000 lx (~3000  $\mu\text{W}/\text{cm}^2$  bzw. ~3750  $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) und eine 3. Serie in 4000 lx bzw. 5000 lx (~1000 bzw. 1240  $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) überführt. Auch hier nahm die Wuchsstoffkonzentration in der schwächeren Beleuchtungsstärke ab (Abb. 10).

Allgemein hatten Pflanzen, die von der stärksten Intensität in eine mittlere Intensität gebracht worden waren, die gleiche Wuchsstoffkonzentration wie diejenigen, die von schwacher in mittlere Intensität kamen. Sie war geringer als in der hohen, aber größer als in der niedrigeren Beleuchtungsstärke. Wurden die Bryophyllen von hoher (32 000 bzw. 45 000 lx =  $\sim 7900$  bzw.  $11\,000 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) in niedrige Beleuchtungsintensität (4000 bzw. 5000 lx =  $\sim 1000$  bzw.  $1240 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) gebracht, so war die Wuchsstoffkonzentration viel geringer als bei Pflanzen, die

von Anfang an bei dieser schwachen Intensität gehalten worden waren. Das deutet wohl auf ein gewisses Anpassungsvermögen der Pflanzen an die jeweiligen Lichtverhältnisse hin.

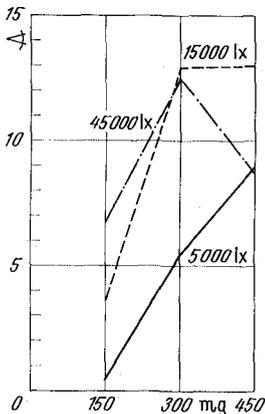


Abb. 10. Wirkungskurven von *Bryophyllum*-Extrakten nach Überführen der Pflanzen von stärker in schwächere Beleuchtungsintensität (Sproßspitze mit 3 Blattpaaren). HPL-Lampen. Abszisse und Ordinate wie bei Abb. 2

#### Anhang: Verschiedene Lichtfarben

Anhangsweise soll noch kurz über einige *Bryophyllum*-Versuche mit verschiedenen Lichtfarben berichtet werden, die leider aus äußeren Gründen vorzeitig abgebrochen werden mußten.

Es wurde jeweils ziemlich energiegleiches weißes Licht (Philips TLF 65 W/34 von 3400 lx =  $\sim 1100 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) mit blauem (Philips TL 40 W/18 = 2680 lx =  $\sim 780 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) und grünem (Philips TL 40 W/17 = 5000 lx =  $\sim 950 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) Licht verglichen.

Junge *Bryophyllum*-pflanzen wurden 7 Tage in weißem Licht von 3400 lx Intensität gehalten. Darauf blieb eine Serie für weitere 7 Tage in demselben Licht, zwei andere Serien wurden für diese Zeit unter blaues bzw. grünes Licht gebracht. In 2 Versuchen wurden jeweils 6, in einem Versuch jeweils 4 Pflanzen untersucht.

Im blauen Licht war im Vergleich zur Kontrolle im weißen Licht die Sproßlänge in allen 3 Versuchen etwas kleiner ( $-14,0\%$ ,  $-21,5\%$ ,  $-3,0\%$ ). Das Gewicht der Pflanzen war in 2 Versuchen geringer, in einem Versuch etwas höher ( $-9,1\%$ ,  $-14,0\%$ ,  $+7,0\%$ ). Im grünen Licht war die Sproßlänge gleich derjenigen im weißen Licht, das Gewicht der Pflanzen aber etwas geringer ( $-11,0\%$ ,  $-7,6\%$ ,  $-2,6\%$ ). Die Wirkungskurven der Wuchsstoffextrakte zeigten keine großen Unterschiede im Wuchsstoffgehalt in den verschiedenen Lichtfarben; es scheint jedoch im Grün und wohl auch im Blau die Bildung einer hemmend wirkenden Substanz zu erfolgen. Im gelben Licht der Na-Dampflampe entsteht diese jedenfalls nur in geringem Maße.

## II. Keimpflanzen (*Helianthus*)

a) Verdunklungsversuche. In einer Reihe von Vorversuchen wurde der Wuchsstoffgehalt bei Licht- und Dunkelpflanzen verschiedenen Alters (4–9 Tage)

verglichen. Die Keimlinge wurden in Sägemehl gezogen und z. T. täglich 14 Std mit einer Beleuchtungsstärke von 4000 lx ( $\sim 1000 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) (HPL-Lampe) belichtet, z. T. im Dunkelraum gehalten. Die Temperatur war im Mittel etwa gleich, jedoch im Dunkelraum konstant  $21^\circ\text{C}$ , während sie bei der Belichtung unter der Lampe auf  $22\text{--}23^\circ\text{C}$  anstieg mit einem allmählichen Abfall in der Nacht auf  $16\text{--}17^\circ\text{C}$ . Die Hypokotyle waren bei den verdunkelten Pflanzen länger als bei den Lichtpflanzen, am 4. Tage etwa 15%, am 9. Tage bereits etwa doppelt so lang. Das Gewicht der Keimlinge war durchschnittlich gleich, da dem längeren Hypokotyl der Dunkelpflanzen die entfalteteten und schwereren Kotyledonen der Lichtpflanzen gegenüberstanden.

In insgesamt 11 Versuchen der verschiedenen Altersstadien war die Wuchsstoffkonzentration (in 20 mg Frischgewicht/Agarwürfel) bei verdunkelten Keimlingen mehr oder minder, teilweise auch sehr viel höher als bei belichteten. Hierbei wurden Hypokotyle und Kotyledonen zusammen extrahiert.

Ein weiterer Versuch wurde im Gewächshaus unter unkontrollierten Temperaturbedingungen mit Keimlingen ausgeführt, die dort teils natürliches Tageslicht erhielten, teils unter Dunkelstürzen standen. Der Wuchsstoffgehalt wurde in Kotyledonen und Hypokotyl getrennt bestimmt. Er war in beiden Organen bei Dunkelpflanzen bedeutend höher. In den Kotyledonen betrug die Wuchsstoffkonzentration sowie die Wuchsstoffmenge bei verdunkelten Keimlingen etwa das 6fache derjenigen bei belichteten, im Hypokotyl war die Konzentration etwa auf das Doppelte, die Menge auf etwa das 4fache erhöht.

Weitere Versuche wurden in einer Klimakammer bei konstanter Temperatur ( $20^\circ$  oder  $23^\circ\text{C}$ ) angestellt.

Ein Teil der Keimlinge wurde 5 Tage jeweils  $12\frac{1}{2}$  Std mit einer Intensität von 2300 lx (Philips-Leuchtstofflampen) belichtet, der andere Teil stand in demselben Raum unter Dunkelstürzen. Die Anzucht erfolgte nach 24stündigem Vorkeimen auf Filterpapier in Bimskies. Je 5—6 Keimlinge wurden im Alter von 6—7 Tagen (einschließlich des Vorkeimens) extrahiert.

In 4 von 5 Versuchen war die Wuchsstoffkonzentration der verdunkelten Pflanzen höher als die der belichteten. Abb. 11 zeigt die Wirkungskurve der Extrakte. — Das Frischgewicht war im Licht und im Dunkeln im Durchschnitt annähernd gleich. Demzufolge ist nicht nur die Konzentration, sondern auch die absolute Menge des Wuchsstoffes pro Keimling im Dunkeln größer als im Licht. — Im 5. Versuch war die Wuchsstoffkonzentration bei belichteten und verdunkelten Pflanzen gleich.

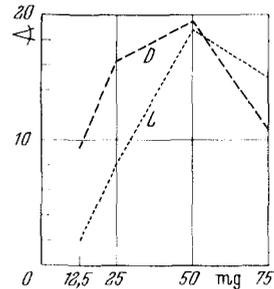


Abb. 11. Wirkungskurve der Wuchsstoffextrakte belichteter und verdunkelter *Helianthus*-Keimlinge (ganze Keimlinge ohne Wurzel). „L“ belichtet, „D“ verdunkelt. Abszisse und Ordinate wie bei Abb. 2

Kurzfristige Verdunkelung schon grüner Keimpflanzen führte dagegen zu keinem eindeutigen Wuchsstoffanstieg. In 3 Versuchen wurden 7 Tage alte Keimlinge, die ebenfalls mit 2300 lx  $12\frac{1}{2}$  Std täglich belichtet worden waren, teils einen weiteren Tag im Licht gelassen, teils mit Dunkelstürzen 24 Std verdunkelt. Eine stärkere Streckung des Hypokotyls der Dunkelpflanzen (durchschnittlich 18%) war mit einer geringen Gewichtszunahme (5—15%) verbunden. Nur in *einem* Versuch wurde eine höhere Wuchsstoffkonzentration verdunkelter Keimlinge beobachtet, in den beiden anderen Versuchen waren die Konzentrationen beider Serien gleich. Bei der nur geringen Gewichtserhöhung dürfte auch die Gesamtwuchsstoffmenge pro Pflanze nicht wesentlich angestiegen sein.

**b) Belichtung mit verschiedenen Intensitäten.** Die Keimlinge wurden im gleichen Raum bei konstanter Temperatur (20° C) in einem verschiedenen Abstand von den Lampen gezogen. Gegenüber den Verdunkelungsversuchen, bei denen ein Teil der Pflanzen unter Dunkelstürzen stand, konnte bei dieser Versuchsreihe auch die Luftfeuchtigkeit und die Belüftung für alle Serien gleich gehalten werden. Die Belichtungsdauer betrug wiederum  $12\frac{1}{2}$  Std je Tag.

Mit zunehmender Lichtstärke wurde das Internodienwachstum gehemmt und verlief gleichzeitig gleichmäßiger, d. h. die mittlere Hypokotyllänge hielt sich in einem engeren Bereich.

Zunehmende Beleuchtungsintensität förderte auch die Entfaltung der Kotyledonen. In einem Leuchtstofflampen-Versuch mit Serien zu je 21 Pflanzen hatten bei 1600 lx drei, bei 6400 lx neun und bei 11 000 lx 14 Pflanzen nach 7 Tagen ihre Keimblätter entfaltet. Für die Wuchsstoffuntersuchungen wurden 7 Tage alte Keimlinge mittlerer Entwicklungsstadien ausgesucht. Die Keimlinge waren entweder von Anfang an oder nach 2—3 Tagen Vorkeimen im Dunkeln in die verschiedenen Intensitäten gebracht worden.

*200 und 15 000 lx (HPL-Lampe mit Wasserkühlung).* Bei der Belichtung mit der starken Intensität standen die Keimlinge unter der Lampe, bei Belichtung mit der sehr schwachen Intensität wurden die Pflanzen nicht direkt belichtet, sondern erhielten mittels Abschirmung durch einen Vorhang gegen die Lampe nur diffuses Licht. In 4 Versuchen erhielten wir bei den stark belichteten Pflanzen geringere Wuchsstoffwerte als bei den schwach belichteten.

*1600 bis 11 000 lx (Philips Leuchtstofflampen).* Bei Anwendung von 3—4 verschiedenen Intensitäten zeigte sich der Einfluß des Lichtes auf den Wuchsstoffgehalt der Keimpflanzen besonders deutlich. Abb. 12 gibt einen Versuch wieder, bei dem die Keimlinge 4 Tage mit 1600, 3200, 6400 und 11 000 lx belichtet worden waren. Die Kurven zeigen sowohl bei geringen Konzentrationen (10, 20 und 40 mg Frischgewicht je Agarwürfel) als auch bei überoptimalen Konzentrationen (200 mg Frischgewicht/Agarwürfel) bei den am schwächsten belichteten Keimlingen die höchsten Wuchsstoffwerte. Die geringere Wirksamkeit bei stark belichteten Keimlingen spricht für eine verminderte Wuchsstoffkonzentration, die Abflachung der Wirkungskurve und vor allem eine stärkere Hemmung in überoptimalen Konzentrationen lassen auch hier auf eine vermehrte Hemmstoffbildung im Licht schließen.

In 3 weiteren Versuchen wurden die Verdünnungen der Extrakte verschieden belichteter Keimlinge (1600, 3200, 6400 lx) teils wie bisher unter Zugabe von etwas

Alkohol zu den Agarwürfeln (s. S. 640), teils unter Wasserzugabe hergestellt. Wuchsstoffhaltige Agarwürfel wurden auf reine Agarwürfel gelegt und in der einen Serie mit etwas Wasser, in der anderen mit etwas Alkohol angefeuchtet, um einen guten Kontakt herzustellen. Nach 2—4stündiger Diffusion wurden die Ausgangswürfel verworfen und nur die unteren Würfel getestet. Zu unserer Überraschung ergaben sich bei den beiden Serien durchaus verschiedene Werte.

Abb. 13 zeigt die Wuchsstoffwerte in 20 mg Frischgewicht/Agarwürfel. Bei Wasserzugabe sind die Extrakte verschieden stark belichteter Keimlinge in allen Fällen wirksamer als bei Zugabe von Alkohol. Bei niedrigen Beleuchtungsintensitäten sind die Unterschiede nur klein, vergrößern sich aber mit zunehmender

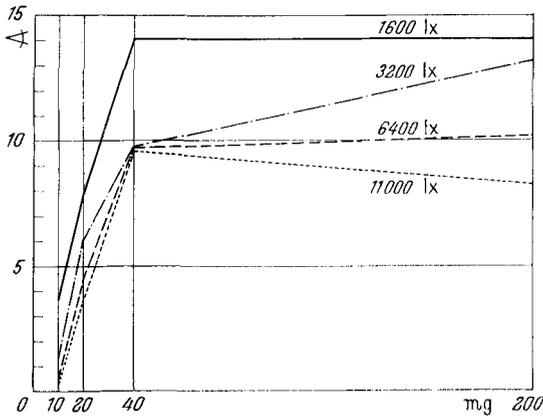


Abb. 12

Belichtungsstärke. Die Wirksamkeit des Extraktes nach Diffusion in Agar ohne Alkohol wird mit zunehmender Belichtungs-

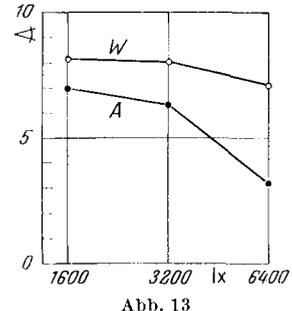


Abb. 13

Abb. 12. Wirkungskurven der Wuchsstoffextrakte verschieden stark belichteter *Helianthus*-Keimlinge. Abszisse und Ordinate wie bei Abb. 2

Abb. 13. Wuchsstoffwirkung des Extraktes (20 mg Frischgewicht je Agarwürfel) von verschieden stark belichteten *Helianthus*-Keimlingen bei Diffusion in Alkohol (A) und Diffusion in Wasser (W). Abszisse: Beleuchtungsintensität in Lux; Ordinate: Krümmungswinkel im Hafertest (Mittel aus 3 Versuchen)

stärke nur geringfügig vermindert, nach Diffusion in *alkoholhaltigen* Agarwürfeln aber stark. Die geringere Wirksamkeit der Extrakte stark belichteter Pflanzen beruht demnach wohl in erster Linie auf einem oder mehreren Hemmstoffen, die in Wasser nur schwer, in Alkohol aber gut löslich sind und sich daher bei Alkoholzusatz besser verteilen. Man könnte dabei etwa an gerbstoffartige Substanzen denken, die wiederholt in den verschiedensten Pflanzenarten gefunden worden sind und vielfach Wachstumshemmungen auslösen. Es ist aber auch denkbar, daß die im Test gefundenen Hemmstoffe bei Abwesenheit von Alkohol durch in den Extrakten vorhandene Beistoffe absorbiert werden.

e) **Abfangversuche.** Nach BAYER (1961) läßt sich aus Hypokotylstücken im Dunkeln gezogener *Helianthus*keimlinge während einer 2—4stündigen Belichtung ein Hemmstoff in Agar abfangen. Das Diffusat dunkel gehaltener Hypokotyle, zu dem IES in unter- oder auch überoptimaler Konzentration gegeben wurde, verstärkte die Wuchsstoffkrümmungen, während das Diffusat belichteter Hypokotyle die Krümmungen verminderte. Die verstärkte Hemmwirkung einer überopti-

malen IES-Konzentration durch Diffusat belichteter Hypokotyle läßt sich nur durch die Gegenwart eines Hemmstoffes erklären. Es stellte sich nun die Frage, ob die in unseren Extrakten beobachtete Zunahme des Hemmstoffes bei stärkerer Belichtung auch durch Abfangversuche nachzuweisen war.

Wir untersuchten Keimlinge im Alter von 7—9 Tagen, die mit 3000 bzw. 12000 lx (Philips-Leuchtstofflampen) belichtet worden waren. In den vier ersten Versuchen war die starke Intensität von Anfang an gegeben worden, in zwei weiteren Versuchen dagegen nach Anzucht in der schwachen Intensität nur 4 Std. Das Abfangen der Wirkstoffe erfolgte im Dunkeln. Nach der Methode von BAYER wurden 1 cm lange Stücke aus der obersten Hypokotylzone 3 Std auf Agar gestellt und dem Diffusat vor dem Test eine überoptimale IES-Konzentration ( $2:10^6$ ) zugegeben.

In 5 von 6 Versuchen wurde durch das Diffusat schwach belichteter Pflanzen die IES-Hemmung verringert, d. h. also die Wachstumswirkung gesteigert, in einem Versuch war es umgekehrt. Bei stark belichteten Keimlingen war in 4 von 6 Versuchen die Wachstumswirkung gesteigert (Tabelle 3). Die hemmende Wirkung trat, wie in einem weiteren, in der Tabelle nicht angeführten Versuch, bei außergewöhnlich großen Krümmungswinkeln der IES-Kontrolle ein ( $27$  bis  $28,6^\circ$ ) gegenüber  $11$ — $17^\circ$  bei den meisten Versuchen.

Tabelle 3. Krümmungswinkel bei einer IES-Konzentration von  $2:10^6$  und ihre Steigerung bzw. Herabsetzung durch Hypokotylldiffusat verschieden stark belichteter Keimlinge von *Helianthus annuus*

Datum	IES-Kontrollen	IES-Lösung + Hypokotylldiffusat	
		3000 lx (TLF 65 W/34)	12000 lx (TLF 65 W/34)
3.11.61	16,4°	18,1°	12,8°
7.11.61	11,8°	16,7°	18,2°
10.11.61	10,8°	12,0°	13,3°
17.11.61	13,8°	14,7°	15,5°
21.11.61	14,5°	14,8°	16,9°
24.11.61	27,0°	25,5°	22,6°

Nach Zugabe von 1% Glucose wurden in 4 Versuchen die Unterschiede gegenüber den IES-Kontrollen jedoch weitgehend ausgeglichen. Nach PURVIS u. GALSTON (1960) wird bei isolierten Internodien etiolierter Erbsenkeimlinge die maximale Wirkung der IES durch Zucker gesteigert. Um zu prüfen, wie weit Zucker die IES-Krümmung im Hafertest beeinflußt, wurden IES-Konzentrationskurven mit und ohne Zugabe von 1% Glucose verglichen (Abb. 14). Glucose verstärkt die IES-Wirkung in allen Konzentrationen um durchschnittlich 10%, Zugabe von 2% Glucose erhöhte ebenfalls die IES-Wirkung über einen Konzentrationsbereich von  $1:10^7$  bis  $2:10^6$  (2 Versuche). Zum Vergleich

wurde eine IES-Konzentrationskurve mit und ohne Diffusat von Keimlingen, die mit 3000 lx ( $\sim 985 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) bzw. später 4 Std mit 12000 lx ( $\sim 3950 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) weißem Leuchtstofflampenlicht belichtet worden waren, hergestellt (1 cm lange Stücke der Hypokotylbasis). Abb. 15 zeigt die fördernde Wirkung des Diffusats auf alle IES-Konzentrationen, wobei stark belichtete Pflanzen wirksamer sind als schwach belichtete. Es ist daher wohl möglich, daß diese fördernde Wirkung des *Helianthus*-Diffusats durch eine mehr oder weniger reichliche Abgabe von Zucker

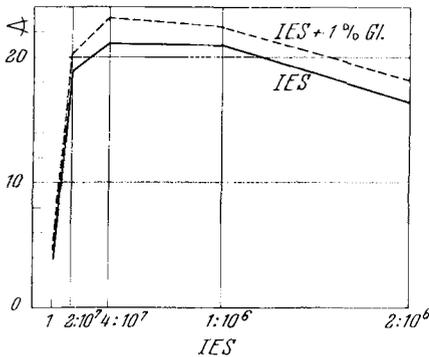


Abb. 14

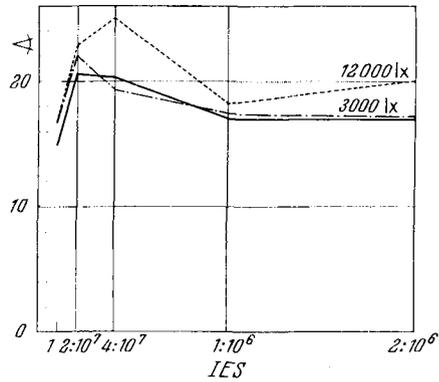


Abb. 15

Abb. 14. Wirkungskurve von IES mit und ohne Zugabe von 1% Glucose. Abszisse: Konzentration der IES; Ordinate: Krümmungswinkel im Hafertest

Abb. 15. Konzentrationskurve von IES mit und ohne Diffusat verschieden stark belichteter *Helianthus*-Keimlinge. — IES allein, - - - IES + Diffusat (Belichtung 3000 lx), ····· IES + Diffusat (Belichtung 12000 lx). Abszisse: Konzentration der IES; Ordinate: Krümmungswinkel im Hafertest

aus den Hypokotylzylindern hervorgerufen wird. Ein Hemmstoff, wie BAYER ihn in den Hypokotylen von Dunkelpflanzen nach kurzfristiger Belichtung fand, ist in unseren Versuchen nicht mit der Abfangmethode nachzuweisen. Vermutlich liegt das daran, daß BAYER mit anderer Methodik, vor allem aber mit viel geringeren Beleuchtungsstärken gearbeitet hat. In unseren Versuchen erhöht wie bei Dunkelpflanzen auch das Diffusat im Licht aufgezogener Pflanzen die IES-Krümmungen in allen Konzentrationen, wahrscheinlich durch die Abgabe von Zucker. Es ist übrigens auch denkbar, und BAYER weist selbst auf diese Möglichkeit hin, daß in ihren Versuchen das Licht nicht eine vermehrte Bildung von Hemmstoff, sondern nur einen gesteigerten Transport des Hemmstoffes aus dem Hypokotyl in die Agarwürfel bewirkt hat. Auch SHIBAOKA (1961) ist zu dem Ergebnis gekommen, daß bei *Helianthus* der Abtransport eines Hemmstoffes aus den Blättern in den Stengel durch das Licht beschleunigt wird.

*Der Einfluß der Temperatur auf die Wuchsstoffkonzentration der Pflanzen*

In der Klimakammer wurde die Temperatur weitgehend konstant gehalten. Während der Belichtungszeit machte sich jedoch die Wärmestrahlung der Leuchtstoffröhren etwas bemerkbar, so daß die Temperatur, je nach dem Abstand der Lampen, über den Pflanzen 1—3° C höher war. Um zu prüfen, wie weit die Wärmestrahlung die Wuchsstoffkonzentration in den Pflanzen beeinflußt, wurden verschiedene Serien 7 Tage lang unterschiedlichen Temperaturen ausgesetzt.

*Tiefe Temperatur.* Die *Bryophyllum*-pflanzen dieser Versuche wurden am 13. 1. 60 im Gewächshaus eingetopft und am 28. 1. 60 in die Klimakammer unter Sylvania-Leuchtstoffröhren mit einer Beleuchtungsintensität von etwa 5000 lx gebracht. Die Temperatur betrug 21° C, stieg jedoch während der 12 $\frac{1}{2}$ -stündigen Belichtungszeit auf 23° C an. Vom 8.—15. 2. und vom 15.—22. 2. wurde je eine Serie von 7 bzw. 5 Pflanzen bei gleicher Beleuchtungsintensität, aber bei einer Temperatur von 13—14° C gehalten. Alle Pflanzen hatten 5 Blattpaare gebildet.

Bei 13° C war der Zuwachs der Pflanzen weit geringer als bei 21° C. Im 1. Versuch betrug die durchschnittliche Länge der beiden obersten Blattpaare nach 7 Tagen nur 8,0 mm und 40,0 mm bei 13° C gegenüber 19,7 mm und 51,7 mm bei 21° C, die durchschnittliche Länge des vorletzten Internodiums betrug 4,4 mm gegenüber 6,6 mm. Im 2. Versuch waren die Blattlängen 23,8 mm und 48,6 mm gegenüber 32,0 mm und 58,0 mm, die Internodienlänge 6,2 mm gegenüber 7,6 mm.

Entsprechend dem geringeren Zuwachs war auch das Frischgewicht der Pflanzen bei tiefer Temperatur geringer. Die Gewichtsinderung war besonders stark im apikalen Teil der Pflanzen mit den beiden jüngsten noch wachsenden Blattpaaren, sie war aber auch noch im basalen Teil mit den 3 älteren Blattpaaren deutlich. Das Gesamtgewicht war im 1. Versuch um 25,3%, im 2. Versuch um 22,6% geringer. Weit kleiner war jedoch der Unterschied im Trockengewicht. Er betrug im 1. Versuch 4,5%, im 2. Versuch 2,4%. Dabei war bemerkenswert, daß im apikalen Teil bei 13° C eine absolut geringere Menge Trockengewicht gebildet war, im basalen Teil aber eine etwas höhere (Tabelle 4).

Tabelle 4. *Frisch- und Trockengewicht der Spitze und Basis von Bryophyllum-pflanzen, die 7 Tage verschiedenen Temperaturen ausgesetzt waren*

Datum	Sproßteil	Frischgewicht g			Trockengewicht mg		
		21° C	13° C	Änderung in %	21° C	13° C	Änderung in %
15. 2. 60	Spitze	9,305	4,673	—49,7	475	366	—23,0
	Basis	18,721	16,239	—13,3	828	878	+ 6,0
	Gesamt	28,026	20,912	—25,3	1303	1244	— 4,5
22. 2. 60	Spitze	11,692	7,600	—35,0	551	497	— 9,8
	Basis	13,830	12,170	—12,0	624	650	+ 4,2
	Gesamt	25,522	19,770	—22,6	1175	1147	— 2,4

Der Anteil der Trockensubstanz am Gesamtfrischgewicht war bei höherer Temperatur in beiden Versuchen 4,6%, bei tiefer Temperatur 5,95% bzw. 5,8%.

Großen Einfluß hatte die Temperatur auf die Wirkungskurven der Wuchsstoffextrakte. Besonders stark abweichende Werte zeigten die Extrakte aus den Spitzen (Abb. 16), aber auch die Extrakte aus der Basis waren unterschiedlich. Die für das Wachstum ungünstige Temperatur von 13° C bewirkte im Vergleich zu 21° C einen sehr flachen Verlauf der Wirkungskurven mit niedrigem maximalem Krümmungswinkel.

*Tiefe Nacht- und hohe Tagestemperaturen.* Unter denselben Lichtbedingungen (12,5 Std  $\times$  5000 lx =  $\sim$ 1650  $\mu$ W/cm<sup>2</sup> Leuchtstofflampenlicht) wie in den vorigen Versuchen wurden in weiteren Experimenten je 5 Pflanzen 7 Tage lang unterschiedlichen Nacht- und Tagtemperaturen ausgesetzt. Die Nachttemperatur betrug 11° C, stieg bei Beginn der Belichtung innerhalb von 2 Std auf 25° C mit Schwankungen zwischen 23—27° C und sank nach 10 Std mit Ausschalten der Belichtung innerhalb von 4 Std wieder auf 11° C. Die Kontrollpflanzen wurden wiederum bei einer Temperatur von 21° C mit einer Temperaturerhöhung um 2° C während der Belichtungszeit gehalten. In beiden Versuchen war das Wachstum innerhalb der 7 Tage gleich. Auch im Frischgewicht war kein Unterschied zwischen den Pflanzen in konstanter und wechselnder Temperatur festzustellen. Der Anteil der Trockensubstanz betrug im 1. Versuch bei konstanter Temperatur 4,6%, bei wechselnder Temperatur 4,5%; im 2. Versuch 5,1% bzw. 4,6%. Auch die Wuchsstoffkonzentration in Spitze und Basis der Pflanzen ließ zwischen den beiden Behandlungen keinen eindeutigen Unterschied erkennen.

*Hohe Temperatur.* Die Bryophyllen waren unter Philips-Leuchtstofflampen „weiß de Luxe“ mit Innenreflektor angezogen und am 12. 3. 62 eingetopft worden. Sie wurden bei einer Temperatur von 19—20° C 13 Std lang täglich mit 4000 lx ( $\sim$ 1310  $\mu$ W/cm<sup>2</sup>) belichtet. Vom 2.—9. 4. und vom 5.—11. 4. wurde je eine Serie von 5 bzw. 7 Pflanzen in eine Kammer mit einer Temperatur von 28—29° C gebracht. Die Bryophyllen hatten 4—5 Blattpaare gebildet.

Die hohe Temperatur förderte das Wachstum sehr stark. Im 1. Versuch betrug die durchschnittliche Länge der beiden obersten Blattpaare 35,2 mm und 46,2 mm gegenüber 27,8 mm und 37,8 mm, die Länge der beiden obersten Internodien 8,0 mm und 11,0 mm gegenüber

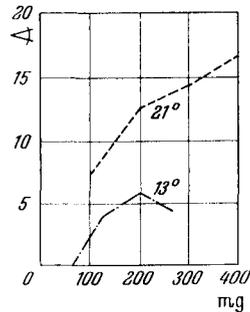


Abb. 16. Wirkungskurve der Wuchsstoffextrakte von *Bryophyllum*-Pflanzen (Spitzen), die bei 21° C und 13° C gehalten waren. Abszisse: Frischgewicht des extrahierten Gewebes je Agarwürfel in mg; Ordinate: Krümmungswinkel im Hafertest

5,4 mm und 8,4 mm. Im 2. Versuch waren die Blattlängen 27,7 mm und 35,3 mm gegenüber 23,1 mm und 29,4 mm, die Internodienlängen 7,9 mm und 10,9 mm gegenüber 4,1 mm und 8,3 mm. In diesen Versuchen wurde auch das nächstältere Blattpaar in die Untersuchung einbezogen, das aber keine Längendifferenz mehr zeigte. Das Frischgewicht der 3 Blattpaare und Internodien lag bei der hohen Temperatur im 1. Versuch um 42,3%, im 2. Versuch um 43,7% höher als bei der Kontrolle. Das Trockengewicht zeigte dagegen nur eine geringe Zunahme (1. Versuch: 147 mg zu 135 mg; 2. Versuch: 45 mg zu 44 mg). Die Wachstoffsstoffkonzentrationen in den Pflanzen waren bei beiden Temperaturen gleich (Abb. 17). Die Gesamtmenge des Wachstoffsstoffes war aber bei hoher Temperatur entsprechend dem höheren Gewicht entsprechend dem höheren Gewicht größer.

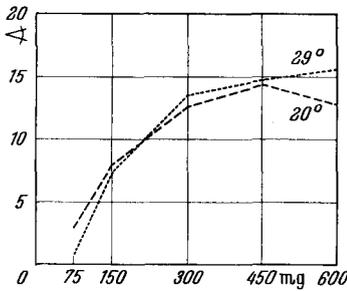


Abb. 17. Wirkungskurve der Wachstoffsstoffextrakte von *Bryophyllum*-Pflanzen, die bei 20°C und 29°C gehalten waren. Abszisse: Frishgewicht des extrahierten Gewebes je Agarwürfel in mg; Ordinate: Krümmungswinkel im Hafertest

Im ganzen ergibt sich also, daß die Wachstoffsstoffkonzentration der *Bryophyllum*-Pflanzen bei abnorm niedriger Temperatur zwar erheblich sinkt, daß aber zwischen 19° und 29° C in der Wachstoffsstoffkonzentration kein Unterschied besteht. Der mit der Beleuchtung der Pflanzen zwangsläufig verbundene geringe Temperaturanstieg dürfte für unsere Versuche daher wohl bedeutungslos sein.

## E. Diskussion

Zur Bestimmung des Wachstoffsstoffgehaltes belichteter und verdunkelter Pflanzen wurden in unseren Versuchen Wirkungskurven zugrunde gelegt, d. h. es wurden gleichzeitig niedrige, mittlere und hohe Konzentrationen der Pflanzenextrakte getestet. Dabei wurden typische Optimumkurven mit verschiedenen hohen Maxima erhalten, die aber niedriger waren als die, die normalerweise mit unserer Testmethodik bei reiner IES auftraten. Es handelt sich also wahrscheinlich um Gemische von IES oder vielleicht auch anderen Wachstoffsstoffen mit irgendwelchen hemmend wirkenden Stoffen. Es erhebt sich nun die Frage, ob man etwa aus dem Kurvenverlauf Rückschlüsse auf die Menge der beteiligten Stoffe machen kann.

Es sei in diesem Zusammenhang auf die Untersuchungen GANTZERS (1960) an IES-Cumarin-Gemischen eingegangen. Herr GANTZER stellte uns auf unsere Bitte aus seinen Ergebnissen die noch nicht veröffentlichte Abb. 18 zusammen, die die Wachstoffsstoffwirkung von IES-Cumarin-Gemischen zeigt, wobei die IES und das Cumarin jeweils in einem

bestimmten Mengenverhältnis gegeben sind, während die absoluten Mengen auf der Abszisse von links nach rechts ansteigen. Die Verhältnisse liegen hier also so wie bei der wechselnden Konzentration eines wuchsstoff- und zugleich hemmstoffhaltigen Pflanzenextraktes. Die Kurven zeigen nun klar, daß es für die Wachstumswirkung kleiner IES-Mengen ziemlich gleichgültig ist, ob gleichzeitig viel oder wenig oder gar kein Cumarin beigegeben wird. Die Cumarinwirkung macht sich dagegen stark geltend bei größeren IES-Mengen, vor allem auf dem absteigenden Kurvenast. Gleichzeitig ist bei stärkeren Cumarinkonzentrationen das Maximum erheblich herabgedrückt (und übrigens auch etwas nach links verschoben). Wenn diese Verhältnisse auf unsere Pflanzenextrakte übertragen werden könnten, so müßte man aus den Testwerten des ansteigenden Kurvenastes, also geringer Extraktkonzentrationen, auf die vorhandenen Wuchsstoffmengen schließen können, aus der Höhe des Maximums dagegen auf Hemmstoffe.

Es sind hierbei nun noch einige Dinge zu berücksichtigen. In bestimmten Konzentrationen steigert Cumarin deutlich die Höhe des Maximums. Vermutlich gilt das auch für einige andere Hemmstoffe. Es ist also nicht möglich, aus einem gegenüber IES unverändert hohen Maximum etwa auf Abwesenheit von Hemmstoff zu schließen.

Ferner ist hervorzuheben, daß man natürlich nicht weiß, ob sich alle Hemmstoffe wie das Cumarin verhalten werden. Trotzdem vermuten wir, daß in Wuchsstoff-Hemmstoff-Gemischen im wesentlichen doch wohl ähnliche Gesetzmäßigkeiten gelten werden. Weiter hat GANTZER seine Versuche nicht mit dem Krümmungstest, sondern mit dem Wachstumstest gemacht, und es ist nicht anzunehmen, daß sich die beiden Teste in ihren Ergebnissen genau gleichen werden. Trotzdem kann man

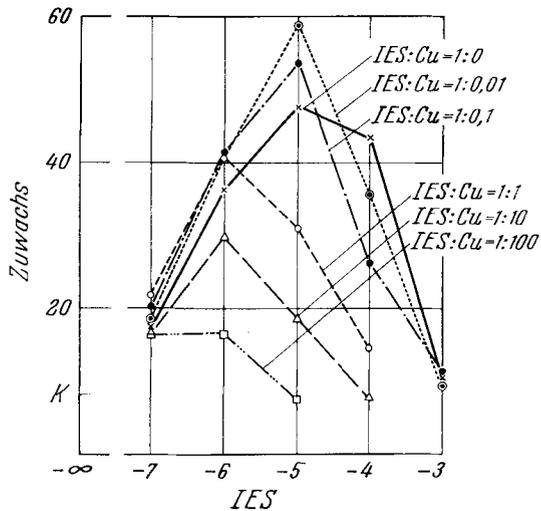


Abb. 18. Zuwachs von 5 mm langen *Avena*-Koleoptilzylindern in IES-Cumarin-Gemischen. Die IES-Konzentrationen sind als Logarithmen auf der Abszisse angegeben; die Cumarin-Konzentrationen (Cu) betragen in den einzelnen Kurven das 0,01fache bis 100fache derjenigen der IES. Ordinate: Zuwachsbeträge in 24 Std in Teilstrichen des Okularmikrometers (0,08 mm). K Zuwachs der Kontrolle (ohne IES und ohne Cumarin). Nach Versuchen von GANTZER (1960)

wohl vermuten, daß in beiden Testen dieselben *grundsätzlichen* Verhältnisse zum Ausdruck kommen werden.

Ähnliche Versuche wie GANTZER hat übrigens auch HEMBERG (1951) mit einem Gemisch von IES und einem nicht identifizierten, aus Tomaten isolierten sauren Hemmstoff gemacht, wobei er den Krümmungstest zugrunde legte. Er verglich dabei IES-Wirkungskurven untereinander, die keinen oder einen konstanten, in den einzelnen Serien verschieden starken Zusatz von Tomaten-Hemmstoff hatten. Dabei fand er gleichfalls, daß die Maxima der Wirkungskurven um so tiefer lagen, je mehr Hemmstoff in der betreffenden Versuchsreihe gegeben war; im Kurvenanstieg dagegen, bei geringen Wuchsstoffkonzentrationen, fielen die Kurven zusammen, und die Gegenwart von Hemmstoff war bedeutungslos (vgl. HEMBERGS Abb. 2)<sup>1</sup>. Offensichtlich können sich die Hemmstoffe erst dann auswirken, wenn durch gleichzeitige Wuchsstoff-Gegenwart ein beträchtliches Wachstum möglich ist. Auf Grund dieser ganzen Sachlage haben wir daher für unsere Kurven die oben genannte Deutung, nämlich Wuchsstoffwerte aus dem ansteigenden Kurvenast, Schluß auf Hemmstoff aus einer tiefen Depression des Maximums, zugrunde gelegt.

Weiter muß man noch fragen, ob die beobachteten Kurven nicht auch auf andere Wuchsstoffe als IES mit abweichender Wirkungskurve zurückgehen könnten und der Schluß auf Hemmstoff daher nicht erlaubt sei. So bestimmte LUCKWILL (1957) die Wirkungskurven von 3 verschiedenen Auxinen aus Apfelblättern und fand im Vergleich zu IES eine Wachstumsförderung nur über einen kleineren Konzentrationsbereich sowie eine geringere maximale Wirksamkeit. Nach AUDUS u. THRESH (1955) kommt in *Helianthus*-Sprossen neben IES noch ein weiterer Wuchsstoff vor. Der flachere Verlauf der Konzentrationskurve belichteter *Helianthus*-Sprosse könnte daher außer durch Hemmstoffe z. T. durch weniger wirksame Wuchsstoffe bestimmt werden. Auch bei *Bryophyllum* kommen nach eigenen Untersuchungen (RAADTS 1962) neben IES noch 2 weitere Wuchsstoffe vor. BLAAUW-JANSEN (1959) schließlich beobachtete in der *Avena*-Koleoptile die Bildung eines noch nicht identifizierten Wuchsstoffes, des sog. Rotlichtfaktors, nach Beleuchtung mit rotem Licht, während gleichzeitig der IES-Gehalt abnahm.

Es trifft selbstverständlich zu, daß sich eine Abflachung der Wirkungskurve auch ergeben muß, wenn IES durch einen solchen schwach wirksamen Wuchsstoff ersetzt wird. Die Abflachung gegenüber der IES-Kurve muß sogar auch dann zustande kommen, wenn ein solcher

<sup>1</sup> Nach LARSEN (1947) ist dagegen bei Anwesenheit von *sehr* viel Hemmstoff auch der Kurvenanstieg herabgedrückt, nicht dagegen bei geringeren Mengen (vgl. seine Abb. 2).

Wuchsstoff nur zur IES hinzutritt, da der schwächere Wuchsstoff dann mit dem stärkeren in Konkurrenz tritt. Der schwächere Wuchsstoff verhält sich dann also *zur IES* wie ein Hemmstoff. Allerdings müßte in diesem letzten Fall die absolute Höhe des IES-Maximums ziemlich unverändert sein; es wäre nur auf höhere Konzentrationen verschoben. Ein solches Verhalten war in unseren Versuchen aber gerade *nicht* zu beobachten (vgl. Tabelle 3). — Es ist jedenfalls vorläufig nicht auszuschließen, daß einige der von uns der Kürze halber als „Hemmstoffe“ bezeichneten Substanzen in Wirklichkeit nur schwache Wuchsstoffe sind, die die IES ersetzen oder vielleicht auch teilweise mit ihr konkurrieren. Die „Hemmwirkung“ ist also *relativ* zu verstehen.

Es muß natürlich zugegeben werden, daß diese Überlegungen noch spekulativen Charakter haben und durch eingehende Prüfung der betreffenden Hemmstoffe unterbaut werden müssen. Das erfordert aber eine besondere Untersuchung, die uns im Rahmen dieser Arbeit nicht mehr möglich war.

Aus dem Verlauf der Kurven geht hervor, daß der Einfluß des Lichtes auf den Wuchsstoffhaushalt bei *Helianthus* und *Bryophyllum* durchaus verschieden ist. Bei *Helianthus* steigert Verdunkelung den Wuchsstoffgehalt. In Einklang mit v. GUTTENBERG u. ZETSCHES Befunden (1956) erwies sich das Licht für die Wuchsstoffbildung als nicht erforderlich. Im Gegensatz zu ihnen, aber in Übereinstimmung mit der älteren Ansicht, ist die Wuchsstoffbildung bei *Bryophyllum* vom Licht abhängig. Bei Verdunkelung oder bei abgeschwächtem Licht ist hier der Wuchsstoffgehalt herabgesetzt.

Eine Zunahme des Wuchsstoffgehaltes bei *Helianthus* im Dunkeln kommt nach Ansicht von v. GUTTENBERG u. ZETSCHES hauptsächlich durch eine Anhäufung im Sproßgipfel zustande, da bei Kohlenhydratmangel der Wuchsstofftransport eingestellt wird. Die Verfasser halten aber auch eine erhöhte Wuchsstoffproduktion durch verstärkten Proteinabbau für möglich. Bei *Bryophyllum* nimmt dagegen der Wuchsstoffgehalt mit der Dauer der Verdunkelung ab. Dieses entgegengesetzte Verhalten legt den Gedanken nahe, daß die Auxinbildung im Dunkeln kein normaler Prozeß, sondern die Folge eines Eiweißabbaues ist.

Unseres Erachtens muß man unterscheiden zwischen einer Wuchsstoffbildung in im Aufbau begriffenen Organen, bei der jedenfalls in vielen Fällen, sicher bei *Bryophyllum*, das Licht fördernd wirkt, und einer Wuchsstoffbildung durch Abbauvorgänge in absterbenden oder doch geschädigten Organen, die auch oder vielleicht gerade im Dunkeln stattfindet. Die fördernde Wirkung des Lichtes auf die Wuchsstoffbildung dürfte dabei mittelbar über eine Steigerung der Proteinsynthese erfolgen. Wenigstens bei *Bryophyllum* fanden wir eine annähernde

Parallelität zwischen Steigerung des Trockengewichts und Wuchsstoffanstieg. Bei *Helianthus* und anderen stark wachsenden Pflanzen tritt wahrscheinlich schon bald bei Kohlehydratmangel eine Schädigung ein. Nach mehreren Tagen Dunkelheit zeigten *Helianthus*-Pflanzen in unseren Versuchen schon deutliche Absterbeerscheinungen. Im Gegensatz dazu stellt *Bryophyllum* im Dunkeln das Wachstum nur allmählich ein, ohne daß die Pflanzen Schädigungen aufweisen. *Bryophyllum* nimmt auch, ebenso wie andere Sukkulenten, nach längerer Verdunkelung bei erneuter Belichtung das Wachstum wieder auf. Beim normalen Wachstum dürfte auch bei *Helianthus* die Wuchsstoffbildung durch Licht gefördert werden. So stellte WENT (1944) bei Tomaten, die nach v. GUTTENBERG u. ZETSCHKE sich bei Verdunkelung ebenso verhalten wie *Helianthus*, nach einem Tag Dunkelheit zunächst eine Wuchsstoffabnahme fest, der vom 2. Tag an ein starker Anstieg folgte. In diesem Falle ist auch wohl ebenso wie bei *Bryophyllum* im Dunkeln die normale Auxinproduktion gehemmt; als Folge des Abbaus steigt jedoch schon bald der Wuchsstoffgehalt sekundär wieder an. Daß absterbende Organe noch eine hohe Wuchsstoffkonzentration haben können, beobachtete DÖRFFLING (1963) an den alten, bereits vergilbenden Blättern von *Acer pseudoplatanus*. Chromatographisch ließen sich bei *Acer* in jungen Blättern neben IES noch 3 weitere Wuchsstoffe und 1 Hemmstoff nachweisen. Alle Stoffe nahmen mit zunehmendem Alter der Blätter ab und waren kurz vor dem Laubfall nicht mehr nachzuweisen bis auf IES, deren Konzentration jetzt wieder stark angestiegen war. Es erscheint daher durchaus plausibel, daß auch stärkere Schädigungen der Pflanzen auf dem Wege über einen gesteigerten Abbau zu einem Anstieg des IES-Gehaltes führen können.

Auffallend war bei unseren Versuchen, daß bei derselben Beleuchtungsintensität der Wuchsstoffgehalt von *Bryophyllum* ganz verschieden sein konnte je nach der Lichtmenge, an welche die Pflanzen vorher gewöhnt gewesen waren. So ergaben die Bryophyllen nach etwa 6wöchentlicher Bestrahlung mit 5000 lx HPL-Licht ( $\sim 1230 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) eine gute Wuchsstoffausbeute (Abb. 8b); sie hatten dagegen nur sehr wenig Wuchsstoff, wenn die Pflanzen nach Belichtung mit 35000 lx ( $\sim 8650 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) einige Tage lang nur 5000 lx ( $\sim 1230 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) erhielten (Abb. 10). Die Wuchsstoffproduktion scheint daher nicht einfach von einer bestimmten Beleuchtungsintensität abzuhängen, sondern sich im Laufe der Zeit an die gegebenen Lichtverhältnisse anzupassen.

Trotz gleicher Trockengewichtsproduktion unter den verwendeten Lampentypen (Philips-TLF-Leuchtstoff- und HPL-Lampen) war die Wuchsstoffbildung in den Sproßspitzen unter den TLF-Lampen mit zunehmender Intensität erheblich höher als unter den HPL-Lampen.

Bei Bestrahlung mit HPL-Lampen trat dagegen eine zunehmende Hemmstoffbildung auf. Neben der Beleuchtungsintensität ist daher auch die Lichtqualität für die Wuchs- und Hemmstoffbildung von Bedeutung. Nach NUERNBERGK (1962) enthält das Spektrum der HPL-Lampen einen größeren Anteil an Blaustrahlung als dasjenige der TLF/34-Leuchtstofflampen (vgl. S. 652). Untersuchungen mit verschiedenen Lichtfarben von annähernd gleicher Energie ergaben eine stärkere Erhöhung des Wuchsstoffgehaltes im Gelb als im Grün oder Blau. Wahrscheinlich ist er auch im Rot erhöht, wie andere Autoren, z.B. MELJER (1959), angeben.

Über die Bildung von Hemmstoff im Licht liegen bisher keine direkten Beobachtungen vor<sup>1</sup>. Aus der Tatsache, daß Gibberellin die Wachstumshemmung im Licht aufhebt, vermuten SIMPSON-WAIN (1961), daß es einem im Licht gebildeten Hemmstoff entgegenwirkt. BAYER (1961) hat aus dem Ausfall von Kompensationstesten (IES + Agar-diffusat) auf die Bildung eines Hemmstoffes in *Helianthus*-Keimlingen bereits bei kurzer Belichtung geschlossen. In unseren Versuchen mit längerer Bestrahlung ist nun aus dem flachen Kurvenverlauf mit herabgedrücktem Maximum auf die Bildung von „Hemmstoffen“ (vgl. S. 663) in den belichteten Pflanzen zu schließen. Da diese Stoffe im Krümmungstest wirksam sind, müssen sie wenigstens ein gewisses Wandervermögen im Pflanzenkörper besitzen.

Es fragt sich nun, ob diese „Hemmstoffe“ auch in der belichteten Pflanze selber wirksam sind, also etwa die Aufhebung des Etiolements im Licht auf ihnen beruht. Aus unseren Versuchen geht das natürlich keineswegs von vornherein hervor. Man könnte sich auch denken, daß es sich etwa um Artefakte handelt, die erst bei der Aufbereitung entstehen, oder um Stoffe, die zwar in der Pflanze im Licht gebildet werden, aber mit dem Wachstum nichts zu tun haben, wie etwa Chlorophyll-derivate oder Phenolkörper, die an der Ligninbildung beteiligt sind. Einige Beobachtungen weisen aber doch darauf hin, daß diese Hemmstoffe das Wachstum der „Mutterpflanze“ beeinflussen. Hemmstoff findet sich im Extrakt nämlich in größerer Menge dann, wenn auch das Wachstum der Pflanzen gehemmt ist, wie bei dem *Helianthus*-Hypokotyl im Licht und bei den Sproßspitzen von *Bryophyllum* sowohl im starken Licht als auch nach längerer Verdunkelung sowie bei tiefer Temperatur. Wir vermuten daher, daß die von uns gefundenen Hemmstoffe wenigstens

<sup>1</sup> Anmerkung bei der Korrektur. In einer kürzlich erschienenen Arbeit gibt MASUDA [Physiol. plantar. 15, 780 (1962)] an, in Weizenwurzelspitzen einen sauren Hemmstoff gefunden zu haben, der nach Belichtung verstärkt auftritt und den er auf Grund seines  $R_f$ -Wertes für den sog. inhibitor  $\beta$  der Wuchsstoffliteratur hält. Weiter berichtet er, daß YOSHIMURA und TAGAWA [J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 51, 559 (1961)] bei keimendem Reis vermehrte Bildung eines neutralen Hemmstoffes bei Belichtung in den basalen lebhaft wachsenden Blatteilen beobachtet haben.

teilweise auch in der eigenen Pflanze wirksam sind. (Es wäre übrigens auch denkbar, daß Hemmstoff als *Folge* einer irgendwie entstandenen Wachstumshemmung aufträte).

Der Extrakt älterer belichteter *Helianthus*-Pflanzen ergab eine abnorm flache Wirkungskurve, was für einen hohen Anteil an Hemmstoffen im Licht spricht. Im Dunkeln scheint dagegen der Hemmstoff zu schwinden. Bei Keimlingen war der Unterschied im Hemmstoffgehalt vielfach nicht so groß. Vielleicht sind diese Hemmstoffe gut alkohol-löslich, aber weniger wasserlöslich.

Bei *Bryophyllum* war der Hemmstoff hauptsächlich in den beiden obersten Blattpaaren und Internodien, die bei stärkerer Bestrahlung auch eine geringere Länge hatten, nachzuweisen, in Sproßspitzen mit 3 Blattpaaren und Internodien viel weniger. Jedenfalls enthalten ältere Blätter keinen Hemmstoff mehr, so daß im Extrakt größerer Spitzen mit 3 Blattpaaren der Hemmstoff mengenmäßig zurücktritt (Versuche mit HPL-Lampen).

Die TLF 65 W/34-Lampen ergaben schwächere Hemmstoffbildung als die HPL-Lampen. Das hängt jedenfalls damit zusammen, daß ihr Spektrum weniger Blau- und Grünstrahlung enthält als das der HPL-Lampen. Entsprechend ergaben auch Versuche mit den verschiedenfarbigen Leuchtstofflampen bei gleicher Energie im Grün und anscheinend auch im Blau stärkere Hemmstoffbildung als im Gelb (Na-Licht) oder Weiß. Die HPL-Lampen enthalten in ihrer Strahlung im Gegensatz zu den TLF 65 W/34-Lampen noch kurzwelliges Infrarot. Dieses ist demnach anscheinend ohne Einfluß auf die Hemmstoffbildung.

Nach unseren Ergebnissen vermuten wir nun, daß bei der Wirkung des Lichtes auf das Wachstum die bisher wenig beachtete Bildung von Hemmstoffen eine wichtige Rolle spielt. Es mag aber dabei darauf hingewiesen werden, daß Wuchsstoffe sowohl wie Hemmstoffe jeweils nur *einen* Faktor für das Wachstum darstellen, das offensichtlich von *vielen* Faktoren abhängt. Hier ist vor allem an den Einfluß der Energie liefernden Atmung sowie der cytologischen Faktoren zu denken. Auch das Licht dürfte mehrere dieser für das Wachstum bedeutsamen Faktoren beeinflussen. Daß Wuchsstoff nicht allein ausschlaggebend ist, zeigt z. B. die Beobachtung von GALSTON u. BAKER (1953), nach der Erbsenepikotyle, die 4 Tage vorher eine Rotstrahlung ( $96 \text{ Std} \times 55 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ ) erhalten haben, jetzt auf Wuchsstoff sehr viel schlechter ansprechen und die 10- bis 100fache IES-Menge erfordern, um im Zuwachstest dieselbe (maximale) Wachstumsförderung zu geben wie etiolierte Epikotyle. GALSTON u. HAND (1949) sprechen von einer „light-induced differential response to auxin“.

Weiter mögen hier noch die Versuche von VAN DER VEEN u. DAAMS (1954) mit *grünen Helianthus*-Hypokotylen angeführt werden, bei denen Licht (im Gegensatz zu etiolierten Hypokotylen) das Wachstum *erheblich fördert*. Die günstige Wirkung des Lichtes kann weder durch Zucker noch durch IES vollständig ersetzt werden. Nun diffundiert aber aus den belichteten Hypokotylstücken nur ein Bruchteil der Phosphatmenge in die umgebende Lösung, welche die Stücke sonst im Dunkeln verlieren. Die Verfasser schließen daher auf eine durch Licht verstärkte Bildung von organischem Phosphat, vermutlich ATP, die als Ursache der Wachstumsförderung durch das Licht angesehen wird. Nach ARNON (1961) ist dieser Vorgang als *lichtbedingte Phosphorylierung* anzusehen, bei dem Strahlungsenergie in chemische Energie umgewandelt wird.

Es bleibt abzuwarten, welche Wege des Lichteinflusses auf das Wachstum spätere Untersuchungen noch aufdecken werden. Mit unserer vorliegenden Arbeit möchten wir vor allem auf den Einfluß des Lichtes auf die Hemmstoffbildung hinweisen.

#### Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

In Übereinstimmung mit v. GUTTENBERG u. ZETSCHKE (1956) wurde in den Sproßgipfeln sowie in einzelnen Blättern und Internodien von *Helianthus annuus* nach Verdunkeln eine Zunahme des Wuchsstoffgehaltes festgestellt. — Diese Tatsache wird mit einer Schädigung der gegen Verdunkelung empfindlichen Pflanze in Verbindung gebracht, wobei vermutlich Eiweißabbau eine Rolle spielt.

Die Wirkungskurven der Extrakte zeigten bei belichteten Pflanzen einen flacheren Verlauf mit niedrigeren maximalen Krümmungswinkeln im Hafertest, woraus auf eine stärkere Hemmstoffbildung im Licht geschlossen wird.

Im Gegensatz zu *Helianthus* nahm der Wuchsstoffgehalt bei *Bryophyllum daigremontianum* mit der Dauer der Verdunkelung zunehmend ab. Die Pflanzen zeigten dabei keine Schädigung.

Bei Belichtung mit größeren Lichtmengen zeigte sich bei Philips-Leuchtstofflampen vor allem eine höhere Wuchsstoffkonzentration in den Sproßspitzen, während bei HPL-Lampen, die in ihrem Spektrum mehr Blau- und Grünstrahlung enthalten, der Hemmstoff stark vermehrt wurde.

Belichtung mit der Na-Dampflampe hatte starke Vergeilung der Pflanzen zur Folge. Ein Vergleich der Wirkungskurven mit derjenigen von normal belichteten Pflanzen spricht für einen geringeren Hemmstoffgehalt der mit gelbem Licht bestrahlten Pflanzen. Bei Bestrahlung mit Blau und Grün scheint dagegen die Bildung einer hemmenden Substanz zu erfolgen.

*Bryophyllum*-Pflanzen, die bei tiefer Temperatur (13° C) gehalten wurden, enthielten mehr Hemmstoff und weniger Wuchsstoff und wuchsen langsamer als solche bei 21° C. Bei 29° C war das Wachstum besser als bei 21° C, die Wuchsstoffkonzentration jedoch unverändert.

Da sich die Hemmstoffe gerade dann in größerer Menge in den Extrakten finden, wenn auch das Wachstum der Pflanzen gehemmt ist (*Helianthus* im Licht; *Bryophyllum* in starkem Licht und nach längerer Verdunkelung sowie bei tiefer Temperatur), wird vermutet, daß sie auch das Wachstum der produzierenden Pflanze beeinflussen.

Schließlich werden noch Beobachtungen über die Anthocyanbildung in Abhängigkeit von der spektralen Zusammensetzung des Lichtes mitgeteilt (s. S. 643 ff.).

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für die Unterstützung dieser Arbeit.

#### Literatur

- ARNON, D. J.: Cell-free photosynthesis and the energy conversion process. *Light and Life*, p. 489—566. Ed. by W. D. McELROY and B. GLASS. The Johns Hopkins Press 1961.
- AUDUS, L. J., and R. THRESH: The effects of synthetic growth substances in the level of endogenous auxins in plants. *Sympos. Wye College 1955*. Ed. R. L. WAIN and F. WIGHTMAN. London 1956.
- AVERY, G. S., and C. D. LA RUE: Growth and tropic responses of excised *Avena* coleoptiles in culture. *Bot. Gaz.* **100**, 186—199 (1938).
- BAYER, M.: Über die Aktivierung des Hemmstoffsystems von *Helianthus* durch kurzfristige Belichtung. *Planta (Berl.)* **57**, 258—265 (1961).
- BLAAUW-JANSEN, G.: The influence of red and far red light on growth and phototropism of *Avena* seedlings. *Acta bot. neerl.* **8**, 1—39 (1959).
- BORTHWICK, H. A., and S. B. HENDRICKS: Effects of radiation on growth and development. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. 16, S. 299—330. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1961.
- BÜNNING, E.: Über die Verhinderung des Etiollements. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **59**, 2—9 (1941).
- DÖRFFLING, K.: Über das Wuchsstoff-Hemmstoffsystem bei *Acer pseudoplatanus*. *Planta (Berl.)* im Druck (1963).
- GALSTON, A. W., and R. S. BAKER: Studies on the physiology of light action. II. The photodynamic action of riboflavin. *Amer. J. Bot.* **36**, 773—780 (1949).
- — — Studies on the physiology of light action. III. Light activation of a flavo-protein enzyme by reversal of a naturally occurring inhibition. *Amer. J. Bot.* **38**, 190—195 (1951).
- — — Studies on the physiology of light action. IV. Light enhancement of auxin-induced growth in green peas. *Plant. Physiol.* **26**, 311—317 (1951 a).
- — — Studies on the physiology of light action. V. Photoinductive alteration of auxin metabolism in etiolated peas. *Amer. J. Bot.* **40**, 512—516 (1953).
- — — and M. E. HAND: Studies on the physiology of light action. I. Auxin and the light inhibition of growth. *Amer. J. Bot.* **36**, 85—94 (1949).
- GANTZER, E.: Wirkungen von Cumarin auf Wachstums- und Entwicklungsvorgänge und seine Wanderungsfähigkeit im Pflanzengewebe. *Planta (Berl.)* **55**, 235—253 (1960).

- GENZEL, L.: Durchlässigkeit von Wasser im nahen Ultrarot. *Optik* **9**, 143 (1952).
- GUTTENBERG, H. v., u. K. ZETSCHKE: Der Einfluß des Lichtes auf die Auxinbildung und den Auxintransport. *Planta (Berl.)* **48**, 99—134 (1956).
- HAHN, I.-M.: Morphologische und wirkstoffphysiologische Untersuchungen an Pflanzen, die bei ausschließlich künstlichem Licht herangezogen wurden. I. *Gartenbauwiss.* **24** (6), 363—410 (1959).
- HEMBERG, T.: Establishment of acid growth-inhibiting substances in plant extracts containing auxins by means of the *Avena* test. *Physiol. Plantarum (Cph.)* **4**, 437—445 (1951).
- LARSEN, P.: *Avena* curvatures produced by mixtures of growth promoting and growth retarding substances. *Amer. J. Bot.* **34**, 349—356 (1947).
- LINSER, H.: Über das Vorkommen von Hemmstoff in Pflanzenextrakten sowie über das Verhältnis von Wuchsstoffgehalt und Wuchsstoffabgabe bei Pflanzen oder Pflanzenteilen. *Planta (Berl.)* **31**, 32—59 (1940).
- H. MAYR u. F. MASCHKE: Papierchromatographie von zellstreckend wirksamen Indolkörpern aus *Brassica*-Arten. *Planta (Berl.)* **44**, 103—120 (1954).
- LUCKWILL, L. C.: Studies of fruit development in relation to plant hormones. IV. Acidic auxins and growth inhibitors in leaves and fruits of the apple. *J. Horticult. Sci.* **32**, 18—33 (1957).
- MCILVAINE, H. R. C., and H. W. POPP: Further studies on growth substances in relation to the mechanism of the action of radiation on plants. *J. agric. Res.* **60**, 207—215 (1940).
- MEIJER, G.: The influence of light and of growth regulators on the elongation of gherkin seedlings. *Acta bot. neerl.* **7**, 621—626 (1958).
- MELCHIOR, G. H.: Über den Abbau von Indolderivaten. Photolyse durch ultraviolette Licht. *Planta (Berl.)* **50**, 262—290 (1957).
- METZNER, P.: Zur Kenntnis der Stoffwechseländerungen bei einseitig belichteten Keimpflanzen. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **54**, 455—471 (1936).
- MEYER, J.: Die photolytischen Abbauprodukte der Indol-3-Essigsäure und ihre physiologische Wirkung auf das Wachstum der *Avena*-Koleoptile. *Z. Bot.* **46**, 125—160 (1958).
- MOHR, H.: Wirkungen kurzwelligen Lichtes. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. 16, S. 439—531. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1961.
- The effects of long visible and near infrared radiation on plants. In: *Progress in Photobiology. Proc. 3rd Intern. Congr. Photobiol. 1961a*, p. 44—49.
- NUERNBERGK, E. L.: *Kunstlicht und Pflanzenkultur*. 312 S. München-Bonn-Wien: BLV Verlagsgesellschaft 1961.
- Die Kunstlichtbeleuchtung der Pflanzen. *Umschau in Wissensch. u. Technik* **62**, 113—116 (1962).
- Temperatur und Kohlendioxyd-Stoffwechsel bei *Bryophyllum daigremontianum* (R. HAMET et PERRIER) BERG. *Port. Acta biol. A* **6**, 298—358 (1962a).
- OPPENORTH, W. F. F.: On the role of auxin in phototropism and light-growth reactions of *Avena*-coleoptiles. *Rec. Trav. bot. néerl.* **38**, 287—372 (1941).
- OVERBEEK, J. VAN: Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei *Raphanus*. *Rec. Trav. bot. néerl.* **30**, 537—626 (1933).
- RAADTS, E.: Untersuchungen über den Wuchsstoffhaushalt bei *Bryophyllum crenatum* BA., *Bryophyllum daigremontianum* (HAMET et PERRIER) BERG und ihrer Bastarde. *Z. Bot.* **50**, 169—200 (1962).
- RUGE, U.: Der Auxingehalt von *Tradescantia*-Blättern in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. *Naturwissenschaften* **47**, 381 (1960).
- SAUBERER, F., u. O. HÄRTEL: *Pflanze und Strahlung*. 268 S. Leipzig 1959.

- SHIBAOKA, H.: Studies on the mechanism of growth inhibiting effect of light. *Plant and Cell Physiol.* **2**, 175—197 (1961).
- SIMPSON, G. M., and R. L. WAIN: A relationship between gibberellic acid and light in the control of internode extension of dwarf peas (*Pisum sativum*). *J. exp. Bot.* **12**, 207—216 (1961).
- SÖDING, H.: Die Wuchsstofflehre. 304 S. Stuttgart: Georg Thieme 1952.
- VEEN, R. VAN DER, and J. DAAMS: Experiments on growth of *Helianthus* seedlings. *Proc. kon. ned. Akad. Wet. C* **57**, 81—91 (1954).
- WENT, F. W.: Plant under controlled conditions. III. Correlation between various physiological processes and growth in the Tomato plant. *Amer. J. Bot.* **31**, 597—618 (1944).
- WIT, J. L. DE: Growth substance relations in the *Avena* coleoptile studied by means of the geotropic response. *Acta bot. néerl.* **6**, 1—45 (1957).

Dr. E. RAADTS,

Botanisches Museum, 1 Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Str. 6—8,

Prof. Dr. H. SÖDING,

Staatsinstitut für allgemeine Botanik, 2 Hamburg 36, Jungiusstraße 6

Prof. Dr. E. L. NUERNBERGK,

Staatsinstitut für allgemeine Botanik, 2 Hamburg 36, Jungiusstraße 6