

Aus dem Institut für Gartenbau Dresden-Pillnitz der Deutschen Akademie  
der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

BEZIEHUNGEN ZWISCHEN DER PHOTOPERIODISCHEN  
ANGEPAßTHEIT DER PFLANZEN  
UND DER GEOGRAPHISCHEN BREITE IHRER HEIMAT

Von

W. JUNGES

Mit 18 Textabbildungen

(Eingegangen am 18. Dezember 1956)

**I. Problematik und Problemstellung**

„Die Kurztagpflanzen stammen zumeist aus der tropischen und subtropischen Region, also aus Gebieten, in denen auch der natürliche Tag kurz ist, die Langtagpflanzen dagegen sind vorwiegend in den gemäßigten und polaren Regionen beheimatet“ (BÜNNING 1953, S. 451). Diese Feststellung bezieht sich zunächst auf die *Häufigkeit* der beiden hauptsächlichsten photoperiodischen Klassen in verschiedenen geographischen Breiten, sagt aber nichts über den *Grad der photoperiodischen Angepaßtheit* und dessen eventuellen Zusammenhang mit der geographischen Breite aus.

Eine Pflanze muß als um so strenger photoperiodisch angepaßt gelten, je unabdingbarer ihr Entwicklungsablauf an bestimmte photoperiodische Voraussetzungen gebunden ist. Je ausgeprägter die photoperiodische Angepaßtheit, desto eindeutiger und stärker wird die Pflanze auf photoperiodische Behandlungen ansprechen und mit desto größerer Sicherheit wird sich auch aus den Untersuchungen verschiedener Autoren an der gleichen Pflanze immer wieder die gleiche photoperiodische Klassenzuordnung ergeben.

Für Fragen der Naturalisation (im Sinne v. REGELS, 1944) und des praktischen Pflanzenbaues sowie auch der Züchtung ist der Grad der photoperiodischen Angepaßtheit nicht weniger entscheidend als die Kenntnis der photoperiodischen Klasse selbst — abgesehen davon, daß auch die Klassenzuordnung bei weitem nicht immer eindeutig ist. Es sind vielmehr „sehr häufig innerhalb einer Art alle Abstufungen von extrem tageslängenabhängigen bis zu tagneutralen Formen zu finden, so daß es nur selten möglich ist, eine gegebene Art der einen oder anderen photoperiodischen Klasse en bloc zuzuschreiben“ (MELCHERS und LANG 1948, S. 120).

Dem wäre nach unseren Erfahrungen nur noch hinzuzufügen, daß sogar die gleiche Sorte einer Kulturpflanze von Fall zu Fall photoperiodisch verschieden zu reagieren scheint. Zum mindesten nimmt in zahlreichen Fällen die Unsicherheit der photoperiodischen Zuordnung mit der Zahl der Untersuchungen zu.

Während nach den ersten Arbeiten von GARNER und ALLARD (1920) oder nach den von SCHICK (1932) oder von ADLER (1940) aufgestellten Pflanzenlisten eine relativ eindeutige photoperiodische Charakterisierung der Pflanzenarten möglich schien, tritt in den tabellarischen Zusammenstellungen von SAMYGIN (1946), in denen annähernd die gesamte einschlägige Weltliteratur zusammengefaßt ist, klar zutage, daß die Unsicherheit der photoperiodischen Zuordnung nicht die Ausnahme, sondern die Regel ist. Die gleichen Pflanzenarten werden von verschiedenen Autoren nicht nur einerseits als Kurztagpflanzen bzw. Langtagpflanzen und andererseits als tagneutral, sondern von einem Autor als Kurztagpflanzen, vom anderen als Langtagpflanzen befunden. Die Ursache für die verschiedene Reaktionsweise dürfte in der Verschiedenheit der

Tabelle 1. Die photoperiodische Reaktion von 14 Zierpflanzenarten, die nach

Abb. Nr.	Artzugehörigkeit der Versuchspflanzen	Heimat bzw. natürliches Vorkommen der Pflanzen		
		geographisch		klimato- logisch
		Heimatgebiet	mittl. geogr. Breite	Klimatypus n. KÖPPEN (1931)
a	b	c	d	e
1	<i>Begonia semperflorens</i> LINK et OTTO („Weiße Gruppenkönigin“)	auf Tropen be- schränkt	5°	A
2	<i>Fuchsia speciosa</i> HORT.	Mexiko, Peru, Mittelamerika	10°	A
3	<i>Salvia splendens</i> KER-GAWL. („Johannisfeuer“)	Regenwälder Brasiliens	5°	A
4	<i>Senecio cruentus</i> DC. („Erfurter Zwerg Matador“)	Kanarische Inseln	30°	BS
5	<i>Freesia hybrida</i> HORT.	Südafrika	30°	Cs
6	<i>Delphinium ajacis</i> L. var. <i>hya-</i> <i>cinthiflorum</i> HORT.	Mittelmeergebiet	40°	Cs
7	<i>Matthiola incana</i> R. BR. („Nizzaer Winter-Riesen“)	Mittelmeergebiet	40°	Cs
8	<i>Matthiola incana</i> R. BR. var. <i>annua</i> HORT. („Allgefüllte frühe Niedrige“)	Mittelmeergebiet	40°	Cs
9	<i>Lathyrus odoratus</i> L. („Spencer- Wicken“)	Mittelmeer (Sizilien)	40°	Cs
10	<i>Schizanthus pinnatus</i> RUIZ et PAV.	Chile	45°	Cf
11	<i>Papaver nudicaule</i> L.	Island	65°	E
12	<i>Primula veris</i> L. em. HUDS.	Europa bis Asien	55°	Cf
13	<i>Primula obconica</i> HANCE var. <i>grandiflora</i> HORT.	Osttibet	30°	Dw
14	<i>Primula</i> × <i>kevensis</i> W. WATS.	Westhimalaja bzw. Südarabien	25°	BW

Versuchskonstellationen der verschiedenen Autoren liegen. Da aber die Untersuchungen unter verschiedenen geographischen Breiten, zu verschiedenen Jahreszeiten, im Freiland oder unter Glas, mit künstlicher Verdunklung oder künstlicher Belichtung, bei verschiedener Beleuchtungsstärke, an Pflanzen verschiedenen Alters usw. durchgeführt wurden, so sind die Ergebnisse verschiedener Autoren nur bedingt miteinander vergleichbar.

Im folgenden wird an Hand von Jarowisationsreihen von Zierpflanzen, die ihre Heimat in geographisch sehr verschiedenen Gebieten der Erde haben und die nebeneinander im Kurztag und im Langtag kultiviert wurden, versucht, den Grad der photoperiodischen Angepaßtheit exakt zu erfassen und in Beziehung zur geographischen Breite des Heimatgebietes zu setzen.

## II. Methodik

Die 14 in Tabelle 1 aufgeführten Zierpflanzenarten (Gartensorten bzw. Sortengemische) wurden als Samen bei  $+3^{\circ}\text{C}$  ( $+2^{\circ}$  bis  $+4^{\circ}$ )

*Samenjarowisation im Kurz- bzw. Langtag kultiviert wurden. Näheres im Text*

Blühbeginn der Trocken- aussaat im Kurztag (n-ter Tag nach der Aussaat)	Bewertung des photoperiodischen Charakters				
	Grund- charakter <i>G</i>	Adaptations- index <i>A</i>	<i>P</i> -Wert (%) der Differenz des Blüh- beginns	Mittleres Ausmaß des photoperiodi- schen Effektes ( <i>E</i> in %)	Schluß- charak- teristik <i>S</i>
f	g	h	i	k	l
$+3^{\circ}\text{C}$ 225	K	-0,59	> 5	- 1,0	$K_1$
238	K	-0,33	> 5	- 2,6	$K_1$
228	K	-1,00	2,40	- 5,5	$K_2$
174	K	-1,00	< 0,1	- 25,7	$K_5$
180	K	-1,00	< 0,1	- 38,2	$K_5$
455	K	-0,17	> 5	- 2,2	$K_1$
201	K	-1,00	0,21	- 5,0	$K_1$
195	K	-0,67	1,27	- 4,0	$K_3$
189	K	+1,00	< 0,1	+ 18,5	$L_5$
200	L	+1,00	< 0,1	+ 5,2	$L_4$
134	L	+0,14	> 5	+ 0,1	$L_1$
229	K	-1,00	1,70	- 12,3	$K_3$
221	K	-1,00	0,18	- 4,9	$K_3$
213	K	-1,00	> 5	- 3,4	$K_2$
274	K	-1,00	> 5	- 3,4	$K_2$

jarowisiert. Der Jarowisation ging eine 24stündige Anquellung in Leitungswasser bei Zimmertemperatur voraus. Die Jarowisationsvarianten waren so angesetzt worden, daß am 16. Oktober 1952 je eine Jarowisationsreihe mit 0-, 7-, 14-, 28- und 42tägiger Jarowisation im Kurztag und im Langtag ausgesät werden konnte. Als Kontrolle wurde außer der Ankeimungsvariante (Jarowisationsvariante Null) je eine Trockenaussaat ( $t'$ ) angelegt.

Der Langtag wurde durch Belichtung mittels HNT-Röhren des VEB R-F-T, Berliner Glühlampen-Werk, erzielt, deren spektrale Energieverteilung annähernd der des diffusen Tageslichtes entspricht. Die Belichtung wurde vor Beginn des natürlichen Tages gegeben und ergänzte die natürliche Tageslänge zwischen Oktober und Mitte März auf 14 bis 18 Std. Die Beleuchtungsstärke war so bemessen, daß einerseits ein photoperiodischer Effekt und andererseits keine Photosynthese größeren Ausmaßes zu erwarten war. Da das mit etwa 220 Lux belichtete Mittelbeet des photoperiodischen Gewächshauses zeitweise nicht für alle Kulturen ausreichte, mußte wechselweise ein Teil von ihnen vorübergehend auf den nur mit etwa 60 Lux belichteten Seitenstellagen untergebracht werden. Nähere Angaben über die Einrichtung des photoperiodischen Hauses finden sich an anderer Stelle (JUNGES 1955). Die Kulturmaßnahmen wurden, soweit es die Vielfalt der Kulturen irgend erlaubte, nach den Regeln der gärtnerischen Praxis durchgeführt.

Jede Versuchsvariante war im allgemeinen durch 10 Töpfe mit je 1 Pflanze vertreten. Die Pflanzen wurden einzeln bonitiert.

### III. Einzelbefunde

Von den zahlreichen Bonituren soll hier nur der Blühbeginn berücksichtigt werden. Als „Blühbeginn“ wurde im allgemeinen, ab Aussaat gerechnet, der Tag der ersten offenen Blüte einer jeden Pflanze, bei *Fuchsia*, *Delphinium*, *Matthiola* und *Papaver* der Tag des „Farbezeigens“ der Blüten registriert. Aus den Blühbeginn-Bonituren jeder Versuchsvariante wurde das arithmetische Mittel gebildet und auf die Entwicklungsdauer der Trockenaussaat ( $t'$ ) von Aussaat bis Blühbeginn im Kurztag ( $t'_K = 100$ ) bezogen. Eine auf diesen Wert bezogene prozentuale Blühverfrühung kommt in den Diagrammen Abb. 1—14 als positiver, eine Blühverzögerung als negativer  $y$ -Wert zum Ausdruck. Der Tag des Blühbeginns von  $t'_K$  selbst ist in Tabelle 1, Spalte f, angegeben. Auf der rechten Seite der Diagramme sind die Ordinatenwerte in jeweils absolutem Maßstab, d. h. in Tagen verzeichnet. Alle Diagramme haben hinsichtlich Jarowisationsdauer und relativem Blühbeginn den gleichen Maßstab. Die Kurven der hier nicht wiedergegebenen Blütenzahlen je Pflanze sind denen des Blühbeginns in der Regel weitgehend positiv proportional.

Tabelle 1 enthält weiterhin Angaben über die geographische und klimatologische Heimat der Pflanzenarten (vgl. Spalte c, d und e). Die geographischen Angaben wurden aus HEGI (o. J.) und aus GRUNERT (1952) entnommen. Das Heimatklima konnte meist nur sehr grob charakterisiert, zum Teil nur geschätzt werden, da die Angaben über die Herkunft unserer Kulturpflanzen oft sehr unsicher und allgemein gehalten sind oder doch keine detaillierten klimatologischen Angaben erlauben. Die Klimaformeln beziehen sich auf das System der Klimate nach KÖPPEN (1931); für die klimatologische Zuordnung der Heimatgebiete wurden Karten aus SCHIMPER—v. FABER (1935) und aus SYDOW-WAGNER (1944) herangezogen.

Die Symbole der Klimaformeln bedeuten im einzelnen:

A = Mittel des kältesten Monats über  $+18^{\circ}\text{C}$ , B = Regenmenge unter der Trockengrenze, C = kältester Monat zwischen  $+18^{\circ}$  und  $-3^{\circ}\text{C}$ , D = kältester Monat unter  $-3^{\circ}\text{C}$ , E = wärmster Monat unter  $+10^{\circ}\text{C}$ , F = wärmster Monat unter  $0^{\circ}\text{C}$ , S = Steppenklima, W = Wüstenklima, f = beständig feucht, s = trockenste Zeit im Sommer, w = trockenste Zeit im Winter.

Die unterschiedliche Wirkung der Jarowisation im Kurztag und im Langtag läßt sich in keine allgemeine Regel fassen. HARDER und v. DENFFER (1937) haben schon unter den Langtagpflanzen sowohl solche gefunden, die im Langtag, als auch solche, die im Kurztag den größeren relativen Jarowisationseffekt zeigten. Das vorliegende Material gibt

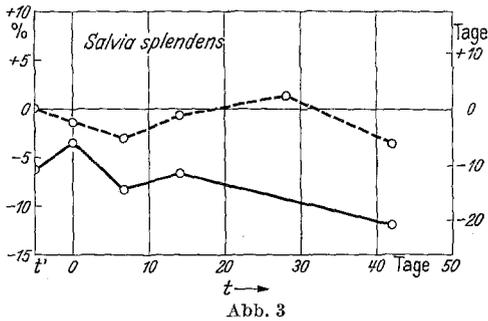
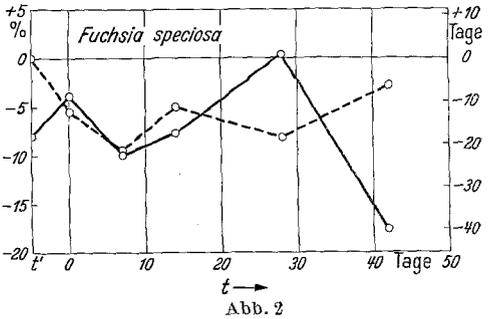
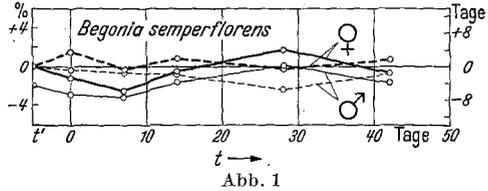


Abb. 1—3. Einfluß von Jarowisation und anschließender photoperiodischer Behandlung auf den Blühbeginn von verschiedenen Zierpflanzen (vgl. Tabelle 1).  $x$  Jarowisationsdauer in Tagen.  $y$  Verfrüherung (+) bzw. Verzögerung (—) des Blühens gegenüber der im Kurztag kultivierten Trockenaussaat. Linke  $y$ -Skala: relative Blühverfrüherung bzw. -verzögerung, bezogen auf die Entwicklungsdauer von Aussaat bis Blühbeginn bei der im Kurztag kultivierten Trockenaussaat  $t' = 100\%$ . Rechte  $y$ -Skala: absolute Blühverfrüherung bzw. -verzögerung in Tagen. — Im Langtag; ---- im Kurztag

einen weiteren Einblick in die Mannigfaltigkeit des Zusammenwirkens von Jarowisation und Photoperiodik. Die Blühbeginnkurven laufen in manchen Fällen in Kurztag und Langtag nahezu parallel, in anderen Fällen sind sie — besonders wenn man die Ankeimungsvariante Null unberücksichtigt läßt — verhältnismäßig streng gegenläufig, oder sie scheinen keinerlei Beziehungen zueinander zu haben.

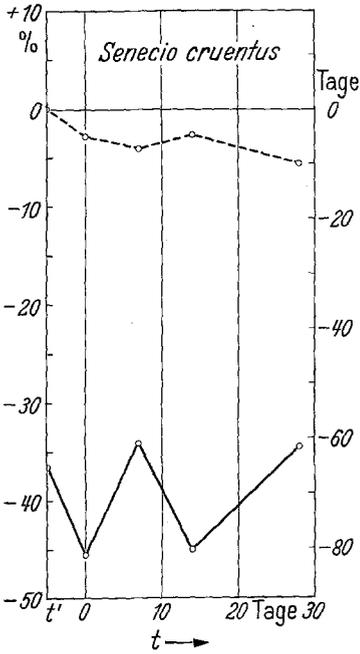


Abb. 4

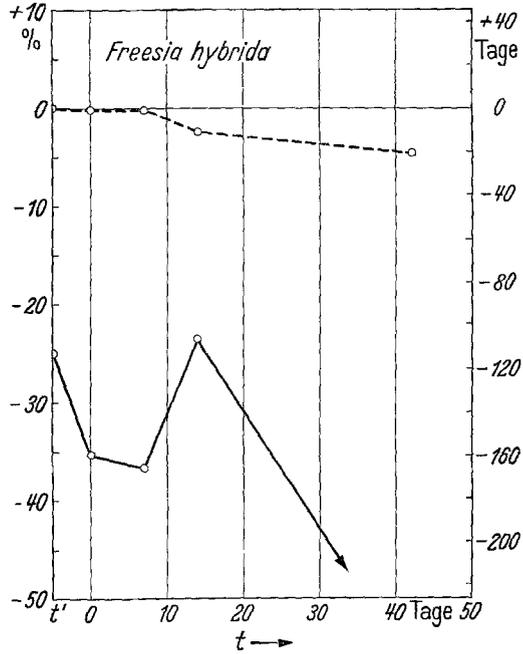


Abb. 5

Abb. 4 u. 5. Erläuterung vgl. Abb. 1—3

Die technische Jarowisation wirkt nur in wenigen Fällen eindeutig positiv, so bei *Lathyrus* und bei *Delphinium*. Bei *Lathyrus* besteht im Langtag eine positive Korrelation zwischen Jarowisationsdauer und Blühverfrüfung mit  $r = +0,88$  bei einem Zufallshöchstwert von 0,87 für  $P = 1\%$ . Die Auswirkungen von Jarowisation und Photoperiodik bei *Lathyrus odoratus* ist an anderer Stelle in praktisch-ertragsmäßiger Hinsicht wie auch im Hinblick auf die Frage des Jarowisations-„Bedürfnisses“ ausführlich erörtert worden (JUNGES 1955).

Den deutlichsten positiven Effekt bringt die Jarowisation bei *Delphinium*. Hier korrelieren Jarowisationsdauer und Blühverfrüfung, unabhängig von der Photoperiodik, mit  $r = +0,82$  bei einem Zufallshöchstwert von 0,71 für  $P = 1\%$ . Allerdings wird die bei *Delphinium ajacis* bekannte Verbänderung der Sprosse (vgl. HEGI) mit zunehmender

Jarowisationsdauer immer häufiger und stärker. Bei 42 Jarowisationstagen waren sämtliche Pflanzen im höchsten Grade verbändert und boten einen in gärtnerischer Hinsicht äußerst unerfreulichen Anblick.

Zieht man das Heimatklima der Pflanzen in Betracht, so muß auffallen, daß die Vertreter der A-Klimate durch die niedrige Jarowisationstemperatur

kaum jemals insultiert werden. Auf der anderen Seite erfährt aber auch der Islandmohn, von dem man auf Grund seiner Herkunft aus einem E-Klima annehmen sollte, daß er für mikrotherme Jarowisation besonders dankbar wäre, durch die Jarowisation keine Förderung. Diese auffälligen Erscheinungen werden weiter unten eine Erklärung finden.

Versucht man, die Pflanzen in Kurztagpflanzen und Langtagpflanzen (und eventuell Tagneutrale) zu klassifizieren, so wäre dies auf Grund der Trockenaussaaten oder der Ankeimungsvariante 0 oder irgendeiner isolierten Jarowisationsvariante ohne weiteres eindeutig möglich. Das Vorliegen von Jarowisationsreihen kann aber die

Entscheidung ungemein erschweren, wenn sich die Jarowisationskurven ein oder mehrere Male überschneiden. Nimmt man vorläufig die photoperiodische Reaktion der Trockenaussaat als für die photoperiodische Klassifizierung und Namengebung entscheidend an, so ergibt sich der in Tabelle 1, Spalte g, eingetragene „photoperiodische Grundcharakter“ G.

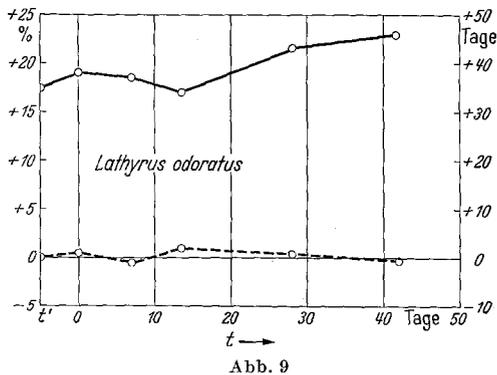
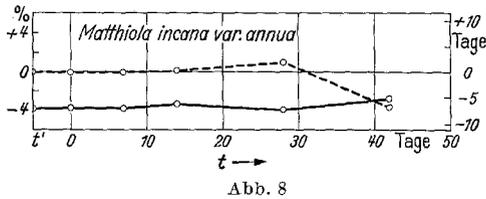
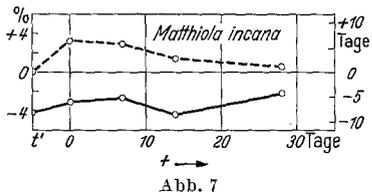
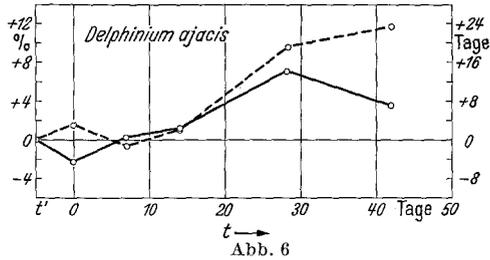


Abb. 6—9. Erläuterung vgl. Abb. 1—3

Aus den Diagrammen ist aber zu entnehmen, daß sowohl der zeitliche Abstand des Blühbeginns in Kurztag und Langtag sehr verschieden

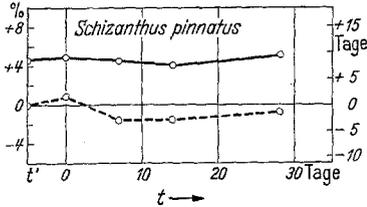


Abb. 10

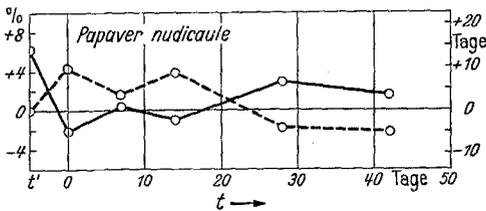


Abb. 11

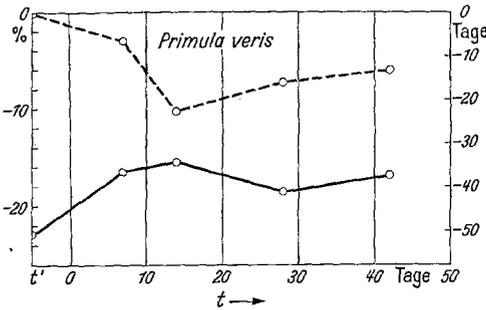


Abb. 12

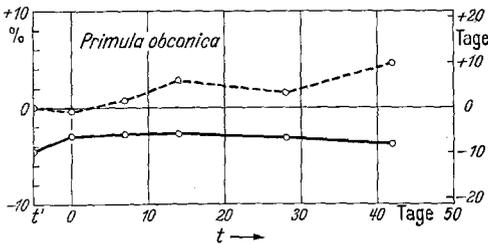


Abb. 13

groß, als auch die durch die Jarowisation hervorgerufene Modifizierung des photoperiodischen Verhaltens sehr verschieden stark sein kann. Greifen wir wiederum die drei Vertreter der A-Klimate (*Begonia*, *Fuchsia* und *Salvia*) zugleich als Vertreter niederer geographischer Breiten heraus, so sind dies in keiner Weise besonders ausgeprägte Kurztagpflanzen, wie andererseits auch der Langtag-Charakter des Islandmohnes wesentlich schwächer als der der beiden anderen Langtagpflanzen (*Lathyrus* und *Schizanthus*) ist.

Es kann hieraus vermutet werden, daß die photoperiodische Reaktionsfähigkeit oder Angepaßtheit bei Pflanzen mittlerer geographischer Breiten stärker

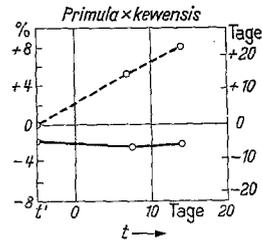


Abb. 14

Abb. 10—14. Erläuterung vgl. Abb. 1—3

ausgeprägt ist als bei solchen höherer oder niederer Breiten; für eine endgültige Beurteilung reicht aber dieser erste, subjektive, durch die Diagramme hervorgerufene Eindruck nicht aus. Um diese Frage exakt

nachprüfen zu können, bedarf es zunächst einer genaueren Erfassung der graduell verschiedenen photoperiodischen Angepaßtheit.

#### IV. Die Erfassung der graduell verschiedenen photoperiodischen Angepaßtheit

Ein nicht-komplexer einmalig durchgeführter photoperiodischer Versuch führt zwangsläufig zu einer eindeutigen Zuordnung der betreffenden Pflanzenart zu einer der drei photoperiodischen Klassen der Kurztagpflanzen, der Langtagpflanzen oder der Tagneutralen; eine vierte Möglichkeit gibt es nicht. Der gleiche Fall liegt vor, wenn wir auf Grund des Verhaltens der Trockenaussaaten unserer Jarowisationsreihen den *photoperiodischen Grundcharakter G* der Pflanzen bestimmen (s. oben). Die früheren Listen photoperiodischer Pflanzen (z. B. SCHICK 1932, ADLER 1940) enthielten im wesentlichen Ergebnisse, die auf nur einer Untersuchung beruhten und riefen infolgedessen den Eindruck hervor, daß die photoperiodische Reaktionsweise der Pflanzenarten eindeutig sei. Sobald aber der photoperiodische Versuch zu verschiedenen Jahreszeiten, unter verschiedenen Klimaten oder unter Variierung weiterer Faktoren durchgeführt wird, geht diese Eindeutigkeit sehr oft verloren (vgl. die Tabellen in SAMYGIN 1946), und es zeigt sich, daß die photoperiodische Angepaßtheit sehr verschieden streng sein kann.

In den in Kurztag und Langtag herangezogenen Jarowisationsreihen ist bereits eine Möglichkeit gegeben, den Grad der photoperiodischen Angepaßtheit exakter zu erfassen. Hierbei liegt die Annahme zugrunde, daß Pflanzen, die bei verschiedener Jarowisationsdauer immer den gleichen photoperiodischen Charakter zeigen, auch unter dem Wechsel anderer Umweltfaktoren an ihrem photoperiodischen Charakter strenger festhalten werden als solche Pflanzen, deren photoperiodischer Charakter sich unter dem Einfluß wechselnder Jarowisationsdauer ändert. Die technische Jarowisation wird hier als ein physiologisch wirkender, die photoperiodische Reaktion modifizierender Umweltfaktor aufgefaßt. Dabei ist sehr günstig, daß, wie bereits oben festgestellt, die Jarowisation bei  $+ 3^{\circ} \text{C}$  auch auf tropische Pflanzen keineswegs besonders störend, sondern wider Erwarten milde wirkt.

Wir benutzen die Jarowisationsreihen zur Berechnung eines *Adaptations- oder Angepaßtheits-Indexes*“  $A = \frac{K + L + N}{n}$ , wobei  $K$  die Zahl der Fälle angibt, in denen die Pflanze innerhalb der Jarowisationsreihe (einschließlich  $t$  und  $0$ ) als Kurztagpflanze,  $L$  in denen sie als Langtagpflanze und  $N$  in denen sie tagneutral reagiert;  $n$  gibt die Anzahl der Glieder der Jarowisationsreihe an.

Die Jarowisationsreihe wird auf diese Weise gewissermaßen in eine ihrer Gliederzahl entsprechende Anzahl von nicht-komplexen, rein

photoperiodischen Einzelversuchen aufgelöst, deren jeder eine eindeutige photoperiodische Charakterisierung erlaubt. Aus der arithmetischen Mittelung dieser Einzelcharakteristiken ergibt sich dann der Adaptationsindex  $A$  (A-Index).

Setzt man die Zahl der Kurztags-Befunde mit negativem, die der Langtags-Befunde mit positivem Vorzeichen und Fälle von Tagneutralität mit 0 in die Formel ein, so ergeben sich für  $A$  Werte zwischen  $-1,00$  (= reine Kurztag-Reaktion) und  $+1,00$  (= reine Langtag-Reaktion innerhalb der Jarowisationsreihe). Die auf diese Weise ermittelten A-Indizes unserer Versuchspflanzen sind in Tabelle 1, Spalte h, aufgeführt.

Wenn auch bei der Berechnung des A-Index weder die absoluten Differenzen zwischen Kurztags- und Langtags-Effekt, noch die Streuung innerhalb der Jarowisationsreihen berücksichtigt werden, so orientiert der A-Index doch sehr gut über den Grad der photoperiodischen Angepaßtheit auch in solchen Fällen, in denen Differenz und Streuung nicht berechnet werden können. Letzteres gilt vor allem für die Zusammenfassung von Ergebnissen verschiedener Autoren über die gleiche Pflanze. An die Stelle der Einzelcharakteristiken innerhalb der Jarowisationsreihe ( $K$ ,  $L$  und  $N$  in der Formel des A-Index) treten dann die von den verschiedenen Autoren erhobenen Einzelbefunde (Kurztagpflanze, Langtagpflanze oder Tagneutralität). Weiter unten wird von dieser Möglichkeit Gebrauch gemacht werden.

In den Jarowisationsreihen jedenfalls ist die Berechnung der *statistischen Signifikanz des Unterschiedes* zwischen dem Blühbeginn in Kurztag und Langtag ohne weiteres möglich. In Tabelle 1, Spalte i, sind die entsprechenden  $P$ -Werte (%) der Differenzen angegeben.

Auf Grund des einheitlichen Maßstabes der Diagramme (Abb. 1—14) — prozentuale Blühverfrühung bzw. -verspätung — läßt sich auch das mittlere *Ausmaß  $E$  des photoperiodischen Effektes* bei der photoperiodischen Charakterisierung berücksichtigen. Dieses ist in Tabelle 1, Spalte k, berechnet als  $E = \frac{(K\% - L\%)}{n}$  mit den aus den Diagrammen ersichtlichen Vorzeichen;  $n$  bedeutet wieder die Gliederzahl der Jarowisationsreihe.

Um zu einer *abschließenden Charakteristik* der photoperiodischen Reaktionsweise unter besonderer Betonung des Grades der photoperiodischen Angepaßtheit zu gelangen, wurden nebeneinander der Grundcharakter  $G$ , der Adaptationsindex  $A$ , der  $P$ -Wert und das Ausmaß des photoperiodischen Effektes ( $E$ ) zu einer Punktwertung verwendet. Und zwar erhält jede Pflanzenart zugleich mit ihrem Grundcharakter ( $K$  oder  $L$ ) zunächst 1 Punkt ( $G'$ ). Soweit der A-Index 1,00 beträgt, d. h. soweit in der gesamten Jarowisationsreihe einheitliche photoperiodische

Reaktion vorliegt, kommt ein weiterer Punkt ( $A'$ ) hinzu. Ist  $P < 0,1\%$ , so sind noch 2 Punkte, ist  $1,0\% > P > 0,1\%$ , so ist nur 1 weiterer Punkt hinzuzufügen ( $P'$ ). Für das Ausmaß des photoperiodischen Effektes wird schließlich ein (letzter) Punkt ( $E'$ ) addiert, wenn die mittlere Differenz des Blühbeginns zwischen Kurztag und Langtag mehr als 10% beträgt.

Die *Schluß- oder Sammelcharakteristik*  $S$  ergibt sich aus der Addition der nach diesem Modus zugeteilten Einzelpunkte als  $S = G' + A' + P' + E'$ . Der Index der Schlußcharakteristik ist stets ganzzahlig und kann maximal 5 betragen. Die Schlußcharakteristiken unserer Versuchspflanzen sind in Tabelle 1, Spalte 1, enthalten.

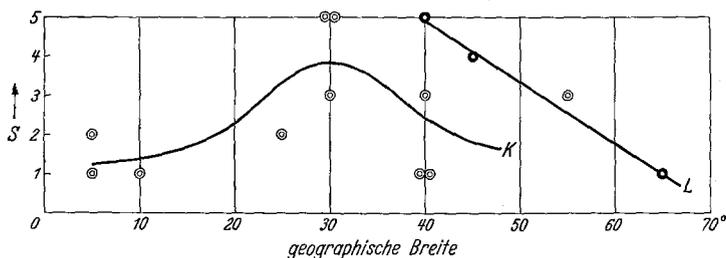


Abb. 15. Beziehungen zwischen der photoperiodischen Angepaßtheit von 14 Zierpflanzenarten und der geographischen Breite ihrer Heimat. Vgl. photoperiodische Schlußcharakteristik  $S$  in Tabelle 1, Spalte 1. ©  $K$  Kurztagpflanzen; ●  $L$  Langtagpflanzen

Trägt man diese  $S$ -Werte in ein Koordinatennetz mit der mittleren geographischen Breite des Heimatgebietes als Abszisse und dem  $S$ -Wert als Ordinate ein, so ergibt sich die Verteilung der Abb. 15, die gleichzeitig die auf Grund dieser Verteilung konstruierten Trends für Kurztag- und Langtagpflanzen enthält.

Danach finden sich, wie schon oben vermutet wurde, die am extremsten angepaßten Kurztag- und Langtagpflanzen nebeneinander in mittleren geographischen Breiten (30—40°), da mit Sicherheit anzunehmen ist, daß der Adaptationsgrad der hier nur spärlich vertretenen Langtagpflanzen mit abnehmender geographischer Breite wieder geringer wird, weil in tropischen Gebieten eine Langtag-Anpassung jeder positiven biologischen Bedeutung entbehrt und infolgedessen dort nicht zu erwarten ist.

Der Einwand, daß sich bei den in unsere Versuche einbezogenen Vertretern der A-Klimate der photoperiodische Charakter durch Inkulturnahme und Züchtung im Laufe der Zeit merklich abgeschwächt haben könnte, ist keineswegs stichhaltig, da gleiches bei den Vertretern der B-, C- und D-Klimate eingetreten sein müßte, die zum Teil noch länger in Kultur und züchterisch intensiver bearbeitet sind.

Wenn auch nach unseren bisherigen Kenntnissen Kurztagpflanzen in den Tropen und Langtagpflanzen in höheren geographischen Breiten

am häufigsten sind, so finden sich doch die *ausgeprägtesten* Kurztagpflanzen und die *ausgeprägtesten* Langtagpflanzen nebeneinander in mittleren geographischen Breiten. Diese zunächst sehr überraschende Erscheinung ist zu interpretieren und nach Möglichkeit zu begründen.

### V. Diskussion und Hypothese

Schon anderweit ist darauf hingewiesen worden, daß sich die photoperiodische Anpassung nicht eigentlich auf kurze oder lange Tage (bzw. auf entsprechende Dunkelperioden), sondern auf einen jahreszeitlichen Wechsel der Photoperiodik bezieht (WHYTE und OLIHOVIKOV 1939, RUDOLF 1941, JUNGES 1957). Dabei bleibt es in genetischer Hinsicht freigestellt, den Wechsel der Photoperiodik als selektionierendes Prinzip oder als Anpassungsreiz zu denken.

Geht man von der Annahme aus, daß die Jahresamplitude der Photoperiodik entscheidend sei, so ist damit die mit zunehmender geographischer Breite zunächst zunehmende photoperiodische Angepaßtheit verständlich; offen bleibt aber vorerst die Frage, warum in höheren geographischen Breiten ( $> 40^\circ$ ) trotz des Zunehmens der Tageslängenunterschiede die Angepaßtheit wieder abnimmt. Doch auch dies findet in folgendem eine plausible Erklärung:

Für ein aktives Leben der Pflanze steht durchaus nicht in allen Gebieten der Erde der gesamte Jahrescyclus zur Verfügung. Tabelle 2

Tabelle 2. Schematische Übersicht über die 11 Hauptklimare des Köppenschen Systems (KÖPPE 1931) und ihren begrenzenden Einfluß auf die Vegetationsmöglichkeiten

Die 11 Hauptklimare des Köppenschen Systems		Vorhandensein (+) oder Fehlen (-) einer Begrenzung der Vegetationsmöglichkeiten durch		Verbreitung des Klimas über n % der Landoberfläche (nach KÖPPE 1931)	Vorwiegende Begrenztheit der Vegetationsmöglichkeiten auf n % der Landoberfläche
Klimaformel	Bezeichnung der Hauptklimare	Kälteperioden	Trockenperioden		
Af	Tropisches Regenwaldklima	—	—	23,0	23,0 unbegrenzt
Aw	Savannenklimate . . .	—	+	13,1	28,8 durch Trockenperioden begrenzt
BS	Steppenklimate . . .	(- oder +)	+	6,7	
BW	Wüstenklimate . . .	(- oder +)	++	3,9	
Cs	Etesienklimate . . .	(+) getrennt von	+	2,6	
Cw	Sinisches Klimate . . .	(+) zugleich mit	+	2,5	
Dw	Transbaikalisches Klimate . . . . .	+ zugleich mit (+)		1,5	48,2 durch Kälteperioden begrenzt
Cf	Feuchttemperiertes Klimate . . .	+	—	22,1	
Df	Feuchtwinterkaltes Klimate . . .	+	—	5,8	
ET	Tundrenklimate . . .	+	—	13,4	
EF	Schneeklimate . . .	++	—	5,4	

gibt die flächenmäßige Ausdehnung der 11 Hauptklimate des Köppenschen Systems (KÖPPEN 1931) wieder und enthält darüber hinaus Angaben über die klimatische Begrenztheit der Vegetationsmöglichkeiten in den einzelnen Klimaten. Hiernach sind auf etwa einem Viertel der Landoberfläche die Vegetationsmöglichkeiten unbegrenzt. Auf einem weiteren Viertel der Landoberfläche sind sie durch Trockenperioden und auf der Hälfte der Landoberfläche durch Kälteperioden eingeschränkt. Auf rund drei Viertel der Landoberfläche sind somit die Vegetationsmöglichkeiten auf eine mehr oder weniger kurze Vegetationsperiode beschränkt. Hierbei kann es sich selbstverständlich nur um grobe Schätzungen handeln, da z. B. bei der Köppenschen Klassifizierung die Einschränkung durch Trockenheit das Primat vor der Einschränkung durch Kälte hat, so daß unter den BS- und BW-Klimaten Asiens zum Teil neben Trockenheit die Kälte vegetationseinschränkend wirkt.

Mit zunehmender geographischer Breite scheiden, vor allem infolge niedriger Temperaturen, immer größere Teile des Jahres für ein aktives Leben der Pflanzen aus. Damit werden die photoperiodischen Unterschiede innerhalb der verbleibenden Vegetationsperiode wieder geringer, die Selektionswirkung bzw. der Anpassungsreiz vermindert sich, und daraus wiederum resultiert eine geringere photoperiodische Angepaßtheit.

Im Bereich der geographischen Breiten von 30—50°, in denen nach unserem Material die photoperiodische Angepaßtheit geringer wird, nimmt tatsächlich die Vegetationsperiode infolge niedriger Temperaturen rapide ab, wie aus folgenden Zahlenangaben (nach SELJANINOW 1937, aus WALTER 1951, S. 48/49) ersichtlich ist: Für die drei Orte Alexandria/Tiflis/Charkow, die, außerhalb des atlantischen Einflusses, in etwa 30/40/50° nördlicher Breite liegen, beträgt bei einem Januarmittel von +13,4/+0,6/—7,7° C die Zahl der frostfreien Tage im Jahr 365/236/151 und die Zahl der Tage mit einem Temperaturmittel über +5° C 365/272/201. Die Januar-Isotherme von 0° C verläuft übrigens — abgesehen von den Westflanken der Kontinente, wo sie nach Norden ausweicht — auf der Nordhalbkugel dem 40. Breitenkreise ungefähr parallel, bei dem auch eine deutlichere Abnahme der photoperiodischen Angepaßtheit beginnt.

Verschiedene Lebensformen der Pflanzen (RAUNKIAER 1918) entziehen sich in höheren Breiten zeitweise dem direkten Einfluß der kalten Atmosphäre und damit auch der Photoperiodik. Am deutlichsten ist dies bei den Geophyten. Einen je größeren Teil des Jahres diese unter der Erde verbringen, desto geringer wird die innerhalb der Vegetationsperiode verbleibende Amplitude der Photoperiodik sein, und mit desto geringerer photoperiodischer Angepaßtheit ist infolgedessen zu rechnen. Winterannuelle Pflanzen dagegen, die den Winter in nicht reduziertem vegetativem Zustand überdauern, sind auch der vollen

Jahresamplitude der Photoperiodik ausgesetzt. Wie zu erwarten, ist deren photoperiodische Angepaßtheit sehr stark ausgeprägt und bezieht sich auf einen vollen, Kurz- und Langtage umfassenden Jahrescyclus (JUNGES 1957).

Die Geophyten können sich zwar vorübergehend vollständig dem Einfluß der *Photoperiodik*, nicht aber dem Einfluß der *Temperatur* entziehen, der sie auch im Boden, wenn auch in etwas gemilderter Form, jederzeit ausgesetzt sind. Bei Zwiebelgewächsen, wie bei der Hyazinthe, umfaßt die dort recht strenge thermische Angepaßtheit trotz der ausgedehnten Trockenzeit eine volle thermische Jahresamplitude des Heimatklimas (vgl. JUNGES 1956). Der Fall der Hyazinthe einerseits und andererseits die relativ geringe Beeinflussung tropischer Pflanzen durch mikrotherme Jarowisation (s. oben) machen es wahrscheinlich, daß auch die *thermische* Angepaßtheit der Pflanzen mit der jährlichen Amplitude des Heimatklimas zunimmt, so daß für thermische wie für photoperiodische Adaptation prinzipiell die gleiche Gesetzmäßigkeit gilt.

Auf die Problematik des Begriffes der Vegetationsperiode soll nicht näher eingegangen werden. Er wird hier in einem sehr weiten Sinne gebraucht, indem er diejenige Zeit des Jahres umfaßt, in welcher die Pflanze in nicht reduziertem vegetativem Zustande, wenn auch ohne Wachstumsleistungen, über dem Erdboden verbringt. SELJANINOW (1937) wie auch WALTER (1951) kommen zu dem Ergebnis, daß es in thermischer Hinsicht keine für alle Pflanzen gültige Abgrenzung der Vegetationsperiode geben kann. Zudem wird hier der Begriff der Vegetationsperiode in bezug auf die Unterbrechung der Vegetationsmöglichkeiten nicht nur durch *Kälte*, sondern auch durch *Trockenheit* gebraucht. Die nur auf Kälteperioden bezogene Fassung des Begriffes der Vegetationsperiode (vgl. HESSE 1953) ist zwar im immerfeuchten Klima Mitteleuropas für den Freilandanbau landwirtschaftlicher Kulturpflanzen ausreichend, aber bereits der Gärtner hat es zum Teil mit Pflanzen zu tun, die mehr oder weniger streng an Trockenperioden angepaßt sind und deren Angepaßtheit bei der Kultur unbedingt zu beachten ist.

Nach dem bisher Gesagten ist die photoperiodische Angepaßtheit einer Pflanze um so ausgeprägter, je größer in der Heimat dieser Pflanze die Amplitude der Photoperiodik innerhalb der Vegetationsperiode ist.

Auf Grund dieser Hypothese sind die in Abb. 16 schematisch dargestellten Beziehungen zwischen dem Grad der photoperiodischen Angepaßtheit der Pflanzen und der geographischen Breite ihrer Heimat zu erwarten. Die am stärksten ausgeprägten Kurztag- und Langtagpflanzen kommen hiernach nebeneinander in *mittleren* geographischen Breiten vor: Vom Äquator bis in mittlere Breiten wirkt sich die geographische Breite vorwiegend *direkt* über die Jahresamplitude der Tageslängen, in höheren Breiten dagegen auf dem Wege über bestimmte vegetations-

hemmende Klimafaktoren *indirekt* auf die photoperiodische Angepaßtheit aus.

Die oben auf Grund von Untersuchungen an 14 Zierpflanzenarten verschiedener Heimat ermittelte Abhängigkeit des Grades der photoperiodischen Angepaßtheit von der geographischen Breite ihrer Heimat (vgl. Abschnitt IV und Abb. 15) fügt sich dieser Hypothese sehr gut ein.

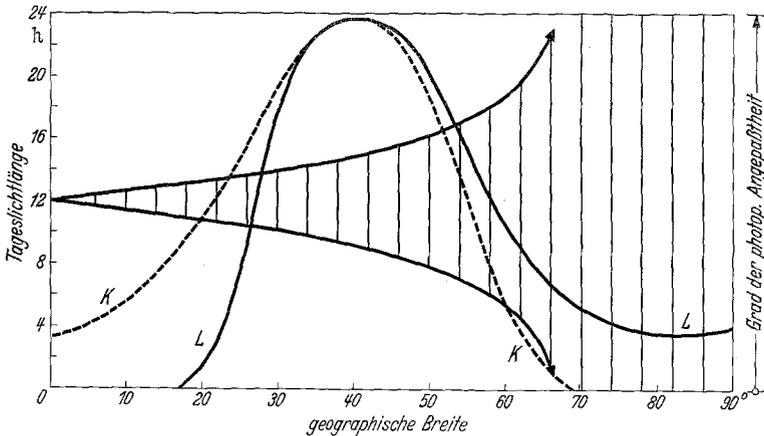


Abb. 16. Schema der zwischen dem Grad der photoperiodischen Angepaßtheit der Pflanzen und der geographischen Breite ihres Heimatgebietes anzunehmenden Beziehungen. — Grad der Angepaßtheit von Langtagpflanzen; ---- Grad der Angepaßtheit von Kurztagpflanzen, beides in willkürlichem Maßstab. Die Pfeillinien geben die Länge des längsten und des kürzesten Tages (in Stunden, ohne Dämmerung gerechnet) in Abhängigkeit von der geographischen Breite an. Die Fläche der Differenzen zwischen längstem und kürzestem Tag ist schraffiert

Es scheint aber zweckmäßig, diese Hypothese an Hand eines umfangreicheren, auf vollkommen andere Weise gewonnenen Materials nochmals zu überprüfen.

#### VI. Nachprüfung der Hypothese an umfangreichem, in der Literatur vorliegendem Material

Schon oben (vgl. Abschnitt IV) ist auf die Möglichkeit hingewiesen worden, aus photoperiodischen Untersuchungen, die von verschiedenen Autoren an der gleichen Pflanzenart durchgeführt worden sind, den Adaptationsindex  $A$  zu ermitteln. Auf diese Weise werden die unter verschiedenen Umweltkonstellationen durchgeführten Versuche wie Varianten eines einzigen, komplexen Versuches behandelt. Die Umweltkonstellationen können sich dabei unterscheiden durch geographische Breite, Jahreszeit, Kultur im Freiland oder unter Glas, künstliche Verdunklung oder künstliche Belichtung, Beleuchtungsstärke, Entwicklungsphase und Dauer der Behandlung, usw. Je ausgeprägter die photoperiodische Angepaßtheit der betreffenden Pflanze ist, desto größer ist auch die Wahrscheinlichkeit, daß diese Pflanze von allen Autoren

als zur gleichen photoperiodischen Klasse gehörend befunden wird, daß sich also  $A = 1,00$  ergibt. Je größer ferner die Zahl der Autoren und damit die Verschiedenheit der Umweltkonstellationen, desto größer ist die Sicherheit des ermittelten  $A$ -Index.

Unter diesem Gesichtspunkte sind im folgenden aus den tabellarischen Zusammenstellungen SAMYGINS (1946, dort Tabelle 1) alle diejenigen Pflanzenarten herausgezogen worden, über deren photoperiodisches Verhalten von mindestens fünf Autoren berichtet worden ist, oder die (wie *Curcubita moschata*) von einem Autor nebeneinander in mindestens 5 Sorten untersucht worden ist.

Diesen Bedingungen entsprechen 64 Pflanzenarten, unter denen sich 26 Kurztagpflanzen, 36 Langtagpflanzen und 2 „Neutrale“ befinden. Es handelt sich, einigermaßen gleichmäßig auf die photoperiodischen Klassen verteilt, bei etwa 60% um landwirtschaftliche Kulturpflanzen einschließlich Gemüsearten. Die restlichen 40% sind hauptsächlich Zierpflanzen, die sich im allgemeinen weniger lange in menschlicher Kultur befinden und weniger intensiv durchgezüchtet sind als die landwirtschaftlichen Kulturpflanzen.

In Tabelle 3 sind diese 64 Pflanzenarten mit ihren  $A$ -Indizes sowie Angaben über das Heimatgebiet und dessen mittlere geographische Breite zusammengestellt. Die geographischen Angaben stützen sich u. a. auf HEGI (o. J.), KUCKUCK (1943), SCHIEMANN (1932), HEDRICK (1919) und GRUNERT (1952).

Ein Widerspruch zu unseren in Tabelle 1 angegebenen Befunden hinsichtlich der photoperiodischen Klassifikation besteht bei *Delphinium* und bei *Matthiola*. Bei diesen beiden Pflanzenarten handelt es sich nach den von SAMYGIN angegebenen Autoren eindeutig um Langtagpflanzen, während sie in unserem Versuch als Kurztagpflanzen reagierten. Auf die Ursachen dieses abweichenden Verhaltens soll hier nicht eingegangen werden. Bemerkenswert ist aber die Tatsache, daß sich für diese Pflanzen aus unseren Berechnungen nur ein verhältnismäßig schwach ausgeprägter Kurztagcharakter ergab (vgl. Tabelle 1).

Abb. 17 zeigt die Adaptations-Indices in Beziehung zur geographischen Breite des Heimatgebietes. Negative Werte bezeichnen Kurztagpflanzen, positive bezeichnen Langtagpflanzen. Außerdem sind, für Kurztag- und Langtagpflanzen getrennt, Trends berechnet und in die Abbildung eingetragen worden, welche den mittleren Grad der photoperiodischen Angepaßtheit in Abhängigkeit von der geographischen Breite angeben. Die beiden auf der Linie  $A = 0$  liegenden Pflanzenarten sind in den Ausgleich nicht mit einbezogen worden. Es handelt sich um *Lycopersicum esculentum*, das von 3 Autoren als Kurztagpflanze, von 6 als tagneutral und von 3 als Langtagpflanze festgestellt wurde, sowie um *Tagetes erecta*, für die von je 2 Autoren Kurztag-, Langtag- und tagneutrale Reaktion registriert worden ist. Zwischen den

Tabelle 3. Abhängigkeit des Grades der photoperiodischen Angepaßtheit von 64 Pflanzenarten, die von mindestens fünf Autoren auf ihr photoperiodisches Verhalten untersucht sind, ermittelt auf Grund der tabellarischen Zusammenstellungen von SAMYGIN (1946)

Signatur in Abb.17	Pflanzenart	Adaptations-Index A	Heimat	
			Heimatgebiet	mittl. geogr. Breite (Grad)
An	<i>Antirrhinum majus</i> . . . . .	+ 0,75	Kleinasien . . . . .	40
Ar	<i>Arachis hypogaea</i> . . . . .	- 0,20	Brasilien . . . . .	5
Av	<i>Avena sativa</i> . . . . .	+ 1,00	Gebirge des Balkans, Pyrenäen . . . . .	45
B	<i>Beta vulgaris</i> . . . . .	+ 0,91	Mittelmeergebiet . . . . .	40
Co	<i>Calendula officinalis</i> . . . . .	+ 0,20	mediterrän . . . . .	40
Cc	<i>Callistephus chinensis</i> . . . . .	+ 0,38	China, Japan . . . . .	35
Cs	<i>Cannabis sativa</i> . . . . .	- 0,75	westliches Asien und Indien . . . . .	30
Ce	<i>Centaurea cyanus</i> . . . . .	+ 0,86	Mittelmeergebiet . . . . .	40
Ch	<i>Chrysanthemum indicum</i> . . . . .	- 1,00	Japan, China . . . . .	35
Ci	<i>Cicer arietinum</i> . . . . .	+ 1,00	östliches Mittelmeer- gebiet . . . . .	35
Cob	<i>Cosmos bipinnatus</i> . . . . .	- 0,91	Bolivien bis Arizona . . . . .	25
Cos	<i>Cosmos sulphureus</i> . . . . .	- 0,92	Bolivien bis Arizona . . . . .	25
Cu	<i>Cucurbita moschata</i> . . . . .	- 0,40	Südasién, tropisches Amerika . . . . .	10
Da	<i>Dahlia variabilis</i> . . . . .	- 0,57	Zentralamerika . . . . .	20
De	<i>Delphinium ajacis</i> . . . . .	+ 1,00	Mittelmeergebiet . . . . .	40
Dy	<i>Dianthus caryophyllus</i> . . . . .	+ 0,57	mediterrän . . . . .	40
Di	<i>Didiscus coeruleus</i> . . . . .	+ 0,60	Westaustralien . . . . .	25
E	<i>Euphorbia pulcherrima</i> . . . . .	- 1,00	Zentralamerika . . . . .	20
F	<i>Fagopyrum esculentum</i> . . . . .	- 0,36	Nordchina, Südsibirien, Turkestan . . . . .	45
Gl	<i>Glycine soja</i> . . . . .	- 0,86	Japan, Java . . . . .	20
Go	<i>Gossypium spec.</i> . . . . .	- 0,91	Inseln des Stillen Ozean, Zentralamerika . . . . .	10
Hea	<i>Helianthus annuus</i> . . . . .	- 0,56	Mexiko . . . . .	20
Het	<i>Helianthus tuberosus</i> . . . . .	- 0,22	Kanada bis Saskatschewan . . . . .	40
Hod	<i>Hordeum distichum</i> . . . . .	+ 1,00	Vorderasien . . . . .	35
Hov	<i>Hordeum vulgare</i> . . . . .	+ 0,95	Vorderasien . . . . .	35
I	<i>Impatiens balsamina</i> . . . . .	- 0,40	altweltliche Tropen, Ostindien . . . . .	15
Ls	<i>Lactuca sativa var. capitata</i> . . . . .	+ 0,64	östliches Mittelmeergebiet . . . . .	35
Lo	<i>Lathyrus odoratus</i> . . . . .	+ 0,80	Mittelmeer (Sizilien) . . . . .	40
Le	<i>Lens culinaris</i> . . . . .	+ 0,89	Mittelmeergebiet . . . . .	40
Li	<i>Linum usitatissimum</i> . . . . .	- 1,00	mediterrän . . . . .	40
Ly	<i>Lycopersicum esculentum</i> . . . . .	± 0,00	Zentralamerika . . . . .	20
M	<i>Matthiola incana</i> . . . . .	+ 1,00	Mittelmeergebiet . . . . .	40
Nir	<i>Nicotiana rustica</i> . . . . .	+ 0,33	Mexiko . . . . .	25
Nit	<i>Nicotiana tabacum</i> . . . . .	- 0,22	südliches Nordamerika . . . . .	30
Or	<i>Oryza sativa</i> . . . . .	- 0,75	Indien, tropisches Australien . . . . .	10
Pm	<i>Panicum miliaceum</i> . . . . .	- 1,00	Mittelasién, nördliches Vorderindien . . . . .	30
Ps	<i>Papaver somniferum</i> . . . . .	+ 1,00	Mittelmeergebiet . . . . .	40
Peo	<i>Perilla ocymoides</i> . . . . .	- 1,00	Ostindien, China, Japan . . . . .	35
Pen	<i>Perilla nankinensis</i> . . . . .	- 1,00	Ostindien, China, Japan . . . . .	35
Phm	<i>Phaseolus multiflorus</i> . . . . .	+ 0,62	Zentralamerika . . . . .	20

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Signatur in Abb.17	Pflanzenart	Adaptations-Index A	Heimat	
			Heimatgebiet	mittl. geogr. Breite (Grad)
Phv	<i>Phaseolus vulgaris</i> . . . . .	- 0,30	Zentralamerika . . . . .	20
Pp	<i>Phleum pratense</i> . . . . .	+ 0,91	Europa (ohne arktisches Rußland und Türkei) . . . . .	55
Pi	<i>Pisum sativum</i> . . . . .	+ 0,80	östliches Mittelmeer bis Vorderasien . . . . .	35
Ra	<i>Raphanus sativus</i> . . . . .	+ 0,94	Mittelmeergebiet . . . . .	40
Ru	<i>Rudbeckia bicolor</i> . . . . .	+ 1,00	Mexiko bis Texas . . . . .	30
Ss	<i>Salvia splendens</i> var. <i>compacta</i> . . . . .	- 1,00	Brasilien . . . . .	5
Sa	<i>Scabiosa atropurpurea</i> . . . . .	+ 1,00	Mittelmeergebiet . . . . .	40
Sc	<i>Secale cereale</i> . . . . .	+ 1,00	Südwestasien . . . . .	35
Sd	<i>Sedum spectabile</i> . . . . .	+ 1,00	Japan . . . . .	35
Si	<i>Sinapis alba</i> . . . . .	+ 1,00	Mittelmeergebiet . . . . .	40
Sod	<i>Solanum demissum</i> . . . . .	+ 0,20	Zentralamerika . . . . .	20
Sot	<i>Solanum tuberosum</i> . . . . .	+ 0,69	Peru, Bolivien . . . . .	15
Sh	<i>Sorgum halepense</i> . . . . .	- 1,00	ostmediterran . . . . .	35
Sp	<i>Spinacia oleracea</i> . . . . .	+ 1,00	Südwestasien . . . . .	35
Ta	<i>Tagetes erecta</i> . . . . .	± 0,00	Mexiko, südliches Nordamerika . . . . .	25
Ti	<i>Tithonia rotundifolia</i> . . . . .	- 1,00	Mexiko, südliches Nordamerika . . . . .	25
Tp	<i>Trifolium pratense</i> . . . . .	+ 1,00	ganz Europa bis 70° nördlicher Breite . . . . .	55
Trd	<i>Triticum durum</i> . . . . .	+ 1,00	Abessinien . . . . .	10
Trv	<i>Triticum vulgare</i> . . . . .	+ 0,94	Vorderasien, Armenien . . . . .	35
Tm	<i>Tropaeolum majus</i> . . . . .	+ 0,60	Peru bis Kolumbien . . . . .	5
Vc	<i>Vicia jaba</i> . . . . .	+ 0,75	östliches Mittelmeer . . . . .	35
Vo	<i>Viola tricolor</i> . . . . .	+ 0,67	gemäßigtes Eurasien . . . . .	50
Ze	<i>Zea mays</i> . . . . .	- 0,67	Zentralamerika . . . . .	20
Zi	<i>Zinnia elegans</i> . . . . .	- 0,60	Zentralamerika . . . . .	20

landwirtschaftlichen Kulturpflanzen einerseits und Zierpflanzen andererseits besteht ebensowenig wie zwischen Kurztag- und Langtagpflanzen ein statistisch signifikanter Unterschied hinsichtlich des durchschnittlichen Grades der photoperiodischen Angepaßtheit.

Innerhalb der gleichen Gattung treten nur bei *Nicotiana* und bei *Phaseolus* positive und negative A-Indices nebeneinander auf. Die Indices selbst liegen in diesen Fällen relativ niedrig. Da aber die beiden Arten der betreffenden Gattungen die gleiche Heimat haben, so waren auch keine extrem entgegengesetzten Reaktionen zu erwarten. Im übrigen muß auf eine Diskussion über wahrscheinliche oder mögliche Deutungen des photoperiodischen Verhaltens der einzelnen Pflanzenarten verzichtet werden. Das Material kann im vorliegenden Fall nichts anderes bedeuten als eine statistische Masse. Infolgedessen sind auch die daraus abgeleiteten Gesetzmäßigkeiten statistischer Art und beanspruchen nicht für jeden Einzelfall absolute Gültigkeit.

Vereint man die beiden Trends der Abb. 17, indem man das Diagramm in der Linie  $A = 0$  als Symmetrieachse zusammenklappt,

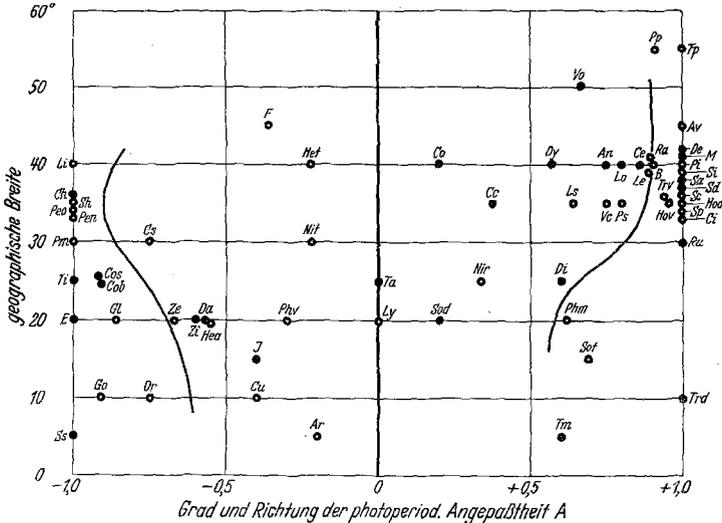


Abb. 17. Grad und Richtung der photoperiodischen Angepaßtheit von 64 Pflanzenarten in Beziehung zur geographischen Breite ihrer Heimat. Abszisse: Adaptationsindex  $A$  mit negativen Werten bei Kurztagreaktion und positiven Werten bei Langtagreaktion. Vgl. Tabelle 3

so ergibt sich Abb. 18, in der die Beziehungen zwischen dem Grad der photoperiodischen Angepaßtheit und der geographischen Breite noch

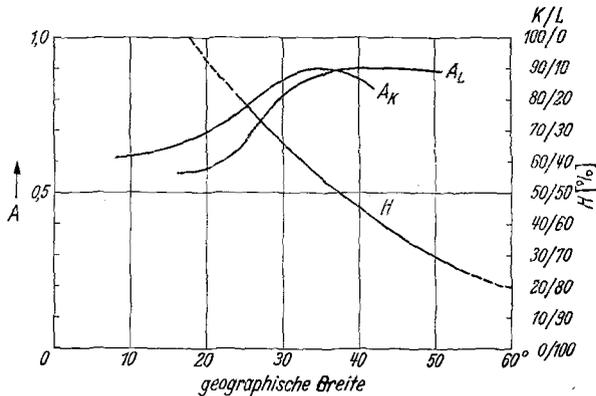


Abb. 18. Grad der photoperiodischen Angepaßtheit ( $A$ ) sowie Häufigkeit ( $H$ ) von Kurztagpflanzen ( $K$ ) und Langtagpflanzen ( $L$ ) in Abhängigkeit von der geographischen Breite. Vgl. Abb. 17 und Tabelle 3

deutlicher sichtbar werden als in Abb. 15, vor allem was die Langtagpflanzen betrifft. Die Kurvenzüge der Abb. 18 stimmen mit denen der Abb. 16 außerordentlich gut überein: Die ausgeprägtesten Kurz- und Langtagpflanzen kommen nebeneinander in geographischen Breiten um

35—40° vor. Dadurch bestätigt sich auf Grund des von SAMYGIN gesammelten umfangreichen empirischen Materials die der Abb. 16 zugrunde liegende Hypothese, daß bei denjenigen Pflanzen die photoperiodische Angepaßtheit am ausgeprägtesten ist, in deren Heimat innerhalb der Vegetationsperiode die stärksten Schwankungen der Photoperiodik auftreten. Gleichbleibende Photoperiodik, wie sie einerseits unter dem Äquator das ganze Jahr über und andererseits in extrem hohen geographischen Breiten innerhalb der Vegetationsperiode gegeben ist, bedeutet für die Pflanze offenbar gar keinen Anlaß zu intensiver Anpassung.

Ermittelt man aus den 64 Pflanzenarten der Tabelle 3 die relative Häufigkeit ( $H$ ) von Kurz- und Langtagpflanzen in verschiedenen geographischen Breiten, so ergibt sich der in Abb. 18 gleichfalls dargestellte Trend  $H$ . (Für geographische Breiten von weniger als 25° sowie von mehr als 55° kann der Kurvenverlauf wegen zahlenmäßig allzu geringen Materials nur geschätzt werden.) Danach sind Kurztag- und Langtagpflanzen in geographischen Breiten um 35—40°, also in den gleichen Breiten, in denen sie die graduell stärkste Ausprägung besitzen, zahlenmäßig gleich stark vertreten ( $K/L = 50/50$ ). In Richtung niederer Breiten sinkt der Anteil der Langtagpflanzen rasch ab, während in Richtung höherer Breiten noch ein verhältnismäßig hoher Anteil an Kurztagpflanzen erhalten bleibt. Dies ist ohne weiteres daraus erklärlich, daß es zwar in höheren Breiten noch Kurztage, nicht aber in niederen Breiten Langtage gibt, so daß in höheren Breiten noch Kurztagpflanzen zu erwarten sind, während in Äquatornähe Anpassung an Langtag biologisch sinnlos wäre.

Die Tatsache, daß einerseits die relative *Häufigkeit* der photoperiodisch angepaßten Pflanzen und andererseits der *Grad der photoperiodischen Angepaßtheit* der Kurz- und Langtagpflanzen in ganz verschiedener, aber biologisch durchaus verständlicher Weise von der geographischen Breite abhängen, ist für die theoretischen Vorstellungen, die wir uns vom Zusammenhang zwischen Entwicklung und Umwelt machen, von nicht geringer Bedeutung. Darüber hinaus besitzt diese Erkenntnis für Fragen der Naturalisation, der Akklimatisationszüchtung wie der Züchtung schlechthin sowie auch für den gärtnerischen Pflanzenbau einen nicht zu unterschätzenden praktischen Wert.

### Zusammenfassung

1. Die Untersuchungen gehen von Jarowisationsreihen von 14 Zierpflanzenarten aus (Samenjarowisation bei + 3° C), die ihre Heimat in geographisch sehr verschiedenen Gebieten der Erde haben und nebeneinander im Kurztag und im Langtag kultiviert worden sind.

2. Mittels verschiedener Methoden wird der Grad der photoperiodischen Angepaßtheit zahlenmäßig erfaßt, insbesondere dient die durch die Jarowisation hervorgerufene Modifizierung des photoperiodischen Effektes als Maßstab für die photoperiodische Angepaßtheit.

3. Es ergibt sich, daß Pflanzen, die ihre Heimat in mittleren geographischen Breiten (um 35—40°) haben, durchschnittlich strenger photoperiodisch angepaßt sind als Pflanzen, die aus höheren oder niedrigeren geographischen Breiten stammen. Unter den Pflanzen mittlerer geographischer Breiten sind nebeneinander die ausgeprägtesten Kurztagpflanzen und die ausgeprägtesten Langtagpflanzen vertreten.

4. Diese Feststellung wird auf folgende Weise erklärt: Der Grad der photoperiodischen Angepaßtheit steigt zunächst mit zunehmender jährlicher Amplitude der Photoperiodik, erreicht bei etwa 35—40° geographischer Breite sein Maximum und verringert sich mit weiterhin zunehmender geographischer Breite in dem Maße, in dem sich die Vegetationsperiode und damit die physiologisch wirksame photoperiodische Amplitude durch Kälteperioden verringert.

5. Der gleiche Zusammenhang zwischen geographischer Breite und photoperiodischer Angepaßtheit ergibt sich unter Berücksichtigung von 64 weiteren Pflanzenarten, die von mindestens je 5 verschiedenen Autoren auf ihr photoperiodisches Verhalten untersucht sind.

6. Die relative Häufigkeit des Vorkommens von Kurztagpflanzen nimmt mit zunehmender geographischer Breite ab, die relative Häufigkeit der Langtagpflanzen dagegen nimmt mit zunehmender geographischer Breite zu. Die relative Häufigkeit der Kurz- und Langtagpflanzen und der Grad der photoperiodischen Angepaßtheit hängen somit in ganz verschiedener Weise von der geographischen Breite ab.

### Literatur

- ADLER, R.: Das Wesen der Kurz- und Langtagpflanzen. *Forschungsdienst* **9**, 332—367 (1940). — BÜNNING, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. In *Lehrbuch der Pflanzenphysiologie*, 3. Aufl., Bd. 2 u. 3. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1953. — GARNER, W., and H. A. ALLARD: Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction of plants. *J. Agricult. Res.* **18**, 553—606 (1920). — GRUNERT, CHR.: *Einjahrsblumen*. Berlin: Deutscher Bauernverlag 1952. — HARDER, R., u. D. v. DENFFER: Über das Zusammenwirken von Jarowisation und Photoperiodismus. *Züchter* **9**, 17—23 (1937). — HEDRICK, U. P.: Sturtevant's notes on edible plants. Albany U.S.A.: J. B. Lyon Comp. 1919. — HEGI, G.: *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*, 2. Aufl., 7 Bde. München: J. F. Lehmann (o. J.). — HESSE, W.: Schwankungen der Vegetationsperiode. *Dtsch. Landwirtsch.* **4**, 192—194 (1953). — JUNGEN, W.: Beeinflussung der Entwicklung und des Ertrages von Edelwicken (*Lathyrus odoratus* L.) durch Jarowisation und Photoperiodik. *Arch. Gartenbau* **3**, 297—315 (1955). — Zusammenhänge zwischen Stadienentwicklung, Heimat und Kultur der Hyazinthe. *Arch. Gartenbau* **4**, 345—353 (1956). —

Zur Frage der Stadienentwicklung insbesondere von Langtagpflanzen winterkalter Klimate. Z. Pflanzenzüchtg (im Druck). — KÖPPEN, W.: Grundriß der Klimakunde. Berlin u. Leipzig: W. de Gruyter & Co. 1931. — KUCKUCK, H.: Von der Wildpflanze zur Kulturpflanze. Berlin: Alfred Metzner 1943. — LUNDEGÄRDH, H.: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben, 4. Aufl. Jena: Gustav Fischer 1954. — MELCHERS, G., u. A. LANG: Die Physiologie der Blütenbildung. Biol. Zbl. 67, 105—174 (1948). — MURNEEK, A. E.: History of research in photoperiodism. In MURNEEK u. WHYTE, S. 39—61. 1948. — MURNEEK, A. E., and R. O. WHYTE: Vernalization and photoperiodism. In *Lotsya*, Bd. 1. Waltham, Mass.: *Chronica Botanica Comp.* 1948. — RAUNKIAER, C.: Kgl. danske Vid. Selsk. I 4, 1 (1918). Zit. nach LUNDEGÄRDH 1954 u. WALTER 1951. — REGEL, C. v.: Pflanzen in Europa liefern Rohstoffe. Stuttgart: E. Schweizerbart 1944. — RUDOLF, W.: Entwicklungsphysiologische Grundlagen der Pflanzenzüchtung. In TH. ROEMER u. W. RUDOLF, *Handbuch der Pflanzenzüchtung*, Bd. 1, S. 210—253. Berlin: Paul Parey 1941. — SAMYGIN, G. A.: Photoperiodismus der Pflanze (Zusammenstellung von Literatur und Tabellen) unter der Redaktion von Prof. M. CH. TSCHALACHJAN. Arbeiten des Timirjasew-Instituts für Pflanzenphysiologie, Bd. III, H. 2, S. 129—262. [Russisch.] Moskau u. Leningrad 1946. — SCHICK, R.: Photoperiodismus. *Züchter* 5, 122—135 (1932). — SCHIEMANN, E.: Entstehung der Kulturpflanzen. In *Handbuch der Vererbungswissenschaft*, Bd. III. Berlin: Gebrüder Bornträger 1932. — SCHIMPER, A. F. W., u. F. C. v. FABER: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, 3. Aufl. Jena: Gustav Fischer 1953. — SELJANINOW, G. T.: Agroklimatisches Weltnachschatlagewerk. Leningrad u. Moskau 1937. [Russisch.] Zit. nach WALTER 1951. — SIRCAR, S. M.: Vernalization and photoperiodism in the tropics. In MURNEEK u. WHYTE, S. 121—128. 1948. — SYDOW-WAGNERS' *Methodischer Schul-Atlas*, bearbeitet von H. HAACK u. H. LAUTENSACH, 23. Aufl. Gotha: Justus Perthes 1944. — WALTER, H.: Einführung in die Phytologie. III. Grundlagen der Pflanzenverbreitung. Teil 1: Standortlehre. Stuttgart, z. Zt. Ludwigsburg: Eugen Ulmer 1951. — WHYTE, R. O., and M. A. OLSHOVIKOV: *Chron. bot.* 5, 327—331 (1939). Zit. bei MURNEEK 1948 u. SIRCAR 1948.

Dr. W. JUNGES, Dresden-Pillnitz, Institut für Gartenbau

---