

Über den Einfluß der Temperatur während der Keimung auf die spätere Entwicklung einiger annueller Pflanzenarten

Von RÜDIGER KNAPP

Aus dem Earhart Plant Research Laboratory, Division of Biology, California Institute of Technology, Pasadena, California

(Z. Naturforschg. 12 b, 564—568 [1957]; eingegangen am 8. April 1957)

Einige annuelle Pflanzenarten (*Senecio vulgaris*, *Agrostemma githago*, *Galinsoga parviflora*) wurden während der Keimung einer Reihe von verschiedenen Temperaturen ausgesetzt. Die gesamte weitere Entwicklung aller Pflanzen je einer Art vom Zeitpunkt von 24 Stdn. nach der Keimung an erfolgte anschließend unter einheitlichen konstanten Temperatur- und Lichtverhältnissen. Es zeigte sich, daß die Temperatur während der Keimung den Verlauf der gesamten weiteren Entwicklung beeinflussen kann. Unterschiede zwischen den bei verschiedenen Temperaturen gekeimten Pflanzen wurden für eine Reihe von Eigenschaften der Blätter, des Sprosses, der Blüten und der Wurzeln nachgewiesen. Bei *Senecio vulgaris* und *Galinsoga parviflora* scheinen bestimmte Temperaturen während der Keimung, die stark von den günstigsten Wärmegraden für das Wachstum abweichen, gegebenenfalls den Wuchs stimulieren zu können.

Die Frage des Einflusses von bestimmten Temperaturen in vorangegangenen Stadien der Entwicklung ist bisher besonders im Zusammenhang mit der Blütenentwicklung von zweijährigen und winter-annuellen Pflanzenarten untersucht worden (BÜNNING¹, MELCHERS und LANG², MURNEEK und WHYTE³, dort weitere Literatur). In den hier dargestellten Untersuchungen sollten vor allem der Einfluß der bei der Keimung herrschenden Temperatur auf das spätere Wachstum und die Blütenbildung von annuellen Arten untersucht werden, bei denen keine Effekte in der Weise, daß die Entwicklung von Infloreszenzen nur nach Kältewirkung eintreten kann, festzustellen waren. Hierfür wurde Saatgut der gleichen Herkunft in Räumen mit verschiedenen konstanten Temperaturen ausgesät. Nach der Keimung wurden die jungen Pflanzen je einer Art in einer einheitlichen konstanten Temperatur (Aufwuchstemperatur) kultiviert. Auch die übrigen Versuchsbedingungen waren in den Klimakammern des Earhart Plant Research Laboratory (WENT⁴), in denen die Arbeiten durchgeführt werden konnten, einheitlich. Somit unterschieden sich die Bedingungen bei den Versuchsserien für eine Art also nur in den Temperaturen, die während der Keimung herrschten.

Arbeitsmethoden

Das Saatgut wurde von selektionierten Elternpflanzen, deren einheitliches Verhalten vorher geprüft war,

im Earhart Plant Research Laboratory etwa 6 Monate vor dem Versuchsbeginn geerntet. Die Elternpflanzen waren in Gewächshäusern mit kontrollierten Temperaturen im natürlichen Licht aufgewachsen (Elternpflanzen von *Senecio vulgaris* und *Agrostemma githago* bei 20° von 8—16 Uhr und 14° von 16—8 Uhr, Elternpflanzen von *Galinsoga parviflora* bei 23° von 8—16 Uhr und 17° von 16—8 Uhr). Die Keimung erfolgte in Petrischalen auf Filtrierpapier, das mit deionisiertem Wasser gleichmäßig feucht gehalten wurde, bei künstlichem Dauerlicht von 2700 ± 96 Lux. 24 Stdn. nach der Keimung wurden die jungen Pflanzen in Vermiculite umpikiert. Alle Pflanzen einer Art wurden sofort nach dieser Umpikierung der gleichen Temperatur (Aufwuchstemperatur) und künstlichem Licht von 7700 ± 200 Lux ausgesetzt. Der Vermiculite wurde mit einer Nährlösung gleichmäßig feucht gehalten, die in 1 l Wasser 0,91 g Ca(NO₃)₂, 0,544 g MgSO₄ · 7 H₂O, 0,1552 g KH₂PO₄, 0,5532 g KNO₃, 0,05845 g NaCl und Spurenelemente nach Hoagland enthielt. Die relative Luftfeuchtigkeit betrug in den Klimakammern, in denen die Versuche durchgeführt wurden, 75 Prozent. Die Arbeitsmethoden entsprachen also im wesentlichen denen, die sich bei anderen Experimenten mit den hier untersuchten Arten als günstig erwiesen hatten (KNAPP^{5, 6}).

Die Versuche wurden bei *Senecio vulgaris* und *Galinsoga parviflora* in 10-facher, bei *Agrostemma githago* in 12-facher Wiederholung angesetzt. In den Tabellen sind die aus den Ergebnissen der einzelnen Wiederholungen errechneten Mittelwerte und mittleren Fehler (*m*) angegeben. Eine Differenz zwischen den Mittelwerten wurde als gut gesichert angesehen, wenn die beiden miteinander verglichenen Mittelwerte außerhalb der Bereiche ihrer entsprechenden dreifachen mittleren Fehler liegen (*p* = weniger als 0,2%).

¹ E. BÜNNING, Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. 3. Aufl. S. XII, 539, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1953.

² G. MELCHERS u. A. LANG, Biol. Zbl. 67, 105 [1948].

³ A. E. MURNEEK u. R. O. WHYTE (Herausgeber), Vernalization and Photoperiodism. S. XV, 196, Waltham, Mass. 1948.

⁴ F. W. WENT, Chron. Botanica 12, 89 [1950].

⁵ R. KNAPP, Z. Naturforschg. 11 b, 698 [1956].

⁶ R. KNAPP, Ber. dtsch. bot. Ges. 69, 399 [1956].

Untersuchungen an *Senecio vulgaris*

Bei *Senecio vulgaris* L. macht sich bereits in einem sehr frühen Entwicklungsstadium der Einfluß der Temperaturen bei der Keimung auf das weitere Wachstum bemerkbar (Tab. 1). Bereits 12 Tage nach dem Beginn der Keimung zeigt es sich, daß die Blätter bei den in 23° gekeimten Individuen bedeutend größer sind als diejenigen der Jungpflanzen, die in 30° und 10° ausgesät waren. Bei in 26° und 14° ausgesäten Pflanzen ergeben sich dazwischenliegende Werte.

Die Zahlen der Blätter, die sich am Hauptsproß bereits entwickelt hatten, sind bei 30 Tage alten Pflanzen, die in 14°, 23° und 26° gekeimt waren, annähernd gleich groß, bei den in 10° und 30° ausgesäten Pflanzen dagegen erheblich geringer. Als

Ausdruck der beschleunigten Entwicklung der in höheren Temperaturen gekeimten Pflanzen ist der Anteil der bereits wieder abgestorbenen Blätter dort größer. Dieser Anteil erreicht bei den bei 26° gekeimten Pflanzen ein Maximum.

Die Sprosse sind in allen Entwicklungsstadien bei den in 23° gekeimten Pflanzen am höchsten. Bei den Pflanzen, bei denen die Keimung in 10° und 30° erfolgte, sind die Sprosse viel niedriger. In einigen Fällen beträgt ihre Höhe weniger als die Hälfte derjenigen Pflanzen, die in 23° gekeimt waren. Die Seitensproß-Entwicklung ist ebenfalls nach Keimung bei 23° am reichlichsten. Die Seitensprosse erscheinen hier zum frühesten Zeitpunkt und erreichen auch die größten Längen. Dagegen ist die Seitensproß-Entwicklung bei den in 10° und 30° gekeimten Pflanzen äußerst spärlich. Das Gewicht des

	Tage nach Keimung	Keimung bei				
		10°	14°	23°	26°	30°
Länge des 1. Blattes über den Kotyledonen [cm]	12	1,24 ± 0,03	1,36 ± 0,08	1,64 ± 0,06	1,47 ± 0,06	1,17 ± 0,06
Länge des 2. Blattes über den Kotyledonen [cm]	12	0,27 ± 0,02	0,55 ± 0,03	0,89 ± 0,07	0,63 ± 0,03	0,35 ± 0,03
Länge des längsten Blattes [cm]	30	4,62 ± 0,21	6,50 ± 0,24	7 12 ± 0,38	5 80 ± 0,18	4,85 ± 0,18
Breite des längsten Blattes [cm]	30	1,65 ± 0,08	2,17 ± 0,07	2,44 ± 0,14	1,83 ± 0,05	1,61 ± 0,08
Anzahl der bereits am Haupt- spross entwickelten Blätter ⁵	30	8,9 ± 0,32	11,8 ± 0,42	11,9 ± 0,58	11,9 ± 0,59	9,6 ± 0,30
Bereits abgestorbene Blätter am Hauptspross	30	1,9 ± 0,13	2,4 ± 0,16	3,0 ± 0,30	3,7 ± 0,18	2,7 ± 0,24
Höhe des Sprosses [cm] ¹	30	2,72 ± 0,09	4,42 ± 0,35	4,75 ± 0,38	3,38 ± 0,28	2,75 ± 0,13
„ „ „ „	44	8,5 ± 0,4	17,2 ± 0,8	18,2 ± 1,3	12,4 ± 0,8	6,9 ± 0,4
„ „ „ „	80	17,1 ± 0,9	44,3 ± 1,2	46,3 ± 3,7	—	24,0 ± 1,1
Anzahl der Seitensprosse ²	80	2,8 ± 0,5	11,2 ± 1,0	15,5 ± 1,7	—	4,3 ± 0,7
Länge des längsten Seiten- sprosses [cm]	80	3,1 ± 0,5	24,6 ± 1,6	28,7 ± 2,9	—	7,0 ± 1,0
Trockengewicht des Sprosses ³ [mg]	80	147 ± 11,0	775 ± 70,8	1078 ± 55,4	—	390 ± 54,1
Trockengewicht der Wurzeln [mg] ³	80	10,2 ± 1,2	50,4 ± 5,5	67,5 ± 1,9	—	33,0 ± 3,8
Länge des Wurzelsystems [cm]	80	6,5 ± 0,9	17,3 ± 1,0	17,5 ± 1,2	—	13,6 ± 0,6
Anzahl der Blüten- und Fruchtstände	80	0	9,6 ± 0,7	10,8 ± 1,3	—	1,3 ± 0,2
Knoten unter dem 1. Blüten- stand ⁴		14,0 ± 0,31	11,7 ± 0,27	12,4 ± 0,32	14,1 ± 0,39	14,3 ± 0,41

¹ Es wurde der Abstand zwischen dem Knoten zwischen den Kotyledonen und dem höchsten Knoten gemessen.

² Es wurden nur diejenigen Seitensprosse berücksichtigt, deren Achse über 0,5 cm lang war.

³ Durchschnittswerte und mittlere Fehler für je 1 Individuum.

⁴ Bei den bei 10° gekeimten Pflanzen wurden die verkümmerten, reduzierten Knospen von Blütenständen berücksichtigt.

⁵ Anzahl einschließlich der untersten bereits abgestorbenen Blätter.

Tab. 1. Entwicklung von *Senecio vulgaris* L. bei 17° C und täglich 16-stdg. Belichtung nach Keimung bei verschiedenen Temperaturen.

gesamten Sproßsystems entspricht den bisherigen Feststellungen. Nach einer Keimung in 10° beträgt es weniger als 15% desjenigen der Pflanzen, die in 23° ausgesät waren. Die Verhältnisse bei der Wurzelentwicklung sind gleichartig wie bei den Sprossen. Bei in 10° gekeimten Pflanzen ist beispielsweise das Wurzelsystem sowohl in seiner Länge als auch in seinem Gewicht äußerst spärlich ausgebildet.

Blütenstände erscheinen bei den in 23° gekeimten Pflanzen am reichlichsten. Bei den Exemplaren, die in 30° ausgesät waren, ist die Blütenentwicklung zeitlich stark verzögert. 44 Tage nach der Keimung waren bei in 14° ausgesäten Pflanzen im Mittel pro Individuum 1,4 Knospen, bei in 23° ausgesäten Exemplaren 4,2 Knospen, bei in 26° ausgesäten Pflanzen 0,2 Knospen von Blütenständen vorhanden. Bei den in 10° und 30° gekeimten Individuen waren noch keine Blütenstandsknospen zu bemerken. Auch später erscheinen bei den in 10° ausgesäten Pflanzen nur stark verkümmerte Knospen, die sich nicht voll zu Blütenständen entwickeln können. Die Zahl der Knoten, die unter dem 1. Blütenstand erscheinen, ist nach einer Keimung in 30° am größten (14,3). Sie nimmt bis zur Keimung in 14° ab (11,7). Bei Aussaat in 10° , nach der nur verkümmerte Knospen erscheinen, ist diese Anzahl wieder größer.

Unter Berücksichtigung der aus den Ergebnissen der einzelnen Wiederholungen errechneten mittleren Fehler (m) sind die Unterschiede der Werte bei den Pflanzen, die in 14° und 23° gekeimt waren, meist nicht oder nur schwach statistisch gesichert. Dagegen ist die Differenz der Werte, die bei den bei 10° und 30° gekeimten Pflanzen ermittelt wurden, gegenüber denjenigen, die sich für die in mittleren Temperaturen (14° und 23°) ausgesäten Individuen ergaben, meist gut gesichert (p -Werte meist unter 0,27).

Senecio vulgaris ist eine Pflanzenart, die sich bei relativ tiefen Temperaturen am besten entwickelt. In konstanten Temperaturen wurde bester Wuchs bei 7° ermittelt. Auch bei 10° und 4° entwickelten sich die Pflanzen noch gut. Allerdings ist die Wachstums-Geschwindigkeit bei diesen tiefen Temperaturen bereits recht gering. Dagegen sind über 20° bei konstanten Temperaturen die Wachstumsleistungen, die Größe und Fertilität der Pflanzen bereits stark eingeschränkt. Es ist daher sehr auffällig, daß in den hier dargestellten Versuchen die beste Entwick-

lung nach einer Keimung in 23° erfolgte. Eine Temperatur bei der Keimung von 10° erwies sich sogar als sehr nachteilig für das spätere Wachstum. Das Verhalten von *Senecio vulgaris* unter natürlichen Verhältnissen zeigt jedoch in vieler Hinsicht entsprechende Merkmale. Die Keimung kann oft im frühen Herbst erfolgen, wenn die Temperaturen noch relativ hoch sind. Die Pflanzen können dann in tiefen Temperaturen im Spätherbst und frostfreien Perioden im Winter wachsen. Die Blüte kann ebenfalls bei relativ tiefen Temperaturen während frostfreier Witterung im Spätherbst, Winter und Vorfrühling erfolgen.

Untersuchungen an *Agrostemma githago*

Bei *Agrostemma githago* L. ist schon bei 15 Tage alten Pflanzen eine günstigere Entwicklung der Individuen, die in 10° gekeimt waren, festzustellen (Tab. 2). Die Blätter sind bei diesen Pflanzen länger. An zweiter Stelle stehen meist die Werte der in 26° gekeimten Exemplare. Die bei 4° und 30° gekeimten Pflanzen weisen im Durchschnitt die geringsten Blattlängen auf. In den meisten Fällen ist auch bei den übrigen untersuchten Eigenschaften die gleiche Reihenfolge festzustellen.

Eine bemerkenswerte Abweichung zeigen die Verhältnisse bei der Länge der Blütenblätter. Tiefe Temperaturen während des Wachstums der Pflanzen haben bei *Agrostemma githago* eine sehr starke Vergrößerung der Blütenblätter zur Folge. Aus den Versuchsergebnissen ist zu ersehen, daß offensichtlich die Temperatur während der Keimung, trotz während des Wachstums herrschender höherer Wärmegrade, noch einen gewissen Einfluß auf die Blütenblatt-Länge haben kann. Denn diese ist bei den in 4° gekeimten Pflanzen am größten. Je höher die Temperatur war, bei der die Keimung erfolgte, desto kürzer waren die Blütenblätter. Die Zahl der Knoten unter der ersten Blüte ist bei in den tieferen Temperaturen (4° und 10°) gekeimten Pflanzen etwas geringer als bei den in 26° und 30° ausgesäten Individuen.

Bei *Agrostemma githago* sind die Unterschiede zwischen den Werten bei den verschiedenen Keimtemperaturen viel geringer als bei *Senecio vulgaris*. Nur ein Teil der in der Tab. 2 benachbarten Werte ist statistisch gut gesichert. Die größte Differenz innerhalb eines zu einem bestimmten Zeitpunkt untersuchten Merkmales ist häufiger gut gesichert. Ebenso ist die oben genannte Reihenfolge der Werte meistens

Länge und Höhe [cm]	Tage nach Keimung	Keimung in			
		4°	10°	26°	30°
der Kotyledonen	15	3,1 ± 0,0	3,3 ± 0,1	3,1 ± 0,0	2,8 ± 0,1
eines Blattes des 1. Paares über den Kotyledonen	15	7,5 ± 0,3	8,1 ± 0,4	7,9 ± 0,2	6,7 ± 0,3
eines Blattes des 2. Paares über den Kotyledonen	15	7,8 ± 0,2	9,6 ± 0,3	7,8 ± 0,2	6,8 ± 0,2
eines Blattes des 3. Paares über den Kotyledonen	15	4,0 ± 0,3	7,1 ± 0,3	4,4 ± 0,2	4,1 ± 0,3
eines Blattes des 4. Paares über den Kotyledonen	15	0 ± 0,2	2,6 ± 0,2	0,2 ± 0,1	0 ± 0,1
des längsten Blattes	34	11,1 ± 0,3	11,5 ± 0,2	11,1 ± 0,3	11,1 ± 0,3
des Sprosses ¹	15	6,2 ± 0,3	8,0 ± 0,4	6,8 ± 0,3	6,5 ± 0,2
„ „ ²	81	68,5 ± 1,0	69,7 ± 0,9	68,6 ± 1,1	65,6 ± 1,3
Trockengewicht [g]	81	0,95 ± 0,039	1,04 ± 0,055	1,02 ± 0,052	0,83 ± 0,066
Zahl der Früchte pro Pflanze		2,4 ± 0,2	3,0 ± 0,2	2,7 ± 0,2	2,0 ± 0,2
Länge der Kelchblätter [cm]		4,86 ± 0,12	5,25 ± 0,15	5,04 ± 0,14	4,90 ± 0,13
„ „ Blütenblätter [cm]		3,14 ± 0,07	3,09 ± 0,04	3,00 ± 0,05	2,73 ± 0,04
Knoten unter der 1. Blüte		6,2 ± 0,2	6,3 ± 0,1	6,8 ± 0,2	6,6 ± 0,2

¹ Abstand zwischen dem Knoten zwischen den Kotyledonen und dem höchsten Knoten.

² Gesamthöhe des Sproßsystems über dem Knoten zwischen den Kotyledonen.

Tab. 2. Entwicklung von *Agrostemma githago* L. bei 20° C im Dauerlicht nach Keimung in verschiedenen Temperaturen.

mit Regelmäßigkeit festzustellen. Er erscheint somit der Einfluß der Temperatur während der Keimung auf das spätere Wachstum auch bei *Agrostemma githago* bedeutsam.

Untersuchungen an *Galinsoga parviflora*

Bei *Galinsoga parviflora* CAVAN. waren nur Untersuchungen 20 Tage nach der Keimung möglich. Die Längen des Hypokotyles, Sprosses und der Blätter der einzelnen Paare zeigten zu diesem Zeitpunkt bereits deutliche Unterschiede. In den meisten Fällen sind die Werte bei den Pflanzen am größten, die bei 7°, also bei der niedrigsten berücksichtigten Temperatur, gekeimt waren. Je höher die Temperatur während der Keimung war, desto geringer sind die Werte (Tab. 3).

Die in der Tab. 3 benachbarten Werte sind nur teilweise statistisch gut gesichert. Dagegen ist eine gute Sicherung der größten Differenzen einer bestimmten Eigenschaft unter verschiedenen bei der Keimung herrschenden Temperaturen meistens vorhanden. Ferner wird die Bedeutung der Temperatur bei der Keimung für das spätere Wachstum noch durch die Regelmäßigkeit des Sinkens der Werte

mit zunehmenden Wärmegraden bei der Aussaat hervorgehoben.

Dieses Verhalten von *Galinsoga parviflora* ist sehr auffällig und stellt eine gewisse Parallele zu den Ergebnissen bei *Senecio vulgaris* dar. *Galinsoga parviflora* befindet sich in konstanten Temperaturen bei 7° bereits nahe an der Grenze ihrer Lebensmöglichkeiten. Bei 4° erfolgte keine Keimung mehr. Entwickelte Pflanzen starben nach relativ kurzer Zeit ab, wenn sie konstanten Temperaturen von 4° ausgesetzt wurden. Als günstigste konstante Wachstumstemperatur wurde für *Galinsoga parviflora* 14–17° ermittelt. Ebenso wie bei *Senecio vulgaris* wirkt also eine Temperatur während der Keimung, die weit von diesem Optimum entfernt liegt, anscheinend stimulierend auf die weitere Entwicklung und die Wachstumsleistungen. Der Unterschied ist jedoch, daß bei *Galinsoga parviflora* diese Temperaturen während der Keimung viel niedriger sind als die für das Wachstum günstigsten Wärmegrade.

Diskussion der Ergebnisse

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, daß die Temperatur während der Keimung einen sehr bedeuten-

Länge [cm]	Keimung bei				
	7°	14°	23°	26°	30°
eines Blattes des 2. Paares über den Kotyledonen	4,7 ± 0,2	4,5 ± 0,2	4,4 ± 0,1	4,3 ± 0,2	3,8 ± 0,3
eines Blattes des 3. Paares über den Kotyledonen	5,2 ± 0,2	5,1 ± 0,3	4,8 ± 0,2	4,0 ± 0,2	3,2 ± 0,2
eines Blattes des 5. Paares über den Kotyledonen	3,7 ± 0,2	3,4 ± 0,3	2,7 ± 0,2	2,2 ± 0,2	1,5 ± 0,2
eines Blattes des 6. Paares über den Kotyledonen	1,7 ± 0,2	1,6 ± 0,2	1,6 ± 0,2	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,0
des Hypokotyls	3,0 ± 0,1	3,0 ± 0,0	2,8 ± 0,1	2,8 ± 0,1	2,5 ± 0,2
des Sprosses über den Koly- ledonen ¹	8,1 ± 0,2	7,4 ± 0,2	7,2 ± 0,2	7,1 ± 0,2	6,3 ± 0,4

¹ Abstand zwischen dem Knoten zwischen den Kotyledonen und dem höchsten Knoten.

Tab. 3. Entwicklung von *Galinsoga parviflora* CAVAN. bei 23° C im Dauerlicht nach Keimung bei verschiedenen Temperaturen. Verhältnisse 20 Tage nach der Keimung.

den Einfluß auf das spätere Wachstum, die Entwicklung und die Größe der Organe auch solcher annueller Pflanzen haben kann, bei denen eine Vernalisation in dem Sinne, daß ohne diese keine Blütenbildung möglich ist, nicht notwendig ist. Meistens erweist sich ein bestimmter Temperaturbereich bei der Keimung für die spätere Entwicklung als besonders günstig. Geringere oder höhere Wärmegrade als diese Optimaltemperatur haben schwächere Leistungen beim späteren Wachstum zur Folge.

Schon früher wurden im Rahmen von Vernalisations-Versuchen annuelle Arten vom oben gekennzeichneten Charakter untersucht und bei der Keimung mit extremen Temperaturen behandelt. Bei Tomaten konnten höhere Erträge, aber keine frühere Blütenbildung nach vernalisations-artiger Behandlung erzielt werden (GOODALL und BOLAS⁷). Umstritten ist die günstige Wirkung der Behandlung von Lein (*Linum usitatissimum*) mit tiefen Temperaturen. Den in dieser Hinsicht positiven Ergebnissen von HABERLANDT stehen die Untersuchungen GASSNERS⁸ gegenüber, der keinen Einfluß feststellen konnte. SIRCAR und GHOSH⁹ fanden bei Sommervarietäten von Reis (*Oryza sativa*) eine deutliche Förderung der späteren Entwicklung durch vorangegangenen Einfluß von hohen Temperaturen. Bei einer Reihe anderer Arten konnte dagegen kein positiver Effekt auf diese Weise erzielt werden (CROCKER und BARTON¹⁰). Dieses verschiedenartige

Verhalten entspricht jedoch den Ergebnissen der hier dargestellten Untersuchungen. Denn es zeigte sich bei diesen, daß für jede Art die für die spätere Entwicklung günstigste Temperatur bei der Keimung eine andere ist.

Dauerbeobachtungen an Pflanzen-Gesellschaften von annuellen Arten können auch an Stellen, an denen die Bodenverhältnisse nicht durch Bearbeitungsmaßnahmen, Nährstoffzufuhr usw. verändert werden, von Jahr zu Jahr einen großen Wechsel der Zusammensetzung, der Menge und Größe der Individuen an denselben Stellen zeigen. Sehr deutlich zeigen dieses z. B. die Ergebnisse der Beobachtungen an Dauerquadraten von JUHREN, WENT und PHILIPS¹¹ im kalifornischen Wüstengebiet. Von großer Bedeutung sind hierfür insbesondere in ariden Gebieten sicherlich die jahreszeitliche Verteilung und Ergiebigkeit der Regenfälle (WENT¹²). Aber auch die Temperaturverhältnisse während der Keimung können von einem starken differenzierenden Einfluß sein. Sie können nicht nur bestimmen, welche Arten überhaupt zur Keimung kommen. Die hier behandelten Untersuchungen zeigen, daß sie auch einen erheblichen Einfluß darauf haben können, wie groß die Pflanzen später werden, welche Anzahl von Knospen und Früchten sich entwickeln und welchen Umfang die Blüten haben. Weitere mögliche Einwirkungen sind aus den Tab. 1–3 zu ersehen.

⁷ D. W. GOODALL u. B. D. BOLAS, Ann. appl. Biol. **29**, 1 [1942].

⁸ G. GASSNER, Z. Bot. **10**, 417 [1917].

⁹ S. M. SIRCAR u. B. N. GHOSH, Nature [London] **159**, 605 [1947].

¹⁰ W. CROCKER u. L. V. BARTON, Physiology of seeds. S. XV, 267, Waltham, Mass. 1953.

¹¹ M. JUHREN, F. W. WENT u. E. PHILIPS, Ecology **37**, 318 [1956].

¹² F. W. WENT, Ecology, **29**, 242, **30**, 1 [1948–1949].