Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Zur Funktion der Hydathoden von Saxifraga

Schmidt, Herta

Innsbruck, 1930

ZUR FUNKTION DER HYDATHODEN

von Saxifraga.

Von

Herta Schmidt.

UB INNSBRUCK

+C201552000

Seit Haberlandt (5) werden die Hydathoden in ihrer Funktion meist von dem Gesichtspunkte aus beurteilt, ob sie als echte Drüsen sich aktiv in den Dienst der Exkretion stellen, oder ob sie nur als Punkte geringsten Widerstandes passiv der vom Gewebedrucke emporgetriebenen Guttationsflüssigkeit den Austritt aus dem Blattinneren gestatten. Daneben interessiert jedoch auch die Rolle der Ausscheidung im Gesamtstoffwechsel. Sie ist vielleicht eher dort erschliessbar, wo nicht nur Wasser mit Spuren fester Substanz austritt, sondern grösseren Mengen von mineralischen Stoffen abgesondert werden, wie dies z.B. bei den "Kalkdrüsen" einer Reihe von Saxifraga-Arten der Fall ist. Durch die nahe Beziehung zu nicht kalkabscheidenden Verwandten ist ausserdem eine weitgehende Vergleichsmöglichkeit gegeben zwischen Hydathoden mit stark mineralhaltigen Exkret und Hydathoden, die fast nur Wasser abscheiden.

Ein Beitrag zur Lösung der Fragen nach der Arbeitsweise der Ausscheidungsorgane und der Stellung der Exkretion im Gesamthaushalte der Pflanze, sollte diese Arbeit sein. Sie bemüht sich, die Verteilung des Vorganges in zeitlicher und örtlicher Beziehung im normalen Entwicklungsgange der Individuen besser zu erfassen, worauf auch bei experimentellen Prüfungen bisher wenig Gewicht gelegt wurde.

Lassen sich auch aus dem im folgenden besprochenen Versuche keine feststehenden Rückschlüsse, auf die Bedeutung der Hydathoden für den pflanzlichen Organismus ziehen, so scheint nach den bisherigen Untersuchungen doch die Erwartung berechtigt, dass eine weitere, eingehende Analyse der Funktion dieser Ausscheidungsorgane unter Berücksichtigung der Wechselbeziehungen zwischen Exkre-

tion und anderen Vorgängen im Pflanzenkörper eine Stellungnahme zu Lepeschkins (9) Ansicht, die Hydathoden seien weniger durch ihre Notwendigkeit, als durch Erblichkeit bedingt, erlauben wird.

Die Annahme Haberlandts (7), dass die Hydathoden bei gesteigertem Wurzeldrucke und gehemmter Transpiration eine Infiltration der Mesophyllinterzellularen verhüten, machte Lepeschkin durch seine Versuche sehr unwahrscheinlich; denn eine selbst tagelang andauernde Füllung der Zwischenzellräume mit Wasser schädigte den pflanzlichen Organismus nicht. Bemerkenswert ist auch sein Hinweis darauf, dass eine längere Infiltration unter natürlichen Bedingungen nicht vorkommt; ja sich bei einigen Pflanzen, unter denen auch Saxifraga aizoon genannt ist, nicht einmal Experimentell hervorrufen lässt.

Ohne auf diese Dinge näher einzugehen, sei auf andere Ansichten über die Bedeutung der Hydathoden für den pflanzlichen Organismus nur kurz hingewiesen:

Nach Haberlandts (7) Meinung ermöglicht "der" Hydathodenstrom" bei aufgehobener Transpiration eine Ausgiebige Wasserdurchströmung der Pflanze und damit ihre Versorgung mit mineralischer Nahrung. Dagegen sieht Stahl (18) den Wert der Guttation in der mit ihr verbundenen Ausscheidung fester, für den Pflanzenkörper schädlicher Stoffe.

I.

Die Guttation, ohne Berücksichtigung des mineralischen Gehaltes des Exkretes.

A.

Die Wasserausscheidung in ihrer Beziehung zum Entwicklungs-

gänge der Pflanze, des Blattes und der Hydathoden.

Das Wesentliche über die Anatomie der Hydathoden von *Saxifraga* findet man bereits bei ~~Waldner~~ (22) neuerer Untersuchungen liegen von Neumann-Reichardt (14) und Kurt vor, dessen Arbeit mir nur aus einem Vortrage, gehalten am 25. V. 1928 in der Zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien bekannt ist.

Es handelt sich um Epithemhydathoden, am Ende eines oder mehrerer Leithündel gelegen und von einer gerbstoffführenden Scheide umschlossen. Die Tracheiden reichen in auffallend geringer Masse in das Epithem hinein, dass einen in sich geschlossenen Körper von ovaler Form darstellt, Zwischen den einzelnen Zellen finden sich nur winzige Interzellularen, die meist erst an ~~enen~~ Mikrotomschnitten sichtbar werden.

Eher an eine experimentelle Untersuchung der Hydathodenfunktion herangegangen werden konnte, war es nötig, den Vorgang der Guttation rein erscheinungsmässig unter Bedingungen, die den natürlichen Verhältnissen möglichst angeglichen waren, bei den einzelnen zu Versuchszwecken herangezogenen *Saxifraga*arten kennen zu lernen.

Zu diesem Zwecke wurden Topfpflanzen benutzt:

von kalkabscheidenden *Saxifraga*:

Saxifraga aizoon Jacq.

Saxifraga mutata L.

von kalkabscheidenden:

Saxifraga stellaris L.

Saxifraga rotundifolia L.

Die ebenfalls in Kultur genommene

Saxifraga aizoides L.

nimmt eine Mittelstellung zwischen beiden Gruppen ein. Sie weist am natürlichen Standorte häufig geringe Kalkabscheidung auf, ebenso ob aber bleibt sie frei von jedem sichtbaren mineralischen Exkret.

Die verwendete Erde war ein Gemisch von Torfmull und Komposterde zu gleichen Teilen, reichlich mit Kalk- und Schieferschotter durchsetzt. Die Pflanzen stammten sowohl von ausgesprochenen Kalkfels, als auch von Urgesteinsboden der näheren Umgebung Innsbrucks. Einen auffallenden Unterschied im Ausscheidungsmodus dieser beiden Gruppen konnte nicht festgestellt werden. Da es mir um einen ersten Überblick über die Hydathodenfunktion bei *Saxifraga* zu tun war, musste die Frage offen bleiben, ob und wie weit sich die Exkretionsorgane an die Standortsverhältnisse durch geringfügige Abänderungen ihrer Tätigkeit anpassen.

Da sich die Versuche auf zwei Jahre erstreckten, vom Herbst 1927 bis zum Sommer 1929, überwinterten die Pflanzen im Versuchsgarten unter der natürlichen Schneedecke und standen von Ende Februar bis Ende Oktober in einem nach Norden gelegenen Gewächshause des Institutes (Nordhaus). Zur Kontrolle blieb ein Teil der Töpfe auch während des Sommers im Garten, zeigte aber den Gewächshauspflanzen gegenüber kein abweichendes Verhalten.

Verfolgt man die Guttationstätigkeit dieser Topfpflanzen im Verlaufe ihres jährlichen Entwicklungsganges, so lässt sich eine deutliche Beziehung feststellen. Die folgenden Angaben beziehen sich in erster Linie auf *S. aizoon* u. *mutata*, bei den anderen untersuchten Arten ist die jährliche Periode weniger klar ausgeprägt:

Kurz vor Beginn der Blütezeit im Mai und Juni erreicht die Ausscheidung von Flüssigkeit ihren Höhepunkt, dauert während der An-

lagen der Blütenknospen ungemindert fort, hört aber mit dem schnellen Emportreiben des Blütenstieles fast gänzlich auf. Ähnliches wurde schon von Volkens (21) bei *Calla palustris* beobachtet.

Nach der Fruchtbildung sterben die Blattrosetten von *S. mutata* und *S. Aizoon* ab, ohne dass die Hydathoden ^{wieder} zur Tätigkeit gelangt wären. Bilden sich aber im Mittelpunkt der Mutterrosette eine ganze Anzahl junger Individuen, wie es bei *S. Aizoon* meist der Fall ist, so nehmen diese die Exkretion sofort im lebhaftesten Masse auf. Bei noch nicht blühreifen Pflanzen wird eine Hemmung der Guttation erst später bemerkbar, bei einzelnen erst im Oktober.

Bis zum Januar, ruhen die Hydathoden und sind in dieser Zeit auch im Thermostaten bei 18° - 22° und Dauerbelichtung nicht zur Wasserabgabe zu veranlassen. Selbst im kalten Winter 1928/29 begannen die Topfpflanzen bereits Ende Januar zu exzernieren; allerdings wurde das Gewächshaus durch Heizung nachts frostfrei gehalten und hatte tagsüber häufig Temperaturen bis zu 15° .

Auch im Zeitabschnitte regster Hydathodentätigkeit ist die Guttation nicht zu jeder Stunde des Tages gleichmässig stark. Um vergleichbare Werte zu erhalten, bediente ich mich folgender Methode:

Das Exkret einer Pflanze wurde mit einer überall möglichst gleich weiten Kapillarex abgesaugt, gemessen und dies nach $2 \frac{1}{2}$ Stunden wiederholt, einer Zeit, die zur Bildung eines neuen, gut fassbaren Tropfens eben ausreicht, Vor und während des Versuches war der Boden durch Einstellen der Töpfe in Wasser~~schalen~~ gleichmässig durchfeuchtet.

Die Messung der flüssigen Ausscheidung wurde nur bei *S. Aizoon* ausgeführt. Die nahezu aufrechte Stellung der Blätter, an denen die Tropfen über dem seitlichen Rand hinaustreten, macht die Ausbreitung

des Exkretes auf der Blattoberfläche, wie es z.B. bei *S. mutata* der Fall ist, unmöglich. Auch bei *S. stellaris* und *S. rotundifolia* gelang ein restloses Absaugen nicht, da die rauhe unebene Blattoberhaut stets Flüssigkeitsteilchen zurückhält.

In Abb. 1 ist der Exkretionsverlauf bei drei verschiedenen Pflanzen dargestellt, die im Nordhause dem natürlichen Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzt waren. Die Versuche liegen vom 1. V. morgens - bis 3. V. abends. Während dieser Zeit schwankte die Temperatur zwischen 13.5° und 21° , die rel. Feuchtigkeit der Luft zwischen 79 % und 94 %. Die Menge der ausgeschiedenen Flüssigkeit in Millimetern der Messkappillare ist auf den Ordinaten abgetragen, auf der Abszisse die Zeit.

Das Maximum der Exkretion fällt stets in die Stunden zwischen 23 Uhr und 5 Uhr. Hier liegt allerdings auch das Minimum des Sättigungsdefizites der Luft (S.D.) dargestellt durch die obere überhöhte Kurve von Abbildung 1. Es wurde errechnet aus der jeweiligen Temperatur und dem rel. Feuchtigkeitsgehalte der Luft, abgelesen an einem Lamprecht'schen Polymeter, das vor und nach Versuch mit Hilfe des Taupunktzeigers korrigiert wurde.

Das starke Zunehmen des Exkretes in den genannten Stunden lässt sich jedoch nicht restlos aus einer, manchmal sogar sehr geringfügigen, Senkung des D.S. erklären. Wie aus dem beigefügten Kurven hervorgeht, ist die Guttation tagsüber selbst bei feuchtem, kühlem Wetter sehr schwach, in der Regel bleibt sie ganz aus. Nachts tritt stets eine weit grössere Anzahl der Hydathoden in Tätigkeit, die Tropfenbildung erfolgt im rascheren Tempo. Auf die Frage, wie der Einfluss der nächtlichen Dunkelheit zu werten ist, soll bei Besprechung späterer Versuche zurückgekommen werden.

Die in den Kurven von Abb. 1 zum Ausdruck kommende Abnahme der Exkretion in aufeinanderfolgenden Tagen wird noch sehr viel deutlicher, wenn die Pflanzen bei Konstanten Aussenbedingungen: Licht, Temperatur, S.D., exzernieren. Wie aus den Kurven von Abb. 2 S. 13 ersichtlich ist. Sie ist ebenso unerklärlich, wie die ~~folgende~~ Erscheinung:

Neben der jährlichen und täglichen Periodizität der Guttation machen sich noch ganz unberechenbare Schwankungen bemerkbar. Sonst gut arbeitende Pflanzen sind plötzlich selbst unter den optimalen Bedingungen eines dunstgesättigten Raumes nicht zur Ausscheidung von Flüssigkeit zu bewegen. Dieser Zustand hält in der Regel 3 bis 5 Tage an, kann sich aber auch auf 3 Wochen ausdehnen und wiederholt sich bei manchen Individuen häufig, bei anderen selten. Eine genaue Dauerbeobachtung dieser Erscheinung ist leider nicht möglich, da ein längerer Aufenthalt der Pflanze in gespannter Atmosphäre und ein ständig feuchter Boden störend auf die Funktionen ihres Organismus einwirken und Unregelmässigkeiten im Exkretionsvorgange hervorrufen.

Die exzernierte Flüssigkeit ist ~~da~~ nicht das Produkt der Tätigkeit sämtlicher Hydathoden eines Individuums. Auch bei den exkretionstüchtigsten Pflanzen von *S. Aizoon* und *S. mutata* beteiligen sich nur die jüngeren Blätter an der Guttation, auch diese niemals mit allen Hydathoden. Nahezu die Hälfte der Blätter ist ausser Tätigkeit. Die Arbeitsperiode eines Blattes von *S. Aizoon* umfasst 3 - 3½ Monate. Allerdings ist damit zu rechnen, dass Topfpflanzen im Gewächshause raschwüchsiger sind, als im Freiland.

Bei *S. aizoides*, ~~und~~ *S. stellaris* und *S. rotundifolia* vers-

gen dagegen nur einige wenige Blätter, die ältesten.

Auch die Anzahl der an einem Blatte tätigen Hydathoden ist begrenzt und ihre Verteilung ist, wie ein Vergleich von Blättern verschiedenen Alters lehrt, eine auffallend gesetzmässige.

Die Hydathoden arbeiten nur in einem bestimmten Entwicklungszustande. Sind sie eine zeitlang in Tätigkeit gewesen, so stellen sie die Exkretion endgültig ein und jüngere in der Wachstumszone des Blattes neu entstehende übernehmen die Abscheidung des Exkretes.

Diese Verhältnisse sind in Tab. 1 dargestellt. Durch die dreimalige Aufnahme des sich bietenden Bildes einer unter *feuchter* Flocke im diffusen Tageslicht guttierenden Pflanze von *S. Aizoon*. Nach Verlauf gleicher Zeitspannen wurden die Tropfen mit *Filtrier-*papier abgezogen, das Versuchsobjekt vor dem erneuten Einstellen in den *D* dunstgesättigten Raum an der Luft getrocknet. Die guttierenden Blätter der Rosette sind nach zunehmendem Alter in aufsteigender Reihenfolge nummeriert, Lage und Zahl der Hydathoden durch Punkte widergegeben, tätige Hydathoden mit + bezeichnet.

Die Ursache für das Einstellen der Tätigkeit mit zunehmenden Alter bei früher gut arbeitenden Hydathoden ist nicht in einer rein mechanischen Verstopfung der Wasserspalten durch das ausgeschiedene Kalkschüppchen zu suchen. Denn auch nach seiner Entfernung, die sich leicht ohne eine Schädigung der Gewebe durch seitliches Abheben mittels einer *Böste* bewerkstelligen lässt, erfolgt keine Exkretion.

Die Möglichkeit durch eine Ausschaltung der tätigen Hydathoden bereits ruhende wieder zur Guttation zu bringen, lässt sich leider nicht verwirklichen, da ein künstlicher Verschluss der exkretierenden Ausscheidungsorgane sich bei dem herrschenden hohen

Exkretionsdrucke nicht erzielen lässt. Wie Lepeschkin (9) machte auch ich mit den verschiedensten Verschlussmitteln nur ergebnislose Versuche z.B. mit Vaseline, Paraffin, Erd- und Kakoawachs, Kollodium u.a.m.

Dagegen gelingt es durch Abtrennen sämtlicher exkretionsfähiger Blätter (ich verstehe darunter solche, denen in Anbetracht ihres Alters Guttation noch möglich ist, ohne dass sie, was nach dem vorhergehenden Abschnitten verständlich ist, tatsächlich jederheit zur Ausscheidung von Flüssigkeit veranlasst werden können.) und $\forall$ Verschluss der Wundstellen, einige wenige Blätter, die bereits ihre Tätigkeit abgeschossen hatten, wieder zur Exkretion zu veranlassen. Die Zahl der unter diesen Umständen arbeitenden Hydathoden ist allerdings eine sehr geringe. Es wäre auch daran zu denken, die Funktionslosigkeit Hydathoden älterer Blätter durch Verstopfung der zuführenden Gefäße zu deuten, wie Nestler (72) annimmt, obwohl er sie bei seinen mikroskopischen Untersuchungen nicht nachweisen konnte. Auch ich fand zwischen alten und jungen Hydathoden keinen histologischen Unterschied. Allerdings muss man berücksichtigen, dass die Hydathoden auch durch im Interzellularsystem des Epithems auftretende Änderungen zur Exkretion unfähig gemacht werden könnten, und solche Störungen sind bei der schon erwähnten Kleinheit der Interzellularen an Handschnitten nicht zu erkennen. Auf eine nähere Untersuchung der Sachlage an Mikrotomschnitten wurde verzichtet, da auch ein tatsächlich nachgewiesener Verschluss der Leitelemente oder Interzellularen eine Folge der mangelhaften Wasserdurchströmung ausgewachsener Blätter auf Kosten der sich entfaltenden sein kann, ohne die Ursache für die Untätigkeit der guttierenden Organe zu bilden.

Zusammenfassend lässt sich auf Grund der Beobachtung der Guttation an Topfpflanzen verschiedener Saxifragarten sagen: Die Hydathoden sind n_{ur} in einem bestimmten Entwicklungszustand der Pflanze, des Blattes und ihrer selbst tätig.

Dies lässt sich mit der Auffassung der Exkretionsorgane als ein einfaches Loch kaum vereinigen, spricht dagegen für eine gewisse aktive Beteiligung der Hydathoden am Ausscheidungsvorgang.

B.

Die Einwirkung der Aussenfaktoren auf die Wasserabscheidung.

Unter Berücksichtigung der im vorigen Kapitel dargelegten weitgehenden Verschiedenheit der Gesamtexkretion, der Exkretion eines Blattes und der Exkretion der einzelnen Hydathode, die inneren Veränderungen entspringt, wurde nun der Einfluss der Aussenbedingungen auf die Guttation untersucht,

Bei den folgenden Experimenten wurde darauf Wert gelegt, stets Pflanzen zu verwenden, die die gleiche Vorbehandlung erfahren hatten, sodass der Zustand des Organismus, soweit er von äusseren Einflüssen abhängig ist, der gleiche war.

1.) Sättigungsdefizit der Luft.

Abhängigkeit der
Die tropfenförmige Abscheidung einer Flüssigkeit vom S.D. im umgebenden Raume folgt schon aus rein physikalischen Gründen. Diese Beziehung ist aus Tabelle 2 für die Guttation von Topfpflanzen von S. aizoon und S. mutata zu ersehen. Die Zeit, die bei wachsenden S.D. zur Ausscheidung einer eben sichtbaren Flüssigkeitsspur nötig

ist, wurde in Minuten angegeben; Bodenfeuchtigkeit und Licht waren dabei konstant. Die mit einem Striche versehenen Felder von Tab. 2. besagen, dass die betreffende Pflanze im Verlaufe von 8 Stunden unter den angegebenen Verhältnisse nicht guttierte.

Trotz der grossen individuellen Schwankungen (man beachte Nr. 3 am 7.V. und erinnere sich an den früher erwähnten plötzlich eintretenden Stillstand der Guttation) ist eine deutliche Verzögerung der Exkretion bei zunehmenden S.D. wahrnehmbar. Erreicht es den Wert von ca. 3 mm, so hört jede Flüssigkeitsabscheidung auf. Es ist nicht möglich, das Ausbleiben der Guttation bei diesem S.D. auf eine sofortige Verdunstung etwa auftretender Exkrettropfen zurückzuführen, denn wie ich mich überzeugte, verdampfen winzige Exkrettröpfchen, auf paraffiniertes Papier gebracht bei einem S.D. von ca. 3 mm erst innerhalb von 6 Minuten, die Kontrolle erfolgte dagegen aller 2 bis 3 Minuten. Ausserdem sind die Feuchtigkeitsverhältnisse im engen Raume zwischen den dicht gedrängten Blättern sicher günstiger, als in der umgebenden, der Messung zugänglichen Luft.

Da eine Prüfung der übrigen Aussenfaktoren : Licht, Dunkelheit, Temperatur, ~~statt~~ bei konstantem S.D. stattfinden musste, soll der Einfluss dauernder grosser Luftfeuchtigkeit mit einigen Worten gestreift werden. Denn nur im abgeschlossenen Raume unter einer Glocke ist ein wirklich konstantes S.D. erzielbar, nämlich dann, wenn infolge der Transpiration der Versuchspflanzen und der Verdunstung der zur Bodendurchfeuchtung unumgänglich notwendigen Wasserständen, sein Wert auf nahezu Null Millimeter gesunken ist.

Im dunstgesättigten Raume ist der Exkretionsverkauf ein wesentlich anderer, als der in Abbildung 1 dargestellte. Nach Verlauf der ersten 2 1/2 Stunden, die den raschen Abfall des S.D. bringen, ist das Maximum erreicht; je nach Versuchsbeginn kann es auf jede beliebige Tages- oder Nachtzeit fallen. Dann vermindert sich die Menge des Exkretes ständig, aber nicht gleichmässig, sondern durch kurze Perioden, lebhafterer Tätigkeit unterbrochen; von einer Tagesrhythmik keine Spur mehr. Eine graphische Darstellung des Vorganges folgt später (Abb. 2, S. 13), wo sie zur Vergleichszwecken herangezogen werden soll.

2.) Licht und Dunkel.

Sieht man von der durch längeren Aufenthalt im feuchten Raume bedingten Änderung im Exkretionsverlaufe ab, so lässt sich sowohl bei konstanter Dunkelheit, als auch bei Dauerbelichtung durch Tage hindurch Guttation beobachten. Doch ist sie vermindert im Vergleiche zur Exkretion bei normalen Wechsel von Tag und Nacht. Besonders auffallend ist die Hemmung im Dunkeln; viele Pflanzen stellen ihre Tätigkeit ein, nehmen sie aber ans Tageslicht zurückgebracht, nach kurzer Zeit wieder auf. Dass in den Mitternachtsstunden liegenden Maximum der Guttation im Lichtwechsel des Tages kann also keinesfalls dem Einflusse des nächtlichen Lichtmangels zugeschrieben werden.

Die angeführten Tatsachen ergaben sich aus Versuchen, die im Raume für konstante Temperatur ausgeführt wurden. Er ist verdunkelt und liegt im Kellergeschosse des Institutes nach Norden zu. Die Temperaturen schwanken hier tagsüber um ein halb bis 1°, was

was sich unter den feuchten Glocken kaum bemerkbar machte. Die Bodentemperatur der Töpfe wies nahezu die gleichen Werte auf, nur waren sie noch beständiger. Die relative Feuchtigkeit der Luft erreichte innerhalb der Glocken wohl 100 %, die Polymeter zeigten 96 % bis 98 % an.

Die Kurven von Abbildung 2 geben ein Bild vom Exkretionsverlaufe im Lichtwechsel des Tages, bei Dauerbelichtung und konstanter Dunkelheit. Die auf den Koordinaten aufgetragenen Werte wurden in gleicher Weise gewonnen, wie bei Abbildung 1 beschrieben. Kann man mit dieser Methode auch ~~Keine~~ quantitativ absolut gültigen Ergebnisse erwarten, so liefert sie doch anschauliches Vergleichsmaterial.

In qualitativer Hinsicht stimmen die Kurven weitgehend überein, in quantitativer bleiben künstlich belichtete und Dunkelpflanzen weit hinter den Tageslichtpflanzen zurück. Worauf das Übergewicht der Tageslichtkurve zurückzuführen ist, bleibt unklar, weist aber auf eine Beziehung zwischen Stoffwechsel und Guttation hin; denn unter den unnatürlichen Bedingungen dauernder Dunkelheit oder ungenügender andersartiger Belichtung muss der Organismus notwendigerweise leiden.

Auffällig ist wiederum die Abnahme der Exkretion an aufeinanderfolgenden Tagen, auf die schon bei Besprechung von Abb. 1 aufmerksam gemacht wurde, für deren Deutung eine genaue Kenntnis der gesamten Lebensvorgänge unter den angegebenen Versuchsbedingungen notwendig wäre.

Ebenso unerklärlich ist die bemerkenswerte Tatsache, dass die Ausscheidungstätigkeit bisweilen stundenlang völlig ruht, und später ohne die geringste Veränderung der Aussenbedingungen von

selbst wieder einsetzt.

3.) Temperatur .

Sehr gering ist die Einwirkung der Temperatur auf den vitalen Vorgang der Exkretion; ihr bedeutender Einfluss auf das Zustandekommen eines günstigen S.D. ist selbstverständlich. Nach Nestler(13) guttiert *Tropaeolum maius* zu jeder Tageszeit noch bei $3,5^{\circ}$ und 97%- 98 % relativer Feuchtigkeit der Luft. Ungehemmte Exkretion beobachtete ich an *S.stellaris* und *S.Aizoon* noch bei 8° Temperaturen von $30 - 35^{\circ}$ bei konstanten S.D. fördertensienicht augenfällig, sowohl im Thermostaten in dauernder Dunkelheit oder ständiger Belichtung, als auch im nach Süden gelegenen Gewächshause des Institutes im Tageslichte. Eine quantitative Erfassung der ausgeschiedenen Flüssigkeit mit Hilfe von Messkapillaren unterblieb, da die starke Kondenswasserbildung bei hohen Temperaturen zu fehlerhaften Werten führen musste.

II.

Die Abscheidung mineralischer Substanz .

A.

Der Exkretionsvorgang bei Topfpflanzen.

Eine von der Besprechung der Guttation gesonderte Behandlung der Exkretion fester Stoffe erwies sich als notwendig, da eine starke Ausscheidung mineralischer Substanz durchaus nicht immer mit lebhafter Wasserabgabe parallel läuft, wies sich an Topfpflanzen von *S.mutata* und *S. Aizoon* zeigen liess, die unter der feuchten Glocke grosse Mengen von Flüssigkeit absonderten, ohne dass ein sichtbarer

Rückstand hinterblieb.

Auch die im Nordhause stehenden Pflanzen liessen, besonders im zweiten Jahre ihres dortigen Aufenthaltes trotz ungeminderter Guttation einen deutlichen Rückgang in der Mineralstoffausscheidung erkennen. Schon Engler (3) macht auf diese Erscheinung bei der Kultur von Saxifraga aufmerksam. Dass es sich nicht um eine Erschöpfung des Bodens an Nährsalzen handelt, beweisen an der Mutterpflanze entstehende Tochterindividuen, die während ihrer Entfaltung grosse Mengen von Kalk abscheiden.

Diese Tatsache ist gleichzeitig ein Beleg dafür, dass die Absonderung fester Substanz, ebenso wie die Guttation vom Entwicklungszustande des Blattes abhängig ist, und im Stoffwechsel des jugendlichen Organs eine besondere Bedeutung zu haben scheint, die vielleicht im Sinne Stahls (18) auf der Entfernung schädlicher Stoffe beruht.

Daneben ist allerdings die Möglichkeit im Auge zu behalten, die starke Mineralexkretion wachsender Blätter auf die bei ihnen besonders lebhaft durchströmung mit Nährsalzhaltigem Wasser zurückzuführen.

Zur Charakterisierung des Ausscheidungs Vorganges, wie er an Topfpflanzen von S. Aizoon und S. mutata zu beobachten war, ist das plötzliche ganz unberechenbare, sozusagen "stossweise" Auswerfen mineralischer Substanz im Guttationswasser ^{wichtig}. Die Hochblätter am Blütenstiele von S. Aizoon, die während seines raschen Wachstums nur wenige Male guttieren können, sind von einem förmlichen Kalkpanzer bedeckt. Auch bei Laubblättern wurde ruckweise, starke Kalkabscheidung immer wieder beobachtet, besonders nach Guttations-

perioden, die gar keinen sichtbaren Rückstand hinterliessen.

Deshalb lassen sich auch über die Zeit, die die allbekannten Kalkschuppen des Blattes zu ihrer Entstehung brauchen, keine allgemein gültigen Werte angeben. Ein Beispiel möge eingeführt sein: eine kurz vor der Blüte stehende Topfpflanze von *S. Aizoon*, die im Nordhause den täglichen Schwankungen von Licht, Temperatur und relativer Feuchtigkeit der Luft und des Bodens ausgesetzt war, zeigte im Juni 1928 an ihren vom Kalke befreiten Blättern nach einmaliger Guttation über Nacht einen weissen Anflug. Bevorzugt sind wiederum die jüngsten Blätter; sie ersetzen den entfernten Kalk in ca. 15 Tagen restlos. Bei älteren ist nach 28 Tagen kein Wachsen der Exkretschuppen mehr festzustellen, soweit es sich bei einiger Übung mit blossen Augen von Guttation zu Guttation an Hand von Skizzen feststellen lässt. Zu diesem Zeitpunkte bleibt die Menge der abgeschiedenen festen Stoffe noch beträchtlich hinter der des abgelösten Kalkes zurück. Da in Kultur genommene Pflanzen nach ~~Einfluss~~ Englers (3) und meinen eigenen Erfahrungen sich in der Kalkproduktion stets als gehemmt erweisen, so ist es vielleicht möglich, dass an natürlichen Standorte schnellerer und völliger Ersatz erfolgt ist.

Derbisher häufig wegen seiner Kürze angewendete Ausdruck "Kalk" für die Gesamtheit der ausgeschiedenen festen Stoffe ist allerdings nur unter dem Vorbehalte berechtigt, dass das Exkret neben CaCO_3 noch eine ganze Anzahl anderer mineralischer Bestandteile hat, auch Spuren von Zucker fehlen ihm nie. Qualitative Untersuchungen von *Saxifraga*exkreten finden sich bei Unger (20). Auf seine quantitativen Angaben hingegen möchte ich wenig Gewicht legen; denn

bei den erwähnten Schwankungen im Mineralstoffgehalte der Ausscheidung können zur Kenntnis der Hydathodenfunktion nur Werte beitragen, die an ein- und demselben Individuum gewonnen wurden, unter Berücksichtigung seines Entwicklungszustandes und des herrschenden S.D.

B.

Versuche mit Wasserkulturen.

Um den Einfluss der gebotenen mineralischen Nahrung auf den Exkretions-Charakter der kalkabscheidenden und nicht kalkabscheidenden Arten einigermaßen verfolgen zu können, wurden Wasserkulturen von Saxifraga benutzt. Da die Kenntnis des Gesamtverhaltens der Pflanzen in verschiedenen Nährlösungen nicht Endzweck der Untersuchungen war, sondern nur ein Mittel, die Tätigkeit der Hydathoden von einer neuen Seite zu beleuchten, so tragen die im folgenden besprochenen Experimente lediglich den Charakter von Orientierenden Vorversuchen. Eine Bestimmung des pH-wertes der Lösungen unterblieb, ebenso die Wiedergabe von Versuchsprotokollen, die Einzelheiten der Entwicklung von Spross-, und Wurzelsystem bringen.

Zur Anzucht der ausgetopften oder vom natürlichen Standorte geholten Pflanzen sind die Frühjahrsmonate Februar bis April am geeignetsten. Zu dieser Zeit werden schon in den ersten 5 Tagen neue Wurzeln gebildet. S. aizoon ist am anspruchslosesten und gedeiht am besten in Knap'scher Nährlösung; ebensogut sagt Knap Lösung S. rotundifolia und S. aizoides zu. S. mutata, gedeiht in ihrer nicht immer gut. Am schwierigsten ist die Behandlung von S. stellaris. Knap schädigt sie schon nach wenigen Tagen. Variationen der Knap Lösung, die sich auf ihren Ca u. Mg-Gehalt bezogen, waren ergebnislos. Endlich

stellte sich die v.d. Crone Lösung als geeignet zur Kultur von *S. stellaris* heraus. Auch *S. mutata* verträgt sie gut. *S. Aizoon* geht darin zugrunde.

Die Guttation der Wasserkulturen erweist sich in der Regel als gehemmt. Es sind aber stets einige darunter, die eine ganz erstaunliche Menge Flüssigkeit von sich geben, häufig Exemplare mit auffallend gering ausgebildetem Wurzelsystem, ein Hinweis darauf, dass lebhaft Guttation nicht ohne weiteres eine erhöhte Wurzel-tätigkeit zur Voraussetzung hat. Vielmehr scheint die Hydathode in ihrer Funktion bis zu einem gewissen Grade von der Wurzel unabh-
hängig zu sein.

Die Exkretion mineralischer Substanz bleibt stets hinter der von Topfpflanzen zurück. Die während des Aufenthaltes in Knap sich entfaltenden Blätter von *S. Aizoon* sind oft tagelang frei von jeder Kalkabsonderung, bis nach ein- oder zweimaliger Guttation sich eine weisse Schicht über den Hydathoden bildet, ein neues Beispiel für die plötzliche, energische Mineralstoffabscheidung. Wiederholt sich der Vorgang nicht, so sind am ausgewachsenen Blatte nur diejenigen Hydathoden mit Kalk bedeckt, die im Zeitpunkte seiner Ausscheidung im exkretionsfähigen Zustande waren. Denkt man sich in Tabelle 1 (S. 7) die mit + bezeichneten Hydathoden als weisse Flecken, die übrigen kalkfrei, so hat man ein Bild vom Aussehen der Blätter.

Es sollte nun versucht werden, ob durch vermehrte Ca Zufuhr eine Zunahme der mineralischen Exkretion erzielt werden könnte. Zu diesem Zwecke wurden ~~minxPrinkxkxsinxHalt~~ $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{2}$, $\frac{2}{3}$ des in der Knopflösung enthaltenen Mg. SO_4 in je einer Versuchsreihe durch die ^{äqu}isomolekularen Mengen von CaSO_4 ersetzt. Eine reichere Mineral-

stoffabscheidung, der in diesen abgeänderten Lösungen versetzten Pflanzen konnte nicht festgestellt werden. Doch möchte ich ausdrücklich betonen, dass dies nach dem Augenscheine gefällte Urteil erst durch quantitative Untersuchungen erhärtet werden müsste, die bei der geringen Konzentration des Exkretes und seiner kleinen Menge sehr zeitraubend und auch bei peinlichst genauer Durchführung vielleicht ergebnislos sein werden.

Mehr Erfolg dürften Konzentrationsbestimmungen der verschiedenen Exkrete nach der Bangerschen Methode der Dampfdruckvergleichung in Kapillaren versprechen, die Ruhland (16) erfolgreich bei seinen Untersuchungen der von *Statice* ausgeschiedenen Flüssigkeit benutzte. Gerade Wasserkulturen müssen zu solchen Versuchen sehr geeignet sein, da man sich jeder Zeit über die Konzentration der aufgenommenen Lösung unterrichten kann.

Neben einer Steigerung der gebotenen CaMenge fand auch eine Verminderung des CaGehaltes der Knopflösung Anwendung. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ wurde wiederum stufenweise durch $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ bzw. KNO_3 vertreten. *S. Aizoon* und *S. mutata* guttierten in diesen Lösungen gut; die Abscheidung mineralischer Substanz scheint nicht gemindert.

Die Kalkabscheidenden Saxifragaarten: *S. Aizoon* und *S. mutata* scheiden also auch bei variierten CaGaben Exkrete ab, die nicht merklich vom normalen verschieden sind.

In den gleichen Nährlösungen hinterlassen die Guttations-tropfen der nicht kalkabscheidenden Art: *S. stellaris*, nie einen sichtbaren Rückstand: auch sie bewahrt ihren eigentümlichen Exkretcharakter. *S. rotundifolia* verhält sich in der Regel ebenso. Nur ein einziges Mal zeigte sie in gewöhnlicher Knopflösung, unmittelbar

über den Hydathoden junger Blätter weisse Flecke. Ca war, wie die
Flammenfärbung ~~enwies~~, im Exkrete enthalten. Vielleicht sind gerade
S. rotundifolia und daneben *S. aizoides*, die am natürlichen Stand-
ort häufig geringe Kalkmengen abscheiden, in Wasserkultur aber kalk-
frei blieb zu weiteren Untersuchungen über die Beziehung zwischen
mineralischer Nahrung und Exkretcharakter geeignet.

Um festzustellen, wie die ¹Kalkexzernierenden Saxifragen einer-
seits, die nicht kalkexzernierenden andererseits auf einen völli-
gen Entzug von Ca antworten, würde ihnen die ~~Ca~~freie Amarsche
Nährlösung geboten, die Benecke (1) zur Zucht von Algen anwendete.
Sie enthält im 1 aq.dest.:

0,5 g $\text{NH}_4 \text{NO}_3$;

0,35g KNO_3 ;

0,25g MgSO_4 ;

0,35g KH_2PO_4 ;

Spur Fe_2O_3 .

Während *S. Aizoon* und *S. mutata* in dieser Lösung 2 - 3 Monate
ohne Zeichen einer Schädigung lebten, verfärbt sich *S. stellaris*
in ihr schon nach wenigen Tagen, Die Blätter werden graugrün und
welken, die Wurzeln quellen auf und zerfallen.

Die Deutung dieser Erscheinung ~~daran~~ wäre nur möglich bei
einer genauen Kenntnis der Anforderungen, die *S. stellaris* an eine
Nährlösung stellt. Ungünstiger pH Wert, Giftwirkung irgendwelcher
Ionen infolge des Fehlens der Ca Ionen und a.m. könnten als Ursache
für das Absterben der Pflanzen herangezogen werden. Ist tatsächlich
der CaMangel das Ausschlaggebende, so müsste man die nicht kalkab-
gebende *S. stellaris* im Gegensatz zu den kalkabgebenden Arten als
"kalkhungrig" ansehen. Verallgemeinern lässt sich diese Annahme aber

nicht: die ebenfalls keinen Kalk exzernierende *S. rotundifolia* erträgt Ca Entzug längere Zeit.

Während der Zeit kräftigen Lebens war die Guttation ^{in der Ca freien Lösung bei} *S. Aizoon* und *S. mutata* gut. Der mineralische Rückstand schwach, aber deutlich.

An Blättern von *S. Aizoon* fanden sich häufig beträchtliche Mengen einer Abscheidung, die sich auf den ersten Blick von dem normalen Exkret unterschied. Sie war nicht milchigweiss, wie dieses, sondern durchsichtig hell, grobkörniger und hygroskopisch. Die qualitative Untersuchung ergab starke Kaliumreaktion (Fällung als Kaliumhydrogencitrat aus heisser salzsaurer Lösung durch saures Natriumtartrat). Da diese abnorme Abscheidung auch an abgestorbenen, braunen Blättern auftritt, ebenso an Blattstielresten von *S. rotundifolia*, hier auch bei Ernährung mit v.d.Crone, ist sie auf erhöhten Wurzeldruck unter den veränderten Ernährungsbedingungen zurückzuführen und steht mit der normalen Exkretionstätigkeit der Hydathoden in keiner Beziehung.

Neben der Wirkung, gänzlichen Kalziummangels auf dem Exkretcharakter wurde der Einfluss von Lösungen, die nur Ca enthielten untersucht. Sie sind aber zu diesem Zwecke nicht geeignet; denn die Guttation setzt in ihnen fast gänzlich aus. Vielleicht hat man es hier mit derselben Erscheinung zu tun, die Hansteen (8) bei Wasserkulturversuchen mit Weizen feststellte, nämlich eine durch Ca Ionen gehemmte Wasseraufnahme.

Wendet man dagegen die zu den benutzten Ca Lösungen äquivalenten Lösungen von Kaliumsalzen an (0,001 - 0.05mol Lösungen von KNO_3 , K_2SO_4 , KCl), so ist sogar bei noch höheren Konzentrationen die

die Ausscheidung der von Flüssigkeit sehr lebhaft und das zurückbleibende Exkret unterscheidet sich rein äusserlich nicht vom normalen. Leider lassen sich diese Versuche nur durch wenige Tage hindurch fortsetzen, da später die Guttation infolge von Ernährungsstörungen aufhört.

Aus den an Topfpflanzen und Wasserkulturen gemachten Beobachtungen dieses Kapitels, dass die Exkretion mineralischer Substanz nicht jederzeit, sondern stossweise erfolgt, dass sie in Beziehung zur Entwicklung des Blattes steht und dass der Charakter des Exkretes durch variierte Gaben nicht merklich geändert wird, lässt sich auf eine Beziehung der Ausscheidung fester Stoffe zu inneren Stoffwechselvorgängen schliessen. Diese scheinen spezifisch sehr verschieden zu sein, wie ein Vergleich zwischen kalkabscheidenden und nicht kalkabscheidenden Arten zeigt, besonders das von dem Verhalten der anderen abweichende Absterben von *S. stellaris* in Ca freier Nährlösung.

Was die Hydatode liefert, muss also aus trophischen Geweben entstammen; wo die die Ausscheidung bewirkende Kraft zu suchen ist, soll im nächsten Kapitel besprochen werden.

III.

Zum Ausscheidungsvorgange.

Wie die meisten Epithemhydathoden zählt Benecke (2.) auch die Exkretionsorgane von *Saxifraga* zu den passiven Filtrationshydathoden, bei denen durch den Gewebedruck die Guttationsflüssigkeit ausgepresst wird.

Dagegen betonen Neumann-Reichardt (14) und Kurt auf Grund

ihrer anatomischen Untersuchungen den drüsigen Charakter des Epithems, der sich nach Haberlandt (6) im Plasmareichtum und grossen, stark färbbaren Kernen ausspricht.

Es handelte sich also um die Frage: ist das Epithem eine Drüse oder nicht. Ist es selbständig zur Exkretion befähigt, oder ist seine Tätigkeit von der Mitwirkung anderer Faktoren abhängig. Von diesen kommen in Betracht:

1. Die Wurzeltätigkeit.

Um zu erweisen, ob und wie weit die Ausscheidung von der Mitwirkung der Wurzel abhängig ist, wurden unter Wasser abgeschnittene Sprosse von *S. stellaris*, *S. aizoides* und *S. rotundifolia* und Rosetten von *S. Aizoon* und *S. mutata*, in Brunnenwasser eingestellt.

Bei diesen wurzellosen Pflanzen wurde im dunstgesättigten Raume keine Guttation beobachtet, weder im Tageslicht, noch im Dunkeln oder bei dauernder künstlicher Belichtung. Auch Temperaturänderungen waren, wie nach Kapitel 1 zu erwarten stand, nicht von Einfluss. Ebenso unwirksam erwies sich ein Ersatz des Wassers durch die den Pflanzen am besten zusagenden Nährlösungen, die aus den an Wasserkulturen gemachten Erfahrungen für jede Art bekannt waren, und durch verschiedenen konzentrierte Kalium-Lösungen, die wie im vorigen Abschnitte erwähnt, die Guttation bewurzelter Pflanzen förderten.

Nach 14 Tagen bildeten sich bei *S. stellaris* und *S. aizoides* neue Wurzeln, nach 3 bis 4 Wochen bei *S. Aizoon*, sofort traten erst wenige, später mehr Hydathoden in Tätigkeit.

Um einem Irrtum vorzubeugen, müssen allerdings die Rosetten von *S. Aizoon* und *S. mutata* gegen die zugeführte Flüssigkeit gut mit Kakaowachs abgedichtet werden. Sonst steigt diese am kurzen Wurzelstumpfe und zwischen den Blättern empor, befeuchtet diese und macht

die Beobachtung etwa gebildeter Exkretttropfen unmöglich oder täuscht solche vor.

Nach diesen Versuchen scheint eine weitgehende Beteiligung der Wurzeltätigkeit am Exkretionsvorgange gesichert. Im Gegensatze dazu steht aber die auf S. 17 mitgeteilte Erfahrung, dass Wasserkulturen mit gering ausgebildeten Wurzelwerke häufig besser exzernierten, als Individuen mit reicher Wurzelbildung. Ausserdem gelang es in ganz vereinzelnen Fällen bei *S. mutata* Tropfenausscheidung ohne Mitwirkung der Wurzeln zu erzielen durch Reduktion der Sprossmasse auf 2 - 3 Blätter.

Dies legte den Gedanken nahe, den Stillstand der Guttation nach Entfernung der Wurzeln nicht, oder wenigstens nicht allein auf den Ausfall einer durch die Wurzeltätigkeit dargestellten drückenden Kraft zurückzuführen, sondern dafür die durch die kleine Schnittfläche nur mangelhaft ermöglichte Wasserversorgung der Hydathoden verantwortlich zu machen.

Aus diesen Erwägungen heraus wurden Versuche mit einzelnen Blättern gemacht, bei denen der Wasserbedarf der Gewebe durch eine relativ grössere Schnittfläche leichter gedeckt werden kann.

Bei allen Untersuchungen dienten als feuchter Raum Petri-Schalen von 10 cm Durchmesser und 2 cm Höhe, deren Deckel mit feuchtem Fliesspapier ausgelegt war. Je nach der Länge der Versuchsblätter, die aufrecht in den Schalen Platz finden mussten, wurden sie manchmal bis über die Hälfte mit den entsprechenden Lösungen gefüllt, sodass sich die Luft ~~sich~~ bald mit Wasserdampf sättigen konnte. Jedes abgeschnittene Blatt wurde in einem im Mittelpunkte eines dünnen Korkscheibchens befindlichen Spalt ohne irgendwelche Quetschung befestigt, sodass es aufrecht auf der Schalenlösung schwamm und mit

seiner Schnittfläche in die Flüssigkeit tauchte. Abb. 4 S. 27
die sich zwar auf einem anderen Versuch bezieht, erläutert gleichzeitig das eben Gesagte. Die Schalen fanden, wenn nichts anders bemerkt in einem nach Süden gelegenen, ebenerdigen Raume des Institutes 1 m vom Fenster entfernt Aufstellung und wurden von der Nachmittagssonne getroffen.

Während Gardiner⁽⁴⁾ an abgeschnittenen Blättern von *S. mutata* Exkretion beobachtete, betonte Kurt in seinem Vortrage, dass ihm dies nie "einwandfrei" gelungen sei. Berücksichtigt man aber die K in Kapitel I besprochenen, bisher wenig beachtete Tatsache, dass die Hydathoden durch günstige Aussenbedingungen nicht jeder Zeit zur Ausscheidung zu veranlassen sind, sondern dass ein bestimmter Zustand der Pflanze, des einzelnen Blattes und des Exkretionsorganes selbst, Voraussetzung ihrer Tätigkeit ist, so ist es nicht mehr befremdend, wenn ein grosser Teil der Versuche mit isolierten Blättern, bei mir etwa 40 %, negative Ergebnisse liefert.

In Tabelle 3 sind Angaben über die Guttation der abgeschnittenen Blätter einer Rosette von *S. mutata* enthalten. Nur die ältesten, sicher nicht mehr exkretionsfähigen, blieben unberücksichtigt, da sie, ebenso wie die Blätter abgeblühter Pflanzen, mit ganz seltenen Ausnahmen auch isoliert nicht wieder in Tätigkeit gesehen wurden. Nach jeder Kontrolle, - der Zeitpunkt ist in der zweiten Längsreihe vermerkt -, wurden die abgeschiedenen Tropfen mit Filtrierpapier restlos abgesaugt, die Schale sofort wieder gedeckt.

Am 3. - 6. Tage nach Einbringen der Blätter in den feuchten Raum, erfolgte in der Regel die erste Guttation. Die sich dann häufig wiederholende Absonderung von Flüssigkeit, die aus Tabelle 3

zu entnehmen ist - die Aufzeichnungen gehen sogar noch bis zum 23. IV., dann hat die Guttation auch bei äusserlich noch ganz frischen Blättern ein Ende erreicht - schliesst jeden Zweifel an der Möglichkeit der Exkretion ohne Beteiligung der Wurzel aus: auch einzelne Blätter exzernieren.

Die Zahl der gleichzeitig tätigen Hydathoden isolierter Blätter ist meist auf ein - zwei beschränkt, Höchstzahlen wie 8 sind Ausnahmen, während am Blatte der bewurzelten Pflanze zur selben Zeit durchschnittlich 6 bis 12 Exkretionsorgane arbeiten. (siehe Tabelle 1 S. 8), was uns bei der schon ~~vorher~~ früher festgestellten grossen Bedeutung der Wurzeltätigkeit für den Exkretionsvorgang nicht wundern kann.

Eine deutliche Hemmung der Ausscheidung, ^{durch Dunkelheit} die auch Ruhland (16) bei dem Abscheidungs Vorgange der Hautdrüsen von ~~Statice~~ nachwies, konnte wiederum festgestellt werden, im Gegensatze zu den Angaben von Gardiner (4), der ihr eine fördernde Wirkung zuschreibt. Hier ist allerdings ein Irrtum sehr leicht möglich, da das im Dunkeln oft sehr reiche Kondenswasser sich häufig in Tröpfchenform auf dem Blatte niederschlägt und Exkretions vortäuscht. Deshalb wurden in meinen Protokollen nur diejenigen Tropfen als Exkrete angesprochen, die nach Absagen wiederholt am gleichen Orte erschienen, oder deren allmähliches Entstehen aus geringen Flüssigkeitsspuren verfolgt werden konnte.

Die an *S. mutata* gemachten Erfahrungen bestätigten sich bei *S. aizoon*. Nur Guttieren die abgetrennten Blätter seltener, 65 % aller Versuche war negativ. *S. aizoides* lieferte fast ebenso günstige Ergebnisse, wie *S. mutata*. Bei isolierten Blättern von *S. rotundifolia* konnte Exkretion nicht beobachtet werden. Treten an

abgeschnittenen Blättern von *S. stellaris* Exkrettropfen auf, so hat in der Regel an der Schnittfläche eine Neubildung von Wurzeln stattgefunden. Dies ist nach 14 bis 20 Tagen bei dem Tageslichte ausgesetzten Blättern sehr häufig der Fall, bei Dauerbelichteten oder Dunkelgehaltenen dagegen fast nie.

Nach den bisherigen Erfahrungen: 1. Sprossen ohne Wurzeln guttieren nicht,; 2. isolierte Blätter guttieren, aber nur mit wenigen Hydathoden, war die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, dass die der Einwirkung der Wurzel entzogenen Hydathoden durch eine besonders gute Wasserversorgung in noch grösserer Zahl, wie an einzelnen Blättern beobachtet, zur Guttation veranlasst werden könnten.

Zu diesem Zwecke wurden die Hydathodentragenden Ränder vom übrigen Blatte abgetrennt. Auf die für die Exkretion sehr wichtige Tatsache, dass damit gleichzeitig der Blattgewebedruck zum grössten Teile ausgeschaltet wird, soll später in einem besonderen Abschnitte zurückgekommen werden.

Die isolierten Blattränder wurden in kleine Blöcke aus nahezu unlöslichem Alabastergips, die zu diesem Zwecke mit furchenartigen Vertiefungen versehen waren, hineingesteckt. (Abb. 3a) ; diese fanden in niedrigen Petrischalen von 1 cm Höhe Platz. Die Wasserversorgung erfolgte durch die stets flüssigkeitsnachsaugenden Gipsklötzchen. In Versuchen, die über den Einfluss verschiedener Lösungen Aufschluss geben sollten, wurde Gips vermieden, bei dem ja stets mit einer Abgabe von Ca und SO_4 Ionen zu rechnen ist. Dann setzte ich die Blattränder in der gewünschten aufrechten Stellung auf feuchtes Filtrierpapier, das seinerseits zwischen zwei schmalen Glasstreifen Halt fanden, denen durch ein zurückgebogenes Endstück ein sicherer Stand gewährleistet war. (Abb. 3b)

Muss man auch bei diesen Versuchen aus den vorhin dargelegten Gründen damit rechnen, dass häufig alle Hydathoden untätig bleiben, wie dies bei *S. stellaris* sogar die Regel ist, so lässt sich doch sagen, dass sie in ihrer Funktion gegenüber den Hydathoden abgeschnittener Blätter wesentlich gefördert sind.

Neben der zweifellos besseren Wasserversorgung der Hydathoden könnte für diese Hebung der Guttationstätigkeit der Wundreiz in Betracht kommen, da die exzernierenden Organe gar nicht weit von der beim Abschneiden der Blattränder erzeugten Verletzungszone liegen. Vielleicht konnte ein lokaler Blutungsdruck, wie ihn Molesch (12) als Folge von Kallusbildungen beobachtete, entstehen.

Zur Klärung der Frage sei folgendes bemerkt:

Schnittwunden, die in der aus Abb. 4 ersichtlichen Weise angebracht waren, regten in der Nähe liegende Hydathoden niemals zur Tätigkeit an. Hierbei wurde die Wasserversorgung der vom Leitungssysteme abgetrennten Ausscheidungsorgane von einem durch den Einschnitt geschobenen Filtrierpapierstreifen, der in Flüssigkeit eintauchte, aufrecht erhalten.

Da nach dieser Erfahrung die auffällig geförderte Exkretion der Hydathoden isolierter Blattränder nicht auf eine Einwirkung der Verwundung zurückzuführen ist, scheint die, durch eine relativ ~~Verletzung~~ grosse Schnittfläche ermöglichte, reichliche Wasserzufuhr zu den Exkretionsorganen das Ausschlaggebende an dieser Erscheinung zu sein. Nebenbei sei schon hier darauf hingewiesen, dass zur Erzielung des zur Tropfenausscheidung nötigen Druckes ^{also} schon sehr wenig Blattgewebe genügt. Auf diese Tatsache soll erst später näher eingegangen werden.

Alle sonstigen Versuche, die Hydathoden durch bessere Ver-

sorgung mit Flüssigkeit zur Tätigkeit anzuregen, schlugen fehl. Es erwies sich als ganz belanglos, ob die Blätter unter Wasser vom Sprosse getrennt wurden oder an der Luft, ob man die Schnittfläche während des Versuches häufig erneuerte, oder dies nie geschah, ob sie vergrößert, oder die Ausdehnung des von ihr versorgten Gewebes durch Aufteilung des Blattes in einzelne Stücke verringert wurde. (Abb. 5a). Freiliegende Wundränder wurden mit Vaseline oder Kakao-wachs verschlossen. Wider Erwarten erwiesen sich die Hydathoden solcher Blattstücke fast regelmässig als untätig. in der Längsachse halbierte Blätter guttierten häufig gut, ebensooft gar nicht. Wie weit die Ausbildung des Adernsystemes mit hereinspielte, war nicht zu entscheiden. ^(Abb. 5b) Doch scheint die Ausscheidung von Flüssigkeit von diesem weitgehend unabhängig zu sein.

2. Kapillaritätswirkungen.

Es war dem Einwande zu begegnen, die Tropfenabscheidung abgeschiedener Blattränder sei überhaupt keine Exkretion oder Blutung, sondern eine rein physikalische Kapillaritätserscheinung, obwohl sie dann eigentlich bei ungefähr gleicher Steighöhe nach beliebiger Teilung des Blattes ^{stets} hätte auftreten müssen.

Es könnte aber immerhin sein, dass das durch die Schnittfläche eindringende Wasser im Kapillarsystem der Gefässe oder der Mesophyllinterzellularen aufsteigt und aus den Öffnungen des Systems, den Poren der Wasserspalten, zutage tritt. Dafür scheint zu sprechen, dass auch aus den Hydathoden älterer, an der Pflanze nach mehr exkretionsfähiger Blätter Flüssigkeit austritt, dass sich die Gesetzmässigkeiten, die sich in Tab. 1 und 3 in Zahl und

Anordnung der tätigen Hydathoden zeigen, nichtmehr feststellen lassen. Häufig sind an jedem Blattrandstücke, gleichgültig von welcher Stelle des Blattes es genommen wurde, nahezu alle Exkretionsorgane in Funktion. Besonders oft wurde dies bei *S. Aizoon* bei Dauerbelichtung beobachtet; diese Erscheinung soll aber erst später eingehender besprochen werden.

Die eben gemachten Angaben stimmen insofern nicht ganz mit den Erfahrungen überein, die in Versuchen mit einzelnen Blättern gemacht wurden, als an Blatträndern mehr Hydathoden und auch die Hydathoden älterer Blätter arbeiten. Doch ist es durchaus möglich, dass in beiden Fällen die Exkretion nicht von den gleichen Geweben bewirkt wird, oder dass die veränderten Verhältnisse, die an der Pflanze schon nicht mehr exzernierenden Blätter wieder zur Tätigkeit anregten, oder dass die physikalische Komponente des Ausscheidungsvorganges durch die neuen Versuchsbedingungen das Übergewicht erlangte.

Eine Vergleich zwischen der Guttationstätigkeit isolierter Blätter und abgeschnittener Blattränder bringt Tab. 4. Doch möchte ich ausdrücklich betonen, dass zu solchen Gegenüberstellungen sich nur Experimente eignen, die zur gleichen Jahreszeit angestellt wurden, mit vergleichbaren Blättern und vergleichbaren Hydathoden, was aus Kapitel I. folgt.

Sämtliche Blätter einer Rosette von *S. Aizoon* wurden wiederum nach zunehmenden Alter von 1 - 26 nummeriert: Nr. 1, zu "Blattversuchen", Nr. 2, zu "Blattrandversuchen", Nr. 3, wie Nr. 1 u.s.w. verwendet. Der Kürze halber sind in der Tabelle die Angaben über das zweite, vierte und s.w. Blattpaar weggelassen; es ändert nichts am Allgemeinen Bild. Der abgeschnittene Rand eines Blattes ist, je

Nach dessen Grösse, in vier bis sechs Teile zerlegt, die mit römischen Ziffern bezeichnet sind. Die Zählung beginnt bei dem früher an der Blattbasis gelegenen Stücke und schreitet nach der Spitze zu, fort. Mit den Indices r und l sind rechte und linke Blattseite als Ursprungsort des Randfragmentes gekennzeichnet. Freie Felder der Tabelle besagen: sämtliche Hydathoden untätig. Nach jeder Kontrolle wurde das Exkret abgesaugt.

Spricht der Tropfenaustritt aus den Hydathoden älterer, an der Pflanze nicht mehr exkretionsfähiger Blätter für die Mitwirkung von Kapillarkräften am Ausscheidungsvorgange, so ist er doch keineswegs durch sie allein zu erklären. Sehr beachtenswert ist in dieser Hinsicht schon allein die Tatsache, dass auch Hydathoden des isolierten Randes häufig nicht guttieren, obwohl, worauf früher schon hingewiesen wurde, kapillarer Aufstieg von Flüssigkeit doch zu allen möglich ist.

In diesem Zusammenhange sei auch schon auf später zu besprechende Versuche hingewiesen, (die allerdings, wie auf S. ² ausgeführt, nicht ganz einwandfrei sind) in denen es nicht gelang, Tropfenabscheidung aus künstlichen Öffnungen zu erzielen. Beruhte der Austritt von Flüssigkeit auf reiner Kapillarwirkung, so müsste sich doch die Hydathode ohne weiteres durch ein einfaches Loch ersetzen lassen.

Besondere Berücksichtigung verdient an dieser Stelle auch die zum Exkretionsvorgange benötigte Zeit: wie aus Tab. 4 ersichtlich, beginnen im dunstgesättigten Raume bei künstlicher Wasserzufuhr durch die Schnittfläche abgeschnittene Blätter nach 3 - 7 Tagen mit der Abscheidung von Tropfen, Blattränder schon nach 24 bis 48

Stunden. Es scheint also gute Übereinstimmung zwischen der Länge des von der Flüssigkeit zurückgelegten Weges und der dazu gebrauchten Zeit zu herrschen, was bei reiner Kapillarerscheinung verständlich wäre.

Ganz unregelmässig sind aber die Zeitspannen, während der ein abgesaugter Tropfen durch einen neuen ersetzt wird. Ein und dieselbe Hydathode eines isolierten Blattes oder Randstückes braucht dazu einmal 20 Minuten, einmal 3 Stunden, 4 Stunden oder die ganze Nacht. Irgendwelche Gesetzmässigkeit liess sich nicht feststellen; man konnte bei genügender Anzahl von Beobachtungen jeden Wert erhalten. Hierbei waren die äusseren Faktoren konstant.

Sehr bemerkenswert ist das folgende: Ich fand einige Male bei älteren, aber noch exkretionsfähigen Blättern von *S. mutata* ganz regelmässig alle 2 bis 3 Minuten einen neuen Tropfen an dem selben Exkretionsorgane vor. Der Ersatz erfolgte unentwegt durch lange Zeit hindurch.

Diese seltene Ausnahmeerscheinung könnte vielleicht dadurch erklärt werden, dass hier im Gegensatze zur normalen Guttation ein reiner Kapillarovorgang vorliegt. Denn wenn man annimmt, dass das Austreten von Flüssigkeit aus den Hydathoden abgeschnittener Blätter und Blattränder auf Kapillarem Aufstieg der Schwimmlösung beruht, so ist es nicht verständlich, weshalb in der Regel mehrere Stunden zum Ersatze eines Tropfens gebraucht werden, wenn dies, wie oben gezeigt wurde, innerhalb von 2 - 3 Minuten möglich ist. Ebenso unerklärlich sind dann^{noch} die starken Schwankungen der Zeitdauer, sowohl beim einzelnen Individuum, als auch beim Vergleiche verschiedener Pflanzen.

Vielleicht lassen sich aber die ganz unberechenbaren Zeitverhältnisse eher verstehen, wenn man die Rolle des Epithems am Exkretionsvorgange berücksichtigt. Bei ihrer Besprechung soll deshalb nochmals darauf zurückgekommen werden.

3. Der Blattgewebedruck.

Lässt sich die Funktion der Hydathoden, wie sie auch bei Ausschaltung der Saug- und Druckkräfte der Wurzel beobachtet wird, nicht ohne Mitwirkung lebender Zellen erklären, so braucht man diese nicht unbedingt im Epithem selbst zu suchen.

Pfeffer (16) betonte ausdrücklich, dass Guttation abgeschnittener Sprossen und Blätter kein Beweis für die Drüsennatur der Hydathoden seien. Durch gesteigerte Wasserzufuhr und gehemmte Transpiration könnte im Mesophyll ein Blutungsdruck entstehen, der Flüssigkeit durch die Poren der Exkretionsorgane auspresst.

Ein Bluten von verletztem Blattgewebe hatte ich, bei meinen früher besprochenen Versuchen mit abgeschnittenen Blatteilen oder durch Einschnitte verwundeten Blättern, öfters Gelegenheit zu beobachten. Es trat aber nicht in auffallendem Masse auf, und die Möglichkeit besteht, dass es immer in Beziehung zu durchschnittenen Gefäßen stand.

Wenn der Blattgewebedruck bei *Saxifraga* nach dieser Beobachtung auch nicht besonders stark ausgeprägt zu sein scheint, so ist er doch zweifellos vorhanden und könnte für das Auspressen von Flüssigkeit aus Öffnungen, wie sie z.B. die Wasserspalten darstellen verantwortlich gemacht werden. Dient die Hydathode also dem Unter Mesophylldrucke stehendem Guttationswasser tatsächlich nur als Stelle günstigster Austrittsmöglichkeit, so müsste sie sich

durch ein künstlich angebrachtes Loch ersetzen lassen.

Zur Entscheidung, ob dies der Fall ist oder nicht, wurden mit einer feinen Nadel Einstiche in das Blatt gemacht, die Epidermis und Palisadenschichten durchsetzten und das Schwammparenchym noch eben verletzten, also die selbe Zone des Blattes, die auch die Hydathode enthält, mit der Aussenwelt verbunden. Allerdings ist damit zu rechnen, dass der negative Ausfall solcher Versuche durch Verstopfung des Stikhkanales selbst oder der an ihn grenzenden Interzellularen vorgetäuscht wird, auch wenn das mikroskopische Bild keine kallusartigen Bildungen zeigt.

Da die Einstiche erst am folgenden Tage oder noch später durch Verfärbung kenntlich werden, wurden die Umrisse des zum Versuche benutzten Blattes bez. Blattstückes auf Seidenpapier aufgezeichnet, das beim Anbringen der Wunden aufgelegt und mit durchstochen wurde. Durch Vergleich ist dann jederzeit eine genaue Orientierung über die Lage jedes Stiches möglich, die auch unbedingt nötig ist, zur Entscheidung, ob nach Absaugen ein Tropfen immer wieder an derselben Stelle auftritt, oder ob er eine Kondenswasserbildung ist. Guttierte ein Einstich, so überzeugte ich mich stets mit dem Mikroskope davon, dass keine Verletzung eines Leitbündels die Ursache war.

An Topfpflanzen wurde in der Regel kein Tropfenaustritt aus künstlichen Öffnungen beobachtet. Allerdings lässt sich, wie schon früher erwähnt, ein Verschluss der Hydathoden nicht erzielen, sodass es immerhin möglich ist, dass alle überschüssige Flüssigkeit auf dem normalen Wege durch die Wasserspalte nach aussen tritt. Auch bei Stücken aus der Mitte des Blattes, die keine Hydathoden trugen, war

das Ergebnis das gleiche. Die Wasserversorgung erfolgte hierbei durch eine der Schnittflächen - die übrigen waren mit Kakaowachs verschlossen - in der bei den Versuchen mit Blatträndern angegebenen Weise.

Dagegen konnten Tropfen, die nach mehrmaligen Absaugen immer wieder aus derselben Stichwunde ausgeschieden wurden, an Blattfragmenten von *S. Aizoon* und *S. mutata* festgestellt werden, deren Hydathoden mit Collodium oder Baugwachs verschlossen waren, was manchmal, nicht immer gelingt. Je ein Einstich befand sich in diesem Falle im Zwischenraume zwischen zwei Exkretionsorganen. An dieser Stelle ist man auch sicher, keine Gefässe zu verletzen, wie ein Blick auf den Verlauf der Adern in Abb. 5b. zeigt.

Eine Mitwirkung des Blutungsdruckes der umgehenden Gewebe bei der Tropfenabscheidung scheint also nicht auszuschliessen zu sein.

Leider lässt sich eine andere Möglichkeit, sich über die Bedeutung des Mesophylldruckes Klarheit zu verschaffen, seine völlige Ausschaltung, nicht verwirklichen. Denn es erwies sich als undurchführbar, dass Exkretionsorgan gänzlich vom einschliessenden Blattgewebe zu befreien, ohne die Epithemscheide oder das Epithem selbst zu verletzen, da die Hydathoden von *Saxifraga* nicht oberflächlich gelagert sind, wie z.B. die Drüsen von *Statice*, die Ruhland (16) durch Abziehen der sie tragenden Epidermis isolieren konnte, sondern das ganze Blatt bis auf die Schwammparenchymsschichten der Unterseite durchsetzen.

Eine möglichst weitgehende Reduktion des Blattgewebes, in günstigen Fällen bis auf eine Zone von der Breite des halben Hydathodendurchmessers, lässt sich mit folgender Methode erzielen: mit

einer möglichst glattrandigen Glaskapillare, die wie ein Korbbohrer gehandhabt wird, schneidet man die Hydathode aus dem Blatte heraus, darf dabei allerdings den letzten Zusammenhang zwischen Exkretionsorgan und umgebendem Gewebe nicht lösen, da es sonst in der Kapillare stecken bleibt und ohne Verletzung nicht wieder herauzuholen ist. Mit einer sehr feinen Nadel oder einem Glasfaden konnte man schliesslich die noch zusammenhängenden Schichten durchtrennen.

Der Erfolg der Methode ist aber sehr von der Beschaffenheit des Blattes abhängig: bei älteren, derben Blättern von *S. mutata* und *S. Aizoon* ist, sie bei einiger Übung gut anwendbar, bei zarten, jungen dagegen werden die Gewebe völlig zerrissen.

Da aber gerade die Hydathoden junger Blätternach den früheren Erfahrungen sich als die Exkretionstüchtigsten erwiesen hatten, wäre ihre möglichst weitgehende Isolierung von besonderem Interesse gewesen. Man muss sich aber damit begnügen, mit dem Raßsirmesser, das sie tragende Blattstück möglichst stark zu beschneiden.

In der oben beschriebenen Weise aus dem Verbande des Blattes herausgeköste Hydathoden von *S. Aizoon* und *S. mutata* und Blattstücke der gleichen Arten mit je einer Hydathode, bei denen zur Erleichterung der Wasserversorgung die untere Epidermis abgezogen war, was ohne Verletzung der Hydathode möglich ist, da diese noch durch 2 bis 3 Schichten Schwammparenchym vom Hautgewebe geschieden ist, wurden in einer feuchten Kammer auf den verschiedensten Lösungen schwimmend unter dem Mikroskope beobachtet: Exkretion konnte unter diesen Verhältnissen nicht festgestellt werden.

Ebensowenig guttierten abgeschnittene, je ein Exkretionsorgan tragende Blattzähnen von *S. stellaris* und *S. rotundifolia*,

die, in der aus Abb. 3b zu ersiehenden Weise, im Dunstgesättigten Raume den verschiedensten Aussenbedingungen ausgesetzt waren.

Eine Ausnahme macht *S. aizoides*. Abgeschnittene, eine grosse Hydathode tragende Blattstücke schieden öfters Tropfen ab. Ein entscheidender Einfluss der Aussenfaktoren auf dieser Erscheinung konnte nicht festgestellt werden.

Einzelne, vom Blatte getrennte Hydathoden exzernieren also in der Regel nicht. Dies spricht dafür, dass dem durch die Reduktion des Mesophylles zweifellos geminderten Drucke des umgebenden Gewebes eine Mitwirkung am Exkretionsvorgange zukommt.

Doch scheint, das Eintreten oder Ausbleiben der Guttation nicht allein von ihm abhängig zu sein, was aus dem folgenden hervorgeht:

1. Isolierte Hydathoden arbeiten auch dann nicht, wenn ihnen sehr viel von dem sie einschliessenden Blattgewebe belassen wird.
2. Andererseits sind, wie schon früher erwähnt, die Exkretionsorgane auch sehr schmal abgeschnittener Blattränder in ihrer Tätigkeit nicht gehemmt, obwohl sie nur noch mit sehr wenig Mesophyll in Verbindung stehen.
3. Blattrandstücke mit ein oder zwei Hydathoden guttieren nicht, erst wenn sie mindestens 3 Hydathoden umfassen, scheiden ein oder zwei von *diesen*, manchmal sogar alle drei, Exkrettropfen ab.

Die aus diesen Befunden sich ergebende Abhängigkeit der Funktion einer Hydathode vom Vorhandensein anderer lässt es möglich erscheinen, dass vom Ausscheidungsorgane selbst Kräfte herrühren, deren Anteilnahme am Exkretionsvorgange nötig ist.

4. Über die Mitwirkung des Epithems an der Exkretion.

Auf Grund der Beobachtung, dass ein von den übrigen Hydathoden des Blattes getrenntes Exkretionsorgan, auch wenn es von einer breiten Mesophyllzone umgeben ist, nicht zur Tropfenausscheidung befähigt zu sein scheint, während miteinander in Verbindung stehende Hydathoden selbst nach weitgehender Entfernung des Blattgewebes noch guttieren, ist jedenfalls die Möglichkeit einer gegenseitigen Beeinflussung nicht auszuschliessen. Sie muss bei jeder ferneren Untersuchung über die Funktion der Hydathoden berücksichtigt werden.

Wie man/sich diese wechselseitige Beeinflussung zu denken hat, darüber kann man nur Vermutungen äussern: Man könnte vielleicht annehmen, dass vom Exkretionsorgane selbst eine Saugwirkung auf die gebotene Flüssigkeit ausginge, dass die Saugkraft einer Hydathode, besonders wenn sie in ihrer Tätigkeit nicht mehr von der Wurzel unterstützt wird, nicht gross genug wäre, ihren Wasserbedarf zu decken, während dies durch Summation der von mehreren Hydathoden ausstrahlenden Kräfte ermöglicht würde. Diese Vorstellung würde auch das Bluten eines zwischen zwei verschlossenen Exkretionsorganen liegenden Einstiches verständlich machen: Er könnte dann als in einer Zone gesteigerter Wasserbewegung liegend angesehen werden.

Nachdem eben Gesagten ist mit einer gewissen Aktivität des Epithems zu rechnen. Für diese Annahme sprächen auch eine ganze Reihe in früheren Kapiteln behandelter Tatsachen. Die wichtigsten seien hier nochmals kurz angeführt:

1. Die Hydathoden sind nur in einer bestimmten Entwicklung tätig.

2. Auch in diesem exkretionsfähigen Zustande lassen sie sich durch äussere Faktoren nicht jederzeit durch Guttation veranlassen.

3. Ihre Tätigkeit ist bis zu einem gewissen Grade von der Wurzel-tätigkeit und dem Blattgewebedruck unabhängig.

4. Künstliche Öffnungen guttieren nicht.

Ein einwandfreier Beweis für die tätige Mitwirkung des Epithems an der Exkretion ist schwer zu erbringen. In den auf Haberlandt (5) zurückgehenden Vergiftungsversuchen, die später häufig wiederholt wurden, ohne dass sich übereinstimmende Ergebnisse erzielen liessen, soll die Drüsennatur des Epithems dadurch erwiesen werden, dass nach Abtöten der Epithemzellen durch Gifte die Hydathoden ihre Tätigkeit dauernd einstellen,~~am~~

Um über das Verhalten abgetöteter Hydathoden von Saxifraga Aufschluss zu gewinnen, wiederholte ich die Haberlandt'schen Vergiftungsversuche an sämtlichen von mir untersuchten Saxifragaarten unter Anwendung der von ihm gebrauchten 0.1 % Lösung von Sup~~er~~limat-alkohol mit dem ~~En~~folge, dass ein Teil der vergifteten Hydathoden ihre Tätigkeit einstellten, ein Teil auch weiterhin guttierte. Keine der beiden Erscheinungen war vorherrschend. Ähnliches wurde schon von Spanjer (17) beim Vergiften der Epithemhydathoden von Fuchsia festgestellt.

Wie im Kapitel 1 dargelegt, sind häufig noch eben exzernierende Hydathoden kurze Zeit darauf aus inneren, unbekannten Gründen dauernd in Ruhe. Man braucht also ein Aussetzen der Guttation in den oben angegebenen Versuchen, keineswegs auf den Vergiftungstod der Epithemzellen zurückzuführen. Ebensowenig scheint es berechtigt,

den Tropfenaustritt aus einer abgetöteten Hydathode als Beweis dafür anzusehen, dass eine passive Filtrationshydathode vorliege. Es wäre durchaus denkbar, dass die Ausscheidung der Flüssigkeit nach dem Vergiften des Epithems auf reiner Druckfiltration beruht, während sie vorher ein Produkt seiner Tätigkeit war.

Ausserdem sollte nach den früher Gesagten nicht ausser Acht gelassen werden, dass tote Hydathoden vielleicht durch die Einwirkung benachbarter, lebender eigener Exkretion vortäuschen können. Vergiftet man dagegen sämtliche Hydathoden einer Pflanze, nimmt ihr somit jede Möglichkeit der Wasserabscheidung auf normalen Wege, so wird Flüssigkeit umso eher an Stellen des geringsten Widerstandes, den Wasserspalten, ausgepresst werden.

Es wurde darauf verzichtet, die Vergiftungsversuche auf abgeschnittene Blätter und Randstücke auszudehnen, ebenso darauf, dass Epithem durch andere Mittel zu töten; denn ein Einblick in die Arbeitsweise der Hydathoden ist doch auf diesem Wege nicht zu gewinnen.

Nachdem die einzelnen Faktoren, die für die Exkretion verantwortlich gemacht werden konnten, auf ihre Bedeutung für den Ausscheidungsvorgang untersucht worden sind, lässt sich sagen, dass die Funktion der Hydathoden ~~von Saxifraga~~ nicht von einem dieser Faktoren allein abhängig ist, dass aber sowohl die Wurzeltätigkeit, wie auch der Blattgewebedruck an der Ausscheidung mitwirken dürften - Kapillarkräfte vielleicht auch unter bestimmten Versuchsbedingungen - dass aber auch eine aktive Beteiligung des Epithems wahrscheinlich ist.

Zum Schlusse möchte ich noch auf eine früher nur gestreifte Tatsache eingehen, die sich zwar auf Grund meiner Versuche nicht

deuten lässt, aber schon als Tatsache an und für sich interessant ist und, da sie sich streng auf eine der untersuchten Saxifragaarten beschränkt, wiederum darauf hinweist, dass die Funktion der Hydathoden nicht losgelöst von den übrigen Lebensäusserungen des Organismus geklärt werden kann.

An Blattrandstücken von *S. Aizoon* wurde festgestellt, dass die Hydathoden bei Belichtung mit 16 M.K. in 25 cm Entfernung ausserordentlich stark und häufig guttierten. Schon $3/4$ Stunden nach Einschalten der Birne war eine ganze Anzahl der Exkretionsorgane in Tätigkeit, in einem Falle nach 5 Stunden sämtliche 126 Hydathoden der dem Lichte ausgesetzten Blattränder.

Eine Steigerung der Belichtung (32 und 70 M.K. in 25 cm Entfernung) war nicht von wahrnehmbaren Einfluss. Am Tageslichte nicht exzernierende Hydathoden begannen, ins künstliche Licht gebracht, mit der Ausscheidung. Nach Löschen der Birne guttierten viele Hydathoden noch während der nächsten 2 bis 3 Tage in einem bei der bekanntlich hemmenden Wirkung der Dunkelheit erstaunlichem Masse weiter.

Die ganze Erscheinung war deshalb so besonders auffallend, weil sie bei keiner der anderen Saxifragaarten beobachtet werden konnte. Blattränder von *S. mutata* arbeiteten bei dauernder Belichtung sogar schlechter als am Tageslichte. Auch abgeschnittene, ganze Blätter von *S. Aizoon* wurden in ihrer Exkretionstätigkeit vom künstlichen Lichte nicht gefördert, Einzelne Hydathoden niemals zur Ausscheidung gebracht.

Obgleich ein grosser Teil der von der Lichtquelle ausgehenden Wärmestrahlen von einer mit konzentrierter Alkalilösung gefüllten Glocke absorbiert wurde, ist es immerhin möglich, dass unter

dem Einflusse der Belichtung eine Steigerung der Temperatur der Blattstücke stattfand.

Ein in die Flüssigkeit der Petrischale eingelegtes Thermometer zeigte jedenfalls kaum um ein Grad höher als in der Luft des umgebenden Raumes, Werte zwischen $18 - 22^{\circ}$, die eine Zunahme der Guttation nicht rechtfertigten.

Nach den Angaben Lepeschkins (11) und Tröndles (20) wäre an eine Steigerung der Permeabilität des Plasmas für Wasser- und Salze bei künstlicher Belichtung zu denken. Wie Lepeschkin betont, ist dagegen die Wasserabgabe bei *Pilobolus* im direkten Sonnenlichte gehemmt. Auch Blattränder von *Saxifraga aizoon* guttierten, der Sonne ausgesetzt, schlecht, meist gar nicht.

Ob man also die geschilderte Erscheinung auf eine spezifische Wirkung des elektrischen Lichtes zurückführen soll, oder auf Änderungen im Stoffwechsel der Zellen durch Licht an und für sich, kann nicht entschieden werden.

Zusammenfassung:

- 1.) Die Funktion der Hydathoden steht in Beziehung zum jährlichen Entwicklungsgange der Pflanze. Sie erreichen ihren Höhepunkt kurz vor Eintritt der Blühperiode und ~~hat~~ mit diesem ein Ende.
- 2.) Durch Variation der Aussenbedingungen lässt sich in der Regel eine abgeblühte Pflanze nicht wieder zur Guttation veranlassen.
- 3.) Besonders bemerkenswert ist der hemmende Einfluss länger andauernder Dunkelheit auf die Guttation ganzer Pflanzen, isolierter Blätter und abgeschnittener Blattränder.
- 4.) Starke Guttation und feiche Abscheidung mineralischer Substanz

sind nicht aneinander gebunden. Letztere erfolgt "ruckweise", in unregelmässigen Zeitabständen.

5.) Das mineralische Produkt ^{der Hydathodentätigkeit} scheint zu inneren Stoffwechselvorgängen der Pflanze in Beziehung zu stehen. Diese müssen bei den einzelnen Arten sehr verschieden sein.

6.) Guttationstropfen der normalerweise nicht kalkabscheidenden Saxifragaarten hinterlassen auch bei Wasserkulturen in Ca - reicher Lösung keinen sichtbaren Rückstand. Das Exkret der kalkabscheidenden Arten ist auch bei variierten Ca-Gaben nicht merklich vom normalen verschieden.

7.) Jede Hydathode ist nur in einem bestimmten Entwicklungszustande exkretionsfähig und lässt sich auch dann nicht jederzeit durch begünstigende Aussenbedingungen zur Tätigkeit veranlassen.

8.) Ihre Arbeitsweise ist nur aus dem Zusammenwirken mehrerer Kräfte zu erklären.

9.) Wurzeltätigkeit, Blattgewebedruck, Kapillaritätserscheinungen und Drüsentätigkeit des Epithems wurden an abgeschnittenen Blatträndern und einzelnen Hydathoden auf ihre Bedeutung für den Exkretionsvorgang untersucht und ihre Mitwirkung - jedenfalls unter den jeweiligen Versuchsbedingungen - wahrscheinlich gemacht. Beteiligung noch anderer, nicht berücksichtigter Kräfte ist durchaus möglich.

Vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institute der Universität Innsbruck ausgeführt. Auch an dieser Stelle möchte ich Herrn Professor Dr. Sperlich, der die Anregung zu ihr gab, dafür herzlich danken, wie auch für seine Ratschläge und sein stetes, reges Interesse.

LITERATUR.

- 1.) W.Benecke; Bot.Zeitung, 1903, Bd. 61
Über Oxalsäurebildung in grünen Pflanzen.
- 2.) Benecke-Jost;
Pflanzenphysiologie I, 1924, S.104
- 3.) A. Engler; Monographie der Gattung Saxifraga. 1872
- 4.) W.Gardiner; Bot.Zeitung 1884, Bd. 41
On the Physiological Significance of Water Glands and
Nectaries
- 5.) G.Haberlandt; Sitzungsber. d. Akad. d. Wissenschaften, Wien, math.-
nat.Kl., I. Abt. Bd. 103, 1894.
Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das
tropische Laubblatt
II. Über Wassersezernierende und absorbierende Organe.
- 6.) - Jahrb. f. Wiss.Botanik Bd. 30, 1897 Zur Kenntnis
der Hydathoden.
- 7.) - Physiologische Pflanzenanatomie, 1924.
- 8.) B. Hansteen; Jahrb. f.w.Bot. Bd. 47, 1910
Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Boden-
salzen.
- 9.) W.Lepeschkin; Flora Bd. 90, 1902
Die Bedeutung der wasserabsondernden Organe für die
Pflanzen.
- 10.) - Ber. d. Dtschn. bot. Ges. 26, 1908.
Über den Turgordruck der vakuolisierten Zellen
- 11.) H. Molisch; bot.Zeitung Bd. 60, 1902

Über den lokalen Blutungsdruck und seine Ursachen.

- 12.) A. Nestler; Sitzungsber. d. Ak. d. Wissensch., Wien, math.-nat. Kl.
1. Abt. Bd. 105, 1896.

Untersuchungen über die Ausscheidung von Wassertropfen an den Blättern.

- 13.) - Sitzungsber. d. Ak. d. Wissensch. Wien, math. nat. Kl.
1. Abt. Bd. 106, 1897.

Die Ausscheidung von Wassertropfen an den Blättern der Malvaceen und anderer Pflanzen.

- 14.) E. Neumann-Reichardt; Beiträge z. Allgm. Botanik, Bd. 1, 1916
Anatomisch-physiologische Untersuchungen über Wasserspalten.

- 15.) W. Pfeffer;

Pflanzenphysiologie I, S. 260, 1897

- 16.) W. Ruhland; Jahrb. f. w. Bot. Bd. 55, 1915

Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen.

- 17.) O. Spanjer; Bot. Zeitung Bd. 56, 1898

Untersuchungen über die Wasserapparate der Gefäßpflanzen

- 18.) E. Stahl; Flora, Bd. 113, 1920

Zur Physiologie und Biologie der Exkrete.

- 19.) A. Tröndle; Jahrb. f. w. Bot. Bd. 48, 1910.

Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut.

- 20.) F. Unger;

Beiträge zur Physiologie der Pflanzen.

- 21.) G. Volken; Jahrb. d. Kgl. bot. Gartens Berlin Bd. II. 1883.

Über Wasserausscheidung in liquider Form aus den Blättern der höheren Pflanzen.

- 22.) M. Waldner; Mitteil. d. naturwissensch. Vereins f. Steiermark 1877

Die Kalkdrüsen der Saxifrageen.