

Aus dem Staatsinstitut für allgemeine Botanik Hamburg.

DAS LICHT ALS URSACHE PERIODISCHER GUTTATIONS- SCHWANKUNGEN ETIOLIERTER HAFERKEIMLINGS.

Von

HORST ENGEL und INGEBORG FRIEDERICHSEN.

Mit 18 Textabbildungen.

(Eingegangen am 16. Januar 1951.)

Einleitung.

In einer früheren Mitteilung war vermutet worden (ENGEL und HEIMANN 1949), daß als Ursache der Guttationsschwankungen des Hafers vielleicht Wachstumsreaktionen in Frage kommen, die von außen, etwa vom Licht, induziert werden. Will man dieser Frage nachgehen, ist es notwendig, den Verlauf der Guttation im Dunkeln unter möglichst konstanten Bedingungen festzustellen. Eine solche Untersuchung stößt auf bedeutende experimentelle Schwierigkeiten, da es nicht möglich ist, die in Frage stehenden geringen Wassermengen im Dunkeln von der Pflanze einwandfrei zu entfernen.

Zunächst versuchten wir daher eine Lichtart zu finden, die auf den Guttationsverlauf ohne Einfluß ist, und fingen mit dem bei Lichtwachstumsmessungen häufig benutzten roten Licht an. Später wurden auch andere Lichtarten hinzugenommen. HEIMANN (1950) gibt an, daß dunkelgrünes Licht die Guttation von *Kalanchoë Bloßfeldiana* nicht beeinflußt. Alle von uns geprüften Lichtarten erwiesen sich jedoch als wirksam, auch das grüne Licht. Sie alle führten zu einer auffallenden Guttationsschwankung, die wir als Lichtguttationsreaktion bezeichnen wollen und über welche im folgenden berichtet sei.

Methodik.

Haferkörner (Dippes Siegeshafer) wurden 3 Std lang in Wasser gequollen. Sie wurden dann zu je 5 in Blumentöpfen von 9 cm Durchmesser ausgesät, die mit feuchtem Elbsand gefüllt waren. Jeder Topf stand in einer flachen Glasschale unter einem etwa 2 Liter fassenden Glasstutzen, dessen Wandung innen teilweise mit einer dicken Lage nassen Filtrierpapiers ausgekleidet war. Um jede Möglichkeit der Verdunstung zu verhindern, wurde der Boden der Schale mit Wasser bedeckt, so daß der Rand des Glasstutzens eintauchte und so ein wirksamer Abschluß der feuchten Kammer von der Außenwelt erzielt war. Als Versuchsraum diente ein verdunkelter Keller des Instituts, in welchem sich die Temperatur je nach der Jahreszeit zwar etwas änderte, aber für die Versuchszeit konstant blieb. Ihre Kontrolle erfolgte laufend durch einen Thermographen. Über jeden Glasstutzen kam noch ein Dunkelsturz aus schwarzer Pappe.

Die Pflanzen blieben von der Einsaat der Körner bis zum Versuchsbeginn unter diesen Bedingungen, ohne daß hieran etwas geändert wurde. Das Alter der etiolierten Keimlinge betrug zu Versuchsbeginn meistens 1—2 Tage, vom Zeitpunkt

des Auflaufens gerechnet, oder 4—5 Tage seit der Aussaat. Ihre Koleoptilen waren zu der Zeit 1—1,5 cm lang und noch nicht vom Primärblatt durchbrochen. Während des Versuches verlängerten sich Mesokotyl und Koleoptile beträchtlich, ohne daß das Primärblatt zum Vorschein kam. Eine Stunde vor der ersten Messung wurden die Pflanzen mit Fließpapier sorgfältig getrocknet. Dazu war es notwendig, Dunkelsturz und Glasstützen für einige Augenblicke zu entfernen und Licht einzuschalten. Das war natürlich eine unerwünschte Unterbrechung der Konstanz der Versuchsbedingungen, war aber nicht zu vermeiden. Nach dieser Arbeit, zu der etwa 15—20 sec erforderlich waren, wurden die ursprünglichen Bedingungen wieder hergestellt. Nach 1 Std wiederholte sich dieses. Jetzt wurden unter den aufgelaufenen Keimlingen zwei möglichst gleichartige ausgesucht, mit Nummern versehen und das von jeder dieser beiden ausgeschiedene Guttationswasser mittels justierter Glaskapillaren aufgesogen. Nach einer weiteren Stunde erfolgte die zweite Messung usw., bis der Versuch beendet war.

Bei jeder Messung trat somit eine kurze, 30—40 sec dauernde, plötzliche Schwankung in den Versuchsbedingungen ein, während welcher die Pflanzen dem Licht und der nicht dampfgesättigten Kellerluft ausgesetzt waren. Außerdem ließ es sich nicht vermeiden, daß die Pflanzen bei der Abnahme der Wassertröpfchen mit den Kapillaren berührt wurden.

In jeden Versuch, soweit nicht anders angegeben, kamen durchschnittlich 10 bis 12 Pflanzen, und zwar 2 je Topf. Da es nicht möglich war, alle Pflanzen gleichzeitig zu messen, mußte für jeden Topf der Zeitpunkt der Messung festgelegt und mit Hilfe eines Weckers genau innegehalten werden. Der Zeitabstand zwischen 2 derartigen Messungen wurde auf 2 min begrenzt, obwohl nur 30—40 sec benötigt wurden.

Ganz besonderer Wert wurde auf die Eichung und Reinigung der Meßkapillaren gelegt, denn von ihnen hing der Erfolg der Versuche ab. Jede Pflanze eines Versuchs erhielt ihre eigene Meßkapillare. Diese bestand aus einem 10—15 cm langen Stück Thermometer-Kapillarrohr, das an einem Ende bleistiftartig zugespitzt war. Mit diesem zugespitzten Ende wurde der Guttationstropfen aufgesogen. Waren die Kapillaren sauber und trocken, schnellte der Tropfen ohne Schwierigkeiten ruckartig in das Lumen. Nach jeder Messung wurden 4—6mal hintereinander 94%iger Alkohol und anschließend so lange Luft durch die Kapillaren gesogen, bis sie vollständig trocken waren. Nur so blieben sie längere Zeit gebrauchsfähig. Nach Beendigung eines jeden Versuchs wurden sie in Chromschwefelsäure aufbewahrt.

Die Eichung der Kapillaren wurde auf optischem Wege vorgenommen, indem der Durchmesser des Lumens an den beiden Enden mit Hilfe eines Horizontalmikroskops je 4mal ermittelt und aus den 8 Werten der mittlere Durchmesser errechnet wurde. Der Unterschied in der Kapillarenweite an den beiden Enden war meistens so gering, daß er vernachlässigt werden konnte.

Die zu den Versuchen benutzten Farbfilter von Schott waren folgende: OG 3 3 mm, rot; RG 1 2,5 mm, rot; VG 9 2,1 mm, grün; BG 7 2 mm, blaugrün und BG 12 (4) 2 mm, blauviolett. Außerdem wurde noch mit folgenden Lichtquellen gearbeitet: Philips-Lampe H. P. W. 125 Watt; Type 57 20 2 E/70 als Quelle für UV; 15 Watt Photo-Rotlichtlampe und als Quellen für weißes Licht gewöhnliche Glühlampen von 15, 25, 60 und 150 Watt sowie diffuses Tageslicht.

Experimenteller Teil.

Versuch 1. Guttationsverlauf im roten Licht (Photolampe).

Wir erwarteten zunächst, daß rotes Licht ohne jeden Einfluß sei und daher ein günstiges Meßlicht abgeben würde. Viele Arbeiten über

Lichtwachstumsreaktionen wurden im roten Licht angestellt, da man annahm, daß es den Wachstumsverlauf der Haferkoleoptile nicht beeinflusse.

Die Körner wurden am 9. 3. 50 um 15 Uhr eingequollen. Der Versuch begann am 14. 3. vormittags um 9 Uhr. Die Keimlinge waren somit bei Versuchsbeginn 4 Tage 18 Std alt, vom Zeitpunkt des Einquellens der Körner gerechnet. Als rote Lichtquelle diente eine gewöhnliche 15-Watt-Photolampe. Der Abstand der

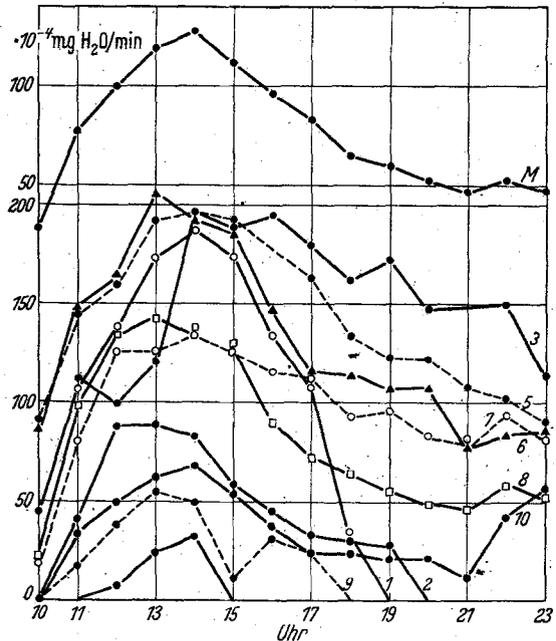


Abb. 1. Guttationsverlauf im roten Licht (Photolampe). M Durchschnittskurve.

Pflanzen von dieser betrug bei den Messungen etwa 30 cm. Das Licht fiel seitlich auf die Pflanzen. Die Temperatur bewegte sich zwischen 15 und 16° C.

Wie die Abb. 1 zeigt, guttieren sämtliche Keimlinge anfangs mit stark zunehmender Intensität. Nach 4—5 Std wird ein Maximum erreicht, und anschließend fallen die Kurven wieder ab. Dieser Abfall wird allmählich geringer, bis um etwa 22 Uhr ein Stand erreicht ist, unter den die Guttationsintensität nicht mehr abzusinken scheint.

Dieser Kurvenverlauf ist allen Pflanzen gemeinsam, die Höhe der Guttation allerdings sehr verschieden. Von Pflanze 4, die nur wenig guttiert und nur während einiger Stunden im Bereich des Maximums, bis zu solchen, die dauernd lebhaft Wasser ausscheiden, wie etwa die Pflanzen 3, 5 oder 6, sind alle Übergänge zu erkennen. Diese betonte Individualität ist ein charakteristisches Merkmal der Guttation des Hafers, die das Arbeiten mit dieser Pflanze sehr erschwert.

Wie kommt nun dieser Verlauf der Guttation zustande? Ist die beobachtete Guttationswelle eine Folge der plötzlichen Schwankung in den Versuchsbedingungen zu Beginn des Versuchs, oder wird der Impuls bereits vor Versuchsbeginn induziert? Das übereinstimmende Verhalten der Pflanzen läßt auf eine gemeinsame äußere Ursache schließen. Da der Zeitpunkt der Aktivierung der Enzyme im Korn für alle Individuen der gleiche ist (gemeinsame Quellung), wäre es denkbar, daß bereits im Embryo ein Pulsieren des Wasserstromes beginnt. Die Kurven wären dann so zu verstehen, daß sich zu Versuchsbeginn gerade ein solcher Impuls wiederholt. Der nächste Versuch galt der Prüfung dieser Frage.

Versuch 2. Der Einfluß des Quellungszeitpunktes auf den Guttationsverlauf im roten Licht (Photolampe).

Eine Gruppe A von Haferkörnern wurde am 22. 3. 50 um 8.30 Uhr eingequollen, eine zweite Gruppe B 12 Std später um 20.30 Uhr. Bei Beginn der Messungen am 26. 3. abends um 21 Uhr war die Gruppe A 4 Tage $12\frac{1}{2}$ Std alt, die Gruppe B 4 Tage $\frac{1}{2}$ Std. Als Lichtquelle diente eine 15-Watt-Photolampe, die etwa 30 cm von den Pflanzen entfernt aufgehängt war. Die Temperatur betrug 16° C.

Das Ergebnis ist aufschlußreich. Wie die Abb. 2 zeigt, tritt wiederum bei allen Pflanzen nach etwa 4 Std das Maximum auf, und zwar sowohl in Gruppe A als auch in B. Daraus folgt, daß der Zeitpunkt des Einquellens ohne Einfluß ist. Die Ursache für den Guttationsimpuls muß in den plötzlich auftretenden Veränderungen der Bedingungen zu Versuchsbeginn gesucht werden. Außerdem ist auch die Tageszeit als mögliche Ursache ausgeschlossen; denn Versuch 1 beginnt um 9 Uhr, Versuch 2 um 21 Uhr. Die Guttationswelle stellt sich aber unabhängig hiervon stets etwa 4 Std nach der ersten Belichtung ein. Auf die absolute Höhe der Guttationsintensität hat dagegen das Alter der Keimlinge bedeutenden Einfluß. Die 12 Std älteren und größeren Pflanzen der Gruppe A guttieren, von einer Ausnahme abgesehen, erheblich stärker als die jüngeren und kleineren der Gruppe B. Der Unterschied in der Länge der Keimlinge beträgt bis zu 1 cm.

Wir sehen weiter, daß auf das Maximum bei fast allen Pflanzen ein Minimum folgt. Hinter der ersten starken Guttationswelle scheint eine zweite schwächere zu liegen.

Da diese Wellen ganz offensichtlich durch die Manipulationen bei Versuchsbeginn erzeugt werden, mußte es unsere Aufgabe sein, in dieser Richtung weiter zu suchen. Wie bereits erwähnt, standen die Pflanzen bis zum Versuchsbeginn im dampfgesättigten Raum und in völliger Dunkelheit. Dann wurden sie plötzlich vorübergehend belichtet und in weniger feuchte Luft gebracht. Außerdem wurden sie beim Abtrocknen berührt. Es galt jetzt also den Einfluß dieser 3 Faktoren, nämlich Licht, Berührung und Feuchtigkeit, zu untersuchen.

Versuch 3. Luftfeuchtigkeitsschwankungen und Guttationsverlauf im roten Licht (Schott-Filter EOG 3).

Es wurden 2 Gruppen zu je 10 Pflanzen gebildet. Der Versuch begann für beide am 1. 10. 50 morgens um 9 Uhr. Die Pflanzen waren zu diesem Zeitpunkt 5 Tage und 20 Std alt. Die Gruppe A wurde wie üblich untersucht, d. h. um 9 Uhr wurden Verdunkelung und feuchte Kammer entfernt und die Keimlinge abgetrocknet, um 10 Uhr erfolgte die erste Messung, um 11 Uhr die zweite usw. Bei

der Gruppe B wurden Dunkelsturz und feuchte Kammer ebenfalls erstmalig um 9 Uhr abgehoben, jedoch im Dunkeln. Die Pflanzen wurden nicht abgetupft und nicht berührt. Nachdem etwa 30 sec verstrichen waren — das war die für das Abtrocknen der Keimlinge eines Topfes der Gruppe A erforderliche Zeit — kamen sie in die feuchte Kammer zurück. Um 10, 11 und 12 Uhr wurde ebenso verfahren. Erst um 13 Uhr, also 4 Std später als die Gruppe A, erhielt die Gruppe B erstmalig Licht und die Keimlinge wurden erstmalig abgetupft, um 14 Uhr fand die erste Messung statt usw. Hat die vorübergehende und bei jeder Messung wiederkehrende Herab-

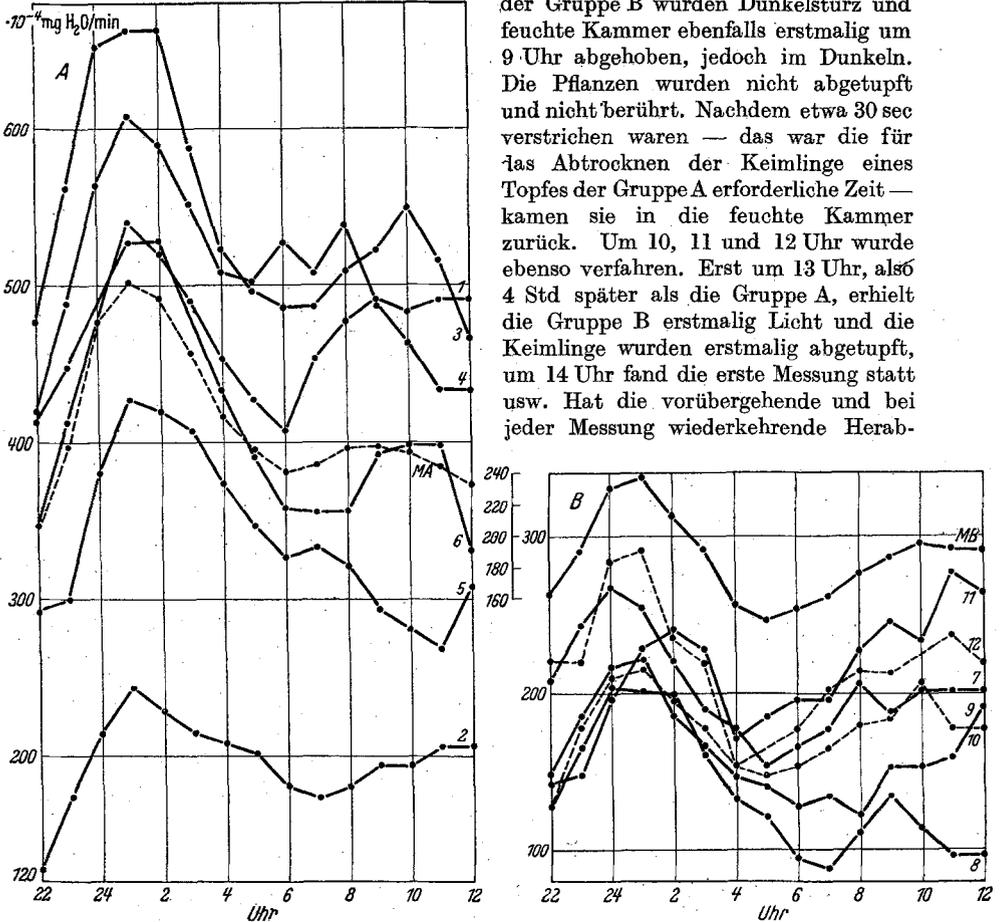


Abb. 2. Quellungszeit und Guttationsverlauf im roten Licht (Photolampe). Gruppe A: Quellung um 8.30 Uhr; Gruppe B: 20.30 Uhr. MA Durchschnitt der A-Kurven; MB Durchschnitt der B-Kurven.

setzung der relativen Feuchtigkeit einen Einfluß auf den Guttationsverlauf, so mußte erwartet werden, daß die B-Pflanzen mit Beginn der Messungen den gleichen Guttationsrhythmus zu diesem Zeitpunkt besitzen wie die A-Pflanzen. Besteht kein solcher Einfluß, so sind Licht oder Berührung die gesuchten Faktoren. Es muß dann eine Phasenverschiebung der Guttationswellen beider Gruppen auftreten, und zwar um 4 Std. Als Lichtquelle diente eine 15-Watt-Lampe, die sich in einem Gehäuse mit einem Fenster aus rotem Filterglas (Schott EOG 3; 3 mm) befand. Die Temperatur betrug 17° C, der Abstand der Lampe etwa 30 cm.

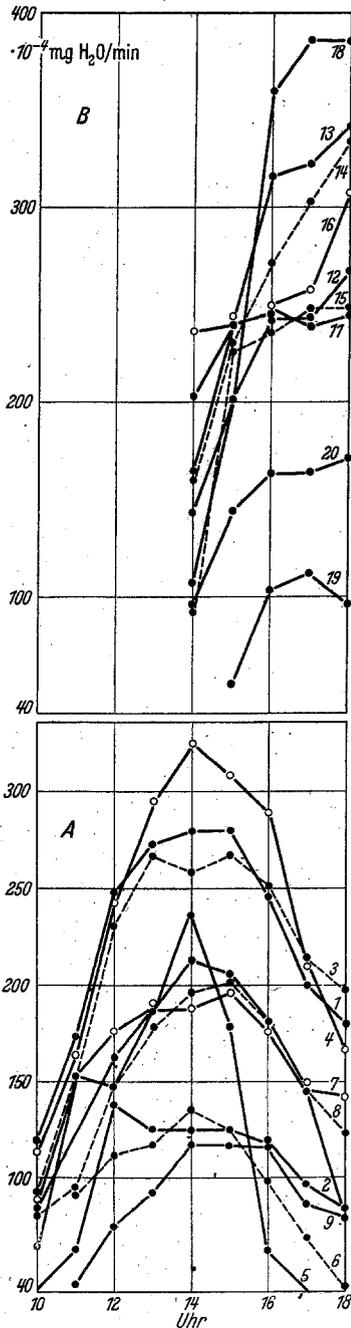


Abb. 3. Luftfeuchtigkeitsschwankungen und Guttationsverlauf im roten Licht (Schott-Filter EOG 3). - Gruppe A: Abheben der Kammern, Licht und Messung ab 9 Uhr. Gruppe B: Abhebender Kammern ab 9 Uhr, Licht und Messung ab 13 Uhr.

Alle 10 Pflanzen der Gruppe A stimmen im Verlauf der Guttation überein (Abb. 3): zunächst mehr oder weniger starker Anstieg und nach etwa 5 Std wieder Abstieg. Aber auch die Pflanzen der Gruppe B beginnen sogleich mit stark zunehmender Guttationsintensität, die ihren Höhepunkt nach etwa 5 Std erreicht zu haben scheint. Leider konnten die Messungen nicht über 18 Uhr ausgedehnt werden, so daß der absteigende Kurvenast fehlt. Die Phasenverschiebung beträgt, wie angenommen wurde, 4 Std. Daraus folgt, daß die kurze Schwankung der relativen Luftfeuchtigkeit bei unserer Versuchsanordnung keine Rolle spielt. Nur Licht oder Berührung bleiben als Ursachen für den Guttationsimpuls bestehen.

Noch überzeugender ist der nächste Versuch, bei welchem die Kurven in jedem Fall auch den absteigenden Ast erkennen lassen.

Versuch 4. Luftfeuchtigkeitsschwankungen und Guttationsverlauf im roten Licht (Photolampe).

Am 14. 4. 50 um 6 Uhr morgens bei Versuchsbeginn betrug das Alter der Keimlinge 4 Tage und 21 Std. Diesmal wurden 3 Gruppen gebildet. Gruppe A erhielt von Anfang an Licht, Gruppe B 3 Std später und Gruppe C abermals 3 Std später. Sonst war die Behandlung der Pflanzen die gleiche wie im vorigen Versuch. Als Lichtquelle diente eine rote 15-Watt-Photolampe. Die Temperatur betrug 15–16° C.

Abb. 4 zeigt klar, daß in der Tat die Guttationsstöße der 3 Gruppen um je etwa 3 Std verschoben sind. Die Lage der Maxima ist jeweils abhängig vom Zeitpunkt des Versuchs-

beginns, und unter den Faktoren, die bei Ingangsetzen des Versuchs zwangsläufig variieren und daher den Anstoß zu dem Rhythmus geben könnten, kommt die Schwankung des Sättigungsdefizits der Luft nicht in Frage. Daß auch die mechanische Berührung ausscheidet, ergab sich aus einer zunächst zufälligen Beobachtung, die sodann der Anlaß zu folgendem Versuch wurde.

Versuch 5. Mechanische Berührung der Pflanzen und Guttationsverlauf im grünen (Schott-Filter VG 9) und weißen Licht (60 Watt).

Es wurden 2 Gruppen von Pflanzen gebildet. Bei der ersten wurde zur Beobachtung grünes Licht benutzt, da HEIMANN (1950) für *Kalanchoë Bloßfeldiana* angibt, daß dunkelgrünes Licht keinen Einfluß auf den Verlauf der Guttation hat. Als grüne Lichtquelle diente uns eine 15-Watt-Lampe, die in einem Gehäuse hinter dem Schott-Filter VG 9, 2,1 mm als Fenster angebracht war. Es handelte sich um ein ziemlich helles Grün. Der Abstand der Pflanzen von der Lichtquelle betrug etwa 50 cm. Bei der nächsten Gruppe benutzten wir als Lichtquelle für „Weiß“ eine gewöhnliche 60-Watt-Lampe. Hier betrug der Abstand der Pflanzen nur etwa 40 cm. Die Temperatur bewegte sich zwischen 19,0—19,5° C. Die Pflanzen beider Gruppen waren zu Versuchsbeginn am 6. 8. 50 um 8 Uhr 4 Tage alt. Bei beiden Gruppen wurden um 13 Uhr, also 5 Std später, je 3 weitere Keimlinge in den Versuch einbezogen, die seit Versuchsbeginn den gleichen Versuchsbedingungen ausgesetzt waren wie die übrigen, nur waren sie unberührt geblieben. Falls kein Berührungszreiz vorlag, durfte es zu keiner Phasenverschiebung kommen.

Wie die Abb. 5 erkennen läßt, ist das auch in der Tat nicht der Fall. Den Kurven der 3 „Nachzügler“ fehlt sowohl im grünen (Abb. 5, A_2) als auch im weißen Licht (Abb. 5, B_2) die primäre Guttationswelle. Ihr Verlauf ist der gleiche wie der der übrigen Kurven zur gleichen Zeit. Besonders schön kommt das zum Ausdruck bei den mit weißem Licht behandelten 3 „Nachzüglern“, deren Durchschnittskurve (MB_2) mit jener der zugehörigen 5 Pflanzen (MB_1) praktisch zusammenfällt. Beide besitzen die gleiche Phase. Damit ist der Beweis erbracht, daß als Ursache für die Guttationsschwankung von den 3 erwähnten Möglichkeiten nur noch das Licht übrig bleibt.

Das Versuchsergebnis ist noch in anderer Hinsicht aufschlußreich. Es zeigt, daß grünes Licht auf den Verlauf der Guttation ebenso einwirkt wie weißes und rotes. Unsere Hoffnung, daß es vielleicht ein geeignetes Meßlicht sein würde, erfüllte sich damit nicht.

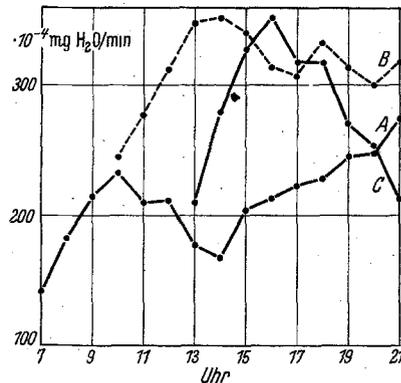


Abb. 4. Luftfeuchtigkeitsschwankungen und Guttationsverlauf im roten Licht (Photolampe). Gruppe A: Abheben der Kammern, Licht und Messung ab 6 Uhr. Gruppe B: Abheben der Kammern ab 6 Uhr, Licht und Messung ab 9 Uhr. Gruppe C: Abheben der Kammern ab 6 Uhr, Licht und Messung ab 12 Uhr.

Zwischen der Wirkung des grünen und des weißen Lichtes scheinen allerdings gewisse Unterschiede zu bestehen. Nach dem Maximum fällt die Guttationsintensität im weißen Licht wesentlich stärker ab als im Grün. Ob hierfür die stärkere Intensität des benutzten weißen Lichtes,

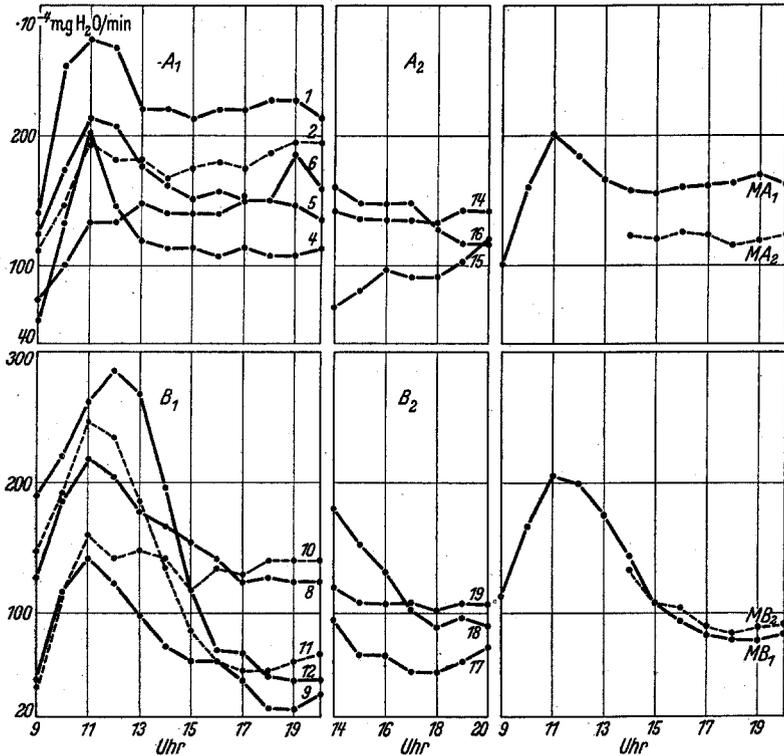


Abb. 5. Mechanische Berührung der Pflanzen und Guttationsverlauf im grünen (Schott-Filter VG 9) und weißen Licht (60-Watt-Glühbirne). A_1 Abheben der Kammern, grünes Licht und Messung ab 8 Uhr; A_2 Abheben der Kammern und grünes Licht ab 8 Uhr, Messung ab 13 Uhr; B_1 Abheben der Kammern, weißes Licht und Messung ab 8 Uhr; B_2 Abheben der Kammern und weißes Licht ab 8 Uhr, Messung ab 13 Uhr; MA_1 , MA_2 , MB_1 und MB_2 Durchschnitt der zugehörigen Einzelkurven.

oder dessen andere qualitative Zusammensetzung verantwortlich zu machen ist, muß einstweilen dahingestellt bleiben.

Da ohne Zweifel das Licht die Guttationswelle hervorruft, galt es, dessen Wirkung weiter zu ergründen. Wir prüften insbesondere das Verhalten der Pflanzen im Dauerlicht nach Dauerdunkelheit.

Versuch 6. Verlauf der Guttation im roten Dauerlicht (Schott-Filter RG 1) 15 Watt.

Es wurden wieder 2 Keimlingsgruppen gebildet. Die erste blieb während des ganzen Versuches im Licht, die zweite erhielt Licht wie bisher nur während der Abnahme der Guttationstropfen. Sonst waren die Bedingungen für beide gleich. Bei Versuchsbeginn am 24. 4. 50 morgens um 6 Uhr waren die Pflanzen

4 Tage und 21 Std alt. Sie standen im Abstand von etwa 50 cm unter einer 15-Watt-Lampe, deren Licht durch das rote Schott-Filter RG 1, 2,5 mm fiel. Der Einfallswinkel des Lichtes betrug etwa 75° , die Temperatur etwa 17°C .

Die Kurven der Abb. 6 lassen erkennen, daß zwischen Dauerlicht (*B*) und Licht nur während der Messung (*A*) allem Anschein nach kein

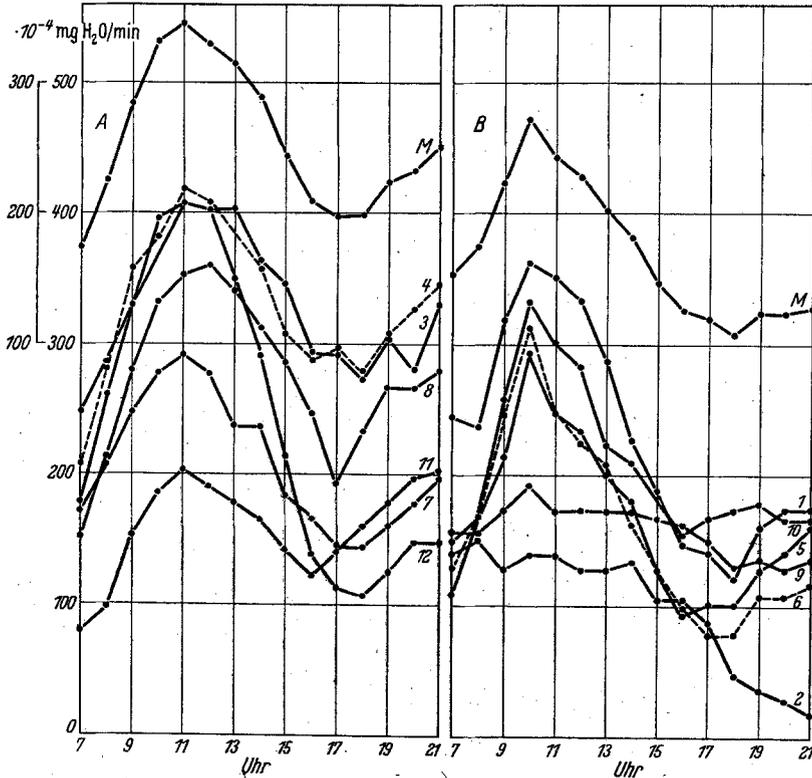


Abb. 6. Verlauf der Guttation im roten Dauerlicht, 15 Watt (Schott-Filter RG 1).
A Licht nur während der Messung (intermittierend); *B* kontinuierliches Licht;
M Durchschnittskurven.

prinzipieller Unterschied besteht; in beiden Fällen reagieren die Keimlinge auf das Licht mit einem Guttationsstoß. Dieser ist bei Dauerlicht allerdings schwächer, das Maximum erreicht nicht die Höhe und Breite, auch setzt das nachfolgende Minimum früher ein als bei Licht nur während der Messung. Ferner fällt im Dauerlicht das Minimum tiefer ab und die anschließende Erholung beginnt zögernder.

Der Versuch wurde mit einer stärkeren Lichtquelle wiederholt.

Versuch 7. Verlauf der Guttation im roten Dauerlicht (Schott-Filter RG.1) 25 Watt.

Die Versuchsbedingungen waren die gleichen wie vorher, nur wurde an Stelle der 15- eine 25-Watt-Lampe benutzt. Auch das Alter der Keimlinge war bei

Versuchsbeginn am 25. 4. 50 morgens um 6 Uhr das gleiche wie im vorhergehenden Versuch. Die Temperatur betrug etwa 17° C.

Auch unter der Wirkung der stärkeren Lichtintensität besteht, wie Abb. 7 zeigt, zwischen Dauerlicht und Licht nur während der Messung kein Unterschied von größerer Bedeutung. Wieder ist die Guttationswelle im Dauerlicht (*A*) etwas schwächer und das folgende Minimum tiefer als im intermittierenden Licht (*B*). Aber die Unterschiede sind gering. In beiden Fällen ist jetzt die Erholung nach dem Minimum nur unbedeutend. Somit ist das Licht nicht nur der Anlaß zu der

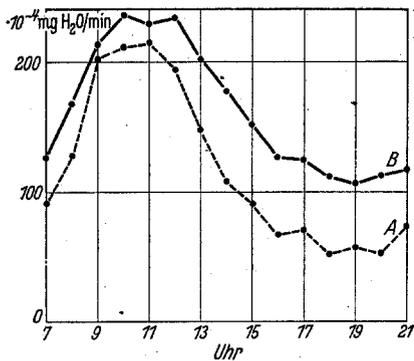


Abb. 7. Verlauf der Guttation im roten Dauerlicht, 25 Watt (Schott-Filter RG 1). *B* Licht nur während der Messung (intermittierend), Durchschnittskurve; *A* kontinuierliches Licht, Durchschnittskurve.

Guttationswelle, sondern es scheint auch die Guttationsintensität im Bereich des Minimums herabzudrücken.

Die nächsten Versuche galten der Prüfung weiterer Lichtarten. Wir hatten immer noch die Hoffnung, daß es einen Wellenlängenbereich gäbe, der auf die Guttation ohne Einfluß ist, und der es ermöglichen würde festzustellen, wie die vom Licht unabhängige Guttation verläuft.

Versuch 8. Verlauf der Guttation im blaugrünen Licht (Schott-Filter BG 7).

Obwohl der Versuch 5 bereits gezeigt hatte, daß grünes Licht wirksam ist und daher anzunehmen war, daß auch der Bereich der nächst kürzeren Wellenlängen nicht ohne Einfluß sein würde, setzten wir einen Versuch im blaugrünen Licht an. Wir benutzten das Schott-Filter BG 7, 2 mm und eine 15-Watt-Lampe im Abstand von etwa 50 cm. Das Alter der Pflanzen betrug bei Versuchsbeginn am 8. 9. 50 morgens um 9 Uhr 4 Tage. Die Temperatur bewegte sich um 16° C. Die Versuchsanordnung war sonst die gleiche wie bisher.

Wie der Abb. 8 zu entnehmen ist, führt das blaugrüne Licht in der Tat zu der gleichen Guttationswelle wie rot oder grün. Auch zwischen Dauerlicht (*B*) und Licht nur während der Messung (*A*) besteht kein wesentlicher Unterschied. Im Dauerlicht tritt das Maximum etwas früher ein, und das folgende Minimum sinkt tiefer ab (relativ zum Maximum) als im intermittierenden Licht, wieder ein Hinweis, daß größere Lichtmengen die Guttationstätigkeit im Bereich des Minimums vermutlich herabsetzen.

Der nächste Versuch galt der Prüfung von noch kurzwelligerem Licht.

Versuch 9. Verlauf der Guttation im blauvioletten Licht [Schott-Filter BG 12 (4)].

Zu diesem Zweck wurde das Schott-Filter BG 12 (4), 2 mm verwendet, welches blauviolettes Licht hindurchläßt. Als Lampe diente eine 15-Watt-Glühbirne. Die

Entfernung bis zu den Pflanzen betrug etwa 50 cm. Da die Lichtintensität hinter dem Filter so gering war, daß die Guttationstropfen kaum zu erkennen waren, mußten die Keimlinge zur Abnahme der Tropfen bis auf etwa 20 cm der Lampe genähert werden. Zu Beginn des Versuchs am 5. 9. 50 morgens um 7 Uhr waren die Pflanzen 3 Tage 22 Std alt. Die Temperatur betrug 17,0—17,5° C.

Der Verlauf der Kurven in Abb. 9 ist etwa der gleiche wie im langwelligeren Blau. Die Belichtung führt zu einer vorübergehenden Steigerung der Guttationsintensität. Das Maximum ist etwa nach 4 Std erreicht, dann folgt ein Minimum, dessen tiefster Punkt 4—6 Std hinter

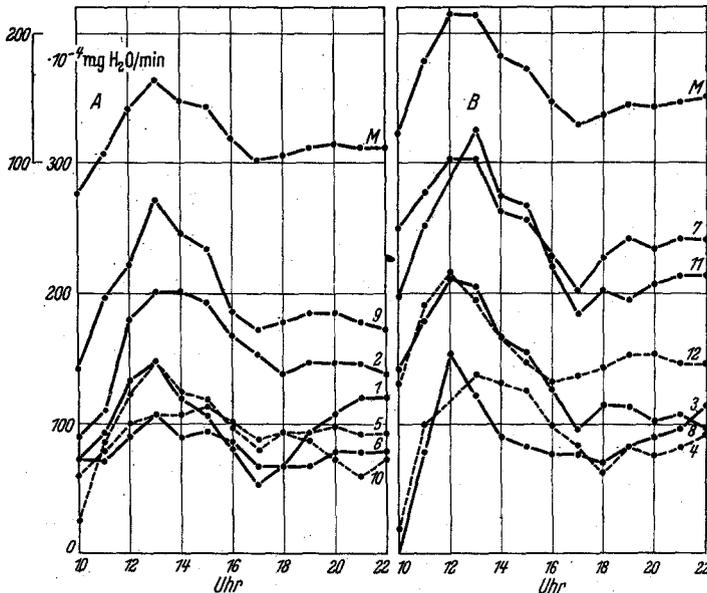


Abb. 8. Verlauf der Guttation im blaugrünen Licht (Schott-Filter BG 7). *A* Licht nur während der Messung (intermittierend); *B* kontinuierliches Licht; *M* Durchschnittskurven.

dem Maximum liegt. Sodann setzt die Erholung ein. Bemerkenswert ist, daß diesmal zwischen Dauerlicht und intermittierendem Licht überhaupt keine Unterschiede zu bestehen scheinen.

Die Einzelkurven (in Abb. 9 fortgelassen) wiesen teilweise erhebliche Zacken auf, die auf das schlechte Beobachtungslicht zurückzuführen waren. Dadurch entstanden Meßfehler, weil es nicht immer gelang, die Guttationsflüssigkeit quantitativ in die Kapillaren zu bekommen.

Wie der nächste Versuch zeigen wird, hat auch das UV-Licht die gleiche Wirkung wie alle bisher geprüften Lichtarten.

Versuch 10. Verlauf der Guttation im intermittierenden UV-Licht.

Die in diesem Versuch benutzte Lichtquelle war eine Philips-Philora-Lampe, H. P. W. 125 Watt, Typ 57 20 2 E/70. Diese Lampe strahlt bedeutende Mengen kurzwelliges UV-Licht aus, gibt aber auch im Sichtbaren gerade noch so viel Licht ab, daß die Guttationstropfen gesehen und entfernt werden können. Die

Pflanzen wurden diesmal nur während der Messung belichtet. Der Abstand von der Lichtquelle betrug während der Abnahme der Guttationsflüssigkeit wegen der schlechten Sicht nur 20—25 cm. Als Boden diente diesmal nicht Elbsand, sondern Gartenerde. Die Pflanzen waren zu Versuchsbeginn am 25. 9. 50 morgens um 8 Uhr 4 Tage und 23 $\frac{1}{2}$ Std alt.

Die Pflanzen guttieren sehr lebhaft, der Verlauf der Flüssigkeitsausscheidung ist aber der gleiche wie bisher (Abb. 10). Das Maximum ist nach etwa 4 Std erreicht, der anschließende Abfall ist ziemlich tief, ohne daß eine Erholung bis Versuchsschluß eingetreten wäre. Die Einzelkurven sind etwas zackiger als es sonst der Fall ist. Im schwachen

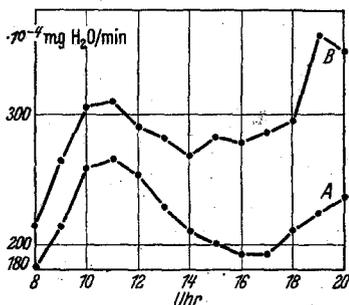


Abb. 9. Verlauf der Guttation im blauviolettten Licht [Schott-Filter BG 12 (4)]. A Licht nur während der Messung, Durchschnittskurve; B kontinuierliches Licht, Durchschnittskurve.

Licht der Philips-Lampe gelang es nicht immer, die Guttationsflüssigkeit mit ausreichender Genauigkeit zu entfernen.

Der Versuch 5 hatte bereits gezeigt, daß weißes Licht ebenso wirksam ist wie grün, rot oder die anderen Lichtarten. Es war in dem Versuch eine 60-Watt-Glühbirne benutzt worden. Der folgende Versuch zeigt, daß auch weißes Licht von wesentlich geringerer Intensität die gleiche Wirkung ausübt.

Versuch 11. Verlauf der Guttation im weißen Dauerlicht, 25 Watt.

Es sei der Versuch vom 26. 4. 50 angeführt, bei dem als Lichtquelle eine gewöhnliche 25-Watt-Lampe im Abstand von etwa 50 cm benutzt wurde. Die Pflanzen waren zu Versuchsbeginn um 13 Uhr 4 Tage und 4 Std alt. Die Temperatur betrug etwa 17° C. Die Keimlinge wurden wieder in 2 Gruppen eingeteilt, von denen die eine Dauerlicht, die andere nur Licht während der Abnahme der Guttationstropfen erhielt.

Wie aus der Abb. 11 hervorgeht, führt auch das schwächere weiße Licht zu der Guttationswelle. Aber der Impuls ist verhältnismäßig schwach und erreicht schon nach 2—3 Std sein Maximum. Da aber die Keimlinge zu Versuchsbeginn noch ziemlich klein waren, wäre es denkbar, daß sehr junge Pflanzen nicht so stark auf das Licht reagieren wie ältere Keimlinge.

Zwischen Dauerlicht (B) und Licht nur während der Messung (A) bestehen wiederum nur geringe Unterschiede. Im intermittierenden Licht scheint die Erholung nach dem Minimum leichter vor sich zu gehen als im ununterbrochenen Licht. Bemerkenswert in beiden Fällen ist das tief herabreichende Minimum. Bei keinem der bisherigen Versuche war die Abschwächung der Guttationsintensität im Minimum gegenüber den Anfangswerten so stark wie im vorliegenden Fall.

Auf Grund der bisher angeführten Versuche scheint Dauerlicht die Intensität der Guttation herabzusetzen. Der nächste Versuch wird

zeigen, daß größeren Lichtmengen in der Tat eine abschwächende Wirkung zukommt.

Versuch 12. Verlauf der Guttation im weißen Licht; Dauerlicht seit der Aussaat, 2×150 Watt.

An sich sollte durch diesen Versuch geklärt werden, wie solche Pflanzen guttieren, die nicht wie bisher im Dunkeln, sondern im Dauerlicht herangewachsen sind.

Im ganzen waren 4 Töpfe mit je 10 Pflanzen vorhanden. Von der Aussaat am 14. bis zum Versuchsbeginn am 17. 10. 49 standen die Töpfe in den feuchten Kammern im hellen Licht zweier 150-Watt-Glühlampen, die im Abstand von etwa 1,4 m senkrecht über den Pflanzen angebracht waren. Durch die starke Wärmeausstrahlung der Lampen kam es in der Dunkelkammer zu einem merklichen Temperaturanstieg.

Zu Beginn des Versuchs am 17. 10. morgens 9 Uhr waren die gut ergrüneten Keimlinge 3 Tage und $14\frac{1}{2}$ Std alt und infolgedessen noch sehr klein. Zu unserer Überraschung guttiereten sie äußerst schlecht, die Guttationstropfen konnten nicht einwandfrei gemessen werden. Um 12 Uhr wurde daher der Abstand von den Lichtquellen bei 2 Töpfen vergrößert, so daß sie nur schwaches Dämmerlicht erhielten. Dieses reichte gerade noch aus, um die Tropfen erkennen und messen zu können. Der Abstand von den Lampen betrug jetzt etwa 2,5 m. Die Temperaturen in unmittelbarer Nähe dieser Pflanzen bewegten sich während des Versuches zwischen $21,2$ und $22,8^\circ\text{C}$. Die beiden anderen Töpfe blieben an ihrem alten Platz im intensiven Licht. Hier pendelten die Temperaturen zwischen $22,5$ und $24,2^\circ\text{C}$. Während des Versuches, der sich über 62 Std bis zum 20. 10. um 2 Uhr erstreckte, wurde jede Stunde gemessen.

Das Ergebnis ist recht aufschlußreich. Wie die Abb. 12 zeigt, schnell die Guttationsintensität der in das schwache Licht gebrachten Pflanzen (A) sogleich stark in die Höhe. Nach 3–4 Std wird ein Maximum erreicht, wie es umgekehrt beim Wechsel von Dunkelheit \rightarrow Licht so oft beobachtet wurde. Sodann fällt die Guttation zu einem schwach ausgebildeten breiten Minimum ab, dem erneut ein Maximum folgt. Dieses liegt zwar höher als das erste, ist aber bedeutend schwächer und ziemlich genau 12 Std von dem ersten entfernt. Anschließend steigt die Kurve langsam weiter an.

Die im hellen Licht verbliebenen Pflanzen (B) verhalten sich dagegen ganz anders. Die Keimlinge des einen der beiden Töpfe guttieren am 1. und 2. Tag überhaupt nicht oder nur äußerst schwach. Erst am

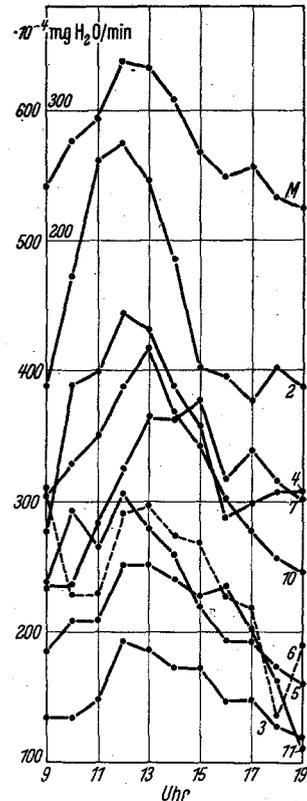


Abb. 10. Verlauf der Guttation im intermittierenden UV-Licht. M Durchschnittskurven.

19. 10. nach Mitternacht beginnen sie merklich Wasser auszuschneiden (in Abb. 12 nicht gezeichnet). Die Pflanzen des 2. Topfes setzen zögernd

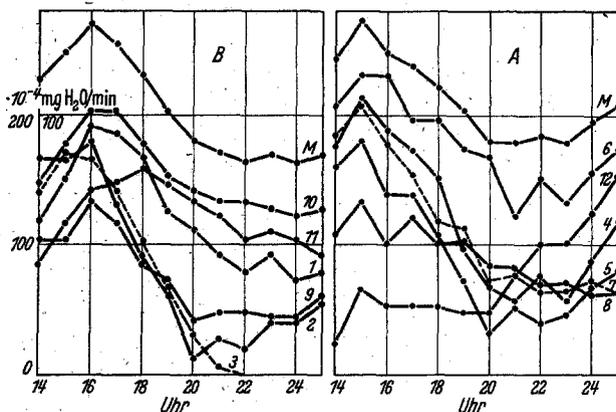


Abb. 11. Verlauf der Guttation im intermittierenden weißen Licht (25-Watt-Glühbirne). A Licht nur während der Messung; B kontinuierliches Licht; M Durchschnittskurven.

schon am 1. Tag ein. Ihre Guttationskurve klettert anfangs nur langsam empor, die Guttationsintensität nimmt dann aber immer stärkere Aus-

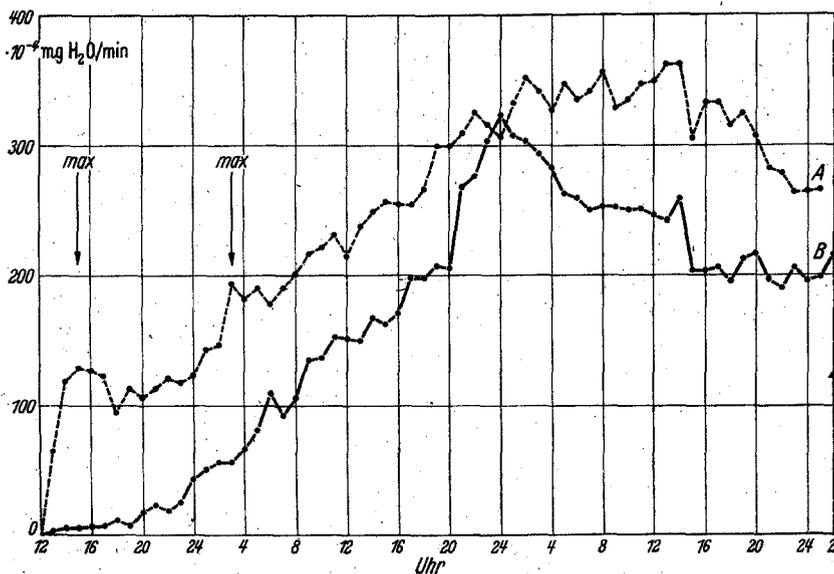


Abb. 12. Verlauf der Guttation im weißen Licht (2 150-Watt-Glühbirnen); Dauerlicht seit der Aussaat. A Dämmerlicht; B helles Licht; Durchschnittskurven.

maße an und erreicht schließlich ohne deutliche Wellen gegen Mitternacht des 2. Tages die der im Dämmerlicht stehenden Töpfe. Danach fällt die Kurve langsam wieder ab, während die im Halbdunkel stehenden Pflanzen noch viele Stunden kräftig weiter guttieren. Die hierbei auf-

tretenden Schwingungen lassen aber keinen irgendwie geregelten Rhythmus erkennen. Sie sind ein Spiel des Zufalls, hervorgerufen durch den völlig uneinheitlichen Guttationsverlauf der Einzelpflanzen. Erst am 3. Tage etwa ab 15 Uhr vermindert sich die Guttationsintensität auch der im Dämmerlicht stehenden Töpfe mehr und mehr. Die „Dämmerlichtpflanzen“ sind somit nicht nur am aufsteigenden, sondern auch am absteigenden Ast der Kurven den „Lichtpflanzen“ weit überlegen.

Bemerkenswert ist auch das Gesamtbild der beiden Kurven. Es ist anzunehmen, daß der langsame Anstieg und Abfall der Guttationsintensität mit der Entwicklung der Keimlinge, insbesondere der Koleoptile, zusammenhängt. Die Pflänzchen nehmen während des Versuches bedeutend an Länge zu. Es scheint, als ob die beiden Kurven in ihrem Gesamtverlauf annähernd das Wachstum der Pflanzen widerspiegeln.

Ähnliche Zusammenhänge zwischen Wachstums- und Guttationsintensität sind verschiedentlich beobachtet worden. Aus der Literatur der letzten Jahre sei hier die Arbeit von HÖHN (1950) erwähnt, der bei *Zea Mays* und *Canna indica* feststellen konnte, daß die Guttationsstärke mit der pflanzlichen Wachstumsintensität einigermaßen parallel läuft.

Das Ergebnis des Versuchs hat somit gezeigt, daß das Licht die Guttationsintensität herabsetzt, daß bei Aufwachsen der Keimlinge im Dauerlicht keine nennenswerte Periodizität auftritt, und daß der Beleuchtungswechsel von intensivem nach schwachem weißem Licht die Guttation anscheinend ebenso zu aktivieren vermag, wie der Wechsel in umgekehrter Richtung.

In diesem Zusammenhang sei auf einen unserer ersten Versuche mit rotem Licht hingewiesen, der zeigte, daß die durch den Lichtwechsel bedingte Guttationswelle noch ziemlich lange nachschwingen kann. Wir hielten diese Wellen zunächst für rein endogen. Die später durchgeführten Versuche zeigten dann aber, daß diese Rhythmik zumindest durch den Beleuchtungswechsel induziert sein muß.

Versuch 13. Verlauf der Guttation im intermittierenden Rotlicht; Dauer 60 Std.

Die Keimlinge waren zu Versuchsbeginn am 4. 10. 49 morgens 8 Uhr 4 Tage und 11 Std alt. Bis dahin standen sie in völliger Dunkelheit. Bei jeder Messung erhielten sie sodann ein wenig rotes Licht, das gerade ausreichte, um die Guttationstropfen erkennen und entfernen zu können. Wie bei allen älteren Versuchen befanden sich die 10 Keimlinge in einem einzigen Topf. Hierdurch entstand insofern ein Fehler, als die Unterbrechung der Konstanz der Versuchsbedingungen während der Messung zu lange dauerte. Auch war sie bei jedem Beobachtungstermin von verschiedener Dauer. Es gelang uns nachzuweisen, daß die Zacken im Kurvenverlauf, wenn sie dicht aufeinander folgen, zum Teil dieser Fehlerquelle zuzuschreiben sind.

Die Guttationsintensität (Abb. 13) liegt anfangs auf einem ziemlich niedrigen Niveau, sicher die Folge der Kleinheit der Pflanzen. Sie erreicht nach 5—6 Std ein Maximum, dem ein flaches Minimum folgt.

Dieser Abschnitt der Kurve entspricht der ersten durch den Lichtreiz hervorgerufenen Guttationswelle, die entsprechend der geringen Größe der Pflanzen nur wenig hervortritt.

Gegen Abend klettert sodann die Guttationsintensität steil empor und erreicht kurz nach Mitternacht etwa 12 Std nach dem 1. ihr 2. Maximum. Da die Pflanzen kräftig herangewachsen sind, ist diese 2. Welle wesentlich stärker als die erste.

Danach fällt die Guttationsintensität steil ab, aber nach 6—7 Std erholt sie sich wieder und zeigt weiter steigende Tendenz entsprechend

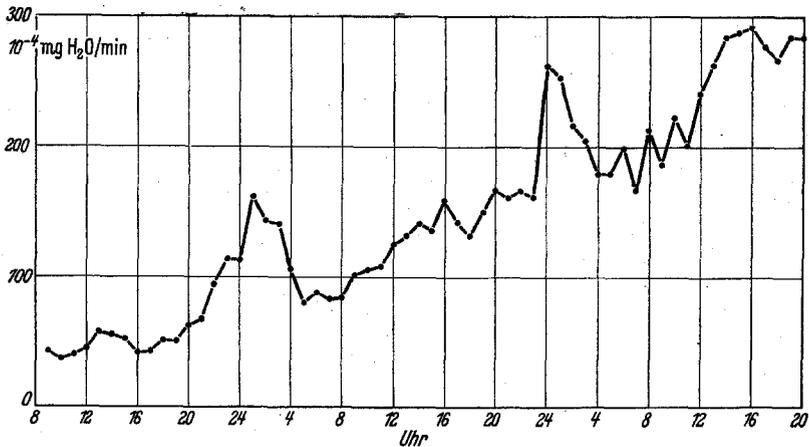


Abb. 13. Verlauf der Guttation im intermittierenden roten Licht (Photolampe), Dauer 60 Std; Durchschnittskurve.

der dauernden Größenzunahme der Pflanzen. Etwa 14 Std nach der 2. folgt die 3. jetzt wenig deutliche und weitere 8 Std später die 4. sehr ausgeprägte Welle. Abermals etwa 15 Std später erkennt man schließlich einen 5. Gipfel. Fast jedes Maximum liegt höher als das vorausgegangene, worin deutlich das Wachstum der Keimlinge zum Ausdruck kommt. Im Durchschnitt liegen die Gipfel etwa 12 Std voneinander entfernt.

Während innerhalb der ersten 24 Std der Guttationsverlauf der einzelnen Pflanzen (in Abb. 13 nicht abgebildet) noch verhältnismäßig gut übereinstimmt, ist das später nicht mehr der Fall, erkenntlich an der Zunahme der Zacken der Durchschnittskurven (z. B. am 3. Tag von 6—12 Uhr). Jede Pflanze hat schließlich ihren eigenen Rhythmus.

Ein Parallelversuch führte zu einem ähnlichen Ergebnis. Somit ist nicht daran zu zweifeln, daß die durch den ersten Beleuchtungswechsel bedingte Lichtguttationsreaktion mehrere Male nachschwingt, wenngleich mit immer größer werdender Unregelmäßigkeit bei den einzelnen Individuen.

Alle bisher geschilderten Versuche wurden mit künstlichen Lichtquellen durchgeführt. Es bleibt noch die Frage offen, wie sich die Keimlinge dem natürlichen Tageslicht gegenüber verhalten. Ein solcher Versuch sei im nächsten Abschnitt gebracht.

Versuch 14. Verlauf der Guttation im natürlichen Tageslicht.

Die Keimlinge wurden wie bisher in der Dunkelkammer im Keller des Institutes herangezogen. Sie blieben dort unter weitgehend konstanten Bedingungen (Temperatur 16° C, dampfgesättigter Raum, Dunkelsturz) bis zum Versuchsbeginn am 12. 9. 50 morgens um 8 Uhr. Die Pflanzen waren in diesem Augenblick 4 Tage und 22 $\frac{1}{2}$ Std alt. Jetzt wurden sie in ein Zimmer des 3. Stocks getragen, an einem nach NO weisenden Fenster aufgestellt und entdunkelt. Die feuchten Kammern blieben über den Pflanzen. Das Wetter draußen war regnerisch und der Himmel völlig bedeckt. Die Temperaturen am Fenster betragen während des Versuchs 17,5—18,0° C.

Der Abb. 14 ist zu entnehmen, daß auch das diffuse Tageslicht wie alle bisher geprüften Lichtarten zu einer Guttationswelle führt. Aber das Ausmaß dieser übersteigt alles bisher Beobachtete. Das nach etwa 4 Std erreichte Maximum liegt im Durchschnitt fast 350% über der Anfangshöhe der Guttation. Im einzelnen sind große Unterschiede vorhanden. Von Keimlingen, die nur relativ schwach reagieren wie Nr. 6 und solchen mit mäßigem Reaktionsvermögen wie z. B. Nr. 3 und 4, bis zu solchen mit ungewöhnlich starkem Maximum wie etwa 1, 2 und 5, sind alle Übergänge vorhanden. Pflanze 5 guttiert um 12 Uhr etwa 14,5mal so stark wie um 9 Uhr, dem Zeitpunkt der ersten Messung nach Versuchsbeginn! Der Versuch liefert somit ein Beispiel dafür, wie außerordentlich verschieden das Ausmaß der Guttation der einzelnen Pflanzen sein kann, obwohl die Bedingungen für alle die gleichen sind (siehe auch HEIMANN 1950).

Wie die Abb. 14 weiter zeigt, fällt die Guttationsintensität nach Überschreiten des Maximums fast ebenso steil wieder ab, wie sie angestiegen ist. Das Tempo verlangsamt sich jedoch mit der Zeit mehr und mehr, ohne daß ein Stillstand oder eine Erholung beobachtet wird. Am Ende des Versuchs, um 19 Uhr, liegt die Guttation im Mittel auf fast gleicher Höhe wie am Anfang.

Warum die Keimlinge diesmal so überaus aktiv waren, kann nicht gesagt werden. Zwar waren sie etwas älter als sonst, aber das kann nicht der für ihr Verhalten einzige Grund sein.

Als wir mit unseren Versuchen begannen, interessierte uns zunächst die Frage, wie sich die Guttation im natürlichen Tag-Nachtwechsel verhält. Die Pflanzen waren in diesen ersten Versuchen 2mal täglich einem Beleuchtungswechsel unterworfen. Der am Morgen entsprach seiner Richtung nach dem künstlichen Beleuchtungswechsel von Dunkelheit → Licht unserer bereits beschriebenen, aber erst viel später durchgeführten Versuche. Man sollte erwarten, daß sich die Pflanzen in beiden Fällen übereinstimmend verhalten haben würden. Das war aber nicht

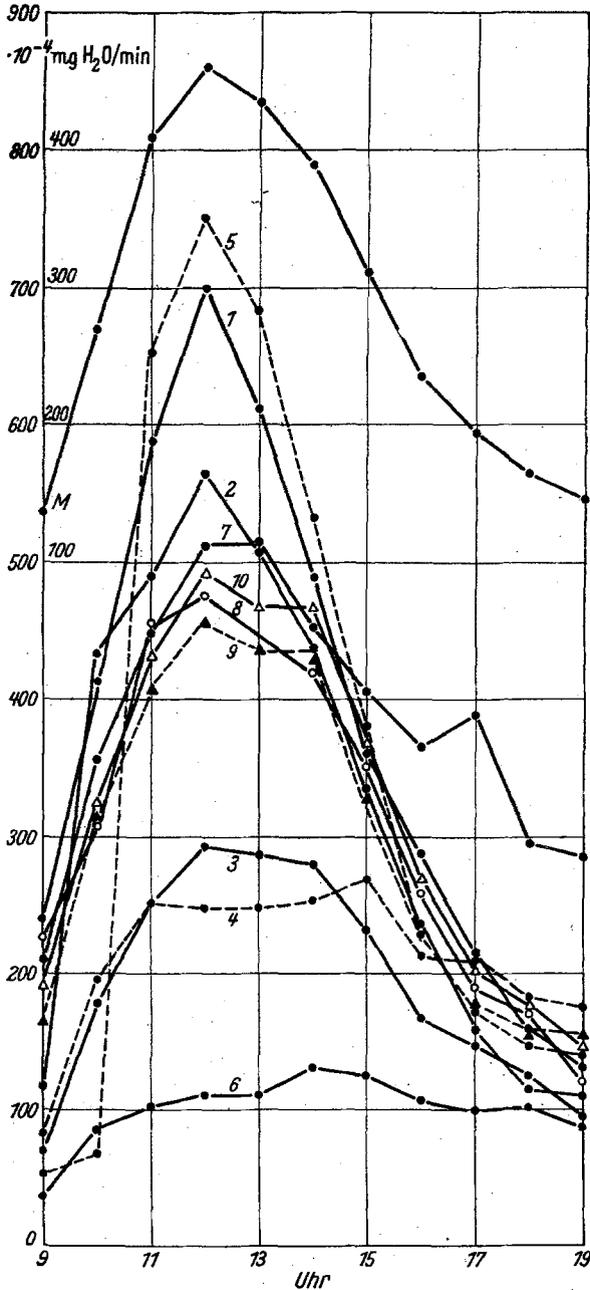


Abb. 14. Verlauf der Guttation im natürlichen Tageslicht. *M* Durchschnittskurve.

der Fall, wie die beiden folgenden Versuche zeigen, die wir aus der großen Zahl der damals durchgeführten herausgreifen.

Versuch 15. Verlauf der Guttation im natürlichen Tag-Nachtwechsel.

Die Versuchstechnik war zu der Zeit noch nicht so einwandfrei wie später. Zum Beispiel standen, wie bereits erwähnt, sämtliche 10 Pflanzen zusammen in einem Topf. Das hatte den Nachteil, daß für die Messung wesentlich mehr Zeit benötigt wurde als bei den späteren Versuchen mit nur 2 Keimlingen je Gefäß.

Die Pflanzen waren seit ihrem Auflaufen dem normalen Tag-Nachtwechsel unterworfen. Sie standen bis Versuchsbeginn unbedeckt an einem NO-Fenster des Instituts. Der Versuch begann am 9. 8. 49 morgens um 8.30 Uhr (Sommerzeit). Die normal ergrünten Pflanzen waren zu diesem Zeitpunkt 5 Tage alt. Die Temperatur betrug während des Versuches etwa 26° C. Vormittags war der Himmel teilweise, über Mittag und am Nachmittag völlig bedeckt. Abgelesen wurde jede $\frac{1}{2}$ Std.

Wie die Abb. 15 zu erkennen gibt, entspricht das Ergebnis nicht unserer Erwartung. Die Guttationsintensität (Kurve A) fällt von Beginn des Versuches sogleich ab, erreicht mittags um 13 Uhr ein Minimum und klettert sodann bis zum Ende des Versuches um 18 Uhr auf die Anfangshöhe zurück.

Daß es sich um keinen Zufall handelte, zeigt der folgende Versuch.

Versuch 16. Verlauf der Guttation im natürlichen Tag-Nachtwechsel.

Die Art der Versuchsanstellung war die gleiche wie vorher. Die Pflanzen waren zu Versuchsbeginn am 6. 9. 49 vormittags um 8 Uhr 5 Tage alt. Der Himmel war wolkenlos. Die Temperatur bewegte sich zwischen 24—26° C. Abgelesen wurde diesmal jede Stunde.

Wie die Abb. 15 zeigt, ist der Guttationsverlauf (Kurve B) ein ganz ähnlicher. Die Guttationsintensität fällt zunächst ab, erreicht zwischen 14 und 15 Uhr ein Minimum, das diesmal breiter ist als im Versuch 15 und steigt am Nachmittag bis zum Abbruch des Versuches um 21 Uhr langsam aber stetig wieder an.

Wiederholt man den Versuch mit denselben Pflanzen am nächsten Tag, fällt das Ergebnis nicht anders aus. Zwar ist dann die absolute Höhe der Guttationsintensität meistens eine andere, stets aber fällt sie vormittags ab, um nachmittags wieder anzusteigen. Daraus ist mit Sicherheit zu entnehmen, daß sie in der Nacht ein Maximum besitzt.

Diese Versuche im natürlichen Tag- und Nachtrhythmus, in Verbindung mit den bisher besprochenen, zeigen somit, daß der Einfluß des Beleuchtungswechsels auf die Guttation verschieden ist, je nachdem die Pflanzen aus dem Dauerdunkel kommen oder der Dunkelheit bereits eine Lichtperiode vorausgegangen ist. Im ersten Fall steigt die

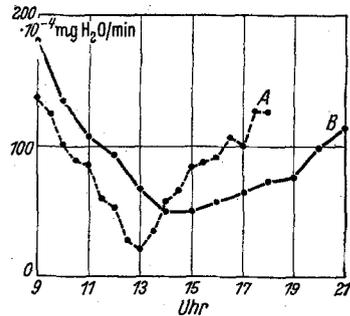


Abb. 15. Verlauf der Guttation im natürlichen Tag-Nacht-Wechsel. A Versuch 15, 9. 8. 49, B Versuch 16, 6. 9. 49, Durchschnittskurven.

Guttationsintensität zunächst an, im zweiten sinkt sie zunächst ab. Nur der erstmalige Lichtgenuß nach Dunkelheit scheint zu der Lichtguttationsreaktion zu führen. Der wiederholte Lichtgenuß scheint dagegen andersartige Reaktionen auszulösen. Wir kommen darauf noch am Schluß unserer Arbeit zurück.

Das andersartige Verhalten der Pflanzen nach einer Dunkelperiode, der eine Lichtperiode vorausgegangen ist, hatte sich auch gelegentlich bei unseren Versuchen mit künstlichen Lichtquellen gezeigt, ohne daß

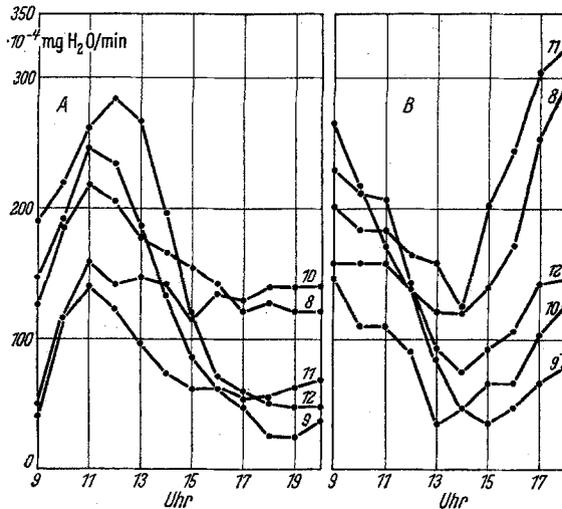


Abb. 16. Verlauf der Guttation im künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel. *A* 6. 8. 50; *B* 7. 8. 50.

wir dafür zunächst eine Erklärung fanden. Ein schönes Beispiel hierfür bot der bereits besprochene Versuch 5, der am nächsten Tag als Versuch 17 wiederholt wurde.

Versuch 17. Verlauf der Guttation im künstlichen Licht-Dunkelwechsel.

Als Meßlicht wurde eine 60-Watt-Glühlampe benutzt. Bis zum Beginn des Versuches am 6. 8. 50 vormittags um 8 Uhr standen die Keimlinge im Dauerdunkel. Am Ende des Versuches abends um 20 Uhr kamen die Pflanzen in die Dunkelheit zurück. Am nächsten Tage morgens um 8 Uhr wurden die Messungen an denselben Pflanzen erneut aufgenommen.

Das Ergebnis zeigt Abb. 16, in welcher die Guttationskurven der beiden Tage aneinandergereiht sind. Man erkennt, daß am 2. Versuchstag (Kurven *B*) alle Pflanzen anfangs einem Minimum zustreben, das um 14 Uhr erreicht wird. Am Nachmittag beginnt sodann der Wiederaufstieg. Die Kurven des 2. Versuchstages stimmen somit in ihrem Verlauf völlig mit den Kurven bei natürlichem Tag-Nachtwechsel überein.

Überblicken wir die Ergebnisse der bisher behandelten Versuche, so läßt sich mit Sicherheit sagen, daß etiolierte Haferpflanzen auf einen Lichtreiz mit einem Guttationsimpuls antworten. Sie guttieren zwar auch im Dunkeln, aber sobald Licht, gleich welcher Art, auf sie fällt, gerät die Guttation in eine wellenförmige Bewegung. Wie aber verläuft sie im Dunkeln? Alle unsere Kurven steigen unmittelbar nach der Lichteinwirkung von meist ziemlich niedrigen zu höheren Guttationswerten auf. Im Dunkeln dürfte daher kein Rhythmus vorhanden sein. Aber Endgültiges kann darüber nur das Experiment aussagen. Es wäre durchaus denkbar, daß auch im Dunkeln in einem niedrigen Bereich die Flüssigkeitsausscheidung leicht auf und ab geht, und daß das Licht diese Periodizität lediglich verstärkt oder verschiebt. Diese Frage läßt sich experimentell nicht in der bisherigen Weise lösen, da für die Abnahme der Guttationstropfen Licht notwendig ist, und wir keine Lichtart fanden, die unwirksam war.

Es mußte daher ein anderer Weg beschritten werden. Wir verfahren folgendermaßen: Die Keimlinge wurden wie bisher in der feuchten Kammer in völliger Dunkelheit herangezogen. Die Zahl der bepflanzt Töpfe und der eingesäten Körner war bedeutend höher als sonst. Zu Versuchsbeginn wurden die Keimlinge des ersten Topfes im Dunkeln abgetrocknet. Zu diesem Zweck wurde ein Handschuh aus dünnem, aber saugfähigem Gewebe angezogen und durch äußerst vorsichtiges Abstreifen einer jeden Pflanze das Wasser entfernt. Erleichtert wurde dies durch Aussäen der Pflanzen in einer kreisförmigen Reihe, so daß kein Exemplar übergangen werden konnte. Wir überzeugten uns durch Probeversuche von der Brauchbarkeit des Verfahrens. Nach dem Abtrocknen kamen die Pflanzen in die feuchte Kammer zurück. Die Zahl der Pflanzen je Topf betrug etwa 20. Um sie abzutrocknen, waren weniger als 2 min erforderlich.

Nachdem 1 Std verflossen war, kamen die Pflanzen an das Licht. So schnell wie möglich wurde jetzt von jeder Pflanze der Guttationstropfen mit den Kapillaren abgenommen. Danach schieden sie aus dem Versuch. Sie waren für weitere Beobachtungen dieser Art nicht mehr brauchbar, da sie belichtet worden waren.

Genau 2 min vor Abnahme der Tropfen des ersten Topfes wurde der zweite Topf im Dunkeln mit dem Handschuh getrocknet, 2 min vor Messung des zweiten Topfes kam ganz entsprechend der dritte Topf an die Reihe usw. Nur auf diese Weise war es möglich, den Verlauf der Guttation im Dunkeln zu ermitteln. Der Unterschied gegenüber der früheren Methode war also der, daß zu jedem Beobachtungstermin neue, bis dahin im Dauerdunkel stehende Pflanzen genommen wurden, während es sich sonst stets um dieselben, aber zu jedem Termin belichtete oder im Dauerlicht stehende Pflanzen handelte.

Das Verfahren hatte jedoch einen Nachteil. Es fiel jetzt eine Fehlerquelle ins Gewicht, die bis dahin wenig beachtet zu werden brauchte, nämlich die überaus starke Individualität der Guttation der einzelnen Pflanzen. Man sehe sich nur die bisherigen Versuche noch einmal an. Es ist beim Hafer eine normale Erscheinung, daß die Guttationsintensität bei allen Individuen eines Topfes verschieden ist, dagegen eine Seltenheit, daß nur 2 übereinstimmen. Unterschiede in den Werten

aufeinanderfolgender Messungen nach dem neuen Verfahren sind daher äußerst kritisch zu beurteilen. Sie können ebensogut als Ausdruck der erwähnten Individualität bewertet werden. Diese Schwierigkeit läßt sich nur umgehen, wenn für jeden Beobachtungstermin eine möglichst große Zahl von Einzelpflanzen untersucht wird, so daß ein guter Durchschnitt herauskommt und der Individualitätsfaktor auf ein Minimum herabgedrückt wird. Die statistische Auswertung zeigt dann, wie die Schwankungen der Guttationskurve zu beurteilen sind.

Versuch 18. Verlauf der Guttation im Dauerdunkel.

Die Pflanzen waren zu Versuchsbeginn am 4. 10. 50 morgens 6 Uhr 4 Tage und 21 Std alt. Die Töpfe wurden in 2 Gruppen eingeteilt. Die zuerst untersuchte blieb völlig im Dunkeln, die zweite erhielt ab 18.35 Uhr weißes Dauerlicht. Als Lichtquelle diente eine 15-Watt-Lampe, die im Abstand von etwa 70 cm über den Töpfen angebracht war. Die etwa 1,5 m entfernte Deckenlampe aus Milchglas (60 Watt) der Dunkelkammer spendete zusätzlich weißes Licht. Die Temperatur lag zwischen 19 und 20° C.

Wie die Abb. 17 zeigt, bewegt sich die Dunkelkurve in ihrem ersten Abschnitt in deutlichen Zacken um eine Parallele zur Abszisse. Die beiden Ausbuchtungen könnten auf eine kurzfristige Periodizität der Guttation im Dunkeln hinweisen. Die Grenzen der Streuung¹ der Guttationswerte lassen aber erkennen, daß die Kurvenzacken nirgendwo größer sind als die Streuung. Sie können daher nur in der Streuung selbst ihre Ursache haben.

Nach Einschalten des Lichtes schnellte dagegen die Guttationsintensität in die Höhe. Sie erreicht nach etwa 6 Std ihr Maximum, um anschließend ebenso steil abzufallen, wie sie emporgeklettert ist. Dieses Maximum liegt über den Dunkelwerten. Der Unterschied ist bedeutend größer als die Streuung zu irgendeiner Zeit. Wir haben es mit einer tatsächlichen Guttationswelle zu tun, wie wir sie nach der bisherigen Methodik als Reaktion auf einen Lichtreiz immer wieder beobachten konnten. Die am auf- und absteigenden Ast der Kurve auftretenden Zacken sind dagegen wieder dem Spiel des Zufalls zuzuschreiben.

Der Versuch hat somit ergeben, daß die Guttation der völlig ohne Licht heranwachsenden Keimlinge keinen nennenswerten Schwankungen unterliegt. Um aber sicherzugehen, stellten wir einen ähnlichen Versuch mit gleicher Technik an.

Versuch 19. Verlauf der Guttation im Dauerdunkel.

Wiederum wurden die Töpfe in 2 Gruppen eingeteilt. Die erste wurde am 10. 10. morgens um 7 Uhr in den Versuch genommen. Zu diesem Zeitpunkt waren die

¹ Streuung = $\pm \sqrt{\frac{\Sigma a^2}{n}}$; es bedeutet Σa^2 Summe der Quadrate der Abweichungen vom Mittelwert; n = Anzahl der Pflanzen.

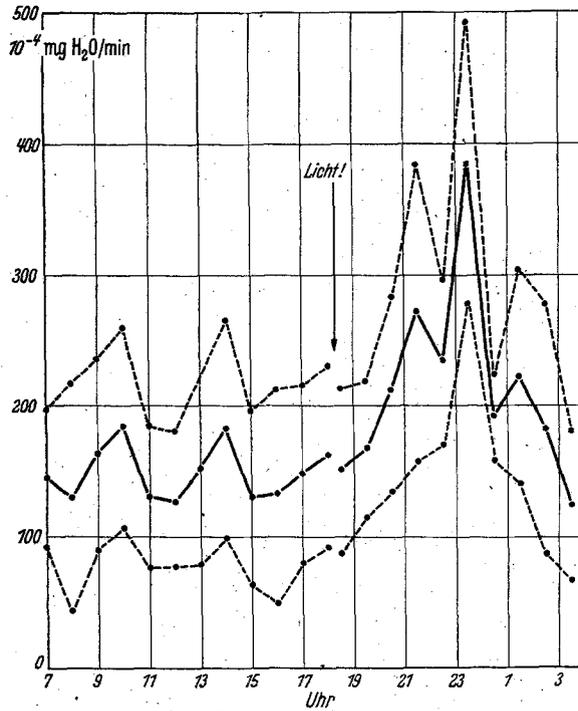


Abb. 17. Verlauf der Guttation im Dunkeln. — Durchschnittskurve; ····· Grenzen der Streuung.

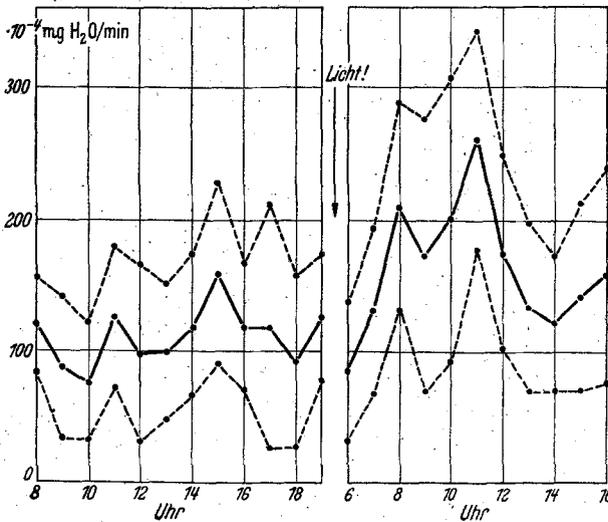


Abb. 18. Verlauf der Guttation im Dunkeln. — Durchschnittskurve; ····· Grenzen der Streuung

Keimlinge 4 Tage und 16 Std alt. Der Versuchsbeginn für die zweite, später be-
pflanzte Gruppe fiel auf den 11. 10. morgens um 5 Uhr. Das Alter dieser Keimlinge

betrug 4 Tage 15 Std, sie waren also ebenso alt wie die der I. Gruppe und konnten daher ohne weiteres mit dieser verglichen werden. Sie erhielten von Versuchsbeginn an Licht, das von denselben Lampen geboten wurde wie im vorhergegangenen Versuch.

Die Abb. 18 läßt erkennen, daß im Dunkeln der Verlauf der Guttation wiederum keine bestimmte Tendenz verrät. Das Auf und Ab der Kurve fällt in den Bereich der Streuung, die hier etwas größer ist als im vorausgegangenen Versuch, da aus ganz unersichtlichen Gründen die Zahl der gekeimten Individuen geringer war.

Im Licht dagegen kommt es zu einer deutlichen Guttationswelle, die wiederum nach etwa 6 Std ihren Höhepunkt erreicht. Dieser Aufstieg ist größer als die Streuung im Dunkeln und kann daher nur das Licht als Ursache haben. Die Zacke am aufsteigenden Ast beruht dagegen allein auf der Streuung, d. h. sie ist dem starken Einfluß der Individualität zuzuschreiben. Nach Überschreiten des Maximums fällt die Guttationsintensität ebenso steil in den Bereich der Dunkelguttation zurück, wie sie daraus aufgestiegen ist. Gegen Ende des Versuchs scheint sie wieder ansteigen zu wollen.

Damit dürfte gezeigt sein, daß die Guttation der Keimlinge, die im Dauerdunkel heranwachsen, ohne Rhythmus verläuft. Tritt Licht hinzu, entstehen Guttationswellen. Stets ist die erste dieser Wellen sehr ausgeprägt. In welcher Weise Lichtintensitätsschwankungen diesen Rhythmus weiterhin modifizieren, darüber läßt sich einstweilen nichts sagen.

Schlußbetrachtungen.

Bereits in den Untersuchungen von ENGEL und HEIMANN (1949) war deutlich geworden, daß „die Zeitpunkte der Guttationsstöße durch einen Faktor von außen her fixiert werden müssen“. Durch die vorliegenden Versuche wurde hierfür der Beweis erbracht. Der Beleuchtungswechsel gibt den Anstoß zur ersten Guttationswelle in der Pflanze.

In welcher Weise aber Licht und Guttation miteinander verkettet sind, kann einstweilen nur vermutet werden. ENGEL und HEIMANN zeigten, „daß das periodische Auf und Ab der Guttation mit rhythmischen Veränderungen der Wachstumsintensität im Zusammenhang steht“. Sie knüpften daran die Vermutung, daß die Guttationswellen vielleicht die Folge von Wachstumsreaktionen seien, die von außen her induziert werden. In der Tat haben die von uns erhaltenen Guttationskurven eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Verlauf der Lichtwachstumsreaktionen. Bei der Haferkoleoptile tritt kurz nach der Belichtung eine Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit ein, der eine Beschleunigung folgt, die oftmals über den Dunkelwachstumswert hinausgeht.

Nach der Beschleunigung kann wieder ein Wachstumsabfall einsetzen (s. DU BUY und NUERNBERGK 1934). So entsteht eine wellenförmige Lichtwachstumskurve.

Bei der Lichtguttationsreaktion des Hafers tritt umgekehrt kurz nach der Belichtung eine Beschleunigung der Guttation ein, der ein Abfall folgt. Nach der Abschwächung kann wieder eine Beschleunigung einsetzen. Die Lichtwachstumsreaktion beginnt mit einem Minimum, die Lichtguttationsreaktion mit einem Maximum. Beide verhalten sich invers zueinander. Gerade das haben ENGEL und HEIMANN bei ihren Danziger Untersuchungen gefunden. Jedem Wachstumsimpuls entspricht eine Verminderung der Guttationsintensität.

Dennoch wäre es verfrüht, die Lichtguttationsreaktion als Folge einer Lichtwachstumsreaktion zu betrachten, so bestechend der Gedanke auch ist. In einem Punkt stimmen beide nicht überein, nämlich in der Wellenlänge. Diese ist bei den Lichtwachstumsreaktionen wesentlich kürzer und von komplexer Natur. Man kennt eine kurze und lange Reaktion. Je nach Lichtmenge tritt die eine oder andere stärker in Erscheinung. Aber selbst die Komponente mit langer Wellenlänge erreicht nicht die Dauer unserer Lichtguttationsreaktion. Während dort das erste Minimum bereits nach $1-1\frac{1}{2}$ Std auftritt und zwischen diesem und dem folgenden Maximum weitere $1-1\frac{1}{2}$ Std verstreichen (SIEBP 1921), erscheint bei der Lichtguttationsreaktion der erste Wellenberg in etwa 3—6 Std nach der Belichtung und das anschließende Tal weitere 6—7 Std später.

Man könnte diese Schwierigkeit überbrücken durch den Hinweis, daß der Ort der Lichtwachstumsreaktion nicht mit der Koleoptilspitze, dem Ort der Tropfenausscheidung bei der Guttation, übereinstimmt. Der erste liegt mehr im unteren Teil der Koleoptile. Der Weg zwischen beiden muß von der Druckwelle zurückgelegt werden, ehe sie an der Koleoptilspitze erscheint. Dadurch tritt nicht nur eine Verzögerung ein, sondern auch eine Verbreitung der Guttationswellen. Ob diese Annahme zutrifft, kann aber nur durch weitere Untersuchungen entschieden werden.

Unsere Lichtguttationsreaktion ist möglicherweise auch eine Folge von Lichtturgorreaktionen. Fest steht, daß das Licht zu einer Permeabilitätssteigerung der Protoplasten führen kann. Derartige Wirkungen sind wiederholt beobachtet worden (s. BÜNNING 1939). Es kommt zur Turgorsenkung der Zellen und zum Austritt von Wasser und gelösten Stoffen. In ähnlicher Weise könnten auch die Hydathoden des Hafers zu erhöhter Wasserausscheidung veranlaßt werden.

Aber auch hier gilt das gleiche wie für die Lichtwachstumsreaktionen. Die Wellen der Turgorbewegungen sind kürzer als die von uns beobachteten Guttationswellen. Allein die Lichtturgorreaktionen der

Blattgelenke von *Phaseolus multiflorus* kommen den lichtinduzierten Guttationswellen ziemlich nahe.

Möglich ist auch, daß beim Hafer Lichtwachstums- und Turgorreaktionen zusammenhängen und daß, wie BÜNNING schon vermutet, „der Prozeß, den die Auxinforscher als lichtbedingte Änderung des Reaktionsvermögens auf Wuchsstoff bezeichnen, zum großen Teil mit der Auslösung von Erregungsprozessen identisch ist“. In der Tat sieht unsere Lichtguttationsreaktion nach einer solchen, dem Alles-oder-Nichts-Gesetz unterworfenen Erregung aus. Wir sahen, daß die Lichtmenge (Dauerlicht verglichen mit intermittierendem Licht) auf den Verlauf der Guttationsreaktion keinen größeren Einfluß hat. Das ist ein kennzeichnendes Merkmal der Alles-oder-Nichts-Erregungen. Allerdings bedarf gerade diese Seite unserer Untersuchungen noch der Nachprüfung mit besserer Methodik. Sicher ist, daß der labile Zustand des Plasmas etiolierter Haferkeimlinge bereits durch geringe Lichtmengen dahingehend beeinflußt wird, daß es zu einer periodischen Wasserabscheidung kommt. Im übrigen sind zwischen Permeabilitäts- bzw. Turgorschwankungen und den Oszillationen der Lichtwachstumsreaktionen Verkettungen wiederholt vermutet worden (BURCKHARDT 1926, CHOLODNY 1933 u. a.).

Wieweit lassen sich nun die Beobachtungen HEIMANNS (1950) an *Kalanchoë Bloßfeldiana* mit unseren Ergebnissen in Einklang bringen? Auch die Guttation dieser Pflanze ist einem periodischen Auf und Ab unterworfen. Ihre Rhythmik zeigt einmal eine endogene Seite. Die Mindestlänge einer endogenen Schwingung beträgt 12 Std (s. auch HARDER 1949), sie wiederholt sich unter konstanten Außenbedingungen eine Zeitlang. Sie besitzt ferner eine stark ausgeprägte exogene Komponente, indem die Lage der Maxima und Minima nach Belieben durch den Wechsel von Licht → Dunkelheit verschoben und je nach der Länge des Licht-Dunkelturnus auch die Wellenlänge weit über den 12-Std-Rhythmus ausgedehnt werden kann. Bei so verschiedenen Objekten wie die nur wenige Tage alten etiolierten Keimlinge von *Avena* und die viele Wochen alten ausgewachsenen grünen Exemplare von *Kalanchoë*, geht man nur zögernd an einen Vergleich, zumal auch die Art der Versuchsanstellung verschieden war. Dennoch sind gewisse gemeinsame Züge in der Guttationsrhythmik beider Pflanzen nicht von der Hand zu weisen. Übereinstimmend ist, daß sich die Zeitpunkte der Maxima und Minima willkürlich ändern lassen. Auch beim Hafer ist die Lage des Maximums durch den Augenblick des Beleuchtungswechsels (Dauerdunkelheit → Licht) festgelegt und kann zu jeder Tages- und Nachtzeit herbeigeführt werden. Hier liegt offensichtlich das gleiche lichtempfindliche und die Guttationswellen auslösende Prinzip vor. Übereinstimmend ist ferner, daß sich die Guttationsstöße unter konstanten Außen-

bedingungen wiederholen, um dann schließlich auszuklingen. Im konstanten Dauerlicht (nach vorangegangener Dauerdunkelheit) kehren die durch den Wechsel ausgelösten Schwingungen auch beim Hafer einige Male wieder, um dann in unregelmäßige Bewegungen überzugehen. Da wir über diese Versuche noch kein klares Bild gewonnen haben, sind sie in vorliegender Arbeit wenig berücksichtigt worden.

Verschieden verhalten sich die beiden Pflanzen gegenüber dem grünen Licht. Es löst beim Hafer ebenso die Guttationsrhythmik aus wie rotes, blaues und weißes, während es nach HEIMANN auf die Guttation von *Kalanchoë* ohne Einfluß ist. Da wir kein Licht ausfindig machen konnten, auf welches *Avena* nicht anspricht, bei dem man hätte im „Dunkeln“ beobachten können, ließ sich leider nicht mit Sicherheit feststellen, ob man die Guttationswellen wie bei *Kalanchoë* durch Veränderung der Licht-Dunkelphase willkürlich beeinflussen kann. Immerhin liegen die Wellenlängen bei *Avena* den endogen fixierten bei *Kalanchoë* ziemlich nahe. Die Zeit vom ersten Maximum nach dem Wechsel Dauerdunkel → Licht bis zum nächsten betrug durchschnittlich 12 Std. Auch scheint beim Hafer im natürlichen Tag-Nachtwechsel eine längere Schwingungsbreite möglich zu sein. In diesen Versuchen guttierten die Keimlinge über Mittag fast stets bedeutend schwächer als in den Nachtstunden, ganz wie *Kalanchoë* in den Versuchen HEIMANN'S. Aus der kurzen etwa 12stündigen Welle unter konstanten Bedingungen kann auch beim Hafer eine längere bis 24stündige Welle werden, die dem natürlichen Tag-Nachtrhythmus folgt. Ganz gesichert ist dieses allerdings nicht, da wir im Dunkeln nicht ohne Licht messen konnten. Jedenfalls werden weitere Versuche klären müssen, wie weit die Übereinstimmung beider Pflanzen tatsächlich geht.

In einem Punkt möchten wir die Ausführungen HEIMANN'S noch ergänzen. Er schreibt, „daß diese Periodizität sowohl durch wechselnde Außenfaktoren als auch durch eine endogene Rhythmik gesteuert wird“. Der Einfluß der Außenwelt scheint nach HEIMANN ein rein regulierender zu sein. Man kann beim Hafer aber weitergehen und sagen, daß der Beleuchtungswechsel die Rhythmik, auch die endogene, überhaupt erst induziert; denn im Dauerlicht wie im Dauerdunkel finden keine Oszillationen statt. Trifft auf einen etiolierten Haferkeimling erstmals Licht — oder wird eine im Dauerlicht heranwachsende Pflanze erstmals verdunkelt — wird ein Guttationsstoß ausgelöst, dessen Länge endogen festliegt. Die Länge der dann weiter auftretenden Guttationswellen dürfte auch beim Hafer von der Art des Beleuchtungswechsels abhängen.

Im übrigen ist auch HEIMANN der Ansicht, daß die Guttationsrhythmik irgendwie mit Einflüssen des Lichtes auf die Permeabilität des Plasmas in Verbindung steht.

Zum Schluß sei nochmals auf die Arbeit von HÖHN (1950) hingewiesen. Die von HÖHN benutzten Pflanzen guttierten über längere Zeiträume ebenfalls nicht gleichmäßig, sondern mit mehr oder weniger unregelmäßigen Schwankungen. Er bestätigt somit die Beobachtungen von ENGEL (1943), „wenngleich bezüglich der von mir verwendeten Objekte treffender von unregelmäßiger Guttation als von periodischer gesprochen werden kann, denn letztere würde regelmäßige Wiederholungen derselben Phasen voraussetzen, was ich nicht feststellen konnte“. Dies war unseres Erachtens auch nicht möglich, da die Versuchsbedingungen (vor allem Beleuchtungsverhältnisse) hierfür nicht ausreichten. Wie aber die Untersuchungen HEIMANN'S (1950) und auch unsere eigenen inzwischen einwandfrei gezeigt haben, besteht eine deutliche, durch den Licht-Dunkelwechsel gesteuerte Periodizität der Guttation.

Zusammenfassung.

1. Etiolierte Haferkeimlinge reagieren auf eine Belichtung mit einer Guttationswelle, deren Maximum etwa 3—6 Std nach der Belichtung erreicht wird.

2. Die Lage des Maximums kann je nach dem Zeitpunkt der Belichtung beliebig verschoben werden.

3. Diese Welle kann durch rotes, grünes, blaues, blauviolett, weißes und Tageslicht induziert werden, ohne daß nennenswerte Unterschiede in der Wirkung der einzelnen Lichtarten zu erkennen sind.

4. Auch die Lichtmenge scheint innerhalb der von uns benutzten Grenzen ohne größeren Einfluß zu sein, denn die gleiche Guttationswelle tritt sowohl bei intermittierendem (Licht während der Beobachtung) als auch bei kontinuierlichem Licht auf.

5. Im Dauerdunkel fehlt der Rhythmus.

6. Im weißen Dauerlicht (Keimlinge ganz im weißen Licht herangezogen) tritt kein Rhythmus auf.

7. Es ließ sich zeigen, daß weder Berührungsreiz noch die mit jeder Beobachtung verbundene vorübergehende Herabsetzung der Dampfspannung als Ursachen für das Auftreten der Guttationswellen in Frage kommen.

Literatur.

BÜNNING, E.: Die Physiologie des Wachstums und der Bewegungen. Berlin, Springer 1939. — BURCKHARDT, H.: Untersuchungen über die Gültigkeit des Reizmengengesetzes für die Lichtkrümmung der *Avena*-Koleoptile. Z. Bot. 18, 273 (1926). — DU BUY, H. G., u. E. NUERNBERGK: Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. 2. Teil, Erg. Biol. 10, 207 (1934). — CHOLODNY, N.: Beiträge zur Kritik der BLAAUWSCHSchen Theorie des Phototropismus. Planta (Berl.) 20,

549 (1933). — ENGEL, H., u. M. HEIMANN: Weitere Untersuchungen über periodische Guttation. *Planta (Berl.)* **37**, 437 (1949). — HARDER, R.: Über die endogene Tagesrhythmik der Fermentaktivität, Guttation und Blütenbewegung bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* und *Phaseolus multiflorus*. *Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl., Biol.-Physiol.-Chem. Abt.* **1949**. — HEIMANN, M.: Einfluß periodischer Beleuchtung auf die Guttationsrhythmik. *Planta (Berl.)* **38**, 157 (1950). — HÖHN, K.: Untersuchungen über Hydathoden und deren Funktion. *Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz, Jahrg. 1950, Nr 2, S. 11*. — SIERP, H.: Untersuchungen über die durch Licht und Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen. *Z. Bot.* **13**, 113 (1921).

Der Hochschulabteilung der Schulbehörde Hamburg danken wir für die Bereitstellung der Mittel zu diesen Untersuchungen.

Prof. Dr. H. ENGEL und Dr. I. FRIEDERICHSEN, (24a) Hamburg 36,
Jungiusstr. 6, Institut für allgemeine Botanik.