© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Änderungen der Spaltöffnungsweite unter dem Einflusse verschiedener Bedingungen.

Von

A. Burgerstein.

(Eingelaufen am 22. Oktober 1919.

Die einfache und dabei so viele Vorteile bietende „Infiltrationsmethode" von Molisch zur Orientierung über die relative Weite der Spaltöffnungen veranlaßte mich zu einer Reihe einschlägiger Untersuchungen, die ich in der Biologischen Versuchsanstalt der Akademie der Wissenschaften ausführte.

Eine vorläufige Mitteilung, welche die Hauptergebnisse der Arbeit kurz zusammenfaßt, ist im Sitzungsanzeiger d. Akad. der Wissensch. Wien, Nr. 20, 1919 erschienen.

Linsbauer benützte zu seinen Infiltrationsversuchen von den von Molisch gebrauchten drei Indikatoren nur abs. Alkohol und Benzol und unterscheidet drei Infiltrationsstufen, die er nach abnehmender Stärke mit A_3, A_2, A_1, bezw. mit B_3, B_2, B_1 bezeichnet. Zwischenstufen werden z. B. mit A_{1-2}, B_{3-2} u. dgl. notiert. Diese zweckmäßige Signatur habe auch ich hier gebraucht. B_0 bedeutet, daß keine Benzolinfiltration erfolgte, wobei es, da ich die mikroskopische Kontrolle unterließ, unentschieden blieb, ob die Spaltöffnungen buchstäblich geschlossen oder nur sehr stark verengt waren; für beide Fälle könnte man sie mit den amerikanischen Physiologen als „practically closed" bezeichnen. Ebenso wie Linsbauer verwendete ich, wegen der großen Zahl der Infiltrationsproben, mit Hinweglassung des Xylols als dritten Indikators, nur abs. Alkohol und Benzol. Indes kann man nach meinen Erfahrungen mit dem Alkohol auch bis 95 Proz. herabgehen. Ohne besondere Angabe beziehen sich die Beobachtungen auf die Blattunterseite.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Infiltration dichtbehaarter Blätter.

Molisch bemerkt (l. c., p. 113) bezüglich des Infiltrationsverfahrens, es habe den Nachteil, „daß es sich bei dichtbehaarten Blättern nicht anwenden läßt", weil der Haarfilz die infiltrierte Stelle deckt und angeblich nicht zur Beobachtung kommen läßt; und Weber äußert sich (l. c., p. 177) bezüglich seiner Gasdiffusionsmethode, der wichtigste Vorteil derselben sei ihre Anwendbarkeit „in Fällen, bei denen die anderen Methoden versagen, also bei dichtbehaarten Blättern". Es ist mir nicht bekannt, ob Weber das Infiltrationsverfahren an dichtbehaarten Blättern überhaupt, beziehungsweise an welchen Pflanzen erprobt hat, da er kein einziges Beispiel anführt; wohl aber freue ich mich, sagen zu können, daß nach meinen Erfahrungen die Infiltrationsmethode von Molisch bei dichtbehaarten Blattspreiten ebenso prompt anwendbar ist wie bei spärlich behaarten oder haarlosen; nur muß man dieselbe Stelle meist 2—3 mal mit Alkohol, bezw. Benzol betupfen, um (bei offenen Spalten) die Infiltration ganz deutlich wahrzunehmen. Ich gebe eine Auswahl meiner Beobachtungen an Pflanzen aus dem hiesigen Botanischen Garten der Universität.

Frische und bekanntlich dicht behaarte Blätter von *Marrubium candidissimum, Phlomis angustifolia* und *Ph. cashmiriana, Salvia verbascifolia, Sideritis taurica, Stachys lanata,* dann Blätter verschiedener *Verbascum*-Arten *(V. longifolium, olympicum, panonicum, phlomoides)* infiltrierten sich mit Benzol sehr gut; während des Welkens der Blätter schlossen sich die Spaltöffnungen bei allen. — Auch die untersuchten dichtbehaarten *Onopordon*-Arten *(O. Acanthium, bracteatum, Sibthorpianum, tauricum)* infiltrieren sich sehr leicht. Die Spaltöffnungen blieben hier auch während des Welkens des Blattes offen und zeigten noch in vollkommen vertrocknetem Zustande des Laubes die Infiltrationen: oberseits $= B_2$; unterseits $= B_3$. — Bei Pflanzen mit nur unterseits filzhaarigen und zugleich hypostomatischen Blättern, wie *Gazania scapifolia, Jurinea glycantha, Viburnum discolor* u. a., erfolgten Benzolinfiltrationen ohneweiters an der unteren Laminarseite, bei *Populus alba* auch noch im welken und rauschdürren Zustande.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die leichte Infiltrationsmöglichkeit dichtbehaarter Blätter erhöht also noch die mehrfachen Vorteile der Infiltrationsmethode. — Stalfelt spricht sich dahin aus: „Ich habe einige Spaltöffnungsmessungen gemacht und hierbei die Molischsche Infiltrationsmethode benützt, die mir als die zuverläßlichste erschienen ist.“ Ich möchte noch erwähnen, daß die von Weber so bezeichnete „Infiltrationsmethode von E. Stein“ nicht existiert. Die Grundlage der Spaltöffnungsuntersuchungen von Emmy Stein war, wie die Autorin selbst angibt, „die von Professor Stahl erdachte Methode“, welche auch später veröffentlicht wurde als jene von Molisch.

Sonnen- und Schattenblätter.

An einem sonnenklaren Sommervormittage prüfte ich im Garten der Biologischen Versuchsanstalt vergleichend die Spaltenapertur an der Unterseite von Sonnenblättern und von Schattenblättern desselben Pflanzenindividuums, beziehungsweise bei kleinen Stauden oder Annuellen an zwei nahe beieinander stehenden Freilandpflanzen (im ganzen zwölf). Mit Alkohol injizierten sich die Sonnenblätter in allen Fällen, von Schattenpflanzen nur die Blätter von *Geum urbanum*. Gegenüber Benzol verhielten sich sechs Arten gleich (B_3), bei den sechs anderen zeigten die Sonnenblätter B_3, das im Schatten stehende Laub B_2. Es hatten also die Blätter der insolierten Pflanzen (bezw. der von der Sonne beschienenen Sprosse einer Pflanze) weiter geöffnete Stomata als die Blätter der Schattenpflanzen, bezw. der Schattenzweige. Ich möchte auch anführen, daß nach den Untersuchungen von Mer, Dufour, Brenner, Hesselmann, Sampson und Miß Allen, Yapp, Kratzmann, Meta Hessmer, Schramm, Rippel Pflanzen an sonnenoffenen Standorten (mit sehr wenig Ausnahmen) mehr Spaltöffnungen ausbilden als — für dieselbe Blattflächeneinheit berechnet — Schattengewächse derselben Spezies. Neben anderen Ursachen sind es wohl hauptsächlich diese zwei Gründe — größere Zahl und weitere Apertur der Spaltöffnungen —, die es erklären, daß Sonnenpflanzen eine stärkere Transpiration aufweisen als Schattenpflanzen (derselben Art), wenn beide unter sonst gleiche

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

äußere Bedingungen gestellt sind, wie dies Geneau de Lamarlière, Bergen, Sampson and Allen beobachtet haben.

Bei intensiver und stundenlanger Insolation tritt aber sehr häufig Spaltenverengerung, bisweilen selbst Schließung ein, auch bei genügender Bodenfeuchte, wie dies schon Leitgeb, l. c., Miß Eckerson (Bot. Gazette, 1908) und Nilsson-Ehle an verschiedenen Pflanzen konstatieren konnten.

Ich prüfte ferner im Garten an denselben Pflanzenstöcken die Spaltenapertur zur Mittagszeit vergleichsweise an zwei meteorologisch sehr verschiedenen Julitagen. An dem einen herrschte gleichmäßige Umwölkung, Sprühregen, Temperatur 16—17°; der andere Tag war wolkenfrei, mit hellem Sonnenschein. Temperatur im Schatten 28°, in der Sonne 39—40°. Von 58 untersuchten Pflanzenarten waren bei 37 am heißen Sonnentage die Spaltöffnungen weniger oder viel weniger geöffnet als an dem Düstertage; 21 ließen einen deutlichen Unterschied kaum erkennen, darunter Arten von *Cichorium, Convolvulus, Cucumis, Digitalis, Geranium, Knautia, Sinapis* etc., die ihre Spalten an beiden Tagen zur Mittagszeit weit offen hielten.

Herbstlich entfärbte Blätter.

Was den Zustand der Spaltöffnungen an im Herbste gelb oder rot gewordenen Blättern betrifft, so fanden Stahl auf dem Wege der Kobaltpapierprobe und durch direkte mikroskopische Prüfung, ferner Molisch mittelst des Infiltrationsverfahrens die Spaltöffnungen an solchen Pflanzen geschlossen, während sie an den noch grünen Blättern offenstanden. Die Beobachtungen beider Autoren beziehen sich auf Holzgewächse.

Ich selbst prüfte nach der Infiltrationsmethode bei 45 Arten (aus 30 Gattungen) von Freilandpflanzen von Mitte September bis Mitte Oktober gleichzeitig und an demselben Pflanzenstocke einerseits grüne, andererseits gelb verfärbte Blätter. Bei den grünen Blättern waren die Stomata in allen Fällen offen, bei den vergilbten in der Regel geschlossen. Ausnahmen bildeten: *Ipomaea purpurea, Polygonum amphibium, Populus alba, Tropaeolum maius* und einige *Salix*-Arten, wie *Salix fruticulosa, hircina, lutescens, myrtoides,* deren gelbe Blätter gute Benzolinfiltration zeigten.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Änderungen der Spaltöffnungsweite an welkenden Blättern.

Die Beobachtungen von Leitgeb, Stahl, F. Darwin, Molisch, Nilsson-Ehle, Gates, Linsbauer, Neger, Faber u. a., die sich auf Gewächse sehr verschiedener Ausbildung und Lebensweise beziehen, ergaben im allgemeinen, daß die Spaltöffnungen sich bei vielen Pflanzen an welkenden Blättern schließen, bei vielen aber auch mehr oder weniger offenbleiben. Erstere bilden die Mehrheit. In verhältnismäßig großer Zahl wurden von mehreren Autoren hygrophile Pflanzen untersucht. Nach den kombinierten direkten und indirekten Feststellungen von Nilsson-Ehle und Linsbauer ergab sich, daß im allgemeinen den Gewächsen mit halbaquatischer Lebensweise (Sumpfpflanzen u. dgl.) Verschließbarkeit der Spaltöffnungen zukommt, daß sie von derselben auch beim Eintritt eines Wasserdefizits in den Blättern Gebrauch machen, wodurch sie die Möglichkeit haben, die Transpiration zu „regulieren".

Ich selbst prüfte den Zustand der Spalten bei welkenden und bei völlig vertrockneten Blättern an 110 Arten krautiger Gewächse aus 80 Gattungen und an 140 Arten von Holzpflanzen aus 70 Gattungen und fand, ausgedrückt in Prozenten:

Spaltöffnungen	Krautige Pflanzen welk	Krautige Pflanzen trocken	Holzgewächse welk	Holzgewächse trocken
weit geöffnet	16	16	10	4
mäßig offen	40	35	23	11
sehr verengt	9	14	11	12
geschlossen	35	35	56	64

Es zeigten also sehr verengte oder geschlossene Spalten: krautige Pflanzen im welken Zustande 44, im trockenen 49 Prozent; Holzgewächse 67, bezw. 85 Prozent. Die Zahl der Bäume und Sträucher, deren Blätter bei fortschreitendem Welken die Spaltöffnungen vollkommen oder nahezu schließen, ist relativ größer als die Zahl der annuellen Pflanzen und Stauden.

Selbstverständlich wird sich der Effekt der Infiltration oder, allgemeiner gesprochen, die Spaltöffnungsweite unter anderem auch

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

mit dem Welkungsgrade der Blätter ändern. Ich legte frische, sich sehr rasch infiltrierende Blätter mit der Unterseite nach oben auf ein offenes Fenster, das von der Sonne beschienen war, die zeitweilig durch leichte Wolken verschleiert wurde. Die Benzolinfiltration zeigte nach bezw. 15, 30, 45, 60 Minuten beispielsweise folgende Werte: *Plantago lanceolata* 3, 3—2, 2, 2. — *Lamium maculatum* 3, 2, 2, 1. — *Phaseolus multiflorus* 3, 2, 1, 0. *Syringa persicifolia* 3, 2, 0, 0. — *Bryonia dioica* 2, 1, 1—0, 0.

Verhalten der Spaltöffnungen an welkenden und an vertrockneten Blättern von Betulaceen und Salicaceen.

Nach Kobaltpapierproben, die Stahl an abgeschnittenen Blättern von *Alnus glutinosa, Betula alba* und mehreren *Salix*-Arten *(amygdalina, babylonica, Caprea, purpurea)* gemacht hat, geht nach Ansicht dieses Autors den genannten Bäumen die Fähigkeit ab, die Transpiration in erheblichem Grade zu regulieren; sie werden deshalb auch in dem Kapitel: „Blätter mit nicht verschließbaren Spaltöffnungen" angeführt. Später fanden Darwin (Hornhygroskop), Molisch (Infiltrationsmethode) und Nilsson-Ehle (Kobaltpapierprobe), daß sich an welkenden Blättern von *Alnus glutinosa* und *Betula alba* die Spalten schließen. Was welkende Blätter von *Salix* betrifft, nimmt Darwin bei *S. amygdalina* und *purpurea* (andere wurden nicht untersucht) Klausur an. Nach Molisch bleiben die Spalten „der zahlreichen Weidenarten" an welkenden Blättern bis zum völligen Eintrocknen offen; namentlich angeführt werden *Salix amygdalina, purpurea, viminalis.* Nilsson-Ehle gibt für *S. pentandra* an, die Spalten wären bei welkenden Blättern weit offen.

Ich habe von Ende Mai bis Ende September bei einer größeren Zahl von Betulaceen und Salicaceen an abgeschnittenen welkenden (und trockenen) Blättern oder solchen an abgeschnittenen Sprossen den Grad der Benzolinfiltration geprüft. Das Material entstammte dem Botanischen Garten der Universität und dem Arboretum der Hochschule für Bodenkultur.

Von Betulaceen waren es folgende Arten: *Alnus cordifolia, firma, glutinosa (rotundifolia), incana, macrophylla, quercifolia,*

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

rubra, serrulata, virescens, viridis. — *Betula alba, carpathica, dalearica, excelsa, fruticosa, humilis, lenta, Maximowiczii, Medwediewii, nigra, oycoviensis, papyrifera, pendula (verrucosa), populifolia, pubescens, utilis.* — *Carpinus Betulus, caroliniana, duinensis, orientalis, rubra.* — *Ostrya carpinifolia.* — *Corylus Avellana, Colurna, rostrata.*

Bei sämtlichen hier angeführten, in verschiedenen Vegetationsmonaten untersuchten Betulaceen waren die Spaltöffnungen am Versuchsbeginne offen (je nach Umständen B_1 bis B_3). Während des Welkens trat in allen Fällen und bei den meisten Arten sehr bald eine solche Verengerung (Schließung) der Spalten ein, daß keine Benzolinfiltration erfolgte. Auch an den rauschdürr gewordenen Blättern waren die Stomata geschlossen.

Von der Gattung *Salix* konnte ich 50 Arten (inkl. Hybriden) untersuchen. Aus der folgenden Tabelle wird ersichtlich, wie viele die Spaltöffnungen im welken und im trockenen Zustande geschlossen (B_0) oder sehr verengt (B_1) oder gut geöffnet (B_2, B_3) in verschiedenen Monaten aufwiesen.

	Im welken Zustande			Im trockenen Zustande		
	B_0	B_1	B_{2-3}	B_0	B_1	B_{2-3}
Juni	44	4	2	42	7	1
Juli	31	13	6	22	7	21
August	24	18	8	16	10	24
September	7	19	24	4	12	34

Da der Zustand „welk" ein dehnbarer Begriff ist, die Spaltöffnungsweite sich auch nicht selten vermindert, bevor ein (besonders derberes) Blatt äußerlich das Aussehen des Welkens zeigt, da ferner die Infiltrationsmöglichkeit verschiedene Grade haben kann und haben wird, je nach dem Welkungsfortschritt des Blattes, so können obige Zahlen nur eine beiläufige Vorstellung geben von dem Öffnungszustande der Spaltöffnungen an welkenden Weidenblättern. Im allgemeinen läßt sich aber sagen:

1. Die Zahl der Arten (bezw. Hybriden), die an welken und auch an trockenen Blättern geschlossene Spalten aufweisen,

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

nimmt mit dem Fortschreiten der Vegetationsperiode ab. Im Juni waren die Spaltöffnungen an welkenden Blättern bei 88 Prozent, bei trockengewordenen an 84 Prozent der untersuchten Weidenarten geschlossen; im September waren es nur 14, bezw. 8 Prozent. Molisch gibt, wie schon bemerkt, an, daß die Spaltöffnungen der zahlreichen Weidenarten beim Welken bis zum völligen Eintrocknen offen bleiben. Seine Untersuchungen fanden im August—September statt und für diese Monate zeigte auch die überwiegende Zahl meiner Weidenarten dieses Verhalten.

2. In fast allen Fällen zeigten die Spaltöffnungen an den rauschdürr gewordenen Blättern eine größere Apertur als im welken Zustande (was ich auch bei einzelnen Pflanzen aus anderen Familien beobachtete). Nachträglich fand ich eine diesbezügliche Angabe bei Gates. Derselbe prüfte (in Michigan) nach der Infiltrationsmethode von Molisch, jedoch mit alleiniger Anwendung von Xylol den Spaltöffnungszustand bei welkenden Blättern verschiedener Pflanzen, unter diesen auch bei *Salix pedicellaris*. Im welken Zustande waren die Spalten nahezu geschlossen; im trockenen Zustande aber „zeigte die fast augenblickliche Penetration des Xylols auf Geöffnetsein der Spaltöffnungen". Im August—September fand ich bei der genannten *Salix* dasselbe Verhalten (gegenüber Benzol).

Bezüglich der früher genannten Weiden kann ich folgendes sagen: An welkenden Blättern von *Salix amygdalina* und *S. purpurea* fand Darwin die Spaltöffnungen geschlossen, Stahl und Molisch offen. Nach meinen Beobachtungen zeigte im Juli bis September *S. amygdalina* schwache, im trockenen Zustande gute Benzolinfiltration. Bei *Salix purpurea* war die Reaktion bei welken Blättern B_{2-1}, bei trockenen B_{2-3}. Da sich indes die Spaltöffnungen der verschiedenen Weiden je nach der Jahreszeit ungleich verhalten, können auch die Beobachtungen von Darwin korrekt sein. Nach Stahl geht auch *Salix babylonica* und *S. Caprea* die Fähigkeit ab, die Transpiration in erheblichem Grade zu regulieren Nach meinen Erfahrungen gestatteten von Ende Juni bis Ende September die Blätter von *S. babylonica* im frischen, welken und trockenen Zustande sofortige und gleichmäßige Infiltration. Bei *S. Caprea* zeigten im Juli welke Blätter B_1, trockene B_2, im Sep-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

tember welke Blätter B_2, trockene B_3. Bei *S. pentandra* fand ich im Gegensatz zu Nilsson die Spaltöffnungen an welken Blättern immer geschlossen.

Was die Gattung *Populus* betrifft, erfolgte bei *P. betulifolia, canadensis, nigra* und *pyramidalis* im gewelkten Zustande keine Infiltration, im trocken gewordenen B_1 bis B_2. *P. Carajana* und *P. alba* hatten im frischen, welken und im trockenen Zustande offene Spalten, die zweitgenannte Art auch an vergilbten Blättern.

Bei Mitteilungen über Spaltöffnungsweiten wäre also unter anderem auch die Jahreszeit der Untersuchung anzugeben. Ich fand nicht nur bei verschiedenen *Salices,* sondern auch bei Arten von *Celtis, Cornus, Pirus, Syringa* etc. ein anderes Verhalten der Stomata an welkenden Blättern vergleichsweise im Frühsommer und im Herbst. Dies gilt auch z. B. bezüglich des Spaltöffnungszustandes zur Nachtzeit. So führt Darwin *Caltha palustris* als eine Pflanze an, die ihre Spalten während der Nacht geschlossen hält, während Molisch die Spalten geschlossen fand. Dazu bemerkt aber Molisch: „Beide Beobachtungen können richtig sein, denn Darwin beobachtete im Februar und ich im August."

Tropaeolum maius.

Mittelst seiner Kobaltpapiermethode fand Stahl, daß bei einem frisch gepflückten *Tropaeolum*-Blatte mit offenen Spaltöffnungen, das, zwischen zwei Glasplatten liegend, oberseitig der Sonne ausgesetzt war, sich schon nach wenigen Sekunden Rötung einstellte, während ein bereits etwas angewelktes Blatt die blaue Farbe des Kobaltpapieres nicht veränderte. Genauer spricht sich über das Verhalten der Spaltöffnungen bei *Tropaeolum maius* Molisch aus (l. c., p. 121): „Ein Blatt gibt unmittelbar nach dem Pflücken im Sonnenschein sofortige Infiltration mit Alkohol oder mit Benzol, fünf, zehn oder mehr Minuten später nur mit Benzol oder gar keine, und wenn das Blatt eingetrocknet ist, wieder sofortige Infiltration mit Alkohol oder Benzol."

Die Richtigkeit dieser Beobachtungen bestätigend, möchte ich selbst ein paar ziffermäßige Daten mitteilen. Von Pflanzen eines sonnigen Standortes wurden die Blattspreiten unterhalb der Insertionsstelle abgeschnitten und sofort der Kobaltprobe unterzogen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

a) Die Unterseite des turgeszenten Blattes (A_3 B_3) rötet das Kobaltpapier nach 35 Sekunden; Papier und Glimmerplatte werden entfernt und nach drei Minuten (jetzt A_0 B_3) neues Papier aufgelegt, das sich nach vier Minuten entfärbt. Nach Wegnahme der Auflagen bleibt das Blatt wieder drei Minuten frei liegen (jetzt A_0 B_0); die Rötung tritt dann erst nach 17—18 Minuten ein.

b) Ein anderes ebenso großes Blatt ergab im wesentlichen dasselbe Resultat.

c) Ein frisches Blatt (A_3 B_3) verfärbte Kobaltpapier nach 30—32 Sekunden. Nach einer Minute freier Lage (A_0 B_3) erfolgte Rötung nach 45 Sekunden nach abermaliger, freier Exposition von einer Minute (A_0 B_2) erst nach 120 Sekunden. Das Blatt blieb jetzt acht Minuten unbedeckt, zeigte dann A_0 B_0 und das Verschwinden der Blaufärbung erforderte 20 Minuten.

d) Deutlich angewelkte Blätter röteten das Kobaltpapier nach 25—30 Minuten.

Daraus ergibt sich auch, welch ansehnlicher Anteil von der Gesamttranspiration des Blattes auf die stomatäre Komponente entfällt und welch großen Transpirationsschutz hier das rasche Schließen der Spaltöffnungen bietet. Es dauert auch 2—3 Tage, bevor ein abgetrenntes Blatt im zerstreuten Tageslichte und bei Zimmertemperatur von 15—20° vollständig vertrocknet. Ist aber dieser Zustand erreicht, dann sind die Spaltöffnungen, wie schon Molisch angibt, wieder weit geöffnet. Dies gilt für beide Blattseiten.

Diese Apertur ist eine postmortale Erscheinung und läßt sich daher auch in kurzer Zeit hervorrufen.

a) Welk gewordene Blätter (A_0 B_0) wurden durch eine 30 Sekunden dauernde Immersion in siedendes Wasser getötet, dann in Filtrierpapier eingelegt. Nach zwei Stunden wieder untersucht, wiesen die sich noch feucht anzufühlenden Blätter offene Spalten auf.

b) Welk gewordene Blätter wurden in ein angeheiztes Luftbad verschlossen. Nach einer Stunde, während welcher die Anfangstemperatur von 70° auf 56° gesunken war, zeigten die rauschdürr gewordenen Blätter sofortige gute Benzolinfiltration.

c) Welk gewordene Blätter ließen nach einstündigem Liegen in Benzol gleichmäßige Infiltration erkennen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Wenn Iljin (Bot. Centr.-Bl., Beih. Nr. 32, 1914) angibt, daß eine *Tropaeolum*-Pflanze schon so vertrocknet war, daß sie leicht zu Pulver zerrieben werden konnte, „während die Spaltöffnungen noch immer offen blieben", so erweckt dies die (irrige) Vorstellung, die zweifellos auch der Autor hatte, die Blätter von *Tropaeolum* hätten unverschließbare Spaltöffnungen.

Verhalten der Spaltöffnungen zur Nachtzeit.

Schon Leitgeb hat sich in seinen wertvollen Spaltöffnungsstudien dahin ausgesprochen, daß von einem regelmäßigen nächtlichen Spaltenverschluß, wie er z. B. auch noch von Simon Schwendener behauptet worden ist, keine Rede sein kann; denn verhältnismäßig groß ist die Zahl der Pflanzenarten, deren Spaltöffnungen Leitgeb bei Nacht mehr oder weniger offenstehend fand.

Später konstatierten Darwin, Schaefer und Molisch bei einer Reihe von Pflanzen das Nichtgeschlossensein der Spaltöffnungen zur Nachtzeit. Nach den Beobachtungen von Nilsson-Ehle und Emmy Stein behalten insbesondere hygrophile, bezw. nyktinastische Pflanzen die Spaltöffnungen unter sonst günstigen Bedingungen offen. Faber fand bei den von ihm untersuchten Gewächsen im Urwalde von Tjibodas die Stomata immer offen auch zur Nachtzeit. Auf Details soll hier nicht eingegangen werden. Nur bezüglich *Alisma Plantago* möchte ich als Literaturexzerpt den Befund von Schwendener mitteilen, nach welchem sich bei der genannten Pflanze die Spaltöffnungen der Luftblätter niemals schließen, weder in der Jugend, noch im Alter, auch nicht unter dem Einflusse der Dunkelheit oder bei Aufhebung des Turgors etc. Diese Behauptung hat sich auf Grund der Nachuntersuchungen von Leitgeb, Kohl, Darwin, Molisch, Nilsson-Ehle und Linsbauer in ihrer Gänze als irrig erwiesen. Verschiedene andere Spaltöffnungsbeobachtungen Schwendeners sind heute obsolet.

Um auch eigene Erfahrungen über das Verhalten von Spaltöffnungen zur Nachtzeit zu gewinnen, untersuchte ich anfangs September jedesmal zwischen 9—10 Uhr abends 75 Freilandpflanzen (48 krautige und 27 lignose) im Garten der Biologischen Versuchsstation. Sofort nach Abschneiden der Sprosse wurden im Laboratorium die Blätter auf Infiltration geprüft. Es zeigten

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

weit offene Spalten 13 Arten, mäßig offene 15, sehr verengte 14, geschlossene 33.

Bei einer zweiten Versuchsreihe wurde an einem Julinachmittage an mehreren im Garten stehenden Pflanzen ein Sproß (ohne Abtrennung) in einen doppelten Papiersack lichtdicht verschlossen, nach vorheriger Feststellung des Geöffnetseins der Stomata. Am nächsten Vormittage, 8—9^{h}, wurde nach Entfernung der Hülle sofort der Spaltöffnungszustand geprüft, gleichzeitig auch bei einem nicht verhüllt gewesenen Nachbarsproß.

Das Verhalten der Spaltöffnungen bei den Blättern der nicht verhüllten, bezw. der verhüllt gewesenen Zweige ist aus der folgenden Zusammenstellung ersichtlich:

	nicht verhüllt	verhüllt
Polygonum amphibium . .	weit geöffnet	weit geöffnet
Atropa Belladonna . . .	„ „	„ „
Phaseolus vulgaris . . .	„ „	mäßig offen
Salix babylonica	„ „	„ „
Ribes aureum	„ „	sehr verengt
Rubus Idaeus	„ „	geschlossen
Sambucus nigra	„ „	„
Syringa vulgaris	„ „	„
Syringa persicifolia . . .	„ „	„
Artemisia vulgaris . . .	ziemlich weit offen	mäßig offen
Bryonia dioica	„ „ „	„ „
Convolvulus arvensis . .	„ „ „	sehr verengt
Humulus Lupulus . . .	„ „ „	„ „
Urtica dioica	„ „ „	„ „
Acer Negundo	„ „ „	„ „
Morus nigra	„ „ „	„ „
Ailanthus glandulosa . .	mäßig geöffnet	geschlossen
Ampelopsis quinquefolia .	„ „	„
Ligustrum vulgare . . .	„ „	„

Es zeigten daher von den dunkel gehaltenen Pflanzen 2 die Spaltöffnungen weit offen, 4 mäßig geöffnet, 6 sehr verengt, 7 geschlossen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Verhalten der Spaltöffnungen bei längerer Verdunklung.

Leitgeb beobachtete bei einer Reihe eingewurzelter Pflanzen, daß bei nicht zu langen Verdunklungszeiten die Spaltöffnungen „auf dem Zustand bleiben, in welchen sie die erste Verdunklung versetzt hat". Drei Tage unter Topfbedeckung gehaltene Pflanzen von *Erythronium dens leonis, Polygonum Bistorta, Eranthis hiemalis, Aconitum variegatum, Crocus vernus* u. a. behielten die Spalten noch ziemlich weit offen. — Darwin veröffentlichte zwei Versuchsreihen mit sieben Gewächshauspflanzen, die in einem mäßig feuchten Dunkelzimmer gehalten wurden. Bei Versuchsbeginn, vormittags, bezw. mittags, waren die Stomata bei allen offen, nachmittags schon geschlossen. Nach drei, bezw. fünf Tagen waren sie wieder geöffnet und blieben so noch drei weitere Tage bis zum Abschluß der Beobachtungen. Nur bei *Sparmannia* erhielt sich die Klausur unverändert.

Bei meinen Versuchen standen Topfpflanzen und abgeschnittene Sprosse in einem Dunkelkasten bei einer relativen Feuchtigkeit von 64—78°. Die Erde der Topfpflanzen wurde genügend feucht gehalten, das Wasser, in dem die Sprosse standen, jeden zweiten Tag erneuert. Am Versuchsbeginn waren die Spaltöffnungen weit geöffnet. An den folgenden Tagen, d. h. am 2., 3., 5., 7. Tage zeigten sich folgende Infiltrationsgrade mit Benzol:

Topfpflanzen: *Impatiens Balsamina* 3, 3, 3, 3; *Digitalis purpurea* 3, 3, 3, 2; *Ricinus communis* und *Solanum nigrum* 3, 3, 2, 2; *Datura Stramonium* 3, 3, 2, 1; *Tropaeolum maius* 2, 2, 2, 1. — Sprosse: *Polygonum amphibium* 3, 3, 2, 1; *Brassica oleracea* und *Populus alba* 3, 2, 2, 2; *Cichorium Intybus* und *Galinsoga parviflora* 3, 2, 2, 1; *Parietaria officinalis* 3, 1, 0, 0. An Sprossen von *Beta vulgaris, Malva neglecta* und *Phytolacca decandra* waren und blieben die Spalten vom zweiten Tage an geschlossen.

Kombinierter Einfluß von Licht und von Luftfeuchtigkeit.

Leitgeb hat gezeigt, wie die jeweilige Größe der Spaltenapertur abhängig ist von dem komplektierenden Einfluß der Belichtung, dem Grade der Wärme und der relativen Luftfeuchtigkeit der umgebenden Luft, dem Wassergehalt des Bodens und

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

anderen Umständen; es werden beispielsweise Pflanzen angeführt, bei denen an im Freien stehenden Stöcken die Stomata zur Nachtzeit geschlossen waren, während durch rechtzeitiges Überdecken mit Gartentöpfen und dadurch Herstellung eines dunstgesättigten Raumes es trotz des Lichtabschlusses zu keinem nächtlichen Spaltenverschluß kam.

Ich prüfte den kombinierten Einfluß von Licht und Feuchtigkeit in folgender Weise: Je vier krautige Topfpflanzen in gutbewässertem Boden, bezw. abgeschnittene und in Wasser eingestellte Sprosse von Holzgewächsen wurden im Laboratoriumszimmer aufgestellt: N. I befand sich an einem Südfenster, unter einer Glasglocke, die auf einer zum Teil mit Wasser gefüllten Glasschale stand. Nr. II an demselben Fenster, jedoch frei (ohne Glocke). Nr. III in einem Dunkelkasten unter Glockenbedeckung, Nr. IV ebendort, aber frei aufgestellt. Der Versuch begann um 10 Uhr vormittags; alle Pflanzen hatten gut geöffnete Stomata; am folgenden Tage wurde um dieselbe Zeit der Versuch unterbrochen und die Stomata neuerdings auf Benzolinfiltration geprüft. Das Ergebnis ist aus den zwei nachstehenden Tabellen ersichtlich. (B_0—B_3 = 0—3.)

Tabelle I.

Topfpflanzen	Sonne Glassturz	Sonne frei	Dunkel Glassturz	Dunkel frei
Cucurbita Pepo	3—2	2	3—2	2
Datura Stramonium	3—2	3—2	2	1
Digitalis purpurea	3—2	3—2	3—2	2
Galinsoga parviflora	3	3—2	3—2	2—1
Helianthus annuus	3	3—2	3	3
Impatiens Balsamina	3	3	3	3
Ipomaea purpurea	3—2	3—2	2—1	1—0
Oxalis stricta	3	3—2	2	1—0
Ricinus communis	3	3—2	2	2—1
Scolopendrium vulgare	3—2	2	2	1
Sinapis arvensis	3	3	3—2	2—1
Tropaeolum maius	3	3	3	3
Viola Marzii	3	3—2	3—2	1—0
Zea Mais	2	1	0	0

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle II.

Sprosse	Sonne Glassturz	Sonne frei	Dunkel Glassturz	Dunkel frei
Acer Negundo	3—2	2	2—3	2
Aesculus Hippocastanum	2	2	0	0
Bryonia dioica	3	2	2	1
Laburnum vulgare	3—2	1	0	0
Ligustrum vulgare	3—2	3—2	0	0
Mirabilis Jalappa	3—2	2	1	0
Morus alba	2	2—1	2—1	0
Philadelphus coronarius	3	2	2	1—0
Populus alba	3	3	1	1—0
Populus nigra	3—2	2	1	1—0
Ribes aureum	3	3—2	1—0	0
Rosa canina	2—3	1—2	1	1—0
Rubus Idaeus	3—2	3—2	2	2
Symphoricarpus racemosus	3—2	2	1—0	0
Syringa vulgaris	3—2	3—2	2	0

Aus diesen Daten ergibt sich: Bei den krautigen Topfpflanzen waren bei den Aufstellungen I—IV die Spaltöffnungen

		I.	II.	III.	IV.
stark oder mäßig geöffnet	bei	14,	13,	13,	8
sehr verengt oder geschlossen	„	0,	1,	1,	6

bei den abgeschnittenen Sprossen der Holzgewächse

		I.	II.	III.	IV.
stark oder mäßig geöffnet	bei	15,	14,	6,	2
sehr verengt oder geschlossen	„	0,	1,	9,	13

Den günstigsten Einfluß auf die Apertur hatte also Sonnenexposition in fast dunstgesättigter Luft. — Bei Sonnenbelichtung und mittlerer Luftfeuchtigkeit einerseits und dunstgesättigtem Dunkelraum andererseits war das Verhältnis der krautigen Pflanzen mit offenen Spalten gleich (1 : 1), das Verhältnis der Zweige von Holzpflanzen wie 100 : 43; — im Dunklen unter Glockenbedeckung einerseits und ohne eine solche

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

andererseits bei den Topfpflanzen gleich 100 : 77, bei den Holzgewächsen gleich 100 : 33. — Diese Beobachtungen bekräftigen die Äußerung von Leitgeb, nach welcher es der Experimentator förmlich in der Hand hat, bei insbesonders zartblättrigen Pflanzen den Spaltöffnungszustand durch entsprechende Luftfeuchtigkeitsgrade unabhängig vom Lichte zu regulieren und die Beobachtung von Stahl (l. c.), daß bei genügender Wasserversorgung der Pflanze die Spaltöffnungen bei Besonnung und gleichzeitig großer Luftfeuchtigkeit am weitesten offen sind.

Spaltöffnungsschluß bei eintretender Bodentrockenheit.

Leitgeb fand bei einer Reihe von Pflanzen, daß beim Eintritte eines gewissen Trockenheitsgrades des Bodens sich die Spaltöffnungen schließen oder wenigstens stark verengen und daß diese Erscheinung häufig schon eintritt, bevor sich ein Welkzustand der Blätter äußerlich bemerkbar macht. Damit besitzen die Pflanzen ein einfaches Mittel, bei eintretendem Wassermangel die Transpiration bedeutend herabzusetzen.

Meine Erfahrungen bestätigen die Richtigkeit dieser Beobachtung. Topfpflanzen von *Datura Stramonium, Digitalis purpurea, Helianthus annuus, Impatiens Balsamina, Ipomaea purpurea, Pelargonium zonale, Phaseolus vulgaris, Phlox decussata, Ricinus communis, Scolopendrium vulgare, Tradescantia zebrina* wurden vor ein Ostfenster aufgestellt. Bei Versuchsbeginn war der Boden gut bewässert und alle Pflanzen zeigten weit offene Spalten. Nachdem die Bodenerde infolge Sistierung der Arrosion nach einer gewissen Zeit recht trocken geworden war, wobei die Blätter nur einen geringen, bezw. einen kaum kenntlichen Welkzustand aufwiesen, ergab die Benzolprobe bei *Datura* B_1, bei allen anderen Pflanzen geschlossene Spalten.

Vergleich der Spaltenapertur an Blättern eingewurzelter Freilandpflanzen und an Blättern eines mit der Schnittfläche in Wasser stehenden Sprosses.

Bekanntlich wurden und werden zu Transpirationsversuchen vielfach abgeschnittene Sprosse oder einzelne Blätter verwendet;

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

es fehlt aber auch nicht an älteren und an neueren Beobachtungen, nach denen sich bei längerer Versuchsdauer die Wasserabgabe (und auch der Wassergehalt) solcher Sprosse (Blätter) von Tag zu Tag vermindert. Es läßt sich im vorhinein vermuten, daß an dieser Erscheinung neben anderen Ursachen auch die Abnahme der Spaltöffnungsweite Anteil hat. Daß dies in der Tat der Fall ist, ergeben einige vergleichende, nachstehend mitgeteilte Versuche.

Von Freilandgewächsen des Gartens wurden je drei abgeschnittene, größere Sprosse mit dem basalen Ende in ein zum Teil mit Wasser gefülltes Glasgefäß gebracht und im Freien neben der eingewurzelten Pflanze aufgestellt. Bei den Sprossen wurde jeden Tag das Wasser erneuert und jeden zweiten Tag eine neue Schnittfläche hergestellt. Während der ganzen Versuchszeit (im Juli) herrschte gleichmäßiges schönes Wetter. Die Infiltrationsproben erfolgten jeden Vormittag zwischen 9—10 Uhr, gleichzeitig am abgeschnittenen Versuchssproß und an einem in etwa gleicher Höhe, Entwicklung und Belichtung befindlichen Vergleichssproß der normalen Pflanze.

Infiltration des Vergleichssprosses während der ganzen Versuchszeit und des Versuchssprosses am ersten Tage; O = Oberseite, U = Unterseite.		Infiltration des Versuchssprosses am				
		2. Tage	3. Tage	4. Tage	5.—6. Tage	7.—8. Tage
Pirus communis	U: $A_1 B_{2-3}$	$A_1 B_{2-3}$	$A_0 B_2$	$A_0 B_2$	$A_0 B_1$	$A_0 B_1$
Morus nigra	U: $A_0 B_3$	$A_0 B_2$	$A_0 B_2$	$A_0 B_{2-1}$	$A_0 B_1$	$A_0 B_0$
Mirabilis Jalappa	U: $A_0 B_3$	$A_0 B_3$	$A_0 B_3$	$A_0 B_2$	$A_0 B_{2-1}$	$A_0 B_0$
Oenothera biennis	O: $A_0 B_3$ U: $A_3 B_3$	$A_0 B_3$ $A_3 B_3$	$A_0 B_3$ $A_0 B_3$	$A_0 B_0$ $A_0 B_1$	$A_0 B_0$ $A_0 B_0$	$A_0 B_0$ $A_0 B_0$
Atropa Belladonna	O: $A_0 B_3$ U: $A_2 B_3$	$A_0 B_3$ $A_2 B_3$	$A_0 B_2$ $A_0 B_3$	$A_0 B_1$ $A_0 B_2$	$A_0 B_0$ $A_0 B_1$	$A_0 B_0$ $A_0 B_0$
Syringa vulgaris	O: $A_1 B_{2-3}$ U: $A_2 B_3$	$A_0 B_0$ $A_0 B_1$	$A_0 B_0$ $A_0 B_0$	$A_0 B_0$ $A_0 B_0$	—	—

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Wie man sieht, verminderte sich bei den abgeschnittenen Sprossen, die unter gleichen Belichtungsverhältnissen und bei gleicher Temperatur und Feuchtigkeit der umgebenden Luft standen, die Spaltenapertur von Tag zu Tag.

Aus alledem ergibt sich auch aus diesen Beobachtungen, daß manche Ergebnisse von Transpirationsversuchen insbesondere mit abgeschnittenen Sprossen und bei längerer Versuchsdauer leichter verständlich wären bei gleichzeitiger Kenntnis des jeweiligen stomatären Öffnungszustandes.

Ich möchte zum Schlusse die Gelegenheit benützen, um eine unglaublich unrichtige Literaturangabe richtigzustellen. Simon Schwendener sagt (l. c., p. 866): „Die Ansicht von Czech (dazu Fußnote: Bot. Ztg., 1869), daß die Spaltöffnungen nicht dem Gasaustausch dienen, sondern den Zweck haben, dem Lichte freien Eintritt in das Blattparenchym zu gewähren, bedarf keiner Widerlegung.“ Die Existenz einer solchen fachmännischen, von Czech im Jahre 1869 gemachten Äußerung über die Funktionen der Spaltöffnungen muß wohl schon a priori als ausgeschlossen gelten. Tatsächlich sagt Czech in der von Schwendener angezogenen Abhandlung folgendes p. 821: „Die Stomata vermitteln nicht nur die Transpiration, sondern auch die Ausscheidung und Aufnahme von Sauerstoff und Kohlensäure“; und p. 823: „Soviel ist aber sicher, daß die Stomata in ihrer vollen Ausbildung an den grünen Blättern nicht nur den Durchgang von Wasserdunst und Luft, sondern auch das Eindringen des Lichtes vermitteln.“

Daraus geht hervor, daß zwischen der Äußerung von Czech und deren Wiedergabe durch Schwendener eine solche Diskrepanz vorhanden ist, daß hier nicht etwa von einem zu entschuldigenden Irrtum die Rede sein kann; ich möchte es bezeichnen als einen krassen Fall von Fr . . .

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Literatur.

Darwin F. Observations on stomata. Phil. Trans. R. Soc. London. Bd. 190, 1898.

Faber F. C. Physiologische Fragmente aus einem tropischen Urwald. Jahrb. wiss. Bot., 56 (Festband Pfeffer), 1915.

Gates F. C. Winter as a factor of the xerophily. Bot. Gazette, 37, 1914.

Leitgeb H., Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate. Mitt. Bot. Inst. Graz, I, 1886.

Linsbauer K. Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen. Flora, 109, 1916.

Molisch H. Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). Zeitschr. f. Botanik, 4, 1912.

Molisch H. Über die Vergilbung der Blätter. Sitzb. Ak. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., 127, 1918.

Nilsson-Ehle. Spaltöffnungsstudien bei schwedischen Sumpfpflanzen. Kon. Physiogr. Sällskapets Handl., N. F. 25, 1914.

Schwendener S. Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsber. Akad. Wiss. Berlin, 1881.

Stahl E. Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Ztg., 52, 1894.

Stalfelt M. G. Über die Wirkungsweise der Infiltrationsmethode von Molisch. Svensk. Botan. Tidskrift, 10, 1916.

Weber F. Über eine einfache Methode zur Veranschaulichung des Öffnungszustandes der Spaltöffnungen. Ber. D. Bot. Ges., 34, 1916.

Ausführliche Literaturnachweise über Verteilung der Spaltöffnungen an Blättern und über den Einfluß äußerer Faktoren auf Änderungen der Spaltenweite enthält der demnächst bei Gustav Fischer (Jena) erscheinende Supplementband zu meiner 1904 (in demselben Verlage) veröffentlichten „Transpiration der Pflanzen".

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: 70

Autor(en)/Author(s): Burgerstein Alfred

Artikel/Article: Änderungen der Spaltöffnungsweite unter dem Einflusse verschiedener Bedingungen. 113-131