

# Die Regulierung der Spaltöffnungen im Zusammenhang mit der Veränderung des osmotischen Druckes.

Von

W. S. Iljin.

Mit 8 Abbildungen im Text.

Wie Mohl (1) im Jahre 1856 gezeigt hat, steht das Öffnen und Schließen der Spaltöffnungen in engem Zusammenhang mit dem Turgor der Zellen. Diese Abhängigkeit wurde darauf von Schwendener (1881) (2) bestätigt, wobei dieser Forscher genau studiert hat, in welcher Weise der Zustand der Spaltöffnungen von dem Innendrucke in den Schließzellen beeinflusst wird. Die Größe des Turgors hängt von zwei Faktoren ab, erstens von dem Gesamtgehalt des Wassers in der Pflanze und zweitens von der Menge der osmotisch wirksamen, im Zellsaft aufgelösten Substanzen. Wie Mohl (1) nachgewiesen hat, übt der Wassergehalt einen äußerst starken Einfluß auf den Zustand der Spaltöffnungen aus; schon die ersten Spuren des Welkens rufen das Schließen derselben hervor. Ähnliche Ergebnisse finden wir auch in den Versuchen von Leitgeb (3); sobald die Pflanzen aus der feuchten Atmosphäre des Treibhauses in ein trockenes Zimmer übertragen werden, erfolgt sogleich der Spaltenverschluß; dieselbe Wirkung üben auch der Wind, eine mehrstündige Isolation und dergleichen Faktoren aus. Die Versuche von Stahl (4) und vielen andern Forschern haben diese Schlußfolgerungen vollkommen bestätigt. Eine ebensolche wesentliche Rolle spielt auch die Menge der im Zellsaft der Schließzellen enthaltenen, osmotisch wirksamen Substanzen, denn von diesen hängt die Kraft des Turgors ab. Einen indirekten Hinweis darauf gibt das Eintreten des Spaltenverschlusses in den plasmolysierenden Lösungen (1), (2). Die Mehrzahl dieser Forscher setzt diese Erscheinung mit dem Vorhandensein von Chlorophyll und Stärke in den Schließzellen, welche imstande sind, die osmotische Kraft des Zellsaftes zu erhöhen, in Zusammenhang.

Was den Prozeß der Regulierung anlangt, so sagt Mohl (1) darüber, daß schon die geringsten Spuren des Welkens an einem

Blatte sofort das Schließen derselben hervorrufen. Auch Leitgeb (3) weist auf die außerordentliche Empfindlichkeit des Spaltöffnungsapparates hin: das Schließen kann auftreten, bevor noch das Blatt merkliche Spuren des Welkens aufweist. Einen gewissen Widerspruch finden wir in dem Versuche von Stahl (5); ein aus feuchtem und schattigem Orte übertragenes und einer intensiven Sonnenbeleuchtung ausgesetztes Blatt des *Tropaeolum* war beinahe gänzlich ausgetrocknet, ehe es imstande gewesen war, seine Spaltöffnungen zu schließen. Der Verfasser schreibt diese Erscheinung ausschließlich der einen Reiz ausübenden Wirkung des Lichtes zu. Auch Lloyd (6) konnte das Welken einer Pflanze bei weit geöffneten Spaltöffnungen beobachten und meint, daß das Schließen derselben und das Welken des Blattes zwei voneinander unabhängige Prozesse seien, daß ein Schließen der Spaltöffnungen zwecks Anpassung nicht existiere und daß es auch keinen Zusammenhang zwischen dem Wassergehalt einer Pflanze und der Öffnungsweite ihrer Spaltöffnungen gebe. In meiner Arbeit (7) über den Transpirationsverlauf bei angefeuchteten Pflanzen gelang es mir zu zeigen, daß die Spaltöffnungen gleichsam autonome Organe sind und daß die Schnelligkeit, mit der das Schließen derselben eintritt, von der von dem Blatte verdunsteten Wassermenge fast gar nicht abhängt. Im Sommer des Jahres 1912 habe ich beim vergleichenden Studium der Pflanzentranspiration mehrmals die Tatsache konstatieren können, daß bei außerordentlich raschem Welken der Pflanze das Schließen der Spaltöffnungen ungewöhnlich langsam vor sich ging. Es geschah sogar, daß die Pflanze nicht nur gänzlich verwelkt, sondern so ausgetrocknet war, daß sie leicht zu Pulver zerrieben werden konnte, während die Spaltöffnungen noch immer offen blieben. Ich will ein Beispiel anführen, in welchem *Aster villosus*, *Linum flavum* und *Centaurea orientalis* mit weit geöffneten Spaltöffnungen auf den Tisch des Laboratoriums ohne Wasserzutritt gelegt wurden. Das Welken schritt rasch fort und wurde schon nach 5—10 Minuten bemerkbar, während die Spaltöffnungen der ersteren Pflanze sich nach Verlauf von 1 Stunde 10 Minuten, die der beiden letzteren nach Verlauf von 1 Stunde 30 Minuten schlossen.

In all diesen Versuchen konnte der Faktor des Wassergehaltes im Blatte auf den Spaltenverschluß keinen Einfluß ausüben; deswegen schien es ratsam, sich dem Studium der osmotischen Eigenschaften der Schließzellen zuzuwenden.

Zur Bestimmung des osmotischen Druckes verwandte ich anfangs schwache Verdünnungen des salpetersauren Kali, die im Laboratorium gebräuchlich sind, und zwar 0,1—0,2 der Normallösungen; sie riefen gar keinen Effekt hervor, und die Spaltöffnungen wurden nicht plasmolysiert, sondern blieben sogar weit geöffnet. Die Erhöhung der Konzentration bis auf 0,2—0,4 der Norm blieb auch erfolglos. Im nächsten Versuche wurden Blatt-schnitte von *Aster villosus*, *Phlomis pungens*, *Centaurea orientalis*, *Senecio Doria*,<sup>2</sup> *Iris pumila*, *Eryngium campestre*, *Linum flavum*, *Salvia verticillata*, *Lavatera thuringiaca*, *Hieracium echiodes* und *Campanula bononiensis* in eine 1 N-Lösung von  $\text{KNO}_3$  gelegt.

Nur bei *Linum flavum* und *Senecio Doria* fand ein Schließen der Spaltöffnungen und bei dem ersten sogar eine Plasmolyse statt, die übrigen Pflanzen dagegen behielten ihre Spaltöffnungen im geöffneten Zustand, was im Laufe einer Stunde und länger beobachtet werden konnte. Nur mit Hilfe einer 2 N-Lösung des Salpeters gelang es bei *Centaurea orientalis* die Plasmolyse der Spaltöffnungen und deren Schließen hervorzurufen.

Anders verhielten sich die Zellen der Epidermis und des Blattparenchyms: die Plasmolyse trat schon bei der 0,5 N-Lösung ein.

In den darauffolgenden Versuchen wurden zur Bestimmung des osmotischen Druckes verschiedene Konzentrationen des Salpeters, von 2—3 N und darunter, angewandt.

In den nachstehenden Tabellen sind gleichzeitig mit den Angaben der Normallösungen die nach der von Arrenius verbesserten Vant'Hoffschen Formel ( $\pi V = RTi$ ) berechneten Werte des osmotischen Druckes gegeben. Bei hohen Konzentrationen angewandt, geben derartige Berechnungen natürlich nur solche Daten, die auf absolute Genauigkeit keinen Anspruch erheben, jedoch zur Charakteristik der zu studierenden Erscheinung bedeutend beitragen können.

Am 28. Juni, 9 Uhr vorm. — Blattschnitte von *Eryngium campestre*, *Phlomis pungens*, *Iris pumila* und *Centaurea orientalis* wurden in Lösungen von 0,25; 0,30; 0,375; 0,45; 0,5; 1,2; 1,4; 1,6; 1,8 und 2,0 der Normallösung gelegt. Die Untersuchungen ergaben folgendes Resultat: In den Epidermiszellen der *Iris pumila* wurde die Plasmolyse von der Lösung 0,30 N, bei *Eryngium campestre* — von 0,45 N, *Centaurea orientalis* — von 0,375 N, bei *Linum flavum* — von 0,45 N an beobachtet. Was die Schließzellen der Spaltöffnungen anlangt, so wurde in ihnen eine partielle Plasmolyse nur bei *Iris pumila* und *Centaurea orientalis* in der 2 N-Lösung beobachtet; die Spaltöffnungen der übrigen Pflanzen zeigten nicht nur keine Plasmolyse, sondern blieben nicht selten geöffnet.

Am 29. Juni, 10 Uhr vorm. — Blattschnitte von *Eryngium campestre*, *Centaurea orientalis* und *Iris pumila* wurden in 1,50; 1,75; 2,00; 2,25; 2,50; 2,75 und 3,00 der Normallösung des Salpeters hineingebracht. Die ersten Stadien der Plasmolyse wurden in den Schließzellen der Spaltöffnungen bei *Eryngium campestre* in der 2,50 N, bei *Iris pumila* in der 2,00 N, bei *Centaurea orientalis* in der 2,50 N-Lösung beobachtet, folglich betrug der osmotische Druck der ersten und letzten Pflanze — 90 Atmosphären, der *Iris pumila* — 72.

Darauf wurden an einer Reihe von Pflanzen Untersuchungen angestellt, deren Ergebnisse in den nachstehenden Tabellen zusammengefaßt sind. Bei der Beschreibung sind folgende Abkürzungen angewandt: K — keine Plasmolyse; v. P. — vollständige Plasmolyse in allen Zellen; P — Anfangsstadium der Plasmolyse in den meisten Zellen; HP und PH — teils plasmolysierte Zellen, teils nicht, der erste Buchstabe weist auf das Vorwiegen des einen oder des andern Prozesses hin; HHP und HHp — seltenes oder äußerst seltenes Auftreten der Plasmolyse; PPH und PPh — entgegengesetzter

Fall; S. g. — Spaltöffnungen geöffnet; S. s. g. — Spaltöffnungen schwach geöffnet; s. g. S. v. — schwach geöffnete Spaltöffnungen vorhanden; S. w. g. — Spaltöffnungen weit geöffnet. Der Zustand der Spaltöffnungen wurde in bezug auf ihre Öffnungsweite nicht immer angegeben; oft wurde bei geöffneten Spaltöffnungen nur der Buchstabe K gesetzt, was nur das Fehlen der Plasmolyse bezeichnet.

Ein Versuch mit *Centaurea orientalis*.

|   | N     | Druck in Atm. | Spaltöffnung | Epidermis | Parenchym |
|---|-------|---------------|--------------|-----------|-----------|
| 1 | 1,50  | 53,7          | K            | v P       | v P       |
| 2 | 1,35  | 48,4          | K            | v P       | v P       |
| 3 | 1,20  | 43            | K            | v P       | v P       |
| 4 | 1,05  | 37,6          | K            | v P       | v P       |
| 5 | 0,90  | 32,3          | K            | v P       | v P       |
| 6 | 0,75  | 26,6          | K            | v P       | v P       |
| 7 | 0,675 | 24,1          | K            | v P       | v P       |
| 8 | 0,60  | 21,4          | K            | PPh       | PPh       |
| 9 | 0,535 | 19,1          | K            | HP        | HP        |

Also betrug der Druck in den Spaltöffnungen mehr als 53,7 Atm., in den übrigen Geweben aber nur 19,1 Atm.

Am 9. Juli, 8 Uhr 30 Min. vorm.

|   | N     | Druck | <i>Senecio Doria</i> |                |                | <i>Verbascum Lychnitis</i> |                |                |
|---|-------|-------|----------------------|----------------|----------------|----------------------------|----------------|----------------|
|   |       |       | Spalt-<br>öffn.      | Epi-<br>dermis | Par-<br>enchym | Spalt-<br>öffn.            | Epi-<br>dermis | Par-<br>enchym |
| 1 | 2,25  | 80,5  | K                    | v P            | v P            | HHP                        | v P            | v P            |
| 2 | 2,00  | 71    | K                    | v P            | v P            | HHp                        | v P            | v P            |
| 3 | 1,75  | 57,8  | K                    | v P            | v P            | K                          | v P            | v P            |
| 4 | 1,50  | 53,7  | K                    | v P            | v P            | K                          | v P            | v P            |
| 5 | 1,25  | 45,6  | K                    | v P            | v P            | K                          | v P            | v P            |
| 6 | 1,00  | 35,8  | K                    | v P            | v P            | K                          | v P            | v P            |
| 7 | 0,75  | 26,6  | K                    | v P            | HP             | K                          | v P            | v P            |
| 8 | 0,625 | 22,5  | K                    | PH             | K              | K                          | v P            | v P            |
| 9 | 0,50  | 17,9  | K                    | K              | K              | K                          | PH             | PH             |

Am 3. Juli, 8 Uhr 40 Min. vorm.

|    | N     | Druck | <i>Centaurea orientalis</i> |                |                | <i>Iris pumila</i> |                |                | <i>Eryngium Cmp.</i> |                |
|----|-------|-------|-----------------------------|----------------|----------------|--------------------|----------------|----------------|----------------------|----------------|
|    |       |       | Spalt-<br>öffn.             | Epi-<br>dermis | Par-<br>enchym | Spalt-<br>öffn.    | Epi-<br>dermis | Par-<br>enchym | Spalt-<br>öffn.      | Epi-<br>dermis |
| 1  | 2,75  | 98    | HP                          | v P            | v P            | v P                | v P            | v P            | HP                   | v P            |
| 2  | 2,50  | 90    | HHp                         | v P            | v P            | HHp                | v P            | v P            | Hp                   | v P            |
| 3  | 2,25  | 80,5  | K                           | v P            | v P            | K                  | v P            | v P            | K                    | v P            |
| 4  | 2,0   | 71    | K                           | v P            | v P            | K                  | v P            | v P            | K                    | v P            |
| 5  | 1,75  | 57,8  | K                           | v P            | v P            | K                  | v P            | v P            | K                    | v P            |
| 6  | 1,05  | 37,6  | K                           | v P            | v P            | K                  | v P            | v P            | K                    | v P            |
| 7  | 0,9   | 32,3  | K                           | v P            | v P            | K                  | v P            | v P            | K                    | v P            |
| 8  | 0,75  | 26,6  | K                           | v P            | v P            | K                  | v P            | v P            | K                    | v P            |
| 9  | 0,675 | 24,1  | K                           | v P            | v P            | K                  | v P            | v P            | K                    | v P            |
| 10 | 0,535 | 19,1  | K                           | K              | K              | K                  | v P            | K              | K                    | PPH            |

In der nächsten Tabelle sind die Versuche zusammengefaßt, welche mit *Iris pumila* am 12. Juli um 10 Uhr 45 Min. vorm., mit *Senecio Doria* und *Veronica incana* am 15. Juli um 9 Uhr vorm. angestellt worden sind.

|    | N     | Druck | <i>Iris pumila</i> |                |                | <i>Senecio Doria</i> |                |                | <i>Veronica incana</i> |                |
|----|-------|-------|--------------------|----------------|----------------|----------------------|----------------|----------------|------------------------|----------------|
|    |       |       | Spalt-<br>öffn.    | Epi-<br>dermis | Par-<br>enchym | Spalt-<br>öffn.      | Epi-<br>dermis | Par-<br>enchym | Spalt-<br>öffn.        | Epi-<br>dermis |
| 1  | 3,0   | 108   |                    |                |                | HP                   | v P            | v P            | v P                    | v P            |
| 2  | 2,75  | 99    | HP                 | v P            | v P            | HP                   | v P            | v P            | PPH                    | v P            |
| 3  | 2,5   | 90    | K                  | v P            | v P            | s.g.S.v.             | v P            | v P            | PH                     | v P            |
| 4  | 2,25  | 80,5  | K                  | v P            | v P            | S.s.g.               | v P            | v P            | HHp                    | v P            |
| 5  | 2,0   | 71    | K                  | v P            | v P            | S.s.g.               | v P            | v P            | K                      | v P            |
| 6  | 1,75  | 57,8  | S.s.g.             | v P            | v P            | S.g.                 | v P            | v P            | K                      | v P            |
| 7  | 1,5   | 53,7  | S.s.g.             | v P            | v P            | S.g.                 | v P            | v P            | S.s.g.                 | v P            |
| 8  | 1,25  | 45,6  | S.g.               | v P            | v P            | S.w.g.               | v P            | v P            | S.g.                   | PPH            |
| 9  | 1,0   | 35,8  | S.g.               | v P            | v P            | S.w.g.               | v P            | v P            | S.g.                   | K              |
| 10 | 0,75  | 26,6  | S.w.g.             | v P            | v P            | S.w.g.               | v P            | v P            |                        |                |
| 11 | 0,625 | 22,5  | S.w.g.             | v P            | v P            | S.w.g.               | p              | v P            |                        |                |
| 12 | 0,5   | 17,9  | S.w.g.             | v P            | v P            | S.w.g.               | K              | HP             |                        |                |
| 13 | 0,375 | 13    | S.w.g.             | v P            | v P            | S.w.g.               | K              | K              |                        |                |
| 14 | 0,25  | 9     | S.w.g.             | v P            | K              | S.w.g.               |                |                |                        |                |

Die Versuchsergebnisse der angeführten Tabellen weisen auf einen außerordentlich hohen osmotischen Druck in den Spaltöffnungen und auf eine große Differenz zwischen demselben und dem Drucke in den übrigen Geweben des Blattes hin. Mit Ausnahme der *Iris pumila* unterscheidet sich der osmotische Druck in den Epidermiszellen und in dem Blattparenchym sehr wenig. Zur größeren Anschaulichkeit wollen wir die Ergebnisse der beschriebenen Versuche in eine Tabelle zusammensetzen.

| Bezeichnung der Pflanze     | Spaltöffnung | Parenchym |
|-----------------------------|--------------|-----------|
| <i>Senecio Doria</i>        | über 80      | 22,5      |
| <i>Senecio Doria</i>        | 108          | 22,5      |
| <i>Centaurea orientalis</i> | 53,7         | 21,4      |
| <i>Centaurea orientalis</i> | 98           | unter 24  |
| <i>Iris pumila</i>          | 90           | unter 24  |
| <i>Iris pumila</i>          | 98           | 13        |
| <i>Eryngium campestre</i>   | 98           | 19,1      |
| <i>Verbascum Lychnitis</i>  | 80,5         | 17,9      |
| <i>Veronica incana</i>      | 90           | 45 (?)    |

Der Unterschied im Drucke ist auf den ersten Blick erkennbar. Als mittleren Wert für die Spaltöffnungen kann man 90—100 Atm. annehmen, für die übrigen Gewebe — 20 Atm. Was den Versuch mit *Veronica incana* anlangt, wo der Druck in der Epidermis 45 Atm. betrug, so kann ich für die Genauigkeit dieses Wertes nicht einstehen, weil der Haarüberzug der Epidermis eine genaue

Bestimmung desselben verhinderte, und ich den Versuch nicht wiederholt habe.

Der Unterschied zwischen dem osmotischen Druck der Schließzellen bei weit geöffneten Spaltöffnungen und dem der übrigen Gewebe des Blattes kann natürlich dadurch erklärt werden, daß in den ersteren im Vergleich zu den letzteren eine größere Menge der osmotisch wirksamen Substanzen enthalten war.

Betrachten wir nun, wie die Regulierung der Spaltöffnungen unter diesen Bedingungen vor sich geht, und wenden wir uns in erster Linie dem Prozesse des Schließens zu, der bei gleichmäßiger Beleuchtung von einer übermäßigen Transpiration hervorgerufen wird. Damit das Schließen der Spaltöffnungen zustande komme, muß der Turgor der Zellen abnehmen, was entweder vom Wasserverlust infolge der gesteigerten Transpiration, oder von der Verminderung der osmotisch wirksamen Stoffe abhängen kann. Setzen wir den ersten Fall voraus, d. h. daß infolge der Wasserabgabe der Turgor herabgesetzt wird, die Menge der Stoffe in den Zellen aber konstant bleibt. Setzen wir weiter voraus, daß infolge des Wasserverlustes die Pflanze in den ersten Stadien des Welkens begriffen ist, und der Turgor der Parenchymzellen vollständig aufgehoben ist; ein solcher Zustand entspricht dem Beginn der Plasmolyse, die gewöhnlich in der 0,625 N-Lösung des salpetersauren Kali eintritt. Unter diesen Bedingungen behalten die einen höheren osmotischen Druck aufweisenden Schließzellen ihren Turgor bei, und die Spaltöffnungen bleiben weit geöffnet. Um die ersten Stadien der Plasmolyse in ihnen hervorzurufen, ist es unbedingt nötig, die Konzentration der Lösung bis auf 2,6—3 N zu erhöhen. Infolge der osmotischen Prozesse wird dieselbe Konzentration auch in den Parenchymzellen vorhanden sein, wobei die Wassermenge in den letzteren im Vergleich zum Anfangsstadium der Plasmolyse um das 4—5fache abnehmen wird, d. h. die Zellen 75—80 % Wasser verlieren werden.

Es ist bemerkenswert, daß ich in meiner ersten Arbeit auf rein experimentellem Wege zu ähnlichen Ergebnissen gekommen bin. Indem ich die Pflanze mit weit geöffneten Spaltöffnungen außerordentlich gesteigerten Transpirationsverhältnissen aussetzte, bestimmte ich den Wasserverlust durch Abwägung bis zum Eintreten eines vollständigen Spaltenverschlusses. Schon in den ersten 18 Minuten verlor das Blatt gegen 43 % seines Gewichtes; man konnte erwarten, daß dieser Verlust noch zunehmen und ungefähr 60 % erreichen würde, wenn die Spaltöffnungen längere Zeit geschlossen bleiben würden. Wenn wir bedenken, daß in oben angeführten Berechnungen erstens der Wasserverlust des Blattes, nicht aber sein Gesamtgewicht in Betracht gezogen worden ist, daß zweitens ein Vergleich des osmotischen Druckes bei verschiedenen Konzentrationen fast unmöglich ist, so müssen wir annehmen, daß die theoretischen Berechnungen mit den Beobachtungen beinahe vollkommen übereinstimmen.

Aber der Verlust von 70 % Wasser bedeutet soviel, wie ein beinahe vollständiges Austrocknen der Pflanze; also kommen wir

zu einer ganz sinnlosen Schlußfolgerung und zwar, daß die Pflanze am Tage ihre Spaltöffnungen solange nicht schließen kann, bis sie nicht gänzlich ausgetrocknet ist. Die Beobachtungen beweisen aber das Gegenteil. Um den am Tage eintretenden Spaltenverschluß zu erklären, müssen wir voraussetzen, daß die Verringerung des Wassergehaltes in den Schließzellen nicht nur auf Rechnung der Transpiration zu setzen ist, sondern auch infolge der Verminderung der im Zellsaft aufgelösten Stoffe eintreten kann. Somit ergibt sich folgende definitive Schlußfolgerung: Eine ausgiebige Transpiration im Laufe des Tages ruft eine Herabsetzung des osmotischen Druckes hervor, bis sich der letztere mit dem osmotischen Drucke der übrigen Blattgewebe vollkommen ausgleicht.

Nur unter diesen Bedingungen kann man zugeben, daß Pflanzen mit geschlossenen Spaltöffnungen und turgeszierenden Geweben existieren können. Auf Grund dieser Betrachtung unternahm ich eine ganze Reihe von Versuchen, in denen der osmotische Druck in den Spaltöffnungen der in trockener Atmosphäre befindlichen Pflanzen gemessen wurde.

Am 9. Juli. Es wurden mehrere Blätter der *Iris pumila* abgeschnitten und auf das Fenster des Laboratoriums gelegt. Die Transpiration war hier, wie ich es wiederholt beobachten konnte, ziemlich stark. Am nächsten Tage fand ich die Spaltöffnungen geschlossen; die Bestimmung des osmotischen Druckes ergab folgende Resultate:

|   | N     | Druck | Spaltöffnung | Parenchym |
|---|-------|-------|--------------|-----------|
| 1 | 1,50  | 53,7  | v P          | v P       |
| 2 | 1,25  | 45,6  | v P          | v P       |
| 3 | 1,00  | 35,8  | v P          | v P       |
| 4 | 0,75  | 26,6  | v P          | v P       |
| 5 | 0,625 | 22,5  | v P          | v P       |
| 6 | 0,50  | 17,9  | P            | P         |
| 7 | 0,375 | 13    | HP           | K         |
| 8 | 0,25  | 9     | K            | K         |

Meine Erwartungen haben sich vollkommen gerechtfertigt; der osmotische Druck in den Schließzellen stimmte bei geöffneten Spaltöffnungen mit dem der Parenchymzellen überein. Anstatt der gewöhnlichen 90—98 Atm. erhielt ich nur 13 Atm.

Am 10. Juli abends wurden Exemplare der *Centaurea orientalis* und *Linum flavum* abgeschnitten, ins Wasser gelegt und in ein durchsichtiges Glasgefäß mit Kalziumchlorid gebracht; das Gefäß wurde mitsamt den andern Pflanzen in der Steppe hingestellt. Am folgenden Tage fand ich die Spaltöffnungen dieser Pflanzen geschlossen; der Turgor der Gewebe war vollkommen erhalten. Die Bestimmung des osmotischen Druckes ergab folgende Resultate:

|   | N     | Druck | <i>Centaurea orientalis</i> |                |                | <i>Linum flavum</i> |                |                | <i>Senecio Doria</i> |                |                |
|---|-------|-------|-----------------------------|----------------|----------------|---------------------|----------------|----------------|----------------------|----------------|----------------|
|   |       |       | Spalt-<br>öffn.             | Epi-<br>dermis | Par-<br>enchym | Spalt-<br>öffn.     | Epi-<br>dermis | Par-<br>enchym | Spalt-<br>öffn.      | Epi-<br>dermis | Par-<br>enchym |
| 1 | 1,50  | 53,7  | v P                         | v P            | v P            | v P                 | v P            | v P            | v P                  | v P            | v P            |
| 2 | 1,25  | 45,6  | v P                         | v P            | v P            | v P                 | v P            | v P            | v P                  | v P            | v P            |
| 3 | 1,00  | 35,8  | v P                         | v P            | v P            | v P                 | v P            | v P            | v P                  | v P            | v P            |
| 4 | 0,75  | 26,6  | v P                         | v P            | v P            | v P                 | v P            | v P            | v P                  | v P            | v P            |
| 5 | 0,625 | 22,5  | PH                          | PH             | PH             | PPh                 | PPh            | P              | PH                   | PH             | PH             |
| 6 | 0,50  | 17,9  | HHp                         | HHp            | HHp            | K                   | HP             | K              | K                    | K              | K              |
| 7 | 0,375 | 13    | K                           | K              | K              | K                   | K              | K              | K                    | K              | K              |

Der Versuch lieferte mit dem vorhergehenden vollkommen übereinstimmende Ergebnisse — der osmotische Druck in den Schließzellen war gleich dem Druck in den Parenchymzellen.

Am 11. Juli wurden von einer Wurzel zwei Triebe der *Centaurea orientalis* abgeschnitten, worauf der eine von ihnen in ein durchsichtiges Glasgefäß mit Kalziumchlorid, der andere in ein eben solches, jedoch mit einer von Wasserdämpfen gesättigten Atmosphäre gefülltes Gefäß gebracht wurden. Die beiden Exemplare standen nebeneinander und wurden gleich stark beleuchtet. Am folgenden Tage zeigte das erste Exemplar geschlossene, das zweite dagegen weit geöffnete Spaltöffnungen.

|    | N     | Druck | Trockene Atmosphäre |                |                | Feuchte Atmosphäre |                |                |
|----|-------|-------|---------------------|----------------|----------------|--------------------|----------------|----------------|
|    |       |       | Spalt-<br>öffn.     | Epi-<br>dermis | Par-<br>enchym | Spalt-<br>öffn.    | Epi-<br>dermis | Par-<br>enchym |
| 1  | 3,00  | 108   | v P                 | v P            | v P            | v P                | v P            | v P            |
| 2  | 2,75  | 98    | v P                 | v P            | v P            | PH                 | v P            | v P            |
| 3  | 2,50  | 90    | v P                 | v P            | v P            | S. s. g.; K        | v P            | v P            |
| 4  | 2,25  | 80,5  | v P                 | v P            | v P            | S. s. g.           | v P            | v P            |
| 5  | 2,00  | 71    | v P                 | v P            | v P            | S. g.              | v P            | v P            |
| 6  | 1,75  | 57,8  | v P                 | v P            | v P            | S. g.              | v P            | v P            |
| 7  | 1,50  | 53,7  | v P                 | v P            | v P            | S. g.              | v P            | v P            |
| 8  | 1,25  | 45,6  | v P                 | v P            | v P            | S. w. g.           | v P            | v P            |
| 9  | 1,00  | 35,8  | v P                 | v P            | v P            | S. w. g.           | v P            | v P            |
| 10 | 0,75  | 26,6  | HP                  | v P            | v P            | S. w. g.           | v P            | v P            |
| 11 | 0,625 | 22,5  | K                   | v P            | v P            | S. w. g.           | v P            | v P            |
| 12 | 0,50  | 17,9  | s. g. S. v.         | HP             | PH             | S. w. g.           | HP             | PH             |
| 13 | 0,375 | 13    | S. s. g.            | K              | K              | S. w. g.           | K              | K              |

Die Tabelle zeigt, daß die trockene Atmosphäre eine Herabsetzung des osmotischen Druckes in den Schließzellen und demnach auch ein Schließen der Spaltöffnungen hervorgerufen hat; im Gegenteil ergab die feuchte Atmosphäre entgegengesetzte Resultate. Der interzellulare Druck betrug im ersten Falle — 26,6 Atm., im zweiten — 98 Atm.

Darauf wurde das Exemplar aus der trockenen Atmosphäre in eine feuchte übertragen, das aus der feuchten in eine trockene. Die Bestimmung des osmotischen Druckes wurde am nächsten Tage vorgenommen.



|    | N     | Druck | Trockene Atmosphäre |                |                | Feuchte Atmosphäre |                |                |
|----|-------|-------|---------------------|----------------|----------------|--------------------|----------------|----------------|
|    |       |       | Spalt-<br>öffn.     | Epi-<br>dermis | Par-<br>enchym | Spalt-<br>öffn.    | Epi-<br>dermis | Par-<br>enchym |
| 1  | 3,00  | 108   | PPh                 | v P            | v P            | v P                | v P            | v P            |
| 2  | 2,75  | 98    | PPH                 | v P            | v P            | v P                | v P            | v P            |
| 3  | 2,50  | 90    | HHp                 | v P            | v P            | v P                | v P            | v P            |
| 4  | 2,25  | 80,5  | K                   | v P            | v P            | v P                | v P            | v P            |
| 5  | 2,00  | 71    | S. s. g.            | v P            | v P            | v P                | v P            | v P            |
| 6  | 1,75  | 57,8  | S. g.               | v P            | v P            | v P                | v P            | v P            |
| 7  | 1,50  | 53,7  | S. g.               | v P            | v P            | v P                | v P            | v P            |
| 8  | 1,25  | 45,6  | S. w. g.            | v P            | v P            | PH                 | v P            | v P            |
| 9  | 1,00  | 35,8  | S. w. g.            | v P            | v P            | s.g.S.v.;K         | v P            | v P            |
| 10 | 0,75  | 26,6  | S. w. g.            | P              | P              | S. s. g.           | P              | P              |
| 11 | 0,625 | 22,5  | S. w. g.            | K              | K              | S. s. g.           | K              | K              |
| 12 | 0,50  | 17,9  | S. w. g.            | K              | K              | S. g.              | K              | K              |

Wie zu erwarten war, veränderten sich zugleich mit den Transpirationsverhältnissen sowohl der osmotische Druck in den Schließzellen, als auch der Zustand der Spaltöffnungen.

Auf Grund der oben beschriebenen Versuche kann man voraussetzen, daß unter normalen Verhältnissen bei den noch wachsenden Pflanzen im Laufe des Tages eine periodische Veränderung des osmotischen Druckes in den Schließzellen stattfindet, welche von den Veränderungen der Transpirationsverhältnisse abhängt. Der erste orientierende Versuch in dieser Richtung wurde an *Iris pumila* angestellt.

|   | N     | Druck | 8 Uhr morgens   |                |                | 12 Uhr mittags  |                |                |
|---|-------|-------|-----------------|----------------|----------------|-----------------|----------------|----------------|
|   |       |       | Spalt-<br>öffn. | Epi-<br>dermis | Par-<br>enchym | Spalt-<br>öffn. | Epi-<br>dermis | Par-<br>enchym |
| 1 | 1,50  | 53,7  | PH              | v P            | v P            | v P             | v P            | v P            |
| 2 | 1,25  | 45,6  | K               | v P            | v P            | v P             | v P            | v P            |
| 3 | 1,00  | 35,8  | K               | v P            | v P            | v P             | v P            | v P            |
| 4 | 0,75  | 26,6  | K               | v P            | v P            | v P             | v P            | v P            |
| 5 | 0,625 | 22,5  | K               | v P            | v P            | v P             | v P            | v P            |
| 6 | 0,50  | 17,9  | K               | v P            | v P            | v P             | v P            | v P            |
| 7 | 0,375 | 13    | K               | v P            | v P            | v P             | v P            | v P            |
| 8 | 0,20  | 9     | K               | K              | K              | K               | K              | K              |

Am Morgen bei verhältnismäßig feuchter Atmosphäre und schwacher Transpiration stand der osmotische Druck der Schließzellen relativ hoch, weswegen auch die Spaltöffnungen offen blieben. Am Tage, als die Transpirationsverhältnisse sich bedeutend erhöht hatten, sank der Druck bis zur normalen Höhe, von 53,7 bis auf 13 Atm. und bedingte dadurch das Schließen der Spaltöffnungen.

Der folgende Versuch wurde an zwei noch wachsenden Exemplaren der *Centaurea orientalis* angestellt. Das eine von ihnen befand sich fortwährend in feuchter Atmosphäre bei herabgesetzter Transpiration, zu welchem Zwecke ich es mit einem Gefäße bedeckte, dessen Luft feucht erhalten wurde; das Exemplar blieb nebenbei unbedeckt stehen, das Gras ringsherum wurde niedergetreten; auf



Also betrug der osmotische Druck um 8 Uhr vorm. bei dem im Freien stehenden Exemplar — 108 Atm., bei dem in feuchter Atmosphäre befindlichen — 90 Atm.; die Transpirationssteigerung beeinflusste natürlich nur das erstere, indem sie gegen 12 Uhr mittags den Druck bis auf 22,5 Atm. herabsetzte, während beim andern Exemplar derselbe hoch stand — 108 Atm. Mit der Abnahme der Sonnenwärme verminderte sich die Transpiration, und der Druck des ersteren begann zu steigen, weswegen ich jetzt 35,8 Atm. konstatieren konnte; beim zweiten blieb er auf derselben Höhe — 108 Atm.; am Abend beeinflusste die Abschwächung der Beleuchtung die beiden Exemplare in gleicher Weise, nämlich gegen 7 Uhr 30 Min. sank der Druck beim ersten bis auf 17,9 Atm., beim zweiten bis auf 22,5 Atm.

Alsdann schien es mir von bedeutendem Interesse, die Schnelligkeit des Prozesses festzustellen.

Die Versuche wurden nach zwei Richtungen hin geführt: einerseits wurden die Pflanzen mit weit geöffneten Spaltöffnungen in ausgiebige Transpirationsverhältnisse versetzt, andererseits wurde die Transpiration der Pflanzen mit geschlossenen Spaltöffnungen herabgesetzt.

Am 11. Juli. Ein Blatt der *Iris pumila* mit weit geöffneten Spaltöffnungen wurde abgeschnitten und in eine trockene Atmosphäre mit Kalziumchlorid gebracht. Zu Beginn des Versuches betrug der osmotische Druck in den Schließzellen 98 Atm. Nach zwei Stunden des Verbleibens in trockener Luft sank der Druck bis auf 17,9 Atm. — Siehe Kurve Nr. 1.

Am 12. Juli. Ein Blatt der *Iris pumila* mit weit geöffneten Spaltöffnungen wurde auf den Tisch des Laboratoriums ohne Wasserzutritt gelegt. Der anfängliche osmotische Druck war 98 Atm.; nach einer Stunde einer gesteigerten Transpiration betrug er 35,8 Atm.; eine Stunde später — 26,6 Atm. — Siehe Kurve Nr. 2.

Am 18. Juli. Zwei Exemplare der *Centaurea orientalis* mit weit geöffneten Spaltöffnungen wurden in eine Atmosphäre mit Kalziumchlorid übertragen. Der anfängliche Druck um 10 Uhr morgens betrug 108 Atm.; um 11 Uhr bei dem einen — 98, bei dem andern — 57,8 Atm.; um 12 Uhr bei dem ersten — 80,5, bei dem zweiten — 53,7 Atm.; um 4 Uhr 30 Min. nachm. bei dem ersten — 53,7, bei dem zweiten — 22,5 Atm. Die Transpiration scheint nicht zu stark gewesen zu sein. Siehe Kurven Nr. 3 und Nr. 4.

Am 21. Juli. In einem analogen Versuche mit *Centaurea orientalis* sank der Druck nach 1 Stunde von 98 Atm. bis auf 71 Atm.

Es wurden auch Versuche mit noch wachsenden Pflanzen angestellt. Die Pflanze wurde vorher eine Zeit lang in feuchter Atmosphäre unter einem Gefäß gehalten; darauf, gegen die Mitte des Tages, als die Transpirationsbedingungen sich bedeutend erhöhten, wurde das Gefäß entfernt.

Zu Beginn des ersten Versuches betrug der Druck über 108 Atm., nach einer  $\frac{1}{2}$  Stunde — 108; nach einer weiteren  $\frac{1}{2}$  Stunde — 98; wieder nach einer  $\frac{1}{2}$  Stunde — 90; noch eine  $\frac{1}{2}$  Stunde später (2 Stunden nach dem Beginn des Versuches) —

26,6 Atm.; endlich noch eine  $\frac{1}{2}$  Stunde später — 22,5 Atm. — Siehe Kurve Nr. 5.

In einem andern Falle betrug der Druck anfangs 108 Atm.;  $\frac{1}{2}$  Stunde später 80,5; noch  $\frac{1}{2}$  Stunde später — 26,6 Atm. Siehe Kurve Nr. 6.

Im dritten Versuche, zu Beginn desselben — 108 Atm.; nach 15 Min. — 99 Atm.; nach einer  $\frac{1}{2}$  Stunde — 26,6 Atm. Siehe Kurve Nr. 7.

*Eryngium campestre* ergab ähnliche Resultate: anfangs — 108 Atm.; nach  $\frac{1}{2}$  Stunde — 57,8;  $\frac{1}{2}$  Stunde später — 35,8, endlich wieder  $\frac{1}{2}$  Stunde später — 26,6 Atm. Siehe Kurve Nr. 8.

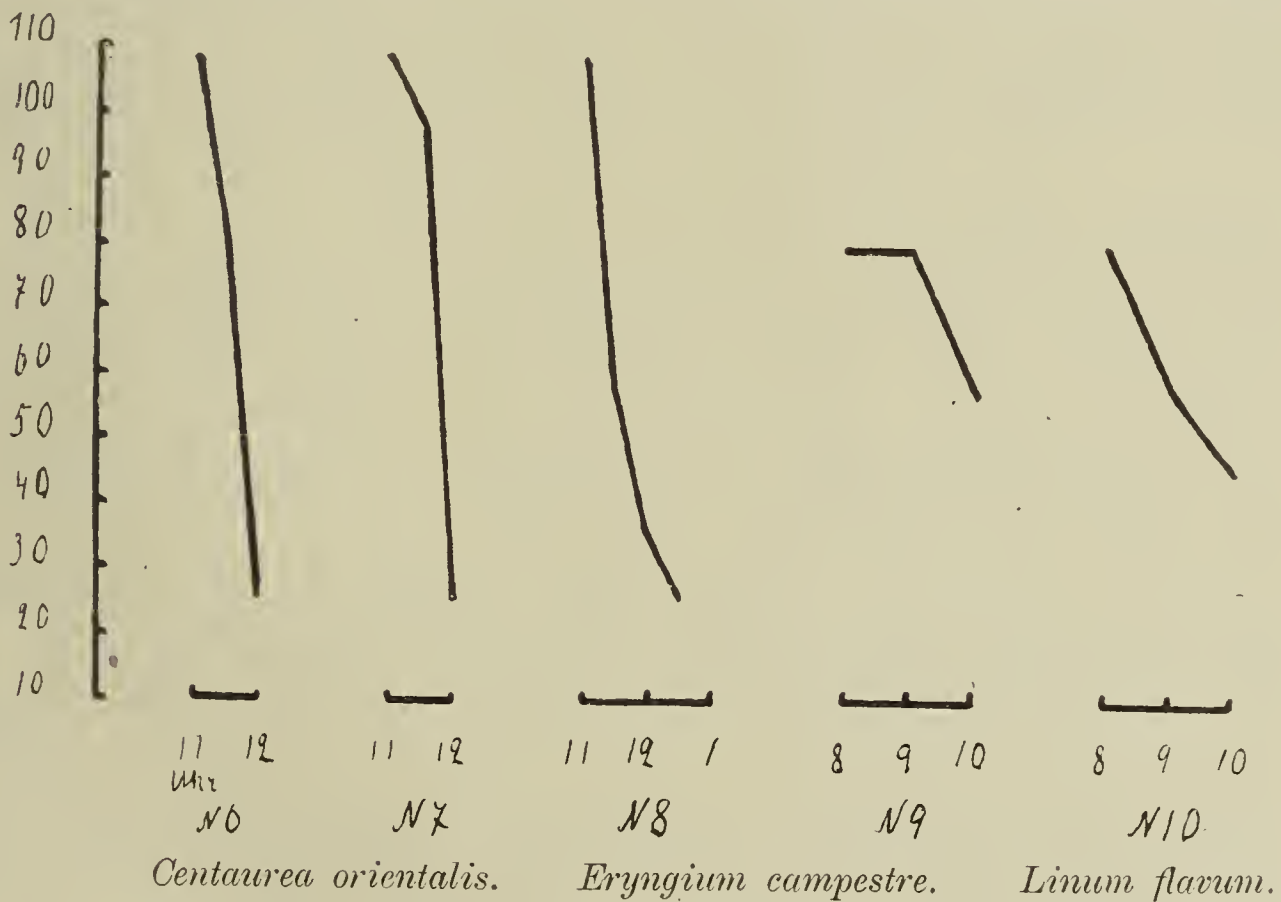
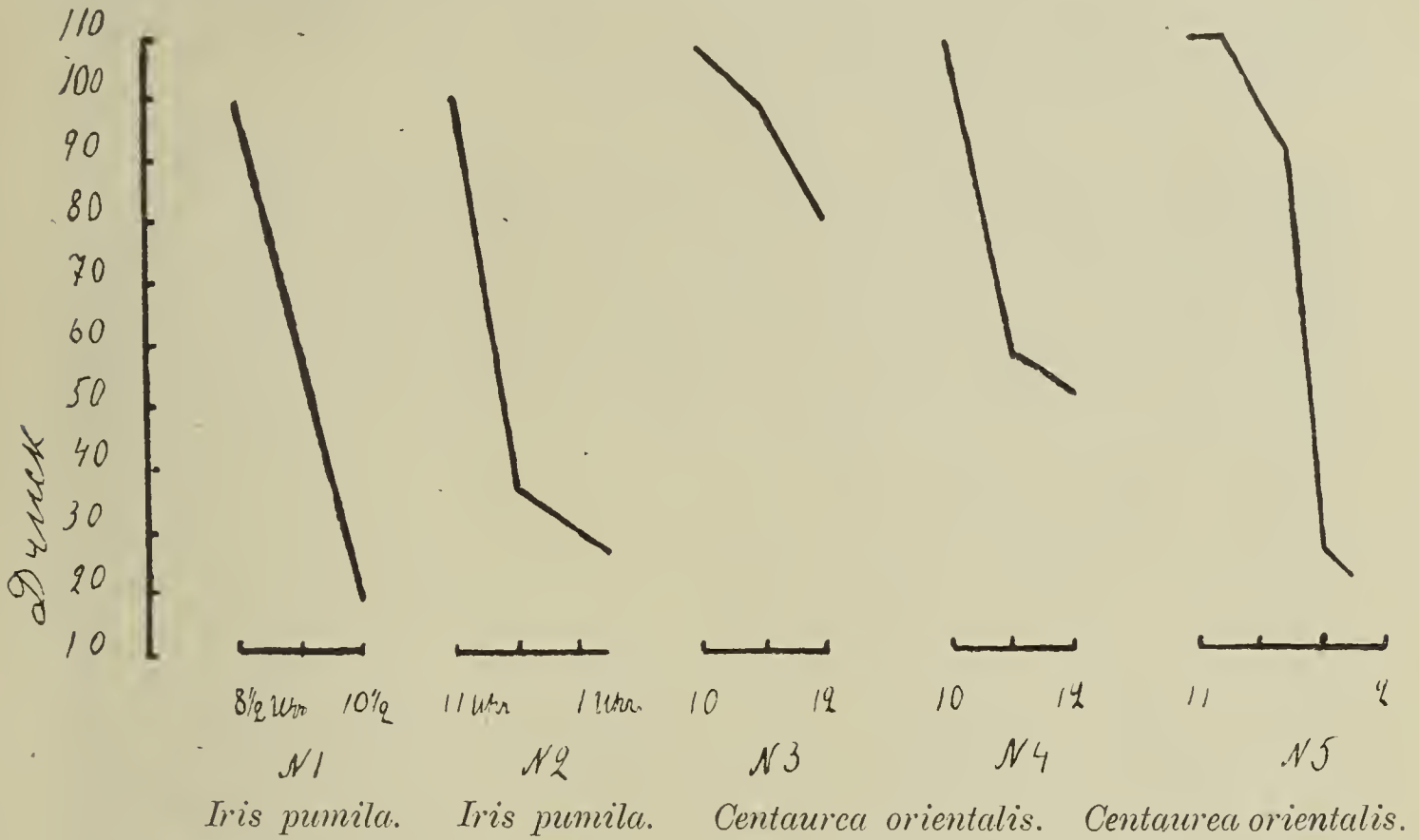
Aus diesen Versuchen leuchtet es ohne weiteres ein, daß der Prozeß des Schließens sich im Verlaufe von 1—2 Stunden vollzieht. Man kann voraussetzen, daß die Schnelligkeit desselben je nach der Transpirationsintensität variieren kann, jedoch eine gewisse mehr oder weniger konstante Größe aufweist. Zur Aufklärung dieser Frage wurden Pflanzen mit gleich weit geöffneten Spaltöffnungen in verschiedene Transpirationsverhältnisse versetzt. Es war schwer, passende Abstufungen zu erhalten; auch wurde der Versuch noch dadurch erschwert, daß bei zu stark gesteigerter Transpiration die Pflanze viel zu schnell zu Grunde ging.

Am 21. Juli. Ein Exemplar des *Linum flavum* wurde in zwei Teile zerschnitten; die eine Hälfte (I) ins Wasser gesteckt und in eine Atmosphäre mit Kalziumchlorid gebracht, die andere (II) ohne Wasserzutritt auf den Tisch gelegt. Der anfängliche Druck der beiden Teile betrug 80,5 Atm., nach 1 Stunde bei I — 80,5, bei II — 57,8 Atm. Noch 1 Stunde später bei I — 57,8, bei II — 45,6; die darauffolgenden Beobachtungen wurden nur an I fortgesetzt, weil II zu Grunde ging; nach 2 Stunden zeigte I — 35,8 Atm. und schließlich noch 45 Min. später — 22,5 Atm. Siehe Kurven 9 und 10.

Am 22. Juli. Zwei noch wachsende Exemplare der *Centaurea orientalis* standen unter einem Glasgefäß in feuchter Atmosphäre. Das eine von ihnen (I) wurde nicht abgeschnitten, aber das Gefäß entfernt; das andere wurde abgeschnitten und im Weskschen Apparate auf einem Tische in der Steppe hingestellt, so daß es der direkten Einwirkung des Windes und der Sonnenstrahlen ausgesetzt war. Zum Schlusse des Versuches blieb I noch in vollkommen frischem Zustande, obwohl es auch seine Spaltöffnungen geschlossen hatte; II dagegen vertrocknete und ging zu Grunde. Der anfängliche Druck der beiden Exemplare betrug 80,5 Atm.; nach 1 Stunde — 45,6; noch eine Stunde später 22,6 Atm. Siehe Kurven 11 (I) und 12 (II).

Der eben beschriebene Versuch mit *Linum flavum* zeigt, daß die Schnelligkeit, mit der der osmotische Druck in den Schließzellen abnimmt, mit den Transpirationsbedingungen in engem Zusammenhang steht; so war der Druck der schwach transpirierenden Pflanze nach Verlauf von 1 Stunde = 80,5 Atm., bei der stark transpirierenden = 57,8 Atm. Der Versuch mit *Centaurea orientalis*

beweist, daß die Geschwindigkeit des Prozesses in mehr oder weniger hohem Grade autonom ist. Obwohl sehr verschiedene Bedingungen auf den Wasserverlust einwirkten, verlief der Prozeß in beiden Fällen mit derselben Schnelligkeit.



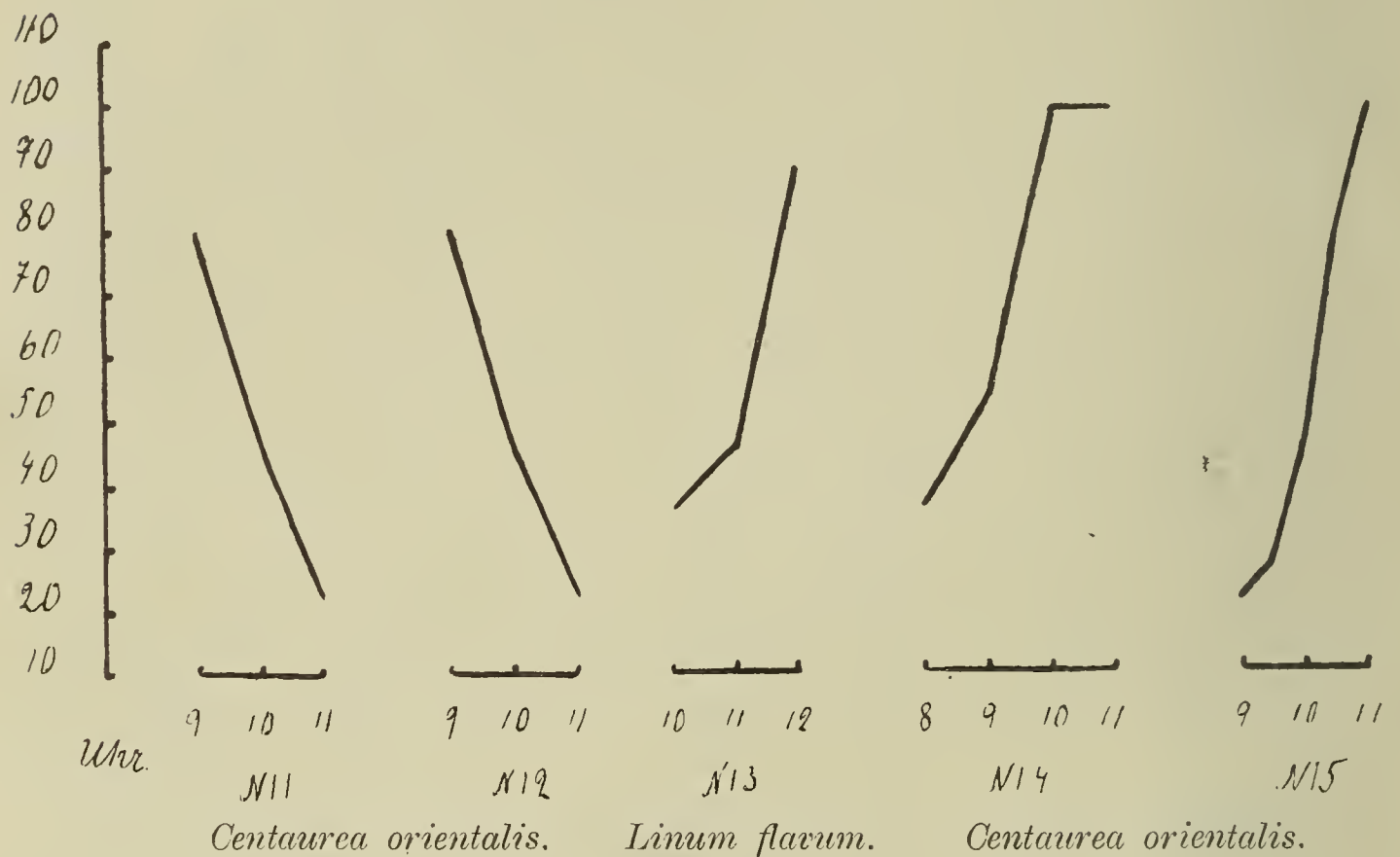
In den darauffolgenden Versuchen gab ich dem Prozesse eine entgegengesetzte Richtung, d. h. indem ich Pflanzen mit geschlossenen Spaltöffnungen in eine feuchte Atmosphäre übertrug, rief ich eine Erhöhung des osmotischen Druckes in ihren Schließzellen und folglich auch das Öffnen ihrer Spaltöffnungen hervor.

Am 18. Juli. Das Exemplar des *Linum flavum* wurde aus trockener Atmosphäre in eine feuchte übertragen. Zu Beginn des

Versuches betrug der Druck 35,8 Atm., nach 1 Stunde — 45,6, 1 Stunde später — 90 Atm. Siehe Kurve 13.

Am 20. Juli. Ein gleichartiger Versuch mit *Centaurea orientalis*. Anfänglicher Druck = 35,8 Atm.; nach 1 Stunde = 53,7; noch 1 Stunde später = 98 Atm. und schließlich wieder 1 Stunde später = 98 Atm. Siehe Kurve 14.

Am 23. Juli. Der Versuch mit einer noch wachsenden *Centaurea orientalis*. Es wurde ein Exemplar mit geschlossenen Spaltöffnungen gewählt, mit einem Glasgefäß bedeckt, mit Wasser begossen und, um die Atmosphäre feucht zu erhalten, wurde jede halbe Stunde ein Bespritzen mittels eines Pulverisators vorgenommen. Zu Beginn des Versuches war der Druck = 22,5 Atm.; nach einer halben Stunde = 26,6; eine halbe Stunde später



= 45,6; wieder eine halbe Stunde später = 80,5; schließlich noch eine halbe Stunde später = 99 Atm. Siehe Kurve 15.

Aus den beschriebenen Versuchen und noch besser aus den vorstehenden Kurven ist es ohne weiteres ersichtlich, daß der Prozeß der Verminderung der osmotisch wirksamen Stoffe im Zellsaft der Schließzellen sich mit einer bestimmten Geschwindigkeit vollzieht, indem er sich im Verlaufe von ungefähr 2 Stunden abspielt, weswegen auch der Spaltenverschluß langsam vor sich geht. Eine Pflanze mit weit geöffneten Spaltöffnungen kann bei ausgiebiger Transpiration nicht nur verwelken, sondern sogar austrocknen, ehe der osmotische Druck in allen Blattgeweben gleich groß geworden ist.

Der Gedanke, daß bei geöffneten Spaltöffnungen der osmotische Druck in den Schließzellen den Druck in den Epidermiszellen übertreffen muß, wurde zuerst von Schwendener (2) ausgesprochen,

der rein theoretisch, nur auf Grund der Untersuchung der Dicke der Zellwandungen einen Unterschied von 5—10 Atm. voraussetzte. Aber Pfeffer (8) widerlegte diese theoretische Voraussetzung Schwendeners durch seinen an *Amaryllis formosissima* angestellten Versuch; Pfeffer scheint deshalb negative Ergebnisse erhalten zu haben, weil die von ihm untersuchte Pflanze verhältnismäßig schwach geöffnete Spaltöffnungen aufwies.

Bei geöffneten Spaltöffnungen ist zu erwarten, daß die Kurven des Druckes und der Transpiration mehr oder weniger übereinstimmen werden, oder aber, wenn wir die kleinen vorübergehenden, von der Wasserzufuhr abhängenden Schwankungen außer Acht lassen, daß die Kurven jedenfalls in ein und derselben Richtung verlaufen werden. Da wir aber, wie es die Versuche Renners (9) gezeigt haben, auf Grund der Spaltenbreite einer gewissen Pflanze mehr oder weniger genau über die Transpirationsgröße urteilen können, so werden wir auch beim Studium des osmotischen Druckes dieselben Daten erhalten. Die Schwierigkeit besteht nur darin, daß, wenn der Druck abnimmt, beispielsweise um das zweifache, oder in einem andern Verhältnis, die Verengung der Spalte wohl kaum dieser Abnahme entsprechen wird; besonders wenn wir in Betracht ziehen, daß die Bestimmung des osmotischen Druckes bei hohen Konzentrationen viel zu ungenau ist. Es kann höchstens von einer Übereinstimmung in der Richtung der Kurven die Rede sein. Ich habe einen Versuch in dieser Richtung angestellt, der befriedigende Resultate ergeben hat, aber wegen Zeitmangel habe ich diese Frage nicht genauer studieren können.

Am 22. Juli. Von einer Wurzel schnitt ich zwei Exemplare der *Centaurea orientalis* ab, die zwecks eines vollständigeren Öffnens der Spaltöffnungen vorher eine Zeitlang in einer feuchten Atmosphäre gehalten wurden. Das eine von ihnen wurde in den Weskschen Apparat eingeschlossen und auf eine Wage gestellt, um den Transpirationsverlauf zu studieren; an dem andern wurde der osmotische Druck in den Schließzellen gemessen. Zu Beginn des Versuches betrug derselbe 90 Atm.; nach 1 Stunde — 45,6 und zum Schluß des Versuches — 22,5 Atm.

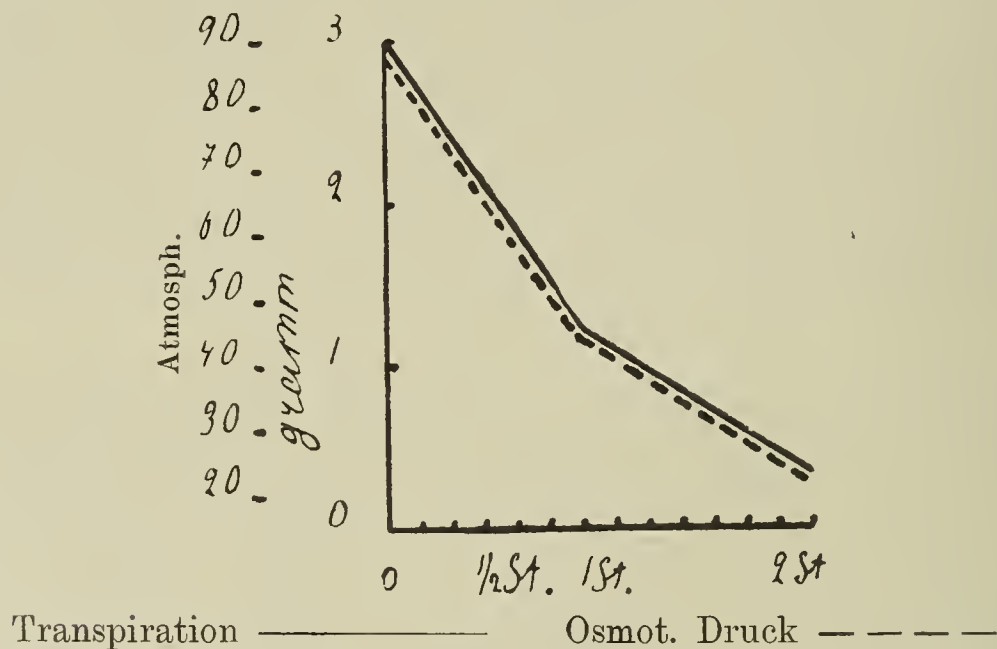
Die Beobachtungen der Transpiration ergaben folgende Zahlengrößen:

| Zeit                   | Nach Ver-<br>lauf von<br>? Min. | Transpi-<br>riert<br>(in gr) | Auf 1 Std.<br>berechnet | Zeit                        | Nach Ver-<br>lauf von<br>? Min. | Transpi-<br>riert<br>(in gr) | Auf 1 Std.<br>berechnet |
|------------------------|---------------------------------|------------------------------|-------------------------|-----------------------------|---------------------------------|------------------------------|-------------------------|
| 9 Uhr 14 Min.          |                                 |                              |                         | 9 Uhr 25 $\frac{1}{2}$ Min. | 2 $\frac{1}{2}$                 | 0,1                          | 2,4                     |
| 9 " 16 "               | 2                               | 0,1                          | 3,0                     | 9 " 28 $\frac{1}{2}$ "      | 3                               | 0,1                          | 2,0                     |
| 9 " 18 $\frac{1}{2}$ " | 2 $\frac{1}{2}$                 | 0,1                          | 2,4                     | 9 " 33 "                    | 4 $\frac{1}{2}$                 | 0,2                          | 2,7                     |
| 9 " 21 "               | 2 $\frac{1}{2}$                 | 0,1                          | 2,4                     | 9 " 42 "                    | 9                               | 0,4                          | 2,7                     |
| 9 " 23 "               | 2                               | 0,1                          | 3,0                     | 9 " 46 $\frac{1}{2}$ "      | 4 $\frac{1}{2}$                 | 0,15                         | 2,5                     |

| Zeit                        | Nach Verlauf von ? Min. | Transpiration (in gr) | Auf 1 Stunde berechnet |
|-----------------------------|-------------------------|-----------------------|------------------------|
| 9 Uhr 53 $\frac{1}{2}$ Min. | 7                       | 0,25                  | 2,1                    |
| 10 „ 1 $\frac{1}{2}$ „      | 8                       | 0,3                   | 2,2                    |
| 10 „ 22 „                   | 20 $\frac{1}{2}$        | 0,4                   | 1,2                    |
| 10 „ 31 „                   | 9                       | 0,2                   | 1,3                    |
| 10 „ 39 „                   | 8                       | 0,2                   | 1,2                    |
| 10 „ 51 „                   | 12                      | 0,2                   | 1,0                    |
| 11 „ 10 „                   | 19                      | 0,2                   | 0,63                   |
| 11 „ 30 „                   | 20                      | 0,1                   | 0,3                    |

Die anfängliche Transpiration erreichte 3,0 gr in 1 Stunde; nach 10 Uhr, d. h. eine Stunde später, sank sie bis auf 1,2 gr und zum Schluß des Versuches bis auf 0,3 gr. Versuchen wir die Kurven der Transpiration und des Druckes zu konstruieren, wobei wir den höchsten und den niedrigsten Punkt vereinigen werden.

Auf der Abszisse tragen wir die Zeit, auf der Ordinate die Größen der Transpiration und des Druckes auf.



Wir sehen, daß die Kurven ziemlich dicht nebeneinander liegen. Welche physiologischen Prozesse in den Schließzellen sind es denn, die eine Veränderung des osmotischen Druckes hervorrufen? Unwillkürlich drängt sich die Antwort auf, daß es sich hier um die Wirkung der diastatischen Enzyme handelt, welche je nach der Veränderung der Transpirationsverhältnisse Stärke in Zucker verwandeln oder vice versa, mit andern Worten, daß die Regulierung der Spaltöffnungen einen enzymatischen Prozeß vorstellt. Eine derartige Schlußfolgerung kann sich auf die Versuche von Lloyd (6) stützen, der gleichzeitig mit dem Öffnen der Spaltöffnungen ein Auflösen der Stärke beobachtet hat; je breiter die Spalte war, desto weniger Stärke blieb in den Schließzellen zurück, wobei sie gegen die Mitte des Tages allmählich verschwand, am Abend sich aber von neuem in großer Menge ablagerte.

Meine weiteren Untersuchungen widmete ich dem Studium der Frage über das Auftreten und Verschwinden der Stärke im

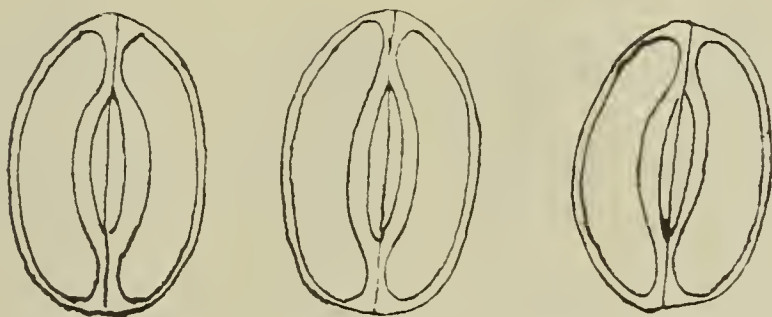


Zusammenhang mit dem von der Veränderung der Transpirationsverhältnisse abhängenden Öffnen und Schließen der Spaltöffnungen. Die ersten Untersuchungen wurden an *Centaurea orientalis* mit Hilfe der Jod-Jodkalilösung angestellt. Von einer Wurzel wurden zwei Exemplare abgeschnitten; das eine von ihnen stand in einem durchsichtigen Glasgefäß mit Kalziumchlorid, das andere in einem gleichartigen Gefäß, dessen Luft aber mit Wasserdämpfen gesättigt war. Die Spaltöffnungen des ersteren waren geschlossen und mit Stärke (Nr. 1) überfüllt, des zweiten — weit geöffnet und ohne bemerkbaren Stärkegehalt (Nr. 2). Der osmotische Druck des ersteren betrug 26,6 Atm., des zweiten — 99 Atm. Zur Illustration dienen die nachstehenden Abbildungen, welche mit Hilfe der Zeichenkammer ausgeführt worden sind.

Darauf wurde das erste Exemplar aus einer trockenen Atmosphäre in eine feuchte, das zweite umgekehrt aus einer feuchten in



Nr. 1 und 4. Stärke bei geschlossenen Spaltöffnungen.



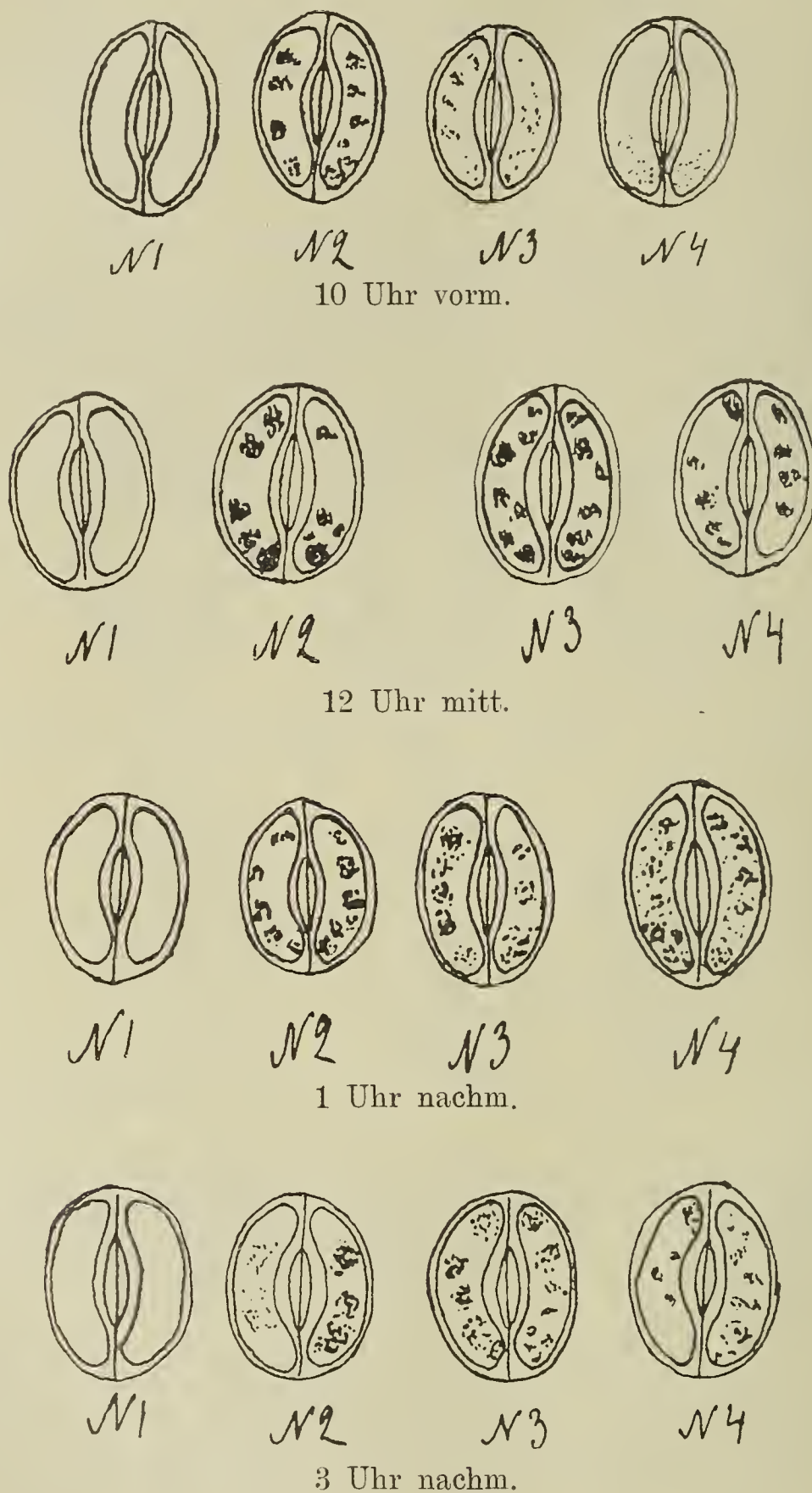
Nr. 2 und 3. Reaktion auf Stärke bei geöffneten Spaltöffnungen.

eine trockene übertragen. Die Spaltöffnungen des ersten waren weit geöffnet und die Stärke in ihnen verschwunden (Nr. 3), der osmotische Druck = 90 Atm.; die Spaltöffnungen des zweiten hatten sich geschlossen und mit Stärke überfüllt (Nr. 4); der Druck sank bis auf 45,6 Atm.

Bei der Ausführung der oben beschriebenen Versuche betreffend Messungen des osmotischen Druckes unter verschiedenen Transpirationsbedingungen habe ich in einigen Fällen die Reaktion auf Stärke mit der Jod-Jodkalilösung ausgeführt. Die Ergebnisse waren wie folgt: bei *Centaurea orientalis* wurde Stärke in den Spaltöffnungen konstatiert, wenn der osmotische Druck 17,9; 17,9; 22,5; 26,6; 35,8 und 35,8 Atm. betrug; in den Spaltöffnungen von *Iris pumila* — bei 45,6 Atm.; von *Senecio Doria* — bei 53,7 Atm.; von *Linum flavum* — bei 35,8 Atm. Stärke fehlte in den Spaltöffnungen von *Centaurea orientalis* bei 71; 108 und 108 Atm.; von *Iris pumila* — bei 80,5 Atm.; von *Senecio Doria* — bei 108 Atm.

Beim weiteren Studium benutzte ich schon eine feinere Reaktion und zwar das Chloralhydrat mit Jod.

Am 1. August. — 5 Triebe von einer Wurzel des *Origanum vulgare* wurden vorher einige Tage unter einem Glasgefäß gehalten, wobei sowohl der Boden als auch die Luft fortwährend an-

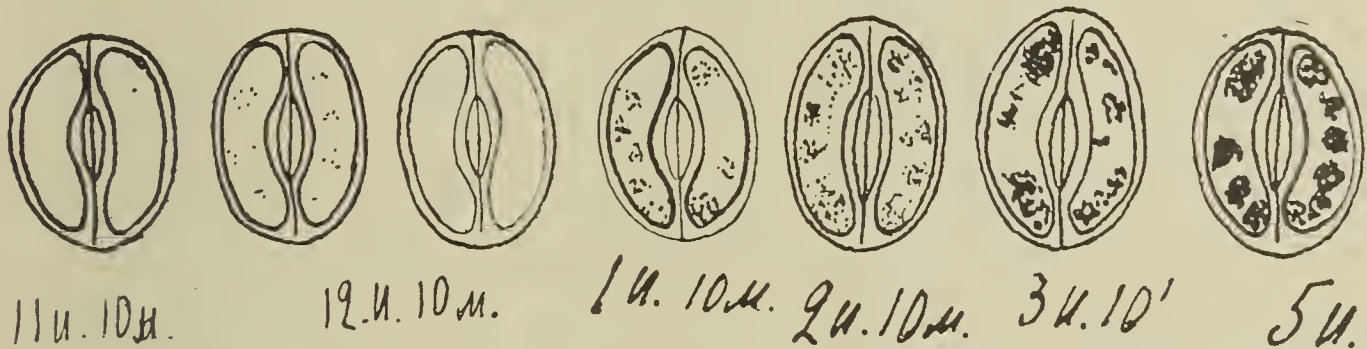


gefeuchtet wurden. Die Spaltöffnungen aller Triebe waren weit geöffnet. Bei der Ausführung des Versuches wurden zwei noch wachsende Triebe (Nr. 1) unter einem Glasgefäß gelassen; ein Exemplar (Nr. 2) wurde auch wachsend beibehalten, aber das Gefäß über ihm wurde entfernt, so daß es gesteigerten Transpirationsverhältnissen ausgesetzt wurde; zwei andere Triebe (Nr. 3 und Nr. 4)

wurden abgeschnitten und in Weskschen Apparaten auf das Fenster des Laboratoriums gestellt, wo sie eine äußerst intensive Transpiration aufwiesen. Zu Beginn des Versuches, um 9 Uhr vorm. bei geöffneten Spaltöffnungen, fiel die Reaktion auf Stärke negativ aus; es ließ sich nämlich solche in keiner von den Schließzellen nachweisen.

Die Beobachtungen wurden um 10 Uhr vorm., 12 Uhr, 1 Uhr und 3 Uhr nachm. wiederholt. Aus den nachstehenden Abbildungen, die mit Hilfe der Zeichenkammer ausgeführt worden sind, kann der Stärkegehalt in den Schließzellen beurteilt werden; als Beispiel wurde ein Durchschnittsfall gewählt, was nicht schwer war, da alle Spaltöffnungen eine große Gleichartigkeit aufwiesen.

Also zeigte Nr. 1, der die ganze Zeit in feuchter Atmosphäre gestanden hatte und im Laufe des Versuches weit geöffnete Spaltöffnungen aufwies, stets einen negativen Ausgang der Stärkereaktion. Bei den übrigen Exemplaren, deren Transpiration sehr stark war, so daß Nr. 3 und Nr. 4 anfangs sogar ein schwaches Welken zeigten, und deren Spaltöffnungen schon nach einer Stunde



11 Uhr 10 Min. 12 Uhr 10 Min. 1 Uhr 10 Min. 2 Uhr 10 Min. 3 Uhr 10 Min. 5 Uhr.

sich zu schließen begannen, konnte eine bedeutende Anhäufung von Stärke nachgewiesen werden.

Am 1. August. — Zwei Exemplare von *Campanula glomerata* mit weit geöffneten Spaltöffnungen ergaben eine negative Stärkereaktion. Nach der Übertragung derselben in eine trockene Atmosphäre fingen die Schließzellen an, wie im vorhergehenden Versuche, Stärke in großer Menge anzuhäufen.

Am 2. August wurde der Versuch mit *Origanum vulgare* nochmals an solchen Trieben angestellt, die seit dem vorhergehenden Tage unter einem Glasgefäß in feuchter Atmosphäre gestanden hatten. Die Spaltöffnungen waren weit geöffnet und enthielten keine Stärke. Um 11 Uhr 10 Min. vorm. wurde das Gefäß entfernt. Neue Bestimmungen des Stärkegehaltes wurden um 12 Uhr 10 Min., 1 Uhr 10 Min., 3 Uhr 10 Min. und 5 Uhr angestellt. Wie aus den mit Hilfe der Zeichenkammer ausgeführten Abbildungen ersichtlich ist, fand fortwährend eine Anhäufung von Stärke statt.

Am 3. August. — Ich versuchte festzustellen, mit welcher Geschwindigkeit die Stärke gebildet wird; zu diesem Zwecke wurde ein Exemplar des *Origanum vulgare* mit weit geöffneten Spaltöffnungen und ohne Stärkegehalt auf das Fenster gelegt und der Wasserzutritt ausgeschlossen. Es fand ein rasches Welken statt,

und die Stärke kam schon nach einer  $\frac{1}{2}$  Stunde in relativ großer Menge zum Vorschein, was die nachstehenden Abbildungen illustrieren.

Es besteht also zweifellos ein Zusammenhang zwischen der von den Transpirationsbedingungen abhängenden Regulierung der Spaltöffnungen und der Veränderung des Stärkegehaltes, der seinerseits mit den Schwankungen des osmotischen Druckes in engem Zusammenhang steht.

Die Regulierung der Spaltöffnungen hängt unmittelbar von den physiologischen Prozessen ab, welche wir uns folgendermaßen vorstellen können: die Veränderung des gesamten Wassergehaltes in einer Pflanze dient als stimulierender Faktor, der den Beginn der Enzymetätigkeit in den Schließzellen bedingt, wobei die Enzyme die Stärke aus dem unlöslichen Zustand in einen löslichen (wahrscheinlich in Zucker) verwandeln oder umgekehrt. Als Folge dieser Tätigkeit tritt die Veränderung der osmotischen Eigenschaften des



*Nach  $\frac{1}{2}$  St. N. 1 St N  $1\frac{1}{2}$  St*  
 Nach  $\frac{1}{2}$  Std. Nach 1 Std. Nach  $1\frac{1}{2}$  Std.

Zellsaftes und der Kraft des Turgors ein; der letztere beeinflusst seinerseits den Zustand der Spaltöffnungen, indem er entweder ein Öffnen oder ein Schließen derselben hervorruft. Dieser physiologische Prozeß vollzieht sich mit einer bestimmten Schnelligkeit, und zwar erfordert sein vollständiger Abschluß 1—2 Stunden.

Als Folge der sich in den Schließzellen abspielenden Prozesse erscheint die große Autonomie der Spaltöffnungen im Vergleich zu den übrigen Blattgeweben. Ihre Regulierung kann nicht auf rein mechanische Prozesse zurückgeführt werden, welche mit dem Bau der Wandungen und der vorhandenen Wassermenge im Zusammenhang stehen. Diese Prozesse sind nur Mittel, welche die lebenden Protoplasten je nach dem Einfluß der äußeren stimulierenden Faktoren ausnutzen, wobei die letzteren den Prozeß nach der einen oder andern Richtung lenken können. So z. B. der Faktor der Dunkelheit ruft in dem Protoplaste sogar bei Wasserüberfluß Prozesse hervor, die zur Verminderung der osmotisch wirksamen Stoffe führen, was ein Schließen der Spaltöffnungen zur Folge hat. Der Faktor der Beleuchtung wirkt in entgegengesetztem Sinne ein. Endlich bei konstanter Beleuchtung kann der Faktor des Wassergehaltes in einer Pflanze entweder eine Zunahme oder eine Abnahme der Menge der osmotisch wirksamen Stoffe in den Schließzellen hervorrufen und dadurch eine Veränderung des Spaltöffnungszustandes bewirken.

## Literaturverzeichnis.

1. Mohl, H. v., Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengung der Spaltöffnungen? (Bot. Zeitg. 1856.)
  2. Schwendenner, S., Über Bau u. Mechanik der Spaltöffnungen. (Monatsber. der Berliner Akad. d. Wiss. 1881.)
  3. Leitgeb, H., Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate. (Mitt. aus d. bot. Inst. zu Graz. Bd. I. 1886.)
  4. Stahl, E., Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. (Bot. Zeitg. 1894.)
  5. Derselbe.
  6. Lloyd, Physiologie of Stomata. Washington 1908.
  7. Iljin, W., Transpirationsgang bei den getauchten Pflanzen. (Arb. der K. Naturforscherges. zu St. Pétersburg. Ser. 3. Abt. f. Bot. 1911.)
  8. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 1904.
  9. Renner, Flora. 1903. 103. p. 171.
-

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [BH\\_32\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Iljin W.S.

Artikel/Article: [Die Regulierung der Spaltöffnungen im Zusammenhang mit der Veränderung des osmotischen Druckes. 15-35](#)