

Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen.

Von K. Linsbauer (Graz).

Haben die grundlegenden Untersuchungen Schwendener's und seiner Schule die Mechanik der Spaltöffnungsbewegungen klar gelegt, so verdanken wir den wertvollen Arbeiten von Brown und Escombe und namentlich von Renner eine Vertiefung unserer Kenntnisse der physikalischen Seite des Problems der stomatären Transpiration. Die längst erkannte Abhängigkeit der Stomatärbewegungen vom Komplex der gegebenen Bedingungen, also die eigentliche biologische Analyse, ist dagegen noch lange nicht in dem Maße vorgeschritten, wie es bei der Wichtigkeit des Vorganges und seiner Bedeutung für das Verständnis anderer fundamentaler Lebensprozesse erwünscht und mit Hilfe der gegebenen Methodik möglich wäre, die namentlich in den letzten Jahren durch die Arbeiten von Darwin, Molisch u. a. ihre Ausbildung erfahren hat. Diesem methodischen Fortschritte ist bereits eine Reihe wertvoller Ergebnisse zu danken. Einen weiteren Beitrag zu dem Probleme sollen auch die folgenden Ausführungen bringen, die einen Teil meiner in den letzten Jahren durchgeführten Untersuchungen umfassen. Mir schien es dabei in bezug auf einige Fragen wichtiger, das Verhalten einzelner besonders geeigneter Versuchspflanzen genauer zu studieren, als die große Zahl von Einzelbeobachtungen um ein weiteres zu vermehren.

Am eingehendsten untersucht ist jedenfalls die Abhängigkeit der Stomatärbewegung von Licht und Feuchtigkeit, Faktoren, welche in der Regel gleichsinnig eine Öffnungstendenz der Stomata auslösen. Dabei fehlt es jedoch nicht an einer Reihe von Ausnahmen; es liegen vielfach Angaben vor, denen zufolge die Stomata gewisser Pflanzen im Dunkel oder im welken Zustande zu einer Schließbewegung nicht befähigt sind. Diese Ausnahmen sind zum Teil wenigstens biologisch, keineswegs aber physiologisch verständlich, um so weniger, als es sich um ein verschiedenes Verhalten im Prinzip gleich konstruierter Apparate handelt. Zudem stimmen die Befunde der einzelnen Forscher keineswegs immer miteinander überein; die Angaben fallen vielmehr zum Teil je nach der angewandten Untersuchungsmethode oder anderen, zumeist nicht näher definierten Bedingungen recht verschieden aus, ein Beweis, daß wir die Bewegungsbedingungen noch nicht völlig übersehen, viel weniger beherrschen können. Gerade der Regulationsvorgang der Stomatärbewegung

ist jedoch namentlich für das Verständnis des Transpirationsproblems von solcher Bedeutung, daß man jedenfalls Burgerstein nur beipflichten kann, wenn er verlangt, daß Transpirationsversuche stets mit Beobachtungen der Spaltweite verknüpft werden sollten.

Methode.

Die spezielle Methodik, deren ich mich bediente, wird fallweise erläutert werden. Zur Beurteilung der Spaltweite stehen heute eine ganze Reihe von Methoden zur Verfügung¹⁾, die alle unter Umständen gute Dienste leisten können. Solche Methoden, welche nur indirekt einen Schluß auf die Spaltweite gestatten, wie die Stahl'sche Kobaltmethode, kamen für die Zwecke dieser Untersuchung nicht in Betracht.

Es handelte sich mir daher hauptsächlich um die Wahl zwischen direkter mikroskopischer Untersuchung, Molisch' Infiltrations- und Darwin's Porometermethode. Liefert die letztere genauere, zahlenmäßige Ergebnisse, so hat die Infiltrationsmethode unter anderem den Vorzug der leichten Anwendbarkeit, der bei Versuchen am natürlichen Standort nicht zu unterschätzen ist, was mich unter solchen Umständen zu ihrer Wahl bestimmte. Auch dieses Verfahren wurde in neuerer Zeit mehrfach modifiziert; auf die für spezielle Zwecke getroffenen Abänderungen durch Neger und Dengler brauchte ich jedoch keine Rücksicht zu nehmen, da ich in der Auswahl für die Methode geeigneter Versuchspflanzen nicht gebunden war.

Um den Grad der Spaltweite beurteilen zu können, brachte Molisch eine Reihe von Infiltrationsmedien in Vorschlag, die eine verschiedene Porenweite zum Eindringen voraussetzen. C. Stein hat im Anschluß an Stahl eine andere weiter abgestufte Reihe aufgestellt, die noch genauere Resultate ergeben soll.

Die Infiltrationsintensität ist jedoch nach meinen Erfahrungen auch für ein und dasselbe Infiltrationsmittel je nach der Spaltweite innerhalb gewisser Grenzen verschieden. Ich beschränkte mich daher zum Zwecke orientierender Untersuchungen in der Regel auf die Anwendung von Alkohol allein, der etwaige Differenzen am klarsten erkennen läßt; gelegentlich wurde ergänzend auch das Verhalten gegen Benzol geprüft. Mehr als eine ungefähre Schätzung des jeweiligen Stomatärzustandes darf billigerweise ohnehin nicht von der Infiltrationsmethode verlangt werden, zumal die Stärke der Infiltration wohl nicht allein von der Weite, sondern auch von der Zahl der jeweilig geöffneten Spalten ab-

1) Neuere Übersicht bei V. Grafe.

hängt und vielleicht auch von der Höhe des Gasdruckes in den Interzellularen beeinflusst wird¹⁾. Bei der Mehrzahl unserer krautigen Pflanzen, von denen diese Untersuchung ausschließlich handelt, infiltriert Alkohol, maximale Spaltweite vorausgesetzt, fast momentan das ganze Blatt; bei zunehmender Verengerung der Spalte vermindert sich schließlich die Infiltration so weit, daß sie nur mehr an einer mehr oder minder großen Anzahl distinkter Stellen auftritt. Zur bequemeren Darstellung werde ich in der Folge die Infiltration mit Alkohol oder Benzol mit A bzw. B bezeichnen und die beiläufige Stärke der Infiltration durch einen rechts davon stehenden Index andeuten. Ich unterscheide in dieser Weise drei Infiltrationsstufen, die ich nach abnehmender Stärke mit A₃, A₂, A₁ (bzw. B₃, B₂, B₁) bezeichne; gelegentlich konnten noch Zwischenstufen mit befriedigender Sicherheit unterschieden werden, die entsprechend mit A₃₋₂ oder A₂₋₃ usw. gekennzeichnet wurden.

Es versteht sich auch von selbst, daß das Bild einer maximalen Infiltration bei verschiedenen Pflanzen ein abweichendes ist, die an solchen gewonnenen Ergebnisse somit untereinander nicht verglichen werden können.

Neben der Infiltrationsmethode wurde speziell bei Laboratoriumsversuchen in ausgedehntem Maße die unmittelbare mikroskopische Untersuchung der Spaltweite vorgenommen. Ich verkenne durchaus nicht den Wert von Darwin's Porometermethode, die für quantitative Untersuchungen unentbehrlich geworden ist, doch scheint mir die direkte mikroskopische Prüfung mit Unrecht in Mißkredit gekommen zu sein. Liefert das Porometer Durchschnittswerte, so lehrt die mikroskopische Kontrolle individuelle Differenzen im Verhalten der einzelnen Stomata kennen, deren Ursache erst der Erforschung bedarf. Ich muß jedoch von vornherein betonen, daß ich bei der mikroskopischen Untersuchung auf die Verwendung von Flächenschnitten prinzipiell verzichtete. Die schwerwiegenden Einwände, welche gegen diese seinerzeit geübte Methode von Schwendener u. a. mit Recht erhoben wurden, sind allgemein bekannt. Auch die von Lloyd geübte Methode der schnellen Fixierung der abgezogenen Epidermen mit heißem Alkohol — Renne bezeichnet sie als „sehr brauchbar, aber auch als recht gefährlich und einer sorgfältigen Kritik bedürftig“ (l. c. pag. 492) — möchte ich im Notfall nur dort verwenden, wo die Untersuchung lebenden Materials auf irgendwelchen Gründen unmöglich ist. Schwendener selbst benutzt

1) Vgl. das Austreiben der Luft aus Interzellularen bei Zusatz von Äther oder Alkohol.

bekanntlich zu seinen grundlegenden Untersuchungen relativ dicke Flächenschnitte, welche in Öl oder trocken untersucht wurden, wodurch eine abnormale Wasseraufnahme durch die Schließ- oder Epidermiszellen vermieden wurde. Ich selbst beschränkte mich durchaus auf die mikroskopische Untersuchung intakter Blätter oder Blattfragmente, die entweder trocken oder seltener nur auf der spaltöffnungsfreien Oberseite mit Wasser benetzt unter das Mikroskop kamen. Ist die Beobachtungsdauer auf wenige Minuten beschränkt, so hat man die Gewähr, die Stomata in völlig normalem Zustande prüfen zu können¹⁾. Die direkte mikroskopische Untersuchung des unversehrten Blattes wurde bereits von Kohl in ausgedehnterem Maße angewendet; er bevorzugte hierbei Wasserpflanzen mit Schwimmblättern, auf deren Benutzung ich jedoch deshalb verzichtete, weil sich ihre Stomata in anatomischer und physiologischer Hinsicht beträchtlich von denen der Landpflanzen unterscheiden. Ich erinnere nur an das Verhalten der Schwimmblätter (Potamogeton-Arten u. a.), deren Stomata sich mit zunehmendem Wasserverlust immer mehr öffnen, während sie sich bei Immersion des Blattes — wieder umgekehrt wie bei den Landpflanzen — schließen.

Wenn die direkte mikroskopische Untersuchung des unversehrten Blattes bisher so selten geübt wurde, so liegt es jedenfalls nur daran, daß sie — wie auch Molisch bemerkt — anscheinend nur selten anwendbar ist. Natürlich setzt sie ein gewisses Maß von Transparenz des Blattes und nicht allzutief eingesenkte Stomata voraus. Ich war aber überrascht von der Häufigkeit solcher Blätter, welche diesen Bedingungen entsprechen. Die große Mehrzahl der Blätter krautiger Pflanzen unserer Flora liefert bei mittleren Vergrößerungen hinreichend scharfe Bilder, so daß die Spaltweite größerer Stomata mit ziemlicher Genauigkeit mikrometrisch gemessen werden kann. Ja selbst relativ dicke Blätter lassen bei entsprechend starker Durchleuchtung eine unmittelbare Untersuchung zu. Dagegen ist es allerdings nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob bei geschlossenem Spalt der Verschuß wirklich ein hermetischer ist, was jedoch von anatomischen Konstruktionsdetails abhängt und nicht von der Bewegungstätigkeit als solcher, von der hier allein die Rede sein soll.

Vorversuche.

Ehe ich an die Ausführung der geplanten Untersuchungen ging, mußten zunächst einige Vorversuche erledigt werden. Sie bewegten sich

1) Selbstverständlich dürfen die am äußersten Rande des Blattfragmentes situierten Stomata nicht berücksichtigt werden.

nach zwei Richtungen. Erstens mußte geprüft werden, ob Verletzungen der Blätter einen wesentlichen Einfluß auf die Beweglichkeit und den Öffnungszustand der Stomata ausüben. Eine solche Feststellung war deshalb erforderlich, weil zur mikroskopischen Untersuchung in der Regel nur quadratische Ausschnitte aus den Blättern von 3—5 mm Seitenlänge benutzt wurden. Zweitens sollten Versuche darüber orientieren, inwieweit die Beweglichkeit durch Alter und Lage der Stomata beeinflußt wird.

1. Einfluß von Verletzungen des Blattes auf die Stomata.

Obgleich ich die verschiedenartigsten Blätter daraufhin untersuchte, ließ sich doch niemals ein anderer Effekt der Verletzung ermitteln, als die lange bekannte Erscheinung des Öffnens der Stomata, welche unmittelbar an verletzte Epidermiszellen angrenzen. Es konnten somit unbedenklich auch Blattausschnitte zur mikroskopischen Untersuchung herangezogen werden, wofern nur der Öffnungszustand der peripher gelegenen, an die Schnittfläche angrenzenden Stomata von der Betrachtung ausgeschaltet wurde. Ob vielleicht geringfügige Differenzen in der Reaktionsgeschwindigkeit oder der Öffnungsweite gegenüber völlig intakten Blättern auftreten, habe ich nicht verfolgt, zumal es sich bei meinen Untersuchungen nur um relative, nicht absolute Effekte handelte.

Von der großen Zahl der untersuchten Pflanzen machte nur eine einzige eine Ausnahme, *Chlorophytum Sternbergianum* Steud. (= *Hartwegia comosa* Hort.). Bei Wiesner (I, pag. 493) findet sich die Angabe, daß die Stomata dieser Pflanze auch bei längerem Aufenthalt im Dunkeln in weit geöffnetem Zustande verharren können. Kohlingegen fand (l. c. pag. 41) bei mikroskopischer Untersuchung der intakten Blätter einen normalen Spaltenverschluß im Dunkeln. Er führt die Differenz in der Beobachtung darauf zurück, daß Wiesner die Untersuchung vielleicht an der abgelösten Epidermis vornahm, verfolgte aber die Sache nicht weiter. Ich untersuchte zunächst vergleichsweise intakte Blätter und Blattfragmente (jedoch keine Flächenschnitte) und konnte mich leicht davon überzeugen, daß die Stomata der ersteren im Dunkeln eine normale Schließbewegung ausführten. Die aus Dunkelblättern herausgeschnittenen, trocken untersuchten Blattfragmente wiesen jedoch stets offene Stomata auf, deren Anzahl während der Beobachtung sichtlich zunahm. Ich will diesen Befund nur durch ein Beispiel belegen:

Versuch am 7. VI. 1913. 6^h p. m. Diffuses Licht.

Aus einem Blatte wird ein Streifen 3:8 mm senkrecht zur Blattachse herausgeschnitten und unmittelbar im frischen Zustand ohne Wasserzusatz mikroskopiert.

In einem Gesichtsfeld liegen 20, sicher geschlossene Stomata.

Nach 3 Min. 6 Stomata entschieden offen.

„ 5	„ 11	„	„	„
„ 7	„ 15	„	„	„
„ 10	„ 16	„	„	„

Nach mehrfacher Bestätigung dieses Befundes wurden die Versuche in folgender Weise modifiziert. Ein im normalen Verbande befindliches Blatt wird in inverser Lage auf dem Objektisch fixiert. Sämtliche Stomata zeigen sich infolge vielstündigen Aufenthaltes der Pflanze im Dunkelschrank geschlossen. Nun wird mit einem Skalpell in unmittelbarer Nähe aber doch außerhalb des Gesichtsfeldes ein bis gegen die Blattmitte reichender Einschnitt angebracht. Wenige Sekunden darauf läßt sich zunächst in dem der Wunde zugekehrten Teil des Gesichtsfeldes eine schwache Öffnung einzelner Stomata erkennen, die schließlich fast alle Stomata bis auf eine Entfernung von ca. 15 mm von der Wunde ergreift; inzwischen haben sich die Stomata in der Wundnähe klaffend weit geöffnet.

Diese Öffnungsbewegung, von deren prompten Eintritt ich mich wiederholt überzeugte, schreitet sowohl akropetal als basipetal von der Wunde fort, wobei allerdings einzelne Stomata übersprungen werden. Auch scheint die Fortpflanzung des Öffnungsimpulses in den einzelnen Interkostalräumen mit verschiedener Geschwindigkeit vor sich zu gehen. In transversaler Richtung breitet sich die Bewegung hingegen nur in sehr beschränktem Maße aus und greift kaum auf den benachbarten Interkostalraum über.

Noch wirksamer als das Einschneiden erwies sich das Einstechen einer erhitzten Nadel in die Blattfläche, wobei sich einmal ein Fortschreiten der Öffnungsbewegung auf eine Entfernung von 20 mm von der Wundstelle mit Sicherheit nachweisen ließ. Selbst in einzelnen Fällen, in denen durch das Einschneiden des Blattes kein nennenswerter Effekt erzielt werden konnte, löste das Verbrennen sofort die erwartete Öffnungsbewegung aus.

Ich habe bisher vergebens nach Blättern gesucht, welche dieselbe Erscheinung zeigen. Da dieser Fall mit den geplanten Untersuchungen in keinem näheren Zusammenhange steht, habe ich ihn einstweilen

nicht näher verfolgt und will mich daher auch jeder weiteren Diskussion enthalten¹⁾).

2. Einfluß des Blattalters auf die Stomatärbewegung.

Während über das Transpirationsverhältnis junger und alter Blätter eine umfangreiche Literatur vorliegt, sind die Angaben über das gleichzeitige Verhalten der Stomata äußerst dürftig. Die Bestimmung der Transpirationsgröße durch Höhnel, Aubert, N. J. C. Müller u. a. (Literatur und eigene Beobachtungen bei Burgerstein, l. c. pag. 58) ergab im allgemeinen zwei Maxima der Transpiration: ein stärkeres im jüngsten Stadium des Blattes, welches ausschließlich auf Rechnung der kutikulären Transpiration zu setzen ist (v. Höhnel) und ein zweites schwächeres Maximum im vollständig entwickelten Blatte, zu einer Zeit, in welcher die Cuticula bereits ihre volle Mächtigkeit erreicht hat und die stomatäre Transpiration überwiegt. Seeliger (nach Ref. im Botan. Zentralbl. 1912, Bd. CXX, pag. 596) gelangte neuestens zu einem wesentlich gleichen Ergebnisse: ein Transpirationsmaximum, ehe das Blatt noch die Hälfte seiner definitiven Größe erreicht, hierauf ein Minimum, bis das Blatt annähernd ausgewachsen ist, worauf ein allmähliches neuerliches Ansteigen folgt, das zu einem zweiten, niedrigeren Maximum führt.

Stahl beobachtete mit Hilfe der Kobaltmethode schon in jüngsten Entwicklungsstadien hypostomatischer Blätter (spez. bei *Liriodendron*) eine Förderung der Transpiration auf der Blattunterseite. Die Beobachtung wird dahin interpretiert, daß die Wasserdampfabgabe mit Einsetzen der Transpiration auch schon „hauptsächlich“ durch die „allerdings noch nicht fertig ausgebildeten Spaltöffnungen vor sich geht“. Demzufolge wäre schon in diesem Zustande ein Funktionieren der Stomata anzunehmen. Das Transpirationsmaximum jüngster Blätter wäre somit auch durch stomatäre Verdunstung mitbedingt. Die beobachtete Tatsache könnte sich jedoch auch einfach in der Weise erklären — ich stimme in dieser Auffassung mit Schellenberg (l. c. pag. 183) überein — daß die Mächtigkeit der Cuticula schon in jungen Entwicklungsstadien beiderseits ungleich ist, worauf die schnellere Verfärbung des Kobalt-papiers auf der Blattunterseite beruht.

1) Ich möchte in diesem Zusammenhange auf die Beobachtung von Kru-titzky hinweisen, welcher eine Steigerung der Transpiration an abgeschnittenen Blättern beobachtete. Aus dem mir vorliegenden dürftigen Referate ist jedoch nicht zu entnehmen, ob sie auf einer Zunahme der Spaltweite infolge der Verletzung beruht, was wohl nicht sehr wahrscheinlich ist.

Zu orientierenden Versuchen über das Verhalten der Stomata in diesem Falle bewährte sich die Infiltrationsmethode vorzüglich.

Es seien hier nur einige wenige Beobachtungen wiedergegeben.

(Siehe Tabelle pag. 108.)

Ich begnüge mich mit diesen wenigen Beispielen, da die wiederholten Versuche mit denselben Pflanzen im wesentlichen zu dem gleichen Ergebnisse führten. Ähnliche Resultate erhielt ich ferner mit *Vaccinium*, *Vitis idaea*, *Melampyrum* (vgl. pag. 116), *Crepis* sp., *Trifolium repens*, *Knautia* (vgl. die auf pag. 118 wiedergegebene Versuchsreihe), *Solanum tuberosum* und *Homogyne alpina* (vgl. pag. 118) u. a.

Wir ersehen daraus, daß im Allgemeinen unter sonst gleichen Verhältnissen die Spaltweite der Stomata sich in bestimmter regelmäßiger Weise mit dem Blattalter verändert. Sehen wir von dem ältesten, mit 1 bezeichneten Blatte, das bei einzelnen Pflanzen schon dem Absterben nahe war und daher eine geringere Spaltweite aufwies, ab, so bemerken wir, soweit die Infiltrationsmethode Abstufungen überhaupt erkennen läßt, eine allmähliche Abnahme der Öffnungsweite an den Blättern in akropetaler Folge. Die jüngsten, eben ausgewachsenen oder noch in Entwicklung befindlichen Blätter, deren Stomata jedoch schon ausgebildet und funktionsfähig sind, lassen überhaupt nur unter günstigsten Bedingungen eine Öffnung ihrer Stomata erkennen; in der Regel beteiligen sie sich überhaupt noch nicht an dem Regulationsvorgange. Die Blätter sind wohl noch zu empfindlich, um sich unter den gewöhnlichen Bedingungen eine stomatäre Transpiration leisten zu können; sie sind zumeist auf die kutikuläre Transpiration allein angewiesen. Nur nach langdauerndem Regen und dabei nicht zu düsterem Wetter konnte ich gelegentlich auch an jugendlichen Blättern eine stärkere Infiltration mit Alkohol erzielen.

Naturgemäß erfolgt die Abnahme der Infiltrationsmöglichkeit mit dem Blattalter nicht immer so regelmäßig und augenscheinlich, wie in den aufgeführten Beispielen, was bei Untersuchungen am natürlichen Standorte, bei dem Ineinandergreifen vieler variabler, oft unkontrollierbarer Faktoren selbstverständlich ist. Gelegentlich finden sich unter gleichalten Blättern verschiedener Individuen einzelne unerklärliche Differenzen. Von der geringen oder noch völlig mangelnden Regulationsfähigkeit der Stomata jugendlicher Blätter wird man sich jedoch stets leicht überzeugen können. Diese Beobachtungen stehen überdies in gutem Einklang mit den Transpirationsbefunden und sprechen ent-

Datum und Stunde	rel. F. und Temp.	Belichtung und Standort	Blattnummer																		
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10									
Gentiana, Kochiana Perr. et Song.			(Prot. 10a)																		
14. VII. 6h 30 p. m.	58%; 19°	S ₀ B ₁₀ ¹⁾ ; Waldrand	A ₃ !	A ₃ !	A ₁	A ₀	A ₀														
18. VII. — 12h	"	S ₃ B ₄ ; "	A ₁ ⁻² A ₃ !	A ₃ !	A ₂	A ₃ !	A ₂	A ₁													
Plantago media L.			(Prot. 14b)																		
20. VII. 4h 30 p. m.	62%; 18,5°	S ₀ B ₇ ; freie Wiese (Bl.-Mitte: Bl.-Basis:	A ₃ A ₂ A ₁	A ₃ A ₃ A ₂	A ₃ A ₈ A ₁	A ₂ A ₃ A ₃	A ₂ A ₂ A ₂	A ₂ A ₂ A ₂	A ₁ A ₂ A ₁	A ₁ A ₁ A ₁	A ₁ A ₁ A ₁									A ₀ ⁻¹	
Trifolium pratense L.			(Prot. 11)																		
15. VII. 12h 14 p. m.	58%; 19°	S ₀ B ₁₀ ; Wiese Waldschatten	A ₃ A ₀ B ₁ A ₀ B ₀ — A ₃	A ₃ A ₁ B ₂ ⁻³ A ₀ B ₁ A ₃	A ₃ A ₀ B ₁ ⁻² A ₁ ⁻² A ₃	A ₀ A ₁ ⁻² A ₀ B ₃ A ₃	A ₀ B ₁ A ₃	A ₀ B ₀ A ₂	A ₀												
" 4h 15	50%; 20,3°	S ₃ B ₂ ; Wald																			
" 5h 45	56%; 19,6°	S ₀ B ₁₀ ; Wiese																			
5. VIII. — 12h	55%; 20,5°	B ₂ S ₃ ; Wiese																			

1) Bezeichnungsweise der Intensität des Sonnenscheins (S) und der Himmelsbedeckung (B) im Anschluß an Wiesner (II).

schieden dafür, daß das erste Transpirationsmaximum bei jüngsten Blättern ausschließlich oder doch vorwiegend auf Rechnung der kutikulären Verdunstung zu setzen ist.

Auch an ein und demselben Blatt verhalten sich die Stomata oft auffallend verschieden. Sehr häufig konnte ich (z. B. bei *Melampyrum*, *Crepis*, *Carlina acaulis*, *Gentiana*, *Plantago lanceolata*) eine Abnahme der Infiltration von der Spitze gegen die Basis hin beobachten. Oft läßt sich an der Spitze noch eine geringe Infiltration erzielen, während die Basis völlig geschlossene Spaltöffnungen aufweist. Dergleichen beobachtet man oft bei eintretendem Welken nicht zu alter Blätter den Verschluß der Stomata zunächst an der Blattbasis eintreten, also wieder an den relativ jüngsten Teilen des Blattes.

Die mikroskopische Untersuchung läßt noch weitere Differenzen in der Beweglichkeit der Stomata innerhalb enger Blattbezirke erkennen. Ich habe mich insbesondere bei *Impatiens parviflora*, aber auch bei anderen krautigen Pflanzen oft davon überzeugen können, daß merkwürdigerweise die den Blattnerven nächstliegenden Stomata den über dem Mesophyll liegenden Spaltöffnungen in Schnelligkeit und Größe der Reaktion weit nachstehen. Sie öffnen sich später und schließen sich bedeutend früher als diese und sind daher nur selten in einem stärkeren Öffnungszustande anzutreffen, was vielleicht auf die geringere Ausbildung des Interzellularensystems an solchen Stellen zurückzuführen ist.

Aus diesen Beobachtungen und Vorversuchen erhellt, daß der Vergleich des Öffnungszustandes der Stomata unter verschiedenen Bedingungen nur mit größter Vorsicht durchführbar ist. Zu Parallelversuchen, die der mikroskopischen Kontrolle unterworfen werden sollten, wurden daher stets Fragmente eines und desselben Blattes verwendet, welche den gleichen Blattregionen entnommen worden waren.

Nach diesen Vorbemerkungen gehe ich nun zur Darstellung der eigentlichen Versuche über.

I. Einfluß des Welkens auf den Öffnungszustand der Stomata.

Während sich bekanntlich die Stomata der meisten Pflanzen beim Welken prompt schließen, soll es eine Reihe von Fällen geben, in denen der Pflanze ein derartiges Regulationsvermögen der Transpiration abgeht. Eine Liste solcher Ausnahmefälle wurde bereits von Stahl (l. c. pag. 121) und Darwin (I, pag. 543) gebracht und neuestens durch Molisch (l. c. pag. 119) ergänzt. Besonders auffällig muß es erscheinen, daß wie namentlich letztgenannter Autor hervorhebt, die Stomata dieser Pflanzen

gleichwohl auf Beleuchtungsdifferenzen normal reagieren und daß auch bei beginnendem Welken eine vorübergehende Verengung auftritt. Nach Stahl sind es namentlich auf feuchtem Boden lebende Pflanzen, denen die Fähigkeit, die Transpiration zu regulieren, abgeht, was im wesentlichen auch von Darwin bestätigt wurde. Ein etwaiger Verlust der Regulationsbefähigung wäre in diesen Fällen biologisch verständlich. Dieselbe Erscheinung beobachtet man aber auch an einer Reihe von anderen Pflanzen, die sich keineswegs eines ständigen Überflusses an Bodenfeuchtigkeit zu erfreuen haben, wie *Sonchus oleraceus*, *Papaver somniferum*, *Plantago lanceolata*, *Leontodon hastilis* u. a. (nach Molisch, l. c. pag. 120). Diese befremdliche Erscheinung veranlaßte mich, den Einfluß des Welkens auf die Stomatärbewegung von neuem zu untersuchen. Ich möchte gleich von vorne herein bemerken, daß ich zu einem völlig entgegengesetzten Resultate gelangte. Eine gelegentliche Beobachtung machte mir die Differenz in den Angaben der verschiedenen Autoren verständlich.

An einem hellen Sommertage wurden abgeschnittene Blätter von *Trifolium pratense* mit weit geöffneten Spalten teils nach dem Vorgange von Molisch auf einen besonnten Tisch, teils im hellen Schatten zum Welken aufgelegt. Im ersten Falle stellte sich ein rapider Wasserverlust ein; die Blätter welkten und trockneten schließlich, ohne daß die Infiltrierbarkeit sich vermindert hätte. Die der direkten Sonnenwirkung entzogenen hingegen ließen bereits nach kurzer Exposition einen Verschuß der Stomata erkennen, der das weitere Welken wirksam verzögerte. Offenbar war im ersten Falle der Wasserverlust allzu schnell vor sich gegangen; es war bereits eine irreparable Schädigung des Blattes eingetreten, ehe die Schließbewegung der Stomata eingeleitet wurde.

Ich suchte auf Grund dieser Wahrnehmung das Welken der Blätter, welche zu den nachstehenden Versuchen dienten, zu verzögern in der Erwägung, daß auch unter natürlichen Bedingungen die Gefahr eines Wassermangels sich nur langsam und allmählich mit zunehmender Austrocknung des Bodens geltend macht. Besonderes Gewicht wurde darauf gelegt, daß das Welken bei derselben oder bei einer eventuell noch höheren Lichtintensität als sie am Standorte herrschte, eingeleitet wurde, so daß nicht etwa die Lichtabnahme für eine eventuelle Schließbewegung verantwortlich gemacht werden konnte. Ich wählte daher zu meinen Versuchen in der Regel Blätter aus diffusem Lichte oder Sonnenblätter, die aber dann nicht völlig vom Verband mit der Mutterpflanze gelöst, sondern nur abgeknickt wurden.

In der folgenden Tabelle sind eine Anzahl von Beobachtungen zusammengestellt, die meist solche Pflanzen betreffen, deren Stomata

sich nach Angabe verschiedener Autoren beim Welken nicht schließen. Der Öffnungszustand wurde teils mit Hilfe der Infiltrationsmethode, teils durch direkte mikroskopische Untersuchung ermittelt.

Zur Bestimmung der Beleuchtungsintensität am Standorte bediente ich mich der bekannten Methode Wiesner's (II), wobei ich mich in der Regel des von Vouk konstruierten, äußerst handlichen Insolators bediente, der sich ausgezeichnet bewährte.

Datum	Name	Beleuchtung t ^{sec} 1)	Ursprünglicher Öffnungszustand	Welkungs- dauer in Min.	Infil- trations- befund	Mikroskopischer Befund
28. VI.	Tropaeolum maius	18	weit offen	40		geschlossen
29. VI.	Alisma plantago	13	„	37 70		zumeist geschlossen mit vereinzelt Ausnahmen an der Bl.-Basis geschlossen
29. VI.	Caltha palustris	13	„	37 70		geschlossen oder stark verengt geschlossen
29. VI.	Villarsia ovata	13	„	17 37 70		weit offen schwach verengt völlig geschlossen oder stark verengt
29. VI.	Polygonum bistortum	13	„	17 70		mit vereinzelt Aus- nahmen geschlossen geschlossen
29. VI.	Menyanthes trifoliata	13	„	17 70		stark verengt oder geschlossen
1. VII.	Sonchus oleraceus	19	A ₃	30 50 80	A ₃ A ₀	geschlossen weit offen am Blattrand ge- schlossen; in der Mitte verengt durchaus geschlossen

1) Da es sich stets nur um relative Intensitätswerte handelt, gebe ich hier und in der Folge stets nur die Zeit (in Sekunden) an, welche zur Erreichung eines bestimmten Skalentones (5:4) Ton erforderlich war. Unter Berücksichtigung der Intensitätsrelation = Normalpapier: Bunsen-Eder-Papier wie 1:0,83 läßt sich jederzeit die absolute Lichtintensität in Bunsen-Einheiten nach dem Vorgange von Wiesner (II) ermitteln. $i = \frac{5:4}{t} \cdot 0,83$. [Eine kurze Darstellung der Wiesner'schen Methode der Lichtbestimmung findet sich bei Vouk, II.] Der zunehmenden Expositionsdauer entsprechen somit abnehmende Lichtintensitäten.

Datum	Name	Beleuchtung t sec ¹⁾	Ursprünglicher Öffnungszustand	Welkungs- dauer in Min.	Infiltrations- befund	Mikroskopischer Befund
1. VII.	<i>Mentha piperita</i>	19	A ₂₋₃	30	A ₀	
2. VII.	<i>Phaseolus multifl.</i>	29	A ₁	55	A ₀	
		5	A ₃	55	A ₀ -A ₀₋₁	
2. VII.	<i>Gratiola officin.</i>	7	A ₃	55	A ₀	
2. VII.	<i>Papaver somniferum</i>	17	A ₃	10		} ganz oder fast geschlossen
				30		
5. VII.	<i>Impatiens noli tangere</i>	5-7	A ₂₋₁	25	A ₀	
5. VII.	<i>Veronica beccabunga</i>	5-7	A ₂	15		} mit wenigen Ausnahmen geschlossen
				35	A ₀	
5. VII.	<i>Lythrum salicaria</i>	5-7	A ₃	60	A ₀	geschlossen
5. VII.	<i>Leonurus sp.</i>	5-7	A ₃	60	A ₀	
6. VII.	<i>Hypericum perforatum</i>	14?	A ₂	28	A ₀	
6. VII.	<i>Hydrangea hortensis</i> ²⁾	4,4	A ₂	40	A ₀	
6. VII.	<i>Plantago lanceolata</i>	5,4	A ₃	60	A ₀	

Wie man sieht, sind alle daraufhin untersuchten Pflanzen zu einer Regulation der Spaltweite bei eintretendem Wassermangel geeignet, vorausgesetzt, daß der Wasserverlust nicht unnatürlich schnell vor sich geht. Nur *Plantago lanceolata* schien zunächst eine Ausnahme zu machen; selbst beim Welken im Schatten vermochten sich die Stomata nicht zu schließen. Ich ging nun so vor, daß ich den größeren Teil der Wurzeln bloßlegte. Jetzt ging das Welken selbst bei besonnten Pflanzen hinreichend langsam vor sich, um den Spaltverschluß zu ermöglichen. Nach meinen Erfahrungen, die sich übrigens noch auf zahlreiche andere, in die Tabelle nicht aufgenommene Pflanzen stützen, sind somit wenigstens die krautigen Pflanzen ohne Ausnahme zu einer Regulation der Transpiration durch Änderung der Spaltweite

1) S. Anm. 1 pag. 111.

2) Blatt im Verband mit der besonnten Pflanze; Blattstiel abgeknickt.

befähigt. Ich sehe nur ausdrücklich von den Pflanzen mit Schwimmblättern und ebenso von den Holzgewächsen¹⁾ ab, welche ich nicht in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen habe. Ein Unterschied liegt nur in der Geschwindigkeit der Schließbewegung, die bei manchen Pflanzen so gering ist, daß ein abnorm schnell vor sich gehender Wasserverlust nicht rechtzeitig paralysiert werden kann.

Die von Darwin angegebene vorübergehende Erweiterung des Spaltes bei beginnendem Welken konnte ich trotz wiederholter kontinuierlicher Beobachtung der Stomata unter dem Mikroskope ebenso wenig konstatieren wie Lloyd. Allerdings kann die von diesem Autor gegebene Deutung der Transpirationssteigerung nach Renner (l. c. pag. 524) nicht mehr aufrecht erhalten werden, um so weniger als Darwin dieselbe Erscheinung nunmehr auch mit Hilfe der Porometermethode bestätigen konnte, welche von der Transpiration unabhängig ist. Ob die Porometerprobe auch in diesem Falle zuverlässiger ist, als die unmittelbare Untersuchung, wage ich nicht zu entscheiden²⁾.

II. Orientierende Untersuchungen über die Beziehung zwischen Spaltweite und Lichtintensität.

Trotz der längst erkannten Bedeutung des Lichtes für die Öffnungsbewegung der Stomata, fehlt es noch fast durchaus an Untersuchungen über deren Abhängigkeit von der Lichtintensität. Manche Angaben besonders die neueren Porometeruntersuchungen von Darwin und Pertz und von C. Stein, lassen zwar auf eine kaum erwartete Empfindlichkeit des Schließzellenmechanismus für Intensitätsschwankungen schließen, doch lag es den Verfassern ferne, die uns hier interessierende Frage quantitativ zu verfolgen. Auch die nachfolgenden Versuche beanspruchen nur den Wert von Vorversuchen; es sollte zunächst nur ermittelt werden, inwieweit am natürlichen Standorte eine Regulation der Spaltweite in Abhängigkeit von der herrschenden Lichtintensität vorhanden ist und

1) Nach Stahl und Molisch bleiben die Stomata zahlreicher Weidenarten beim Welken offen, während sie sich nach Darwin schließen.

2) Der von Molisch beobachtete Fall bei *Tropaeolum* (l. c. pag. 121) liegt durchaus anders; hier konnte vielmehr mit Hilfe der Infiltrationsmethode der Eintritt einer vorübergehenden Schließbewegung konstatiert werden. Die nachträgliche erst nach Stunden eintretende Wiederöffnung, die bis zur Vertrocknung des Blattes anhält, ist offenbar eine Wirkung bereits weitgehender Schädigung des Blattes, wobei man wohl zunächst an einen verminderten Gegendruck der absterbenden Epidermiszellen denken kann, der bekanntlich zu einer Öffnung der Stomata führen muß.

von welcher ungefähren Größenordnung die noch wirksamen Lichtdifferenzen sind. Eine tiefer eindringende Analyse wird — worauf ich noch im Verlaufe dieser Ausführungen zurückkommen werde — die Methoden der Reizphysiologie auf das Problem der Spaltöffnungsbewegungen sinngemäß zu übertragen haben, was ich einer folgenden Untersuchung vorbehalte.

Ich schicke zunächst eine Anzahl Beobachtungen voraus, bei welchen zur Ermittlung des Spaltzustandes die Infiltrationsmethode Verwendung fand. Sie wurden im Sommer 1912 in einer Seehöhe von etwa 900 m am Fuße der Seethaler-Alpen (Steiermark) durchgeführt. Für jede Infiltrationsprobe wurden stets mehrere Blätter möglichst gleichen Alters von Pflanzen derselben Lokalität verwendet. In den nachfolgenden Tabellen ist die Zahl der jeweilig untersuchten Blätter dem Infiltrationsbefund vorangestellt; der Ausdruck „6 (A₂₋₃)“ soll somit besagen, daß sechs geprüfte Blätter eine ziemlich starke Infiltration mit Alkohol aufwiesen (vgl. pag. 101). Um Selbsttäuschungen tunlichst zu vermeiden, wurden die Beobachtungen an einer Pflanze nicht in bestimmter Reihenfolge etwa nach abnehmender Helligkeit am Standorte vorgenommen; die Beobachtungen wurden vielmehr absichtlich in der Regel auf mehrere Tage verteilt und unter ziemlich wechselnden Bedingungen durchgeführt; es wurde nur vermieden, Pflanzen von besonders feuchten oder trockenen Standorten zum Vergleiche heranzuziehen¹⁾.

(Siehe Tabelle pag. 115.)

Ein Blick auf die Tabellen zeigt einen unverkennbaren, weitgehenden Parallelismus zwischen Lichtstärke und Infiltrationsmöglichkeit des Blattes; sie nimmt mit steigender Lichtintensität dauernd oder wie bei *Vacc. Myrt.* bis zu einem Optimum zu, um bei weiterer Zunahme der Beleuchtungsstärke wieder abzusinken. Ich betone nachdrücklich, daß von einem auch nur geringfügigen „Welken“ in keinem Fall die Rede war, daß somit in Übereinstimmung mit Leitgeb und im Gegensatz zu Schwendener und Schellenberg im turgeszenten Zustande des Blattes bei voller Beleuchtung eine Verengerung der Zentralspalte in gewissen Fällen — in erster Linie wohl bei Schattenpflanzen — beobachtet werden kann. Es ergibt sich somit für diesen Fall — wir werden später noch andere Beispiele kennen lernen — ein Optimum der Lichtintensität für die Öffnungsbewegung der Stomata. Es ist

1) Die meisten Beobachtungen wurden zwischen 10^h 30 a. m. und 2^h p. n. durchgeführt, zu einer Zeit also, wo erfahrungsgemäß die Stomata ihre unter den obwaltenden Verhältnissen maximale Öffnungswerte aufweisen.

Vaccinium Myrtillus L.

Prot.	Datum und Stunde	rel. Feuchtigkeit	Temp.	Beleuchtung	Infiltrationsbefund	Anm.
		%	° C	t sec ¹⁾		
2 ba	1. VIII.; 10 ^h 45	68	20	28	8 (A ₂)	
aa	15. VII.; 1 ^h 45	59	20	30	A ₀ ; B ₁	Sämtl. ausgewachsene Bl. eines Exemplars
fγ	20. VIII.; 11 ^h 30	?	?	37	12 (A ₃₋₂)	
bβ	1. VIII.; 10 ^h 45	68	20	70	{ 7 (A ₃) 8 (A ₃) 7 (A ₃₋₂)	{ Drei verschiedene Individuen an derselben Lokalität
aβ	15. VII.; 1 ^h 45	68	20	85	A ₃ od. A ₃₋₂	Sämtl. ausgewachsene Bl. eines Exemplars
ca	3. VIII.; 11 ^h 30	47	20	95	14 (A ₃)!	
bγ	1. VIII.; 10 ^h 45	58	20	96	14 (A ₃)!	
aγ	15. VII.; 1 ^h 45	59	20	165	A ₃ !	Sämtl. ausgewachsene Bl. eines Exemplars
bε	1. VIII.; 10 ^h 45	58	20	300	12 (A ₂₋₃)	
bδ	1. VIII.; 10 ^h 45	58	20	300	14 (A ₂)	
eγ	17. VIII.; 11 ^h	68	13,6	540	12 (A ₂₋₃)	
cβ	3. VIII.; 11 ^h 30	47	20	600	17 (A ₂)	
eβ	17. VIII.; 11 ^h	68	13,6	600	10 (A ₂)	
cγ	3. VIII.; 11 ^h 30	47	20	840	12 (A ₁)	
fβ	20. VIII.; 11 ^h 30	?	?	960	12 (A ₀₋₁)	
fa	20. VIII.; 11 ^h 30	?	?	1140	12 (A ₀)	
cδ	3. VIII.; 11 ^h 30	47	20	1200	{ 8 (A ₁) 10 (A ₀)	{ Zwei verschiedene Individuen
d	3. VIII.; 5 ^h 30	46	19	1380	14 (A ₀); B ₀₋₁	

1) Vgl. Anm. 1 auf pag. 111.

Vaccinium vitis idaea L.¹⁾

Prot.	Datum und Stunde	rel. Feuchtigkeit %	Temp. °C	Beleuchtung t sec	Infiltrationsbefund	
					vorjährige Bl.	diesjährige Bl.
6 b a	1. VIII.; 10 ^h 45	58	20	28	{ 4 (A ₃₋₂) 5 (A ₃) 6 (A ₃)	{ 12 (A ₁) 12 (A ₁) 16 (A ₁)
c a	3. VIII.; 11 ^h 30	47	14,4	95	7 (A ₂₋₃)	{ 6 (A ₁) untere Bl. 2 (A ₂) mittlere „ 15 (A ₀) obere „
b γ	1. VIII.; 10 ^h 45	58	20	96	{ 6 (A ₂₋₃) 6 (A ₂)	{ 12 (A ₀) 15 (A ₀)
b ε	1. VIII.; 10 ^h 45	58	20	300	8 (A ₁)	8 (A ₀)
b δ	1. VIII.; 10 ^h 45	58	20	300	{ 8 (A ₀) 8 (A ₀)	{ 8 (A ₀) 12 (A ₀)
e β	17. VIII.; 11 ^h	68	13,6	600	{ 4 (A ₁): 2 (A ₀) 5 (A ₁)	{ 10 (A ₀) 8 (A ₀)
e a	17. VIII.; 11 ^h	68	13,6	780	6 (A ₀₋₁)	8 (A ₀)
c γ	3. VIII.; 11 ^h 30	47	20	840	7 (A ₀)	12 (A ₀)
d	3. VIII.; 5 ^h 30	46	19	1380	9 (A ₀ ; B ₀)	12 (A ₀ ; B ₀)

Melampyrum silvaticum L.

Prot.	Datum und Stunde	rel. Feuchtigkeit %	Temp. °C	Beleuchtung t sec	Infiltrationsbefund
3 g a	3 VIII.; 11 ^h 30		20	95	A ₃ (sämtliche Bl.)
i a	22. VIII.; 10 ^h		12	420	24 (A ₃)
i β	22. VIII.; 10 ^h		12	480	6 (A ₂₋₃)
g β	3. VIII.; 11 ^h 30		20	600	7 (A ₂)
i γ	22. VIII.; 10 ^h		12	600	6 (A ₂) mittlere Bl. 3 (A ₁) oberste „
h	3. VIII.; 5 ^h 30		19	1380	6 (A ₀)

1) Zwei Beobachtungen fielen aus unbekanntem Gründen ganz aus der Reihe heraus; sie wurden in dieser Tabelle nicht aufgenommen. Es ergab sich nämlich

entsprechend der Beleuchtung $t = 70 \text{ sec}$ für { vorjährige Bl.: (14) A₁
diesjährige „ (22) A₀
„ „ „ $t = 540 \text{ sec}$ „ { vorjährige „ (7) A₂
diesjährige „ (15) A₀

begreiflich, daß ein solches Optimum für die an schwache Intensität angepaßten Pflanzen eher zu erwarten ist als bei typischen Sonnenpflanzen; dementsprechend finden wir auch bei der durch höheren Lichtgenuß charakterisierten *V. vitis idaea* eine maximale Infiltration bei höheren Lichtstärken. In der Nähe des Lichtgenuß-Minimums ist eine Infiltration mit Alkohol überhaupt nicht mehr möglich, womit aber natürlich nicht gesagt sein soll, daß hier die Stomata dauernd und vollständig geschlossen wären; jedenfalls ist aber die Spaltweite relativ eine sehr geringe, vorausgesetzt, daß nicht andere Faktoren als das Licht gelegentlich eine Erweiterung des Spaltes veranlassen.

Die Untersuchungen an *Vaccinium vitis idaea* lassen ferner die interessante Tatsache erkennen, daß die Blätter der diesjährigen Triebe, obgleich sie zumeist schon ihre definitive Größe erreicht hatten, ihre Stomata nur unter den günstigsten Bedingungen öffneten, so daß die Regulation der Spaltweite hauptsächlich den vorjährigen Blättern zufällt¹⁾.

Da schon diese Versuche, welche an verschiedenen Tagen, also unter recht verschiedenen Bedingungen durchgeführt wurden, eine unverkennbare Abhängigkeit der Infiltration von der Beleuchtungsstärke erkennen ließen, war zu erwarten, daß diese Beziehung noch deutlicher hervortreten wird, wenn die Beobachtungen an demselben Tage innerhalb einer kürzeren Frist durchgeführt würden, wodurch eine größere Konstanz der in Betracht kommenden Faktoren gewährleistet wäre. Die Erwartungen wurden auch nicht getäuscht, wie aus nachstehenden Beispielen erhellt.

(Siehe Tabelle pag. 118.)

Auch in diesen Fällen tritt die Beziehung zwischen Beleuchtungsstärke und Spaltweite (genauer gesagt „Infiltrationsgröße“) deutlich zutage; *Knautia*, eine den Waldesschatten bevorzugende Pflanze, zeigt in Übereinstimmung mit den früheren Ausführungen eine Abnahme der Infiltration bei allzu hoher Lichtintensität. Das Lichtoptimum für die Öffnung der Stomata liegt somit bei den einzelnen Pflanzen verschieden hoch.

Die Befunde an *Knautia* und *Homogyne* gewähren überdies einen gewissen Einblick in den Regulationsvorgang. Die einzelnen Blätter derselben Pflanze verhalten sich unter denselben Umständen verschieden.

1) Gerade das entgegengesetzte Verhalten zeigen nach den Beobachtungen Neger's die Koniferen, bei welchen die Stomata einjähriger Nadeln die größere Beweglichkeit besitzen.

Knautia dipsacifolia (Host.) Gren et Godr. (Wurzelblätter). Serie 19.

Prot.	Datum	rel. Feuchtigkeit und Temp.	Beleuchtung t sec	Infiltrationsbefund
19c α	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	64	{ alte Bl. A ₀ mittlere „ A ₀ junge „ A ₀
β	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	117	{ alte „ A ₁ mittlere „ A ₁₋₂ junge „ A ₀
γ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	145	{ alte „ A ₁ mittlere „ A ₁ , A ₁₋₂ junge „ A ₀
δ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	350	{ alte „ A ₁ (B ₂₋₃) mittlere „ A ₁ (B ₁) junge „ A ₀ (B ₀)
ϵ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	480	{ alte „ A ₁ mittlere „ A ₁₋₂ junge „ A ₀₋₁
ζ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	1020	{ alte „ A ₀ (B ₀) mittlere „ A ₀ (B ₁) junge „ A ₀ (B ₁)

Carlina acaulis L.

23b α	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	55	A ₂ (alle ausgewachsenen Bl.)	Serie 23.
β	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	84	A ₂ „ „ „	
γ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	350	A ₁ „ „ „	
δ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	480	A ₁ „ „ „	
ϵ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	1020	A ₀₋₁ „ „ „	
ζ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	1500	A ₀ „ „ „	

Homogyne alpina (L.) Cass.¹⁾

Serie 24.

Prot.	Datum	Stunde	rel. Feuchtigkeit und Temp.	Beleuchtung t sec	Infiltrationsbefund
24a α	Anf. Juli	1 h 45	59 %; 20°	30	{ Bl. 1 A ₁ „ 2 A ₂ (-3) „ 3 A ₃ „ 4 (jüngstes Bl.) A ₁
β	„ „	1 h 45	59 %; 20°	85	{ „ 1 A ₂ „ 2 A ₂ „ 3 A ₂ „ 4 A ₂ „ 5 A ₀ „ 6 A ₀
γ	„ „	1 h 45	59 %; 20°	165	{ „ 1 A ₀ „ 2 A ₂ „ 3 A ₁ „ 4 A ₀ „ 5 A ₀
δ	„ „	1 h 45	59 %; 20°	387	sämtliche Bl. A ₀

1) Zur Untersuchung gelangten jedesmal sämtliche Blätter eines Individuums. Mit 1 ist stets das älteste Blatt bezeichnet.

Immer sind es, normale Bedingungen vorausgesetzt, die Blätter mittleren Alters, welche auf Beleuchtung am stärksten reagieren, d. h. eine gegenüber älteren und jüngeren Blättern geförderte Infiltration erkennen lassen.

Da mir eine Kontrolle der mit Hilfe der Infiltrationsmethode gewonnenen Ergebnisse wünschenswert schien, habe ich wenigstens in einem Falle, nämlich bei *Impatiens parviflora* den Spaltzustand in Abhängigkeit von der Lichtintensität mikroskopisch untersucht. Die genannte Pflanze, welche in den hiesigen Gärten überall verwildert, stand mir stets frisch und reichlich zur Verfügung. Während ich die von verschiedenen hellen Lokalitäten stammenden Pflanzen mikroskopisch untersuchte, die mir nach dem Ausnehmen aus dem Boden sogleich in Wasser eingestellt überbracht wurden, was nur wenige Minuten in Anspruch nahm, ermittelte mein Assistent, Herr Dr. Fr. Weber, die Lichtintensitäten der betreffenden Standorte, von denen ich erst nach Ablauf der Versuchsserie Kenntnis nahm.

Die Spaltweite wurde immer an einer größeren Zahl von Spaltöffnungen aus der breitesten Region des Blattes ermittelt. Ich gebe nicht nur den Mittelwert, sondern auch die Einzelmessungen (in Teilstrichen des Okularmikrometers) wieder, da sie zeigen, innerhalb welcher Grenzen die Spaltweiten ein und desselben Blattes schwanken. Die in den Tabellen gebrauchte Bezeichnung $(m)_n$ bedeutet, daß bei n -Spaltöffnungen hintereinander dieselbe Spaltweite von m -Teilstrichen ermittelt wurde.

(Siehe Tabelle pag. 120.)

III. Verhalten der Stomata bei Lichtentzug.

Schon Leitgeb machte die Beobachtung, daß sich die Stomata gewisser Pflanzen in der Nacht nicht zu schließen vermögen, was von Schwendener u. Schellenberg jedoch auf Beobachtungsfehler zurückgeführt wurde. Nach beiden Forschern bewirkt vielmehr die nächtliche ebenso wie die künstliche Verdunklung ausnahmslos einen Verschuß der Stomata. Eine wiederholte, mit verschiedenen Methoden durchgeführte Untersuchung von seiten einer ganzen Reihe von Autoren, wie Stahl, Darwin, Molisch und zuletzt Stein, hat jedoch zu einer Rehabilitierung Leitgeb's geführt. Stimmen die Angaben bezüglich der von verschiedenen Seiten als Ausnahmen namhaft gemachten Pflanzen zwar nicht immer überein, so steht es doch fest, daß manche Pflanzen wenigstens bei einer bestimmten, meistens nicht näher bekannten Bedingungskonstellation, ihre Stomata in der Nacht nicht schließen.

Impatiens parviflora. I.

Versuch am 30. V. 1913; $t = 22^{\circ}$; rel. Feuchtigkeit 47%. Wolkenloser Himmel.
Untersuchung an Blättern des ersten Nodus. Beginn 10^h 30 a. m.

Beleuchtung t sec ¹⁾	Zahl der Stomata		Zahl der offenen Stomata in %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
	offen	ge- schlossen			
7 ²⁾	15	15	50	ca 0.8	ca. 0.8
7 ³⁾	25	0	100	1.8, 1.2, 1, 0.8, 1.2, (1) ₂ , 0.8, 1.5, 1.4, 0.6, 1.4	1.14
45	25	0	100	(2) ₂ , 1.8, 2, 1.8, 2.2, 2, 2.4, 2.2, 2.8, 2, 1.8	2.08
135	14	25	35,9	1, 0.4, 0.2, 0.8, (0.2) ₂ , 0.6, (0.4) ₂	0.46
204	5	34	12,8	ca. 0.2	ca. 0.2

Impatiens parviflora. II.

Versuch am 21. VI. 1913; $t = 17^{\circ}$; trübes, feuchtes Wetter. Vor und nach dem
Versuch anhaltender Regen. Blätter des ersten Nodus abgelöst; Untersuchung an
Blättern des zweiten und dritten Knotens.

Be- leuch- tung t sec	Nr. des Kno- tens	Zahl der Stomata		Zahl der offenen Stomata in %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
		offen	ge- schlossen			
26	II.	25	0	100	(1.8) ₂ , 1.4, (1.2) ₂ , 2, 1.8, 2, 2.2, (1.4) ₂ , 2	1.68
	III.	25	0	100	1.6, 2, 1.8, (2.2) ₂ , 2, 2.8, (2.4) ₂ , 1.6, 2.8, 1.6, 2.4, 2.8, 3	2.24
85	II.	25	0	100	1.8, 1.6, 1, 2, 2.6, 1.8, 1, 1.2, (1.4) ₂ , 2.4, (1.8) ₂ , 2.4	1.72
	III.	25	0	100	2.6, (2.2) ₂ , 1.8, 2.2, 2, 2.2, 2.6, 2.4, 2, 2.6, 1.8, 2.2, 2.6	2.24
195	II.	25	0	100	2.2, 2.4, 1.6, 1.8, 1.6, 1.8, 1.2, 1.8, 1.2, 1, (0.8) ₂ , 2, 2.2	1.6
	III.	25	0	100	3, 2, 2.2, 2, 2.8, 2.6, 1, 1.6, (2.4) ₂ , 1.4, 2, (2.8) ₂ , 2, 2.4	2.21
475	II.	25	0	100	1.2, 1.8, (0.8) ₃ , 2, 0.8, 0.6, (0.8) ₂ , 1, 1.6, 0.8, 0.6, 1.2)	1.04
	III.	25	0	100	1.8, 0.8, (1) ₂ , 0.6, 1.8, (1) ₂ , 1.4, 0.8, 1.4, 1, 1.8	1.18

1) Vgl. Anm. 1 pag. 111.

2) Seit längerem besonnt.

3) Seit kurzer Zeit besonnt.

Impatiens parviflora. II (Fortsetzung).

Beleuchtung t sec	Nr. des Knotens	Zahl der Stomata		Zahl der offenen Stomata in %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
		offen	geschlossen			
545	II.	30	0	100	1, 1.4, (1) ₂ , (1.4) ₂ , 1.2, 0.2, 0.4, 1.6, 0.8, 1, 1.6, 0.6, 1, 0.6	1.01
	III.	25	0	100	1, 1.2, 0.8, 1.6, 0.8, 1.4, 1, 1.2, 0.6, 0.8, (1) ₂	
710	II.	30	6	83,3	(0.6) ₂ , (0.2) ₆ , 0.4, (0.6) ₂ , 1.8, 0.2, 0.4, 0.2, 0.4	0.44
	III.	25	1	96	(0.4) ₂ , (0.6) ₃ , (0.8) ₂ , 0.2, 0.6, 0.8	0.58

Impatiens parviflora. III.

Versuch am 8. VII. 1914; t = 17,5°; rel. Feuchtigkeit 86 %. — Pflanzen in Blüte.
Zur Untersuchung kommen Blätter verschiedenen Alters.

Beleuchtung t sec	Nr. des Blattes ¹⁾	Zahl der Stomata		Zahl der offenen Stomata in %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
		offen	geschlossen			
15	4	11	30	26,8	(0.2) ₂ , (0.6) ₂ , 0.2, 0.6, 0.4, 0.2, 0.6, 0.8	0.44
	7	25	2	92,6	0.8, 1.2, (2) ₂ , 1.6, (1.2) ₃ , 0.8, 1.4, (0.4) ₃	1.12
	9	25	0	100	0.4, 0.6, 1, 0.6, 1.4, 0.8, (0.6) ₃ , 1.6, 0.6	0.80
25	2	30	3	90,91	1.6, (1) ₂ , 0.6, (1.2) ₂ , 1, 0.4, 0.2, 1.4, 1.2, 0.8	0.96
	4	25	7	78,1	(0.4) ₄ , 0.2, (0.4) ₂ , (0.6) ₂ , 0.8, 1.4, (0.8) ₂	0.58
	7	25	0	100	1, (0.8) ₂ , (1.2) ₂ , 0.6, 2, (0.6) ₃ , (0.8) ₃	0.91
50	2	25	0	100	1.2, 1.8, 0.8, 1.2, 0.8, 1.4, 1, 1.4, (0.6) ₂	1.08
	4	25	0	100	1.6, 1.2, 0.8, 1.2, 1, 0.8, (1.2) ₂ , 0.6, 1.2	1.08
	8	25	0	100	1.8, 0.6, 1.4, 1.2, 0.4, 1.8, 0.4, 0.8, 1.2, 1, 0.8, 1	1.03
170	a	25	0	100	2.8, 3, 1, (2.6) ₃ , 2.4, 3.2, 3, 2.6, 3	2.62
	b	25	0	100	2.4, (2.8) ₂ , 3.2, 2.4, 2, 3, 2, 2.6, 1.8, 2.2, 2.4	2.46
	c	25	0	100	1.8, 0.8, 1.8, 2, 2.2, 1.6, (1.8) ₂ , (1.6) ₂ , 1.8	1.71

1) Von unten nach oben gezählt.

Impatiens parviflora. III (Fortsetzung).

Beleuchtung t sec	Nr. des Blattes	Zahl der Stomata		Zahl der offenen Stellen in %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
		offen	geschlossen			
480	2	25	0	100	1.2, 1.8, 0.8, 1.2, 0.8, 1.4, 1, 1.4, (0.6) ₂	1.08
	4	25	0	100	1.6, 1.2, 0.8, 1.2, 1, 0.8,, (1.2) ₂ , 0.6, 1.2	1.08
	8	25	0	100	1.8, 0.6, 1.4, 1.2, 0.4, 1.8, 0.4, 0.8, 1.2, 1, 0.8, 1	1.03
715	2	25	0	100	1, (0.8) ₂ , (0.2) ₃ , 0.8, (6.6) ₂ , (0.8) ₂ , (0.6) ₂ , 0.2	0.58
	4	25	0	100	0.4, 0.6, (0.4) ₂ , 0.8, 0.6, 0.2, (0.4) ₂ , 0.2	0.44

Dessen ungeachtet besteht aber meines Erachtens doch die Angabe Schwendener's zu Recht, daß „absolute oder auch nur relative“ Dunkelheit zu einer Schließbewegung führt. Erstens sind die durch Lichtentzug geschaffenen Bedingungen nicht identisch mit den sich während der Nacht einstellenden komplizierten Bedingungskonstellationen, die aus sekundären Gründen einer Schließbewegung entgegenarbeiten können; zweitens tritt wohl auch nachtsüber stets eine Verengung der Stomata auf, die allerdings in gewissen Fällen nicht bis zu einem „hermetischen“ Verschluß fortschreitet. Nach Stein (l. c. pag. 58) bildet ein „völliger Spaltenverschluß überhaupt eine Ausnahme gegenüber vielen Modifikationen bei Abend eintretender Spaltenverengung“. Ebenso, wie wir bei nyktinastischen Bewegungen von „Öffnungs- und Schließbewegungen“ ohne Rücksicht auf die dabei erreichte Bewegungsamplitude sprechen, müssen wir jede „Spaltverengung“ als „Schließbewegung“ gelten lassen, gleichviel, ob der Verschluß ein vollkommener ist oder nicht, was ja vielfach von Konstruktionsdetails der Schließzellen und anderen sekundären Momenten abhängt. Vom biologischen Standpunkte ist es zweifellos von Interesse zu erfahren, daß nyktinastische Pflanzen nach Stahl und Stein ihre Stomata nachtsüber im Durchschnitt weniger vollkommen verschließen als Pflanzen ohne Schlafbewegungen. In bezug auf das physiologische Verhalten bilden aber solche Fälle keine Ausnahme. „Eine Verengung der Spalten dagegen“ — äußert sich Stein selbst (l. c. pag. 10) — „findet fast allgemein statt, sie ist nur mittels der Infiltrationsmethode nicht erkennbar.“ Nach unseren Erfahrungen wird somit ganz allgemein durch Verdunkelung eine Schließbewegung der Stomata eingeleitet.

Eine andere Frage ist es, ob sich Stomata bei konstanter Dunkelheit wieder zu öffnen vermögen. Die von mehreren Seiten vermutete Periodizität der stomatären Bewegung konnte bisher nicht erwiesen werden. Hingegen konnte Stein an einer Reihe von Pflanzen eine „starke Öffnungsbewegung am ersten Dunkeltage“ beobachten, die allmählich wieder rückgängig gemacht wird. Verfasserin läßt es unentschieden, ob diese Öffnungsbewegung als einmalige Nachwirkung des Lichtreizes am vorhergegangenen Tage aufzufassen ist oder ob andere Vorgänge dabei im Spiele sind.

Ich konnte im Sommer 1913, ehe mir die eben erwähnten Untersuchungen bekannt geworden waren, eine ähnliche Erscheinung an *Impatiens parviflora* durch direkte mikroskopische Untersuchung der Stomata feststellen. Ich gebe zur Illustration nur einen Versuch wieder.

Pflanze aus tiefem Schatten mit wenig Assimilaten; samt Wurzelsystem sorgfältig ausgenommen in Brunnenwasser übertragen und sofort in den Dunkelschrank eingebracht. Versuchsbeginn am 1. VII. p. m.

Zahl der beobachteten Stomata:

		offen	geschlossen
	Blatt I und II	2	25
	„ VI	0	25
	„ VIII	6	30
2. VII. a. m.	Blatt I, IV, VII, IX: Stomata durchaus geschlossen		
3. VII. „ „	„ I, IV, VII, IX: „ „ „		
4. VII. „ „	„ I: Blatt abgefallen, Stomata geschlossen		
	IV	30 (weit offen)	5 geschlossen
	VII	25 „ „	12 „
	IX	10 „ „	25 „
5. VII. „ „	„ III, IV, VII: Bl. dem Vertrocknen nahe, zumeist geschl. Stom.		
	VIII	25 (weit offen)	0 geschlossen
	IX	25 „ „	0 „
	X ¹⁾	30 „ „	4 „
6. VII.	Sämtliche Blätter bis auf die beiden jüngsten (X und XI) abgefallen; Stomata an diesen fast durchaus geschlossen.		

Die zunächst im Dunkeln sich schließenden Stomata waren somit am 3. Tage in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle weit geöffnet, ohne daß gegenüber den vorhergehenden Tagen in den äußeren Bedingungen eine wesentliche Veränderung vor sich gegangen wäre. Die hierdurch außerordentlich gesteigerte Transpiration führte zu einem vollständigen Vertrocknen der ausgewachsenen Blätter, die am folgenden Tage abgestoßen wurden, so daß nur mehr die im Wachstum befindlichen

1) Junges, kaum 2,5 cm langes, im Wachstum befindliches Blatt.

Blätter erhalten blieben, die ihre Stomata schlossen und sich in diesem Zustande noch viele Tage frisch erhielten.

Ich habe eine Reihe von derartigen Versuchen durchgeführt und insofern dasselbe Ergebnis erzielt, als stets im Dunkeln die Majorität der Stomata einzelner oder aller Blätter sich öffneten. Die Öffnungsbewegung setzte bisweilen schon am 2., bisweilen erst am 4. Tage ein. Wurde hingegen ein reich beblätterter Sproß abgeschnitten in Wasser eingestellt, so trat oft schon nach kurzer Zeit offenbar infolge ungenügender Wasserversorgung durch die Schnittfläche ein Welken ein; die Pflanze gewann ihren Turgor nicht wieder, die Stomata blieben in diesem Falle dauernd geschlossen; zur Öffnungsbewegung ist eben ein gewisser Turgeszenzgrad unerlässlich. Worauf die früher oder später im Dunkeln auftretende Öffnung der in Wasser eingestellten unversehrten Pflanzen beruht, vermag ich noch nicht anzugeben.

Von einer „Nachwirkung“ des Lichtes kann in diesem Falle natürlich keine Rede sein, da die Öffnungsbewegung sich in der Regel erst nach mehrtägiger Verdunkelung, dann aber mit großer Intensität einstellte. Daß die Öffnung etwa passiv dadurch erfolgte, daß infolge Turgorverlustes der Epidermiszellen, der auf der Spaltöffnung lastende Gegen-
druck sinkt, ist ebensowenig anzunehmen; dagegen spricht unter anderem schon die Tatsache, daß sich die geöffneten Stomata beim Welken und — wenigstens an jungen Blättern — auch spontan unter gleichbleibenden Bedingungen wieder zu schließen vermögen. Ich führe daher die Öffnung der Stomata bei konstantem Lichtentzug auf tiefgreifende Stoffwechselveränderungen zurück, welche als Folge andauernder Verdunkelung zu erwarten sind¹⁾.

Ich glaube einstweilen nur beobachtet zu haben, daß der Zeitpunkt der Öffnung in einem Zusammenhange steht mit der vor dem Versuchsbeginn vorhandenen Quantität der Assimilate, doch bedarf die Erscheinung noch einer eingehenden Untersuchung. Aber schon die Tatsache an sich, daß unter Umständen geschlossene Stomata sich in konstanter Dunkelheit zu öffnen vermögen, scheint mir von Wichtigkeit zu sein, denn sie läßt unzweifelhaft erkennen, daß die Öffnungsbewegung der Stomata unabhängig vom Prozeß der CO₂-Assimilation vollzogen werden kann, während nach der herrschenden

1) Von der Erwägung ausgehend, daß vielleicht die Zunahme der Azidität des Zellsaftes dabei eine Rolle spielen könnte, veranlaßte ich eine systematische Untersuchung über Beeinflussung der Spaltöffnungsbewegung durch Säuren, die ihrem Abschlusse entgegen geht.

Anschauung die im Assimilationsprozeß gebildete osmotische Substanz allein zur Öffnung der Stomata zu führen vermag.

IV. Der Einfluß von CO_2 auf die Stomatärbewegung.

Die letzterwähnten Erfahrungen und andere Beobachtungen bestimmten mich, den Einfluß von CO_2 des näheren zu untersuchen.

„Schon aus der anatomischen Tatsache, daß die Schließzellen gewöhnlich Chlorophyll führen, die anderen Epidermiszellen aber nicht“, sagt Schellenberg (l. c. pag. 174), „läßt sich vermuten, daß die Schließzellen selbständig assimilieren können und dadurch ihren Turgor zu verändern imstande sind. Schwendener hat, gestützt auf diese Tatsache, den Schließzellen allein die Fähigkeit zugesprochen, durch die Assimilation ihren Turgor zu verändern und damit selbständig die Bewegung der Spaltöffnungen herbeizuführen“. Und er setzt weiter folgerichtig fort: „Ist diese Argumentation richtig, dann müssen die Spaltöffnungen in einer kohlenstofffreien Atmosphäre nicht mehr funktionieren, weil sie keine Kohlensäure mehr assimilieren können. Die Spaltöffnung muß also unter dieser Bedingung stets geschlossen sein“.

Auch Kohl schließt sich dieser Auffassung an und äußert die Vorstellung, daß die Öffnung der Stomata nur durch den Unterschied im Chlorophyllbesitz der Schließzellen gegenüber den Epidermiszellen ermöglicht wird. „Enthielten die Epidermiszellen in gleicher Weise wie die Schließzellen Chlorophyll, so würden sich die Spalten nach Belichtung schließen müssen, wenn auch nur durch eine passive Bewegung der Schließzellen.“ Diese Vorstellung geht jedenfalls zu weit. Die an der erwähnten Stelle angeführten Beobachtungen an Pflanzen mit chlorophyllhaltigen Epidermiszellen, deren Spalten sich dementsprechend bei Belichtung schließen oder nur sehr schwach öffnen, beruhen wohl auf Irrtum. Ich habe von den dort namhaft gemachten Beispielen eine Anzahl selbst wiederholt untersucht — wie *Impatiens*, *Melampyrum* sp., *Ranunculus Ficaria*, *Lamium purpureum* und eine Reihe von Farnen — kann jedoch kein abnormes Verhalten im Lichte beobachten.

Um die Frage zu entscheiden, ob eine „Reizwirkung des Lichtes auf das farblose Plasma“ die Öffnung der Spalten veranlaßt oder ob die durch die Assimilationstätigkeit der Chloroplasten gelieferte osmotische Substanz hierfür maßgebend ist, verglich Kohl das Verhalten chlorophyllhaltiger Schließzellen mit dem chlorophyllfreier im direkten Sonnenlichte. Zu den Versuchen dienten die Stomata weißgestreifter

Rassen von *Evonymus japonicus* und *Oplismenus imbecillis*, sowie die korollinischen Kelchblätter von *Clerodendron Balfouri*. Das „erwartete“ Resultat ergab, „daß die Schließzellenbewegung bei Chlorophyllarmut eine sehr träge war, bei gänzlichem Chlorophyllmangel in den Schließzellen aber ganz ausblieb bei Belichtung“. Ohne die Richtigkeit der Kohl'schen Beobachtungen zu bezweifeln, wird man ihnen doch keine sonderliche Beweiskraft zusprechen können, da ja mit dem Mangel an Chlorophyll auch andere abnorme Bedingungen verknüpft sein können, welche das Spiel der Spaltöffnungen beeinflussen.

Demgegenüber scheinen die Versuche Schellenberg's wesentlich beweiskräftiger. Er fand die Stomata von *Iris germanica*, *Helleborus* sp., *Aconitum lycoctonum* u. a. der Annahme entsprechend in CO₂-freier Atmosphäre geschlossen, während die gleichen Pflanzen, die sich in nicht CO₂-freier Atmosphäre befanden, ihre Spaltöffnungen geöffnet hatten (l. c. pag. 175).

Diese Versuche wurden denn auch in der Regel für beweiskräftig gehalten. So beruft sich etwa Schwendener-Holtermann auf sie, um daraus die Bedeutung der Stomata für die Assimilation zu deduzieren: „Zum Schlusse bemerke ich, daß die Aufgabe der Spaltöffnungen unzweifelhaft nicht — wie oft genug behauptet wird — darin besteht, die Transpiration zu regulieren; sie steht vielmehr im Dienste der Assimilation, deshalb schließen sie sich bei Mangel an Kohlensäure¹⁾“ (l. c. pag. 93).

Leider sind die in dieser, wie wir sehen, prinzipiell wichtigen Frage entscheidenden Versuche bei Schellenberg in bedauerlicher Kürze wiedergegeben und lassen — wie schon Darwin hervorhob — Zweifel aufkommen, ob bei der gewählten Versuchsanordnung tatsächlich eine CO₂-freie Atmosphäre erzielt wurde. Es ist fraglich, ob der Luftstrom, der durch 2 Tage hindurch eine nur 10%ige KOH-Vorlage passierte, (die Beschaffenheit der Vorlage ist nicht angegeben) beim Eintritt in die Glocke, unter der die Pflanzen, d. h. abgeschnittenen Blätter und Zweige, untergebracht waren, seines CO₂-Gehaltes vollständig beraubt war und noch fraglicher, ob die produzierte Atmungskohlensäure durch einen langsamen Luftstrom aus der Glocke entfernt werden konnte. Da in der Glocke selbst für eine Absorption der Atmungs-CO₂ anscheinend nicht gesorgt war, halte ich sogar eine Anreicherung von CO₂ unter diesen Umständen nicht für ausgeschlossen.

1) Von mir gesperrt.

Die Schellenberg'schen Ergebnisse müssen heute um so mehr Bedenken erregen, als inzwischen Darwin allerdings bei anderen Pflanzen (Narcissus, Tropaeolum, Campanula und Taedia) gerade zum entgegengesetzten Resultate gelangte; die Stomata blieben bei Abwesenheit von CO_2 offen, während sie sich in einer Kohlensäureatmosphäre schlossen. Daß die differenten Ergebnisse in einem verschiedenen Verhalten der Versuchspflanzen beider Autoren begründet sind, ist wohl von vornherein kaum wahrscheinlich, eher ist die Methode hierfür verantwortlich zu machen.

Burgerstein äußert die Vermutung, daß der relativ kleine und normal immer vorhandene Kohlensäuregehalt der Luft keinen wesentlichen Einfluß auf den Öffnungszustand der Spaltöffnungen ausübt und daß daher, wenn belichtete Spaltöffnungen in normaler Luft sich öffnen, sie dies auch in einer kohlenstofffreien Atmosphäre tun (l. c. pag. 37). Vom Standpunkte Schwendener's müßte hingegen offenbar die gegenteilige Vermutung die größere Wahrscheinlichkeit für sich haben; ist doch die Produktion osmotischer Substanz in den Schließzellen, welche für die Öffnungsbewegung maßgebend sein soll, an die CO_2 -Assimilation gebunden.

Einige gelegentliche Erfahrungen bestärkten jedoch meine Zweifel an der Richtigkeit dieser Anschauung.

Werden Blätter oder Blattfragmente, deren Stomata sich im Dunkeln geschlossen haben, völlig submergiert, so öffnen sich die Spalten auch bei weiterem Lichtentzuge ebenso wie beim Übertragen in helles Licht; die Öffnungsbewegung geht jedoch im Dunkeln wesentlich langsamer vor sich als unter Mitwirkung des Lichtes und führt nur zu einer geringen Spaltweite. Ein derartiger Versuch (vom 2. Juni 1913)¹⁾, den ich zur Illustration anführe, ergab folgendes Resultat:

	Prozente der offenen Stomata	
	a) in direktem Sonnenlichte	b) im Dunkeln
nach 3 Min.	64,5	—
„ 5 „	—	0
„ 6 „	73,6	—
„ 10 „	100,0	8
„ 30 „	100,0	10

Das Ergebnis ist insofern bemerkenswert, als sich dabei der beherrschende Einfluß des Lichtes unter Bedingungen erkennen läßt, die

1) Die beiden Versuchsserien wurden unmittelbar nacheinander durchgeführt.

jedenfalls der CO_2 -Assimilation durchaus ungünstig sind. Dieses prinzipiell wichtige Ergebnis findet eine weitere Stütze in dem nachfolgenden Versuche, der gleichfalls des öfteren mit ähnlichem Erfolge durchgeführt wurde.

Versuch vom 17. V. 1913.

Impatiens parviflora. Pflanze aus schwach diffusem Licht; Stomata geschlossen. Blätter submergiert: a) in normales (aq. font.), b) in ausgekochtes und filtriertes Brunnenwasser (aq. dec.) von gleicher Temperatur und sofort hellem Tageslichte ausgesetzt.

Durchschnittliche Spaltweite:

a) in aq. font. b) in aq. dec.

9 h 40 (Beginn)	—	—
10 h 10	1,2	0,82
11 h 20	1,38	0,82

Wegen zunehmender Infiltration der Interzellularen in aq. dec. Vers. abgebrochen.

Der Versuch läßt einen deutlichen Einfluß des Mediums auf die Spaltweite erkennen. Bei gleicher Beleuchtungsstärke ist die Öffnungsweite der Zentralspalte nach derselben Expositionsdauer in ausgekochtem Wasser beträchtlich geringer als in lufthaltigem Wasser. Welche Faktoren die Differenz bedingen, läßt sich aus diesem Versuche natürlich nicht entnehmen. Ich möchte zunächst nur die Tatsache hervorheben, daß im ausgekochten Wasser somit unter völligem oder jedenfalls fast vollständigem Ausschluß der Assimilationstätigkeit immerhin eine Öffnungsbewegung eingeleitet wurde, die — wie ich hinzufügen kann — bei Lichtabschluß jedenfalls beträchtlich geringfügiger ausfällt oder verzögert ist.

Zur Entscheidung der Frage wurden nachstehende Versuche durchgeführt.

1. Wirkung von CO_2 -Entzug bei Lichtabschluß.

Die Versuchsanordnung war folgende: Nach Eintritt des Spaltverschlusses im Dunkeln (seltener nach erfolgtem Welken) wurde aus einem Interkostalraum eines ausgewachsenen Blattes ein Fragment ausgeschnitten und der Spaltzustand mikroskopisch kontrolliert. Hierauf wurde es in zwei gleiche Teile von ca. 16—25 mm² zerschnitten und jedes Blattfragment mit seiner Oberseite auf entsprechend größere Deckgläser aufgelegt, die mit einer doppelten Lage mit aq. dest. durchfeuchteten Filterpapiers bedeckt waren. Durch sanftes Andrücken wurde dafür gesorgt, daß die Blattoberseite innig dem feuchten Filterpapier anlag, während jede direkte Benetzung der Unterseite streng vermieden wurde. Die so adjustierten Deckgläschen wurden nun möglichst

schnell auf den abgeschliffenen und eingefetteten Rand zylindrischer Gläschen von ca. 6 cc, Inhalt aufgedichtet, die unmittelbar vorher einige Millimeter hoch mit destilliertem Wasser bzw. zur Absorption des CO_2 mit konzentrierter KOH gefüllt worden waren, worauf sie bis unmittelbar zur Untersuchung in den Dunkelschrank übertragen wurden. Zur mikroskopischen Prüfung wurden die Blattstückchen mit der Pinzette auf einen trockenen Objektträger übertragen. Sollte der Versuch fortgesetzt werden, was zumeist unterlassen wurde, so wurde das Filterpapier neuerdings befeuchtet und die KOH erneuert. Bei dieser Versuchsanstellung ließ sich allerdings eine ungleiche Luftfeuchtigkeit in den Parallelversuchen nicht vermeiden. Die konzentrierte Lauge bedingte natürlich, daß nicht nur CO_2 , sondern auch Wasserdampf absorbiert wurde; das Filterpapier trocknete auch in diesem Falle sichtlich rascher aus. Die Bedingungen für eine Öffnungsbewegung der Stomata waren somit von vornherein für die Blätter im CO_2 -freien Raum wesentlich ungünstiger.

Wie die nachfolgende Tabelle zeigt, war jedoch trotzdem die Öffnungsbewegung in der CO_2 -freien Atmosphäre stets begünstigt. Gewöhnlich ist nicht nur der Prozentsatz der offenen Stomata ein größerer, sondern auch die in gleicher Zeit erzielte Öffnungsweite eine ansehnlichere. Die Differenzen sind so augenfällig, daß etwaige Schätzungsfehler gar nicht in Betracht kommen.

(Siehe Tabelle pag. 130.)

Eine Serie derartiger Versuche, welche in dieser Zusammenstellung keine Aufnahme fanden, führte zwar zu dem gleichen Ergebnisse, konnten aber nicht als einwandfrei gelten. Ich hatte die Versuchsgefäße mit einer etwas zu reichlichen Wassermenge beschickt und das die Blattfragmente tragende Deckglas unmittelbar nach dem Eintragen eines Stückchens Ätzkali aufgelegt. Bei der Untersuchung zeigte sich, daß die Unterseite des Blattfragmentes von einigen alkalisch reagierenden Tröpfchen bedeckt war. Infolge der vorübergehenden starken Erwärmung bei der Lösung des Ätzkalis hatte sich offenbar Wasser kondensiert und bei dem energischen Lösungsprozesse waren Kaliteilchen mitgerissen worden. Es konnte somit der Einwand erhoben werden, daß auch in einigen der früheren Versuche, obgleich nur wenig Lösungsmittel geboten wurde, derselbe Übelstand aufgetreten sein könnte, die Öffnung der Stomata somit eine unmittelbare Wirkung der Alkaleszenz und nicht des CO_2 -Entzuges wäre.

Prot.	Datum	Versuchsdauer Min.	normal			CO ₂ -frei		
			Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite	Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
XB	31. V. 13. 9 h 30 a. m.	30	39	(0.2) ₂ , 0.5, 0.2, 0.4, 0.2, 0.4	0.3	68	(0.2) ₂ , 0.4, 0.6, 0.4, 0.2, (0.4) ₂ , 0.6, (0.4) ₂ , 0.2, 0.6	0.38
XIV	31. V. 5 h 10 p. m.	30	43	(0.2) ₂ , 0.6, (0.2) ₂	0.28	94	(1) ₂ , (0.6) ₂ , 0.4, 0.8, (0.4) ₂ , 0.2, 0.8	0.62
XV	2. VI. 5 h 17	30	68	(0.2) ₃ , (0.4) ₂ , (0.2) ₃ , (0.4) ₂	0.28	88	1, 1.2, (0.8) ₂ , 1, 0.8, 1.4, 1, 0.8, 0.6, 1, 0.6 vertrocknet	0.92
		40	58	0.6, 0.2, 0.4, (0.2) ₂ , (0.4) ₂	0.32			
		20	43	(0.5) ₂ , (0.2) ₃ , (0.4) ₂	0.34			
XVI	3. VI. 11 h 30	25	25	0.4, 0.2, 0.6, (0.2) ₂ , 0.4	0.33	100	(0.2) ₄ , (0.4) ₅ , 0.8, 0.6, 0.8, (0.4) ₂ , (0.2) ₅ , 0.4, 0.8 vertrocknet	0.38
		40	25	(0.2) ₂ , (0.4) ₃ , 1, (0.2) ₃	0.36			
XVII	3. VI. 11 h 30	25	26	(0.2) ₄ , 0.6, 0.4, 0.2	0.29	87	0.4, (0.2) ₄ , 0.6, (0.4) ₄ , (0.6) ₂ , (0.4) ₂ , (0.2) ₂	0.36
	3. VI. 11 h 30	50	18	(0.2) ₂ , 0.4, (0.2) ₂ , (0.4) ₂ , (0.2) ₂	0.27	100	(0.4) ₄ , 0.6, 0.4, 0.2, 0.4, 0.8, 0.6, (0.4) ₂ , 1, 0.4, 0.6, (0.8) ₂ , 1, 0.8, 1.2, 0.8	0.61
XX	5. VII. 5 h 9	30	59	(0.4) ₄ , 0.6, 0.2, (0.4) ₂ , (0.2) ₂ , (0.4) ₃ , (0.2) ₃	0.34	95	(0.4) ₂ , (0.6) ₂ , 0.8, (0.2) ₂ , (0.4) ₆ , 0.2, (0.6) ₂ , (0.2) ₃ , (0.4) ₂ , (0.8) ₂ , (0.2) ₂ , (0.4) ₂ , 0.6	0.42
XXII	6. VII. 10 h 40	30	22	0.2, 0.4, 0.2, 0.4, (0.2) ₃	0.26	68	1.2, (0.4) ₂ , 1, 0.4, 0.2, 0.4, 0.2, (0.4) ₃ , 0.2, 0.4	0.46
	6. VII. 11 h 30	10	23	(0.2) ₄ , (0.4) ₂ , (0.2) ₂ , 0.4, (0.2) ₃	0.25	71	(0.6) ₂ , 0.2, 0.4, (0.2) ₄ , 0.6, 0.2, (0.4) ₂	0.35
	6. VII. 11 h 30	20	18	(0.2) ₃ , (0.4) ₂	0.28	94	0.8, 0.6, 0.4, 1, 0.6, 0.8, 0.4, 1.2, (0.8) ₃ , 0.6, 0.8, 1, 0.2	0.72

Infolgedessen habe ich noch eine Versuchsserie durchgeführt, bei der wieder an Stelle des festen Ätzkali eine konzentrierte KOH-Lösung in Anwendung kam, die sich vorher zuverlässig auf Zimmertemperatur abgekühlt hatte; überdies überzeugte ich mich stets am Ende des Versuchs von der neutralen Reaktion der Filterpapierunterlage. Wie in den früheren Experimenten waren die über KOH befindlichen Objekte sichtlich gewelkt und oberflächlich vollkommen trocken.

Zum Versuche dienten Blattfragmente, die für jeden Parallelversuch demselben Interkostalstück der Lamina entnommen worden waren; die Stomata waren vor Versuchsbeginn durchaus geschlossen, die Versuche wurden bei Lichtabschluß durchgeführt. Das Ergebnis ist in nachstehender Tabelle wiedergegeben.

Datum	Versuchsdauer Min.	normal			CO ₂ -frei			
		Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite	Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite	
1	15. VII. a. m.	42	0	0	0	100	(0.2) ₃ , 0.4, (0.2) ₂ , (0.4) ₂ , 0.6, 0.2, (0.4) ₃ , 0.6, (0.4) ₄	0.35
2	15. VII. a. m.	42	0	0	0	100	0.4, (0.2) ₂ , 0.6, (0.4) ₂ , (0.6) ₃ , (0.2) ₅ , 0.6, 0.4	0.37
3	15. VII. a. m.	43	0	0	0	79.5	0.8, 0.4, (0.8) ₂ , (0.4) ₄ , (0.6) ₃ , 0.4	0.55
4	15. VII. a. m.	43	0	0	0	90.9	(0.6) ₂ 0.8, (0.4) ₅ , 0.6, (0.4) ₂ , 0.6, (0.4) ₂ , 0.6	0.48
5	15. VII. a. m.	52	0	0	0	89.3	0.6, 0.4, 0.2, (0.4) ₂ , (0.2) ₂ , (0.4) ₂ , (0.6) ₃ , (0.4) ₂ , (0.2) ₂	0.39
6	15. VII. a. m.	52	0	0	0	100	(0.4) ₂ , (0.2) ₂ , (0.4) ₃ , (0.2) ₂ , 0.4, (0.6) ₂ , 0.2, 0.4, (0.2) ₃	0.33

Das Ergebnis dieser mit der größten Vorsicht mit Blättern eines Individuums an demselben Tage durchgeführten Versuche ist völlig eindeutig und steht in voller Übereinstimmung mit den früheren Versuchen;

die Stomata hatten sich während der Versuchsdauer in „normaler“ Luft überhaupt nicht geöffnet.

Die Versuchsanordnung wurde noch in anderer Weise modifiziert. In dem basalen Teil einer umgewendeten Epruvette, welcher mit feuchtem Filterpapier ausgekleidet war, wurde ein ca. 2,5 cm langer und 1 cm breiter Blattstreifen eingebracht und mit der Oberseite dem Filter leicht angedrückt; hierauf wurde ein etwa 5 cm fassendes Glasröhrchen mit konzentrierter KOH-Lösung eingeschoben und durch ein feuchtes Filterröllchen in seiner Lage erhalten. Die so adjustierte Epruvette wurde nun über Hg, das mit Wasser überschichtet war, aufgestellt. Der Parallelversuch wurde in gleicher Weise mit Hinweglassung des Absorptionsmittels durchgeführt. Trotz der Ätzkaliwirkung ließ sich der Raum bei dieser Anordnung konstant feucht erhalten. Nachstehend das Ergebnis der anfangs Juni (1913) durchgeführten Versuche:

Prot. Nr.	Versuchsdauer Min.	normal			CO ₂ -frei		
		Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite	Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
1	40	12.3	ca. 0.2 - 0.4	ca. 0.3	57.78	(0.4) ₂ , (0.2) ₃ , 0.4, 0.6, (0.4) ₂ , (0.6) ₂ , 0.2, (0.4) ₂ , 0.8	0.41
2	50	0	0	0	78.9	0.4, 0.6, (0.4) ₂ , 0.2, (0.6) ₂ , 0.4, 0.8, 0.4, (0.2) ₂ , 1, (0.8) ₃ , (0.6) ₂ , 0.4, 0.8	0.55
3	60	10.9	(0.2) ₃ , (0.4) ₂	0.28	68.9	1.4, 0.8, 0.6, 1.2, 1, 1.4, 1, 0.8, 0.6, 1, 1.2, 0.6, 1, 1.2	0.98
4	90	3.8	ca. 0.2	ca. 0.2	88.2	0.8, 0.6, (0.8) ₃ , (0.6) ₂ , 1.4, 1, 0.8, 0.6, 0.4, (0.8) ₂ , 1, 0.6, 0.8	0.78

Die Versuche führen somit zu dem übereinstimmenden Ergebnisse, daß bei Lichtabschluß die Öffnungsbewegung der Stomata durch CO₂-Entzug begünstigt wird. Die Begünstigung äußert sich sowohl in einer Zunahme der Pro-

zente geöffneter Stomata als auch in der Erzielung einer größeren Spaltweite innerhalb der gleichen Zeit.

2. Wirkung des CO₂-Entzuges im Lichte.

Im Gegensatz zu den Dunkelversuchen führten die im Lichte durchgeführten Versuche unter gleichzeitigem CO₂-Entzug zunächst wenigstens zu keinem eindeutigen Ergebnisse. In der Mehrzahl der Fälle war wohl auch hier bei CO₂-Mangel eine Begünstigung der stomatären Öffnung zu verzeichnen, doch fehlte es nicht an Ausnahmen. Unter diesen Umständen machte sich eben eine Fehlerquelle besonders fühlbar. Die über KOH aufgestellten Blattfragmente trockneten namentlich bei direkter Insolation allzuleicht aus; dazu kommt, daß mit fortschreitender Assimilation schließlich unter allen Umständen in dem dem Versuchsobjekt zur Verfügung stehenden beschränkten Luftvolumen eine CO₂-Abnahme eintreten muß.

Ich ersetzte daher für diese Versuche die KOH durch Barytwasser. Die Blattfragmente wurden wie gewöhnlich mit ihrer Oberseite auf ein mit durchfeuchtetem Filterpapier bedecktes, größeres Deckglas aufgelegt, das auf einem Glastischchen in eine Dose (von 130 ccm Inhalt) mit aufgeschliffenem Deckel gebracht wurde, deren Boden 1/2 cm hoch mit Wasser bzw. klarem Barytwasser bedeckt war. Das Ergebnis war nunmehr ein durchaus befriedigendes: auch im Lichte ist die Öffnungsgeschwindigkeit und Öffnungsweite der Stomata wenigstens anfänglich im CO₂-freien Raume gefördert, wie die folgende Zusammenstellung einer kleinen Zahl der durchgeführten Versuche ergibt.

	Datum (1914)	Versuchsdauer Min.	normal		CO ₂ -frei	
			% der offenen Stomata	Mittlere Spaltweite	% der offenen Stomata	Mittlere Spaltweite
<i>Geranium acutifolium</i>	9. IV.	45	50	5 ¹⁾	70	8.7
<i>Caltha palustris</i> a	3. IV.	75	83	eben geöffnet	100	entschieden weiter
„ „ b	2. IV.	80	0	0	47	—
<i>Rumex</i> spc. a	3. IV.	75	100	9	100	12
„ „ b	11. IV.	75	100	8.5	100	10.6

1) In dieser und der folgenden Tabelle entspricht ein Teilstrich = 0.44 μ Okular-Schraubenmikrometer).

	Datum (1914)	Versuchsdauer Min.	normal		CO ₂ -frei	
			% offenen Stomata	Mittlere Spaltweite	% offenen Stomata	Mittlere Spaltweite
Helleborus niger a	22. V.	60	20	Spur	70	ca. 10
„ „ b	22. V.	60	30	—	60	—
Impatiens parvifl. a	23. V.	30	76	ca. 8	100	14
„ „ b	23. V.	60	90	10.8	100	12.4
„ „ c	24. V.	20	77	11.5	96	12.6
„ „ d	14. VII.	42	80	8.3	100	9.8
„ „ e	14. VII.	?	98	6.3	100	7.8
„ „ f	15. VII.	45	80.6	5.7	100	7.8
„ „ g	15. VII.	60	67.9	5.5	100	8.3
		7	0	0	0	0
„ „ h	15. VII.	12	55	5.9	0	0
		17	81	10	50	7.6
		25	100	10	62	6.8

Die hier angeführten Versuche wurden in verschieden starkem diffusen Lichte durchgeführt mit Ausnahme der Impatiens-Versuche *d* und *h*, welche direkter Insolation ausgesetzt wurden; trotzdem war auch hier derselbe Effekt des CO₂-Entzuges zu beobachten.

Um dem Einwande zu begegnen, daß sich Blattfragmente in dieser Hinsicht abnorm verhielten, führte ich zur Ergänzung einige Versuche an bewurzelten Pflanzen durch; ich wählte hierzu Topfpflanzen von *Tro-paeolum maius*, welche nach vorhergehender Verdunkelung unter geräumige, gut aufgeschliffene Glasglocken gebracht wurden, deren Innenwand zu zwei Dritteln mit feuchtem Filterpapier ausgekleidet war; unter die Glocke wurde gleichzeitig eine Kristallisierschale mit frisch bereiteter konzentrierter KOH bzw. Wasser eingebracht.

(Siehe Tabelle pag. 135.)

Nach Erneuerung der KOH wurden die Pflanzen neuerdings 16 Stunden verdunkelt und hierauf 1 Stunde ziemlich schwach diffussem Lichte ausgesetzt. Die Differenzen waren jetzt nicht so auffällig, aber immerhin unverkennbar im gleichen Sinne ausgefallen; wieder war die Öffnung im CO₂-freien Raume begünstigt. Doch nicht darauf kommt es in erster Linie an, sondern auf die Tatsache, daß bei Sistierung oder doch starker Beeinträchtigung der CO₂-Assimilation eine Öffnung der Stomata überhaupt einzutreten vermag.

Während bisher gezeigt werden konnte, daß CO₂-Entzug die Öffnungsbewegung der Stomata wesentlich begünstigt, konnte umgekehrt

Versuch: 4 Pflanzen durch 17 Stunden verdunkelt; 3 davon 7 weitere Stunden im dunkeln, CO₂-freien Raume; hierauf 30 Minuten insoliert.

	Versuchsdauer	normal		CO ₂ -frei	
		Öffnungszustand	Spaltweite ¹⁾	Öffnungszustand	Spaltweite ¹⁾
mittleres Blatt	30 Min.	—	—	durchaus offen	19
„ „	35 „	durchaus geschlossen	0	—	—
jüngeres „	35 „	zum Teil offen	6	—	—
„ „	40 „	—	—	durchaus offen	10.8
älteres „	50 „	—	—	„ „	17.5
„ „	50 „	geschlossen	0	—	—
„ „	60 „	—	—	„ „	12.5
jüngeres „	70 „	Maiorität offen	11	—	—

bereits Darwin nachweisen, daß in CO₂-Atmosphäre die Öffnung der Spaltöffnungen unterbleibt. Man kann sich leicht von der Richtigkeit dieser Beobachtung in verschiedener Weise überzeugen.

Zunächst wurden Blattfragmente mit geschlossenen Stomata wie gewöhnlich adjustiert in der Gaskammer einem kontinuierlichen Strome gewaschener feuchter CO₂ ausgesetzt. Nach $\frac{3}{4}$ Stunden war weder im Dunkeln noch im diffusen Lichte eine Spalte offen, während in einem im Lichte gleicher Intensität durchgeführten Parallelversuche 90% Stomata eine ansehnliche Öffnung aufwiesen.

Derselbe Effekt läßt sich sehr bequem auch in der Weise erzielen, daß Blätter oder Blattfragmente in mit CO₂-übersättigtem Wasser submergiert werden. Daß hierdurch nicht etwa die Stomata in einen Starrezustand versetzt werden, geht daraus hervor, daß nicht allein an geschlossenen Spalten die Öffnung unterbleibt, sondern daß offene Stomata sich unter denselben Bedingungen völlig oder doch fast völlig zu schließen vermögen, bei Übertragung in Brunnenwasser sich jedoch im Lichte sofort wieder öffnen.

Eine Hemmung der Öffnung tritt übrigens nicht erst in reiner CO₂-Atmosphäre ein; eine Anreicherung von CO₂ im geschlossenen Luftraum wirkt bereits mehr oder minder stark im gleichen Sinne;

1) Bei dem starken Schwanken der Spaltweite der Tropaeolum-Blätter machen die in dieser Kolonne angeführten Mittelwerte (aus 10 Messungen) durchaus keinen Anspruch auf Genauigkeit; die Größe der Differenz läßt jedoch ungefähr die auffälligen Unterschiede hervortreten, welche die mikroskopische Untersuchung aufweist.

ich habe jedoch bisher das Minimum des noch wirksamen Partialdruckes der Kohlensäure mangels geeigneter Apparatur nicht ermittelt.

Im AnschluÙe an diese Beobachtungen ist noch eine Frage zu erörtern, welche zur Beurteilung der Versuche über die Wirkung des CO_2 -Entzuges von Wichtigkeit ist. Ist es tatsächlich der Entzug von CO_2 , welcher die Öffnung der Stomata fördert — wie ich bisher stillschweigend vorausgesetzt habe — oder vielmehr die unvermeidliche Anreicherung der Atmungskohlensäure, welche in den Parallelversuchen eine Verzögerung der Öffnungsbewegung bedingte. Ich glaube, daß diese letztere Eventualität von vornherein wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat. Blattfragmente von nur wenigen (ca. 20—30) qmm, wie sie zumeist in den Versuchen Verwendung fanden, können innerhalb der relativ kurzen Versuchsdauer selbst intensive Atmung vorausgesetzt, unmöglich zu einer derartigen CO_2 -Anreicherung in einem Versuchsraume von 6—130 cmm führen, daß ihre Wirkung sich in so auffälliger Weise dokumentieren würde. Zudem müÙte mit zunehmender CO_2 -Produktion eine Hemmung im Laufe des Versuchs immer deutlicher hervortreten, während tatsächlich die Öffnungsbewegung allmählich fortschreitet. Bei den im Lichte durchgeführten Versuchen kann zudem infolge der einsetzenden Assimilation von einer solchen CO_2 -Anreicherung überhaupt keine Rede sein. Es spricht somit alles dafür, daß tatsächlich der Entzug von CO_2 für die Begünstigung der Öffnung der Stomata verantwortlich zu machen ist. Dabei handelt es sich natürlich um CO_2 doppelter Provenienz: um Luft- CO_2 und Atmungs- CO_2 , die sich wenigstens bei den Dunkelversuchen zunächst im Interzellularen system anhäuft aber auch bei geschlossenen Spaltöffnungen allmählich nach außen diffundiert. Da im CO_2 -freien Raume die Diffusion begünstigt wird, so sinkt unter diesen Umständen somit auch der CO_2 -Gehalt der Interzellularenluft. Ihre Zusammensetzung ist es meines Erachtens in erster Linie, welche das Spiel der Stomata wesentlich beeinflusst.

Schlußbemerkungen.

1. Wenngleich die TranspirationsgröÙe verschiedener Pflanzen anerkanntermaÙen nicht als einfache Funktion von Spaltöffnungszahl und Spaltweite darstellbar ist (s. namentlich Renner), so ist es doch von Interesse und für das Verständnis des Transpirationsvorganges von Bedeutung, zu untersuchen, inwieweit Spaltweite und VerdunstungsgröÙe von denselben Bedingungen beeinflusst werden.

Ich habe schon an früherer Stelle die Beziehung zwischen Intensität der Transpiration und Regulationsfähigkeit der Stomata an Blättern verschiedenen Alters hervorgehoben und möchte an dieser Stelle in Kürze auf eine analoge Abhängigkeit hinweisen, die für das Verständnis der Transpirationsförderung durch das Licht von Bedeutung ist.

Was die Beziehung der Transpiration zum CO_2 -Gehalt der umgebenden Atmosphäre betrifft, so stimmen alle Beobachtungen darin überein, daß CO_2 -Entzug die Transpiration fördert, während umgekehrt zunehmender Gehalt an CO_2 eine Depression der Verdunstung bedingt. Ich verweise auf die Untersuchungen von Dehérain, Jumelle, E. und J. Verschaffelt, Barthélamy, Sorauer, Kohl und Dixon, welche in Burgerstein's bekannter Monographie der Transpiration eine eingehende Würdigung erfahren haben (l. c. pag. 104—114). Verschaffelt hat insbesondere nach Burgerstein (das Original ist mir leider unzugänglich) bereits nachgewiesen, daß die stärkere Transpiration in kohlendioxidfreier Luft sich nicht nur während der Belichtung, sondern auch im Dunkeln einstellt. Diese Ergebnisse haben zur Aufstellung mancher Hypothesen Veranlassung gegeben, deren Unhaltbarkeit Burgerstein bereits zugunsten der Anschauung Wiesner's dargetan hat. Nach unseren Beobachtungen erklärt sich die Beeinflussung der Transpiration unter diesen Bedingungen vollkommen befriedigend aus dem Verhalten der Stomata, welche sich eben in CO_2 -freier Luft öffnen und dadurch die Transpiration vergrößern, während sie eine CO_2 -Anhäufung mit der Schließbewegung beantworten, was naturgemäß eine Herabsetzung der Verdunstungsgröße zur Folge hat. Das zu lösende Problem hat dadurch eine Verschiebung erfahren; was der Erklärung bedarf, ist nicht die Veränderung der Transpirationsgröße, sondern die Turgeszenzänderung der Schließzellen in Abhängigkeit vom CO_2 -Gehalt der Atmosphäre.

2. Nachdem gezeigt werden konnte, daß die Öffnungsbewegung der Stomata jedenfalls nicht direkt mit der CO_2 -Assimilation zusammenhängt, erhebt sich die Frage, welche Rolle in diesem Falle dem konstanten Auftreten des Chlorophylls in den Schließzellen zuzuschreiben ist, insbesondere, ob es bei der Öffnungsbewegung im Lichte eine unmittelbare Rolle spielt. Ein bestimmtes Urteil läßt sich auf Grund der bisherigen Untersuchungen allerdings noch nicht gewinnen. Ich will mich daher nur darauf beschränken, auf einige Möglichkeiten hinzuweisen.

Nach meinen Beobachtungen wäre eine derartige Funktion wohl denkbar, müßte aber in einer anderen Richtung gesucht werden als

bisher. Es ist jedenfalls bemerkenswert, daß CO_2 -Anhäufung in gleicher Weise wie Verdunkelung auf die Schließbewegung hinarbeitet, wähen umgekehrt Belichtung und CO_2 -Entzug gleichsinnig eine Öffnung bewirken. Unterdrückung der Assimilationstätigkeit infolge Lichtentzuges muß zu einer CO_2 -Anhäufung in den Interzellularen und der Atemhöhle führen, wodurch die Schließbewegung gefördert wird; bei einsetzender Belichtung wird die CO_2 -Assimilation zunächst, solange die Stomata noch geschlossen sind, auf Kosten der in den Interzellularen angehäuften CO_2 einsetzen. Die Assimilation wirkt somit in gleicher Weise wie CO_2 -Entzug, wodurch die Öffnungsbewegung begünstigt wird. In diesem Falle würde die Anwesenheit von Chlorophyll in den Schließzellen wohl unmittelbar für den Öffnungsvorgang im Lichte von Bedeutung sein, jedoch nicht wegen der Bildung osmotischer Substanz, sondern wegen der Verminderung des angesammelten CO_2 .

Dem Chlorophyll könnte jedoch auch noch eine andere Rolle zufallen. Es ist zu beachten, daß in der Regel nicht allein die Schließzellen, sondern alle Zellen, soweit sie die Atemhöhle begrenzen, durch den Besitz von Chloroplasten ausgezeichnet sind. Das Auftreten von Chlorenchym in der Umgebung der Atemhöhle ist namentlich dort auffällig, wo diese chlorophyllfreie Wassergewebe durchbrechen. Ich verweise z. B. auf die von mir näher studierten umfangreichen Atemhöhlen der Bromeliaceen, die allseits von chlorophyllführendem Parenchym umsäumt und durchzogen werden (l. c. pag. 342). Die Assimilationstätigkeit kann somit schon im Bereich der Atemhöhle vor sich gehen und setzt bereits an äußersten Ende des Durchlüftungssystems in den Schließzellen ein; dadurch aber wird schon an den beiden Enden der Zentralspalte ein Konzentrationsgefälle im CO_2 -Gehalt hergestellt, welches die Diffusion der Luftkohlenensäure in das Blatt begünstigt.

3. Noch eine andere Frage bedarf erneuter Untersuchung: die Beziehung zwischen Spaltbewegung und Lichtqualität. Durch die Untersuchungen Wiesner's, die durch eine Reihe anderer Autoren (näheres bei Burgerstein, pag. 95ff.) ihre volle Bestätigung fanden, wurde der sichere Nachweis erbracht, daß die Transpiration vorzüglich im blauen Lichte gefördert wird. Es muß daher sehr auffällig erscheinen, daß die Öffnungsbewegung der Stomata nach Beobachtung von Darwin (I) gerade umgekehrt durch die roten Strahlen begünstigt werden soll. Mir fehlt es derzeit an einer entsprechenden Apparatur, zur einwandfreien Lösung der Frage. Vorversuche unter Senebier'schen Glocken sprechen jedoch für eine Förderung der Öffnungsbewegung im stark

brechbaren Teile des Spektrums, was in gutem Einklange mit den Transpirationsbeobachtungen stehen würde. Die Differenzen sind jedoch zu geringfügig, als daß ich aus den vorläufigen Befunden ein sicheres Resultat deduzieren möchte. Ich beabsichtige gerade diese Frage mit Hilfe der so empfindlichen Porometermethode einer erneuten Untersuchung zu unterziehen.

Mit dem Nachweise der Inkongruenz der Bedingungen für die CO_2 -Assimilation und die Öffnungsbewegung der Stomata im Lichte ist auch der Beweis erbracht, daß die zur Öffnung führende Turgorsteigerung nicht notwendig nur auf der Neubildung osmotischer Substanz im Assimilationsprozesse gewonnen werden kann. Es wäre verfrüht, ohne erneute, speziell auf diesen Punkt gerichtete, experimentelle Untersuchung eine Erklärung für die Turgorzunahme der Schließzellen im Lichte geben zu wollen. Vor allem fehlen noch Erfahrungen über das Verhalten Stärke führender und entstärkter Schließzellen. Jedenfalls liegt die Annahme nahe, daß die mit der Lichtintensität veränderlichen Turgorverhältnisse mit einer Veränderung der Plasmapermeabilität in innigem Zusammenhange stehen.

Die Ergebnisse sind jedoch auch in allgemeiner Hinsicht von Bedeutung. Während N. J. C. Müller in der Stomatärbewegung einen Reizvorgang erblickte, spricht ihr Schwendener den Charakter von Reizerscheinungen ab. „Denn die Veränderungen, welche das endosmotische Gleichgewicht stören, gehen langsam vor sich und können deshalb, auch wenn der Primordialschlauch selbst daran teilnimmt, den bekannten Reizerscheinungen bei *Mimosa* usw. nicht an die Seite gestellt werden; ich möchte sie daher lieber als gewöhnliche Wirkungen der Wärme, des Lichtes, der Verdunstung usw. bezeichnen, analog denen, welche auch in anderen parenchymatischen Zellen vorkommen.“ (Ges. Abh. I, pag. 66.) Heute wird man die Geschwindigkeit des Ablaufes eines physiologischen Prozesses wohl kaum mehr als Kriterium für den Reizcharakter gelten lassen; zudem ist die Reaktionsgeschwindigkeit auf Beleuchtungswechsel unter Umständen eine überraschend große, wie namentlich in neuerer Zeit aus den Porometerversuchen von Darwin und Pertz und Stein deutlich erhellt. Immerhin könnte man Schwendener's Auffassung beipflichten, wenn die Turgoränderungen, welche zur Bewegung des Schließzellenmechanismus führen, tatsächlich nur auf einer einfachen Anhäufung oder Ableitung osmotisch wirksamer Substanz beruhen würden. Mit Recht hat aber insbesondere Jost¹⁾ (l. c. pag. 60)

1) Haberlandt (l. c., pag. 407) nimmt zwar im Anschlusse an die Befunde Schellenberg's an, daß die osmotische Substanz, von deren wechselnder Menge

darauf hingewiesen, daß das Licht wohl auch als Reiz eine Rolle spielt: „Ganz gewiß wirkt aber das Licht auch noch mehr indirekt als „Reiz“ auf die Schließzellen ein“. . . . „Auch hier“ (nämlich beim Spaltverschluß im Dunkeln) „wird man an eine Reizwirkung der Verdunkelung denken müssen, denn wenn einmal am Lichte osmotisch wirksame Substanzen gebildet worden sind, so können diese nach Aufhören der Beleuchtung nicht so rasch verbraucht werden, daß dadurch Spaltverschluß bedingt würde“. Meine Beobachtungen bedeuten, wie ich glaube, eine wesentliche Stütze dieser Auffassung, da gezeigt werden konnte, daß eine Öffnungsbewegung auch unabhängig von der Produktion osmotischer Substanz im Assimilationsprozesse stattfinden kann. Die von Intensität und Qualität des Lichtes abhängige Spaltöffnungsbewegung ist als typischer Reizvorgang aufzufassen. Ich verspreche mir daher von einer Untersuchung der stomatären Bewegungen mit Hilfe reizphysiologischer Methoden noch manche neue und interessante Ergebnisse.

Zusammenfassung.

1. Die Bewegungstätigkeit der Stomata ist bei gleichen äußeren Bedingungen und an ein und demselben Individuum je nach Alter, Lage im Blatt und spezifischen Bau verschieden.

a) Die Stomata jüngerer noch im Wachstum begriffener oder eben erst ausgewachsener Blätter sind, wenngleich sie ihre Beweglichkeit schon erreicht haben, wenigstens bei krautigen Pflanzen in der Regel geschlossen und öffnen sich nur unter besonders günstigen Bedingungen; erst die Stomata tiefer situierter Blätter funktionieren als empfindliche Regulatoren der Transpiration, während sie in höherem Alter bekanntlich wieder in einen \pm starren Zustand übergehen.

b) An ein und demselben Blatte öffnen sich die in der Nähe der „Nerven“ situierten Stomata (vielleicht im Zusammenhange mit der an diesen Stellen geringeren Ausbildung der Interzellularen) schwieriger, als die über dem Mesophyll liegenden Spaltöffnungen.

2. Die Regulation der Transpiration eines Blattes wird nicht allein durch die jeweils erzielte Spaltweite, sondern auch durch die Zahl der sich an der Bewegung beteiligenden Stomata bestimmt.

die Turgeszenzänderungen und damit der Öffnungszustand der Stomata abhängt, vom Chlorophyllapparate der Schließzellen gebildet wird, betrachtet aber doch den Einfluß des Lichtes auf den Turgor der Schließzellen als Reizerscheinung.

3. Bei *Chlorophytum Sternbergianum* bewirkt eine Verletzung des Blattes durch Einschneiden oder Einstechen mit glühender Nadel eine sich mit großer Geschwindigkeit in der Längsrichtung des Blattes fortschreitende Öffnungsbewegung der Stomata.

4. Wasserverlust infolge Welkens führt wenigstens bei krautigen Pflanzen (von solchen mit Schwimmblättern abgesehen) ohne Ausnahme zu einem Spaltenschluß. Die bisher bekannten Fälle eines anscheinend abweichenden Verhaltens erklären sich daraus, daß bei einem allzu rapiden Wasserverlust, also unter abnormen Bedingungen, eine vorzeitige Schädigung des Spaltöffnungsmechanismus eintritt, bevor noch die Schließbewegung eingeleitet werden kann.

5. Zahl und Öffnungsweite der Stomata nimmt bei sonst annähernd gleichen Bedingungen mit steigender Lichtintensität zu; für manche Pflanzen — speziell Schattenpflanzen — ließ sich ein Optimum der Beleuchtung ermitteln, deren Überschreitung einen Rückgang der Spaltweite zur Folge hat, ohne daß ein Welken des Blattes erkennbar wäre (vgl. Leitgeb).

6. Während Lichtentzug wohl ausnahmslos eine Schließbewegung veranlaßt, die allerdings nicht immer einen bis zum hermetischen Verschuß führenden maximalen Ausschlag aufweisen muß, kann andererseits bei konstanter Verdunkelung aus noch unaufgeklärten Gründen eine weitgehende Öffnung vor sich gehen, die nicht als „Nachwirkung“ vorhergehender Belichtung (C. Stein) aufgefaßt werden kann.

7. Entzug von CO_2 bedingt oder fördert sowohl im Lichte als auch bei Lichtabschluß eine Öffnungsbewegung der Stomata; Anreicherung von CO_2 verzögert oder hemmt hingegen die Öffnungsbewegung selbst bei hinreichender Belichtung (vgl. Darwin). CO_2 -Anhäufung in den Interzellularen infolge der Atmung wirkt somit wie Lichtentzug, CO_2 -Verminderung bei einsetzender Assimilation wie Belichtung.

8. Die Öffnung der Stomata im Lichte ist jedenfalls nicht unmittelbar von der Produktion osmotischer Substanz im Chlorophyllapparate der Schließzellen infolge des Assimilationsprozesses abhängig, ebensowenig wie der Spaltverschluß durch Ableitung der Assimilate allein befriedigend erklärt werden kann (Jost). Die Stomatärbewegungen sind daher als typische Reizbewegungen aufzufassen.

Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Graz, Juli 1914.

Literaturnachweis.

- Burgerstein, A., Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904, Verlag Fischer.
- Darwin, Fr., I. Observations of Stomata. Phil. transact. r. Soc. London, B. 1898, Vol. CXC, pag. 531.
- Darwin and Pertz, II. On a new Method of Estimating the Apertura of Stomata. Proc. of the R. Soc. B. 1911, Vol. LXXXIV, pag. 136.
- Dengler, C., Eine neue Methode zum Nachweis der Spaltöffnungsbewegung. Ber. D. botan. Ges. 1912, pag. 452.
- Grafe, V., Gas- und Wasserbewegung in der Pflanze. In: Abderhalden, Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden 1913, und „Ernährungsphysiologisches Praktikum“, Berlin 1914, pag. 418.
- Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie, IV. Aufl. Leipzig 1909, Verlag Engelmann.
- Höhnel, Fr. v., Über den Gang des Wassergehaltes und der Transpiration bei der Entwicklung des Blattes. Wollny, Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik 1878, Bd. I, pag. 299.
- Holtermann, s. Schwendener-Holtermann.
- Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, III. Aufl. Jena 1913, Verlag Fischer.
- Kohl, F. G., Die Transpiration der Pflanzen. Braunschweig 1886.
- Krutitzky, Beobachtungen über die Transpiration der Gewächse. [Vortrag.] Ref. in Botan. Zeitg. 1882, pag. 27.
- Leitgeb, H., Beiträge zur Physiologie des Spaltöffnungsapparates. Mitteil. des botan. Instituts zu Graz, I, 4, pag. 125.
- Linsbauer, K., Zur physiologischen Anatomie der Epidermis und des Durchlüftungsapparates der Bromeliaceen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. CXX, Abt. I, pag. 319.
- Lloyd, F. E., The Physiology of Stomata. Carnegie Institution, Washington 1908, pag. 1—142, Publ. 82.
- Molisch, H., Das Öffnen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). Zeitschr. f. Bot. 1912, Bd. IV, pag. 106.
- Müller, N. J. C., Die Anatomie und Mechanik der Spaltöffnungen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. VIII, 1872, pag. 75.
- Neger, Spaltöffnungsverschluß und künstliche Turgorsteigerung. Ber. d. D. bot. Ges. 1912, pag. 179.
- Renner, Beiträge zur Physik der Transpiration. Flora 1910, Bd. C, pag. 451.
- Schaefer, R. F. C., Über den Einfluß des Turgors der Epidermiszellen auf die Funktion des Spaltöffnungsapparates Inaug.-Diss., Berlin 1887.
- Schellenberg, H. C., Beiträge zur Kenntnis von Bau und Funktion der Spaltöffnungen. Botan. Zeitg. 1896, I. Abt., pag. 181.
- Schwendener, S., Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1881, pag. 833. — Ges. Abh., Bd. I, pag. 33, Berlin 1898, und „Zusatz“ 1897, pag. 69.
- Schwendener-Holtermann, Schwendener's Vorlesungen über mechanische Probleme der Botanik. Leipzig 1909, Verlag Engelmann.

- Seeliger, R., Über den Verlauf der Transpiration in den verschiedenen Altersstadien des Blattes. Diss., Göttingen 1911.
- Stahl, E., Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Zeitg. 1894, pag. 117.
- Stein, E., I. Bemerkungen zu der Arbeit Molisch's. Ber. d. D. bot. Ges. 1912, pag. 66.
- Dies., II. Über Schwankungen der stomatären Öffnungsweite. Inaug.-Dissertation, Weida i. Th. 1913.
- Vouk, V., Ein verbesserter, neuer Wiesner'scher Insolator zur Bestimmung des Lichtgenusses. Ber. d. D. bot. Ges. 1912, Bd. XXX, pag. 391.
- Ders., Die Methoden zur Bestimmung der chemischen Lichtintensität für biologische Zwecke. In: Abderhalden, Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden, Bd. VI, pag. 180.
- Wiesner, J. v., I. Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanzen. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1876, Bd. LXXIV, 1. Abt., pag. 54.
- Ders., II. Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907, Verlag Engelmann.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: [109](#)

Autor(en)/Author(s): Linsbauer Karl

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen 100-145](#)