Vierhapper F, Pflanzengeographische Übersicht. In: Vierhapper F. und Handel-Mazetti H. v., Exkursion in die Ostalpen. Führer zu den wissenschaftlichen Exkursionen des II. internat. bot. Kongresses, Wien, 1905, III., Wien, 1905.

Wibeck E., Bokskogen inom Östbo och Västbo härad af Småland. Medd. fr. Statens skogsförsöksanstalt, 6., Stockholm, 1909.

Zahlbruckner A., Zur Flechtenflora des Preßburger Komitates. Verh. d. Ver. f. Naturk. und Heilk. Preßburg, neue Folge, 8., Preßburg, 1894.

---

# Zur Physiologie der Spaltöffnungsbewegung.

Von **Friedl Weber** (Graz).

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der Universität Graz.)

In den Jahren 1920/21 habe ich eine Reihe von Versuchen durchgeführt in der Absicht, zur Kenntnis der Physiologie der Spaltöffnungsbewegung beizutragen. Andere Arbeiten halten mich derzeit von der geplanten Fortsetzung dieser Untersuchung ab und so soll — ohne daß diese bisher zu einem endgültigen Abschluß gekommen wären — über einige Ergebnisse kurze Mitteilung gemacht werden. Mein Arbeitsplan betraf zunächst drei verschiedene Fragenkomplexe:

1. Wie verhält sich der Öffnungszustand der Stomata der Blätter von Holzgewächsen während einer ganzen Vegetationsperiode?

2. Hat die Bespritzung mit Bordeauxbrühe auf die stomatäre Öffnungsweite einen Effekt und läßt sich auf diese Weise die Veränderung der Transpirationsgröße durch „Kupfern“ verstehen?

3. Wie beeinflußen verschiedene Salze (Jonen) die Spaltöffnungsbewegung?

Während Frage 1 und 2 wenigstens bis zu einem gewissen Grade einer definitiven Lösung nähergebracht werden konnte, hat die Bearbeitung des dritten Fragenkomplexes, welcher von besonderem theoretischen Interesse scheint, bisher erst zu orientierenden Ergebnissen geführt; da aber gerade über den Einfluß der Salzlösungen auf die stomatäre Bewegung in einer eben erschienenen Arbeit (Steinberger, 1922, S. 406) eine eingehende Publikation in Aussicht gestellt wurde, so sind möglicherweise auch diese vorläufigen Ergebnisse von Interesse. Auf eine ausführliche Wiedergabe der Beobachtungstabellen und Versuchsprotokolle wird hier verzichtet; vielleicht kann später in einer ausführlicheren Arbeit darauf zurückgekommen werden.

# I.

## Der Öffnungszustand der Stomata der Blätter von *Aesculus hippocastanum* während einer ganzen Vegetationsperiode.

Die Beobachtungen begannen im Juli 1920 in Salzburg. Das Versuchsobjekt war ein ca. 12 m hoher, normal entwickelter *Aesculus*-Baum. Die Blätter wurden der Baumkrone in einer Höhe von 9—11 m entnommen. Die Feststellung des Öffnungszustandes erfolgte mit Hilfe der Infiltrationsmethode (Molisch, 1912). Auch bei Berücksichtigung der von Stålfelt (1916) angeführten, die Anwendbarkeit der genannten Methode betreffenden Gesichtspunkte eignen sich die *Aesculus*-Blätter zu Infiltrationsstudien sehr gut. Als Infiltrationsflüssigkeit wurde Alkohol verwendet und damit nur die Blattunterseite geprüft. Zeitweise wurde durch direkte mikroskopische Besichtigung an größeren Blattfragmenten die aus dem Infiltrationsbefund erschlossene Öffnungsweite kontrolliert. Die Beobachtungen begannen in der Regel um 6 Uhr früh und endeten um 8 Uhr abends; die Beobachtungsintervalle waren durchschnittlich 1—2 Stunden, so daß täglich etwa 10 Einzelbeobachtungen stattfanden, bei denen aber jedesmal immer mehrere Blätter geprüft wurden. Nur an ganz wenigen Tagen war ich verhindert, die Aufzeichnungen regelmäßig vorzunehmen. Nach Eintritt der Dunkelheit, in der Nacht, erfolgten nur stichprobenweise Infiltrationsfeststellungen; sie ergaben — obwohl zu den verschiedensten Nachtstunden, Jahreszeiten und bei verschiedenen Witterungsverhältnissen vorgenommen — stets einen vollkommenen Verschluß der Stomata. Von Mitte September 1920 an fanden die Registrierungen an einem etwas größeren *Aesculus*-Baume im Grazer botanischen Garten statt. Zu Vergleichszwecken wurden sowohl in Graz als auch in Salzburg Blattproben anderer *Aesculus*-Exemplare untersucht; es konnte so die begründete Überzeugung gewonnen werden, daß die beiden Hauptversuchsbäume im Verhalten ihrer Stomata als typische Vertreter ihrer Art im Untersuchungsgebiete angesehen werden durften. Die Beobachtung in Graz wurde bis Ende Oktober 1920 — Eintritt stärkerer Nachtfröste und allgemeiner Laubfall — fortgeführt, Mitte April 1921 in Graz am gleichen Baume wieder aufgenommen und bis Mitte Juli fortgesetzt; sie erstrecken sich also zusammen über eine ganze Vegetationsperiode. Die Zahl der Einzelbeobachtungen betrug über 1100; sie wurden tabellarisch registriert, u. zw. jedesmal 1. das Ausmaß der Apertur, 2. die Lufttemperatur und 3. der Bewölkungsgrad (Niederschlag) notiert. In der stomatären Öffnungsweite ließen sich fünf Grade unterscheiden. Alle den Tabellen zu entnehmenden Einzelheiten können nicht erörtert werden; es wird nur zusammenfassend auf Grund der gewonnenen Beobachtungsdaten im folgenden versucht, die allgemeinen Gesetzmäßig-

keiten darzulegen, die im Öffnungszustand und seinen Veränderungen vorzuherrschen scheinen.

Ergebnisse:

I. Die Schwankungen des stomatären Öffnungszustandes sind weitgehend abhängig vom Witterungscharakter des einzelnen Tages; es lassen sich daher vor allem ein „Schönwettertypus“ und ein „Schlechtwettertypus“ unterscheiden; zwischen beiden steht ein solcher veränderlichen Wetters.

II. Schönwettertypus.

1. Der Schönwettertypus tritt dann ein, wenn bei klaren, unbewölkten, sonnigen Tagen der Sommerperiode die Temperatur hoch ansteigt und die Trockenheit in Zunahme begriffen ist.

2. Je länger die ununterbrochene Reihe solcher heißer Sonnentage dauert, um so ausgeprägter ist der Schönwettertypus.

3. Am ersten schönen Tag nach einer Regenperiode sind ± starke Abweichungen vom Schönwettertypus zu verzeichnen.

4. Der Schönwettertypus gestaltet sich in folgender Weise: Einsetzen der Öffnungsbewegung im Hochsommer bei Beginn der direkten Sonnenbestrahlung unter den gegebenen Standortsverhältnissen um 6 Uhr früh[1]). Vor oder etwas nach 7 Uhr rasches Fortschreiten der Öffnungsbewegung; das Maximum der Öffnungsweite wird nun spätestens innerhalb einer Stunde, oft schon innerhalb einer halben Stunde erreicht, meist vor 8 Uhr früh. Dieses Maximum bleibt nicht lange erhalten; oft unmittelbar nach seinem Eintritt, jedenjalls aber noch im Laufe der ersten Vormittagsstunden, setzt eine Verengerung der Spaltöffnungsweite ein, die meist rasch fortschreitet und schon im Verlauf einer Stunde zu einem völligen oder nahezu völligen Verschluß führt; auf jeden Fall wird dieser im Verlaufe des Vormittags erreicht. Bei längeren Schönwetterperioden bleiben die Stomata von dieser Zeit an — oft also schon ab 9 Uhr früh — den ganzen Tag über geschlossen und öffnen sich erst wieder am nächsten Morgen. Als besonders charakteristisch für den Schönwettertypus, u. zw. während der Sommerperiode (Juni—August) hat also zu gelten:

a) Rascher Verlauf der Öffnungsbewegung bei Beginn der Insolation. Das Maximum der Öffnungsweite wird innerhalb $^1/_2$—1 Stunde erreicht.

b) Darauf folgt unmittelbar die Schließbewegung, die fast ebenso rasch verläuft.

---

[1]) Der *Aesculus*-Baum in Salzburg wurde — infolge der Lage des Gartens südwestlich vom Mönchsberge — nicht vor 6 Uhr früh von den Sonnenstrahlen getroffen.

c) Die Stomata sind demnach von den ganzen 24 Stunden eines Tages nur etwa 2 (am Morgen) geöffnet, sonst immer geschlossen.

III. Der Schlechtwettertypus stellt sich bei dauernd bewölktem Himmel und ± reichlichen Niederschlägen ein; er unterscheidet sich ganz wesentlich von dem oben erörterten. Die Öffnungsbewegung setzt am Morgen um eine bis mehrere Stunden später ein, im Verlaufe des Vormittags wird dann das Öffnungsmaximum erreicht; dieses weist besonders bei längerem, ausgesprochen düsteren Regenwetter nicht so hohe Grade auf, wie beim Schönwettertypus. Das (relative) Maximum bleibt erhalten bis zum Nachmittag, ja bis gegen Abend, u. zw. ziemlich konstant mit nur geringen Schwankungen. Nach 5 Uhr nachmittags, oft auch erst nach 7 Uhr abends setzt das Schließen ein; um 8 Uhr abends (Sonnenuntergang) sind die Stomata im allgemeinen geschlossen. Als charakteristisch für diesen Typus hat also zu gelten:

a) Verspätetes Öffnen am Morgen.

b) Die Öffnungsweite erreicht häufig nicht das absolute Maximum.

c) Langandauerndes, etwa achtstündiges Offenbleiben der Stomata.

IV. Der „Veränderliches Wetter"-Typus ist ebenso veränderlich wie das Wetter; allgemeine Regeln lassen sich kaum aufstellen. Das Offnungsmaximum kann bei Aufhellung des Wetters spät gegen Mittag oder erst am Nachmittage sich einstellen.

V Über das Verhalten der Stomata zu verschiedenen Jahreszeiten und somit auch in den verschiedenen Altersstadien der Blätter läßt sich aus den Tabellen u. a. folgendes entnehmen:

1. Frühjahrsperiode.

Im Frühling wurde zum ersten Male eine Öffnungsbewegung in der zweiten Hälfte des April festgestellt; dies war zu einer Zeit, in der die Blätter erst ungefähr die Hälfte ihrer definitiven Größe erreicht hatten und mit eingerollten Rändern die Kältestellung aufwiesen. Früher, in der ersten Aprilhälfte, kam Infiltration auch bei günstigem Wetter niemals zur Beobachtung. Anfangs Mai blieben die Stomata oft Tage lang, besonders bei schönem Wetter, dauernd geschlossen. Maximale Öffnungsweite wurde bis in die zweite Hälfte Mai überhaupt nie erreicht.

2. Sommerperiode.

Der Verlauf der stomatären Bewegung ist unter II—IV geschildert; es wird in der Sommerzeit (bei voll erwachsenen Blättern) unter entsprechenden Bedingungen ein höherer Grad an Öffnungsweite erreicht als in der Frühjahrsperiode.

3. Herbstperiode.

Von Mitte bis Ende September sind die Stomata auch bei ausgesprochenem Schönwetter häufig einen großen Teil des Tages über in maximaler Weite offen gefunden worden; von Ende September bis Mitte Oktober wurden dagegen auch unter günstigen Bedingungen stets nur mittlere Öffnungsweiten erreicht, die letzten Tage vor dem Laubfall waren die Stomata dauernd geschlossen.

VI. Alle bisher mitgeteilten Angaben beziehen sich nur auf das Verhalten der Sonnenblätter von der Peripherie der Laubkrone, die von keinen anderen Blättern längere Zeit beschattet werden. Die Schattenblätter aus dem Inneren der Baumkrone verhalten sich ganz anders; sie lassen fast die ganze Vegetationsperiode hindurch und den ganzen Tag überhaupt keine Infiltration erkennen; auch die anatomische Prüfung ergibt stets vollkommen oder doch nahezu vollkommen geschlossene Stomata. Nur in ganz seltenen Fällen, so im Mai bei schönem Wetter — noch bevor das Laubdach seine völlige Dichte erreicht —, werden bei den Schattenblättern in geringem Maße offene Stomata angetroffen. So wie es im anatomischen Sinne Übergänge gibt zwischen Sonnen- und Schattenblättern, so auch im physiologischen Verhalten der Stomata. Je mehr sich ein Blatt im Bau dem Sonnenblatt nähert, um so weiter scheinen sich seine Stomata öffnen zu können, um so beweglicher sind sie und umgekehrt.

VII. Über den Einfluß der klimatischen Faktoren, Licht, Temperatur, Luftfeuchtigkeit im einzelnen kann man zwar aus den Beobachtungen manches vermuten, doch läßt sich der Effekt dieser im jeweiligen Witterungscharakter korrelativ zusammenwirkenden Faktoren ohne Experimente überhaupt nicht sicher trennen und erkennen. Es sei daher hier nur auf einige deutlicher sich offenbarende Zusammenhänge hingewiesen: 1. Tritt bei direkter Insolation eine merkliche Erwärmung der Blattspreite ein, so daß sie sich warm anfühlt, so sind die Stomata stets völlig geschlossen. 2. Der Zusammenhang der raschen Öffnungsbewegung mit dem Beginn der direkten Sonnenbestrahlung am Morgen beim Schönwettertypus ist deutlich. 3. Abnorm niedere (Morgen-)Temperaturen scheinen die Öffnungsbewegung der Zeit und Intensität nach zu hemmen.

VIII. Schließlich sei nochmals auf einige allgemeine Regeln verwiesen:

1. Die Stomata der Sonnen- und Schattenblätter verhalten sich ganz verschieden; erstere weisen die im obigen beschriebenen Bewegungen auf, letztere sind im allgemeinen stets durchwegs geschlossen.

2. In der Nacht sind die Stomata aller *Aesculus*-Blätter geschlossen.

3. Im Frühling erlangen die Stomata ihre Beweglichkeit lange vor der Erreichung der definitiven Blattgröße, bleiben jedoch häufig geschlossen oder öffnen sich doch nur in geringem Maße.

4. Im Herbst behalten sie lange ihre Beweglichkeit bei, sind aber die letzte Zeit vor dem Blattfalle dauernd geschlossen.

Die Ergebnisse stehen in guter Übereinstimmung mit den zahlreichen Erfahrungen, die bisher auf diesem Gebiete bereits gesammelt wurden (Literatur bei Burgerstein, 1920). Speziell über den täglichen Rhythmus der stomatären Bewegung liegen ja schon viele Beobachtungen vor [die sich allerdings meist nicht über längere Zeitabschnitte erstrecken]; ich verweise noch besonders auf die neue, reich ausgestattete Arbeit von Loftfield (1921).

Auch Loftfield kommt u. a. zu dem Ergebnis, daß die Spaltöffnungsbewegung weitgehend vom Witterungscharakter abhängig ist; er prüft ferner neuerdings die vielerörterte Frage nach dem Einfluß der Stomata-Bewegung auf die Transpiration und stellt fest, daß die Stomata sehr wohl die Wasserabgabe zu regeln vermögen. Von diesem Gesichtspunkte aus sind unsere Befunde über das Verhalten der Stomata bei schönem und regnerischem Wetter von Interesse, besonders die Tatsache, daß bei heißem, trockenem Wetter die stomatäre Transpiration des gesamten Laubes fast dauernd ausgeschaltet erscheint. Auch das jahreszeitlich verschiedene Verhalten der Stomata muß auf die betreffende Transpirationsgröße von Einfluß sein; diesbezüglich wäre ein Vergleich zu ziehen mit den Ergebnissen eingehender Messungen des Wassergehaltes und der Transpirationsgröße der Blätter verschiedener Bäume, wie sie von Clark (1916) durchgeführt wurden. Der Autor kommt zu dem Resultat: „Water content varies during seasonal changes. This may be accounted for by structural differences in the leaves from the stages of early development, to those of senility.“ Von Bedeutung für die hier erörterten Fragen sind ferner die „Comparative studies of the foliar transpiring power“ von Cribbs (1919/1921); sie betreffen die Ökologie von *Tilia americana*. Es wird vergleichend untersucht die Transpiration der Bäume auf sandigen, tonigen, warmen und kalten Böden, im geschlossenen Wald und an offenen Standorten; von diesem ökologischen, pflanzengeographischen Standpunkte aus, müßten auch Beobachtungen der Stomata in dem Ausmaße, wie es im obigen dargelegt wurde, vorgenommen werden.

Auch von praktischer Bedeutung wäre die Frage, ob Pflanzen, deren Spaltöffnungsbewegungen an bestimmte Standorts- und speziell

Lichtverhältnisse angepaßt sind, bei Überpflanzung, Versetzen in andere Verhältnisse die Stomatärbewegung sofort in entsprechender Weise umzuregulieren vermögen. Es ist dies eigentlich nicht zu erwarten; es hat nämlich Arnold Engler (1911) für die Buche gezeigt: „Die spezifischen Eigentümlichkeiten im anatomischen Bau der Blätter verlieren Licht- und Schattenbuchen nach vollzogenem Wechsel der Beleuchtung erst nach und nach" im Verlauf einer Reihe von Jahren. „Die Wirkung überdauert die Ursache. Die einmal im Gange befindlichen physiologischen Prozesse haben ein gewisses Beharrungsvermögen."

Auch für die Intensität der $CO_2$-Assimilation und mithin für die Produktion der organischen Substanz überhaupt ist der Öffnungszustand der Stomata von großer Bedeutung. Stålfelt (1921) findet speziell für Bäume: Anhaltende Trockenheit setzt die Assimilationsintensität sehr bedeutend herab, weil die Spaltöffnungen sich schließen oder nur eine Weile am Vormittag offen stehen. Diese Angabe über den Öffnungszustand stimmt mit meinen Befunden völlig überein und auch Steinberger (1922) gibt vor allem für Holzgewächse an, wie „an sonnigen, warmen Sommertagen (im Juli und August)" nach einer Öffnung am Morgen eine beträchtliche Verengerung stattfindet. Die Ansicht von Münz und Goudechon (1909), wonach bei sonnigem Wetter fünfmal so viel $CO_2$ verarbeitet werden soll wie bei düsterem, darf also wohl keineswegs verallgemeinert werden.

## II.

## Der Einfluß der Bordeauxbrühe auf den Öffnungszustand der Stomata von *Solanum tuberosum*.

Reiche Literatur liegt über Versuche vor, den günstigen Einfluß der Besprengung mit Kupferkalkmischungen auf das Gedeihen verschiedener (Kultur-)Pflanzen einer physiologischen Analyse zu unterziehen (Burgerstein, 1920, S. 105—110). Ganz besondere Aufmerksamkeit wurde hiebei auch auf die Frage gerichtet, ob die gekupferten Pflanzen eine Veränderung ihrer Transpirationsgröße aufweisen. Entgegen einzelnen Angaben über Herabsetzung der Transpiration, hat sich im allgemeinen der Beweis erbringen lassen, daß die mit B. B.[1]) bespritzten Pflanzen gegenüber den Kontrollpflanzen intensivere Wasserabgabe zeigen. Eine befriedigende Lösung der Frage, wie diese Steigerung der Transpiration zustande kommt, ist jedoch bisher noch nicht gefunden worden (Dugger and Cooley, 1914). Merkwürdigerweise hat es, wie Burgerstein (1920, S. 110), hervorhebt, noch niemand unternommen, „den Zustand der Stomata und dessen Änderung vergleichsweise bei gespritzten und ungespritzten Blättern festzustellen."

[1]) Mit B. B. wird hier und im folgenden Bordeaux-Brühe abgekürzt.

Ich selbst bin von anderen Gesichtspunkten aus zu dieser Frage gekommen. 1917 hat Helene Langer eine kurze Mitteilung veröffentlicht „über den Einfluß von Metallsalzen auf die Diastase in lebenden Pflanzenzellen“: Intensiv besonnte Blätter von *Tropaeolum majus* wurden abends abgeschnitten, in verdünnte $CuSO_4$-Lösung ($1 \cdot 10^{-5}$ Mol, Verdünnung in Leitungswasser) gestellt und nebst Kontrollblättern in Leitungswasser über Nacht im Dunkeln stehen gelassen. „Am nächsten Morgen konnte mittelst der Jodprobe in den Kontrollblättern vollständiger Stärkeabbau festgestellt werden, während die Blätter aus $1 \cdot 10^{-5}$ Mol $CuSO_4$ stark positive Jodreaktion zeigten, was zweifellos auf eine Zerstörung der Diastase durch das Kupfersalz zurückzuführen ist.“

Wenn diese Hemmung der Diastase durch Kupfersalze sich auch in den Schließzellen geltend macht, so muß dadurch der Öffnungszustand der Stomata beeinflußt werden. Es ist nämlich seit Lloyd (1908) und Iljin (1915) bekannt, daß zwischen dem Stärkegehalt der Schließzellen und dem Öffnungszustand ein kausaler Zusammenhang besteht, daß, wie Iljin (1915, S. 30) sagt, „die Regulierung der Spaltöffnungen einen enzymatischen Prozeß vorstellt ...., es sich um die Wirkung der diastatischen Enzyme handelt.“ Vergl. die zusammenfassende Darstellung bei Linsbauer, 1918.

Mein Plan war daher: einerseits an Freilandpflanzen nach der Besprengung mit B. B. den Öffnungszustand der Stomata im Vergleich mit ungespritzten Kontrollpflanzen zu untersuchen, und anderseits bei einer den Versuchen Langers entsprechenden Anordnung den Einfluß des Kupfersalzes auf den Stärkegehalt speziell der Schließzellen zu prüfen.

Die Freilandversuche wurden im Sommer 1921 durchgeführt und als Versuchspflanze die Kartoffel gewählt, u. a. deshalb, weil von Duggar und Cooley die Wirkung der B. B. auf die Transpiration dieser Pflanze in exakter Weise studiert worden ist. Die Kartoffeln wurden im April im Grazer botanischen Garten in der kleinen Versuchsabteilung des pflanzenphysiologischen Institutes in 12 Reihen ausgelegt. Mitte Juni, nachdem sich die Stöcke gut entwickelt und Blütenansatz erkennen ließen, wurden die Pflanzen von 6 Reihen mit 2%iger B. B., u. zw. in verschiedener Intensität besprengt. Die Herstellung der B. B. erfolgte nach der in Sorauers „Handbuch der Pflanzenkrankheiten“, II. Bd. (1908), S. 521, angegebenen Vorschrift, d. h. 2 kg kristallisiertes Kupfervitriol und 2 kg gebrannten Kalk in 100 l Wasser. Am Tage nach der Besprengung wurde mit der Feststellung der Öffnungsweite begonnen; die Untersuchung fand in der Regel durchschnittlich sechsmal am Tage in der Zeit von 7 Uhr früh bis 6 Uhr abends bei der verschiedensten Witterung bis 8. Juli statt. Die Prüfung erfolgte durch direkte mikro-

skopische Beobachtung intakter, ganzer Blätter, eine alte Methode, die 1913 von Lloyd wieder besonders empfohlen und auch von Linsbauer (1917) mit bestem Erfolge angewendet worden ist. Die Untersuchung geschah häufig im Freien ohne Abtrennung des Blattes von der Pflanze mit einem gewöhnlichen, an kräftigem Stativ befestigten Mikroskop; stets mußten die Stomata der Blattober- und -unterseite geprüft werden, da sie sich oft recht verschieden verhalten.

Das Resultat entsprach nicht der Erwartung, welche nach der transpirationssteigernden Wirkung der B. B. hätte gehegt werden können. Bei keiner einzigen Untersuchung waren bei den gekupferten Pflanzen die Stomata in stärkerem Maße geöffnet angetroffen worden, als bei den nicht gekupferten, u. zw. gilt dies sowohl für die Spaltöffnungen der Blattunter- als auch der Blattoberseite.

Nachdem von Martin (1916) eine Angabe vorliegt, wonach die größte mittlere Transpirationssteigerung während der ersten zwei Stunden nach der Besprengung mit B. B. sich einstellt, wurde am 5. Juli eine neue Reihe von Kartoffelpflanzen mit B. B. besprengt, u. zw. die einen um 9 Uhr früh, andere um 4 Uhr nachmittags; unmittelbar daran anschließend geschah in $^1/_2$—1 stündigen Intervallen den ganzen Tag über die Prüfung der Öffnungsweite an zahlreichen Blättern ein und derselben und verschiedener Pflanzen. Auch bei dieser Versuchsreihe war in keinem Falle eine Förderung der Öffnungsbewegung oder Steigerung der Öffnungsweite durch das Kupfern feststellbar. Dasselbe gilt für probeweise Prüfung in der Dunkelheit (zur Nachtzeit um 10 Uhr abends und 3 Uhr früh); letztere Proben waren besonders deshalb angestellt worden, weil nach Duggar und Bonns (1918) die Steigerung der Transpiration bei den gekupferten Pflanzen erfolgt „mainly, if not entirely during the night intervals".

Auf Grund dieser Befunde komme ich also zu dem Ergebnis: Bei *Solanum tuberosum* (Freilandpflanzen) wirkt Besprengung mit Bordeaux-Brühe in keiner Weise dahin, daß dadurch eine Förderung der Öffnungsbewegung oder eine Steigerung der Öffnungsweite der Stomata erfolgen würde.

Insofern bei meinen Versuchspflanzen eine Steigerung der Transpiration durch das Kupfern stattgefunden hat — gleichzeitige Transpirationsmessungen konnte ich selbst nicht durchführen, doch muß eine solche Steigerung nach den Angaben der amerikanischen Autoren angenommen werden —, so kann es sich dabei also kaum um die stomatäre Komponente der Transpiration handeln.

Dieses rein negative Ergebnis konnte immerhin in folgender Weise noch ergänzt werden: In der Mehrzahl der Fälle wurde stets der Öffnungszustand der Stomata an der Ober- und Unterseite der Blätter

bei den gekupferten und nicht gekupferten Pflanzen völlig gleich angetroffen. Anderseits aber konnte doch in nicht seltenen Fällen unter bestimmten Bedingungen, deren genaue Analyse allerdings noch aussteht, konstatiert werden, daß der Öffnungszustand der Stomata der gekupferten Pflanzen geringer, die Spaltöffnungen also mehr geschlossen waren, als bei den Kontrollpflanzen. Dies kam naturgemäß besonders dann zum Ausdruck, wenn die Stomata der nicht gekupferten Pflanzen ihre maximale Öffnungsweite erreichten, unter den gegebenen Standortsverhältnissen in den Vormittagsstunden bei hellem, aber nicht allzu trockenen, heißen Wetter. In solchen Fällen, in denen die Spaltöffnungen der Kontrollblätter als weit, bzw. sehr weit offen zu bezeichnen waren, erwiesen sich die der gekupferten als schwach geöffnet oder auch als fast geschlossen; dann waren es meist die Stomata der Blattoberseite, die in stärkerem Grade in der Apertur von den entsprechenden der Kontrollblätter abwichen, doch kamen deutliche Unterschiede im obigen Sinne auch an denen der Blattunterseite wiederholt allgemein zur Beobachtung. Ich komme daher zu dem Schlusse: Das Besprengen mit Bordeaux-Brühe bewirkt unter bestimmten, aber relativ selten realisierten Bedingungen eine Verringerung der Öffnungsweite, bzw. eine Verzögerung der Öffnungsbewegung der Stomata.

Wie sehr dieses Ergebnis vom Gesichtspunkte einer transpirationssteigernden Wirkung der B. B. aus auch überraschen muß, so war es doch, mit Rücksicht auf die oben erörterten Ergebnisse der Langerschen Versuche, keineswegs befremdlich. Langer fand ja eine Verhinderung des diastatischen Stärkeabbaues und daher einen positiven Ausfall der Jodprobe unter dem Einflusse des Kupfersulfates, Iljin aber mit Stärke erfüllte Schließzellen geschlossen, bei negativer Jodreaktion dagegen geöffnet. Es war also unter dem Einflusse des Kupfersulfates eine Behinderung der Öffnungsbewegung, bzw. eine Verringerung der Spaltenweite zu erwarten.

Nun konnte ich leider nicht gleichzeitig mit den eben geschilderten Versuchen bei *Solanum tuberosum* auch eine Prüfung auf den Stärkegehalt der Schließzellen vornehmen. Ich vermag daher nur in dieser Hinsicht über Versuche zu berichten, die zu anderer Zeit im Sommer 1920 und 1921 mit anderen Pflanzen zur Ausführung gelangten. Mit *Tropaeolum*-Blättern, dem Versuchsmaterial Langers, erhielt ich bei Anwendung der nach den Angaben der Autorin verdünnten Kupfersulfatlösung nicht immer einheitliche Ergebnisse; immerhin aber war in zahlreichen Fällen bei hohem Stärkegehalt der Schließzellen die Apertur = 0 und bei den Kontrollblättern, die im übrigen unter gleichen Versuchsbedingungen standen, bei starker Öffnungsweite der Stärkegehalt = 0. Regelmäßiger noch erhielt ich ein solches Ergebnis bei

Versuchen im Mai 1921 mit Blättern von *Lamium maculatum*. Aber auch bei dieser Pflanze kamen vereinzelt Fälle zur Beobachtung, die nicht der Erwartung entsprachen; die Frage wäre wert, weiter geprüft zu werden. Zusammenfassend kann aber wohl behauptet werden, daß auch in den Schließzellen der Stärkeabbau durch Kupfersulfat gehemmt wird, was anscheinend stets einen ± vollkommenen Verschluß der Stomata bedingt.

## III.

## Die Wirkung von Salzen auf die Spaltöffnungsbewegung.

Während über den Einfluß gasförmiger Substanzen, vor allem der $CO_2$, auf den Grad der stomatalen Apertur schon seit einiger Zeit Beobachtungen vorliegen (Burgerstein, 1920, S. 46), sind wir über die Wirkung von in Lösung dargebotenen Salzen nicht unterrichtet. Und doch mußte man auf Grund verschiedener Überlegungen zur Annahme einer solchen Wirkung kommen.

1. War an eine direkte Wirkung der Salze auf den diastatischen Stärkeab- und -aufbau zu denken. Daß ein solcher nicht nur im Reagenzglase, sondern auch in lebenden Pflanzenzellen nachzuweisen ist, geht aus den im vorigen Abschnitt erörterten Versuchen Langers hervor; diese selbst waren ja im Anschluß an in vitro vorgenommene Versuche über Beeinflußbarkeit von Fermenten durch verdünnte Metallsalzlösungen durchgeführt worden und Langer plante „Versuche über die Beeinflußung der Diastase in grünen Blättern durch andere Salzlösungen.“ Im Sinne einer Beförderung des diastatischen Stärkeabbaues und einer Hemmung des Aufbaues wirken dagegen nach Kratzmann, 1914, *Al*-Salzlösungen [weitere Literatur darüber bei Stoklasa, 1922], und von diesen wäre demnach die entgegengesetzte Wirkung auf den stomatären Öffnungszustand zu erwarten als von den Kupfersalzen. Auf jeden Fall mußte auf Grund der von Lloyd (1908) und Iljin (1915) begründeten Anschauungen (siehe oben) und der Arbeiten von Kratzmann und Langer auch der Einfluß von Salzlösungen auf die stomatäre Bewegung des Studiums wert erscheinen. Bei meinem diesbezüglichen Arbeitsprogramm war u. a. geplant, den Anschluß herzustellen an die Ergebnisse der Arbeiten von Hahn (1920/21) und seinen Mitarbeitern über den Einfluß neutraler Alkalisalze auf diastatische Fermente. Dabei ist natürlich auch auf den Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration zu achten. Einschlägige Untersuchungen („Über den Einfluß von Säuren und Alkalien auf Transpiration und Spaltöffnungsbewegung“) wurden schon in den Jahren 1913/14 unter Leitung Prof. Dr. Karl Linsbauers am Grazer pflanzenphysiologischen Institut von Mato Nicolić (als

Dissertation) durchgeführt; die Ergebnisse sind bisher noch nicht veröffentlicht worden. Seither ist durch die zusammenfassende Darstellung von Michaelis (1914) die Bedeutung der Wasserstoffzahl für die Wirkung der Fermente allgemein bekannt geworden.

2. Der Einfluß der Salze einerseits nach Langers, anderseits nach Kratzmanns Versuchen sowie auch besonders derjenige der Wasserstoffionenkonzentration, wie er sich aus der eben erwähnten Dissertation von Nicolić vermuten ließ, legte mir ferner die Annahme nahe, daß es sich dabei vielleicht nicht ausschließlich um ein enzymatisches Problem handelt, sondern um ein kolloidchemisches im weiteren Sinne. Wie dies im einzelnen zu verstehen ist, braucht heute nicht mehr ausführlich dargelegt zu werden, nachdem jüngst Suessenguth (1922) mit Erfolg eine kolloidchemische Analyse ähnlich bedingter Bewegungen vorgenommen und ausdrücklich auch den Vergleich mit der Bewegung der Stomata in Erwägung gezogen hat.

3. Schließlich aber mußten schon Angaben über die Beeinflußbarkeit der Transpiration durch verschiedene Salze zur Bearbeitung der Frage drängen, ob es sich dabei primär etwa um Veränderungen der stomatären Öffnungsweite handelt; solche Angaben liegen zahlreich vor und insbesondere war auffallend die antagonistische Wirkung des Kalzium- und Kalium-Ions auf die Transpiration, wie diese in den Arbeiten von Handsteen-Cranner, Reed u. a. zur Beobachtung kam (siehe Burgerstein, 1920, S. 101).

An diese Untersuchungen wurde angeknüpft und zunächst der Einfluß von Kalium- und Kalziumchlorid auf die Spaltöffnungsbewegung studiert. Die Versuchspflanzen wurden dem botanischen Garten entnommen, wo sie außerhalb des „Systems“ in reichlicher Menge vorkommen, u. zw. wurden, neben anderen, hauptsächlich herangezogen: *Impatiens parviflora*, *Lamium maculatum*, *Ranunculus ficaria*, *Rumex patientia*, *Galium mollugo*, *Polygonum bistorta*. Die Hauptversuchsreihen datieren vom Mai 1920 und 1921. In Verwendung kamen in der Regel $^1/_{10}$ molare Salzlösungen, aber auch schwächere, $^1/_{100}$ molare und starke, $^1/_2$ molare. Entweder wurden ganze Sprosse *(Impatiens, Lamium)*, bzw. einzelne Blätter, mit den Stielen in Eprouvetten, in die betreffenden Lösungen getaucht oder aber einzelne Blätter, meist mit der Blattunterseite nach oben, in Petrischalen den Lösungen ausgesetzt. Die Sprosse (Blätter) kamen dabei im Versuchsgewächshause unter günstigen Licht-, Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnissen zur Aufstellung. Besonders leicht welkende Pflanzen, wie *Impatiens parviflora*, waren meist durch Glasstürze oder im Schwitzkasten vor zu starkem Wasserverlust geschützt. Selbstverständlich standen alle Exemplare, auch die Kontrollpflanzen (in Leitungswasser) einer Versuchsreihe, unter gleichen Bedingungen.

Die Einwirkungsdauer der Lösungen variierte innerhalb weiter Grenzen: mehrere Stunden bis Tage. Stets wurde zu Beginn der Versuchsreihen die Öffnungsweite der Stomata kontrolliert. Da individuelle Schwankungen im Spaltöffnungsverhalten immer vorkommen, müssen regelmäßig vielfache Parallelreihen aufgestellt werden; so habe ich z. B. bei den Versuchen mit Blättern von *Ranunculus ficaria* jedesmal über 100 Eprouvetten mit den Lösungen aufgestellt und in jeder Eprouvette befanden sich 3—4 Einzelblätter. Die Prüfung der Öffnungsweite geschah meist durch Infiltration, häufig aber auch auf mikroskopischem Wege. In den ersten Versuchsreihen wurde auf den Stärkeinhalt der Schließzellen nur selten geprüft, später aber in der Regel, natürlich aber immer nur bei Stichproben von den zahlreichen Blättern.

Auf die Wiedergabe der Protokolle in extenso wird auch hier verzichtet. Als Beispiel sei nur eine kurze Tabelle mitgeteilt. Der Grad der Apertur wird mit 0—4 gekennzeichnet, wobei 0 völlig geschlossen, keine Infiltration, 4 sehr weit offen, starke Infiltration bedeutet, ebenso in aufsteigender Reihenfolge der Stärkegehalt der Schließzellen mit

| Pflanze | Lösungen | Einwirkungsdauer in Stunden | Tageszeit der Prüfung | Apertur der Stomata | Stärkegehalt der Schließzellen |
|---|---|---|---|---|---|
| *Impatiens parviflora* | $KCl$ | 8 | 5h p. m. | 4 | |
| | $H_2O$ | 8 | | 3 | |
| | $CaCl_2$ | 8 | | 0 | |
| | $CaCl_2+KCl$ | 8 | „ | 2 | |
| | $KCl$ | 24 | 10h a. m. | 4 | |
| | $CaCl_2$ | 24 | „ | 0 | |
| | $KCl$ | 2 | 12h m. | 4 | |
| | $CaCl_2$ | 2 | „ | 0 | |
| | $KCl$ | 14 | 8h a. m. | 4 | |
| | $CaCl_2$ | 14 | „ | 0 | |
| *Lamium maculatum* | $H_2O$ | 16 | 9h a. m. | 4 | 0 |
| | $CaCl_2$ | 16 | „ | 0 | 3 |
| | $H_2O$ | 23 | 4h p. m. | 4 | 0 |
| | $CaCl_2$ | 23 | „ | 0 | 4 |
| | $NaCl$ | 23 | | 4 | 0 |
| | $CaCl_2$ | 23 | 8h a. m. | 0 | 4 |
| | $KCl$ | 23 | | 4 | 0 |
| *Galium mollugo* | $CaCl_2$ | 5 | 4h p. m. | 0 | 3 |
| | $KCl$ | 5 | „ | 4 | 0 |
| | $H_2O$ | 5 | „ | 3 | |

Jodjodkali oder Jodtinktur geprüft mit 0—4. Unter Einwirkungsdauer ist die Zeit in Stunden angegeben, während welcher die Sprosse, bzw. Blätter, sich in den Lösungen befanden. Die Lösungen waren $^1/_{10}$ molar. $H_2O$ bedeutet Leitungswasser.

Die Versuche wurden oft wiederholt und verschieden variiert; ferner wurden außer *Ca*- und *K*-Salzen auch Natriumchlorid- und Magnesiumsulfat-Lösungen zur Orientierung herangezogen. Bei allen Versuchspflanzen — ob nun, was häufiger geschah, ganze Sprosse, bzw. Blätter, mit den Stengeln (Stielen) in die Lösung tauchend oder Blätter auf den Lösungen schwimmend, zur Verwendung kamen — erfolgte die Reaktionsweise in den meisten Fällen in der durch die angeführten Beispiele gekennzeichneten Weise; doch kommen auch einzelne Fälle zur Beobachtung, in denen das Verhalten ein wesentlich anderes ist. Trotzdem und ohne diese Ausnahmen in ihrer Bedingtheit zu verstehen, glaube ich — als im wesentlichen gesichert — folgendes Ergebnis anführen zu konnen:

1. *K*- (und *Na*-) Salze fördern die Öffnungsbewegung der Stomata; es wird unter ihrem Einfluß maximale Öffnungsweite erreicht.

2. *Ca*-Salze hemmen die Öffnungsbewegung; es kommt zum völligen Verschluß der Stomata.

3. Die Schließzellen weisen in *K*-Salzlösungen keinen oder nur minimalen Stärkegehalt auf, in *Ca*-Salzlösungen dagegen führen sie reichlich Stärke.

4. Die verschiedene Wirkungsweise des Kaliums und Kalziums auf den Öffnungszustand der Stomata ist demnach möglicherweise direkt in einer Verschiedenheit in der Beeinflußung des diastatischen Ab- und Aufbaues der Stärke begründet.

Graz, am 2. Dezember 1922.

---

## Literatur.


Burgerstein, A. 1920, Die Transpiration der Pflanzen, II. Teil. Jena.

Clark, A. W. 1916, Seasonal variation in water content and in transpiration of leaves. Contrib. Botan. Labor. University of Pennsylv., vol. IV., Nr. 2.

Cribbs, J. E. 1919/21. Ecology of *Tilia americana*. I. u. II. Comparative studies of the foliar transpiring power. Botanic. Gaz., vol. 68 u. 71.

Duggar and Bonns. 1918, The effect of Bordeaux mixture on the rate of transpiration. Annals Mo. Botanical Garden, vol. 5.

Duggar and Cooley. 1914, The effects of surface films on the rate of transpiration. Experiments with potted potatoes. Ebenda, vol. 1.

Engler, A. 1911, Unters. über den Blattausbruch von Schatten- u. Lichtpflanzen der Buche. Mitteil. Schweizer Ctrlanstalt forstl. Versuchsw., Bd. 10, 2. Heft.

Hahn, A. 1920/21, Über den Einfluß neutraler Alkalisalze auf diastatische Fermente. Zeitschr. f. Biologie, Bd. 71 u. 73.

Iljin, W. S. 1915, Die Regulierung der Spaltöffnungen im Zusammenhange mit der Veränderung des osmotischen Druckes. Beih. botan. Ctrbl., Bd. 32, 1. Abt.

Kratzmann, E. 1914, Zur physiologischen Wirkung der Aluminiumsalze auf die Pflanze. Sitzber. d. Ak. d. Wiss. Wien, 123. Bd., Abt. 1.

Langer, H. 1917, Über den Einfluß von Metallsalzen auf die Diastase in lebenden Pflanzeuzellen. Wiener klinische Wochenschrift, Bd. 30, Nr. 40.

Linsbauer, K. 1917, Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen. Flora, 109. Bd.

— — 1918, Über die Physiologie der Spaltöffnungen. Die Naturwissenschaften, Bd. 6.

Lloyd, F. E. 1908, The phsiology of stomata. Carnegie Inst. Wash., Publ. 82.

— — 1913, Leaf water and stomatal movement in *Gossypium* and a method of direct visual observation of stomata in situ. Bull. Torrey bot. Club, vol. 40.

Loftfield, J. V. G. 1921, The behavior of stomata. Carnegie Inst. Wash., Publ. 314.

Martin, W. H. 1916, Influence of Bordeaux mixture of the rates of transpiration. Journ. Agric. Res. Washington, vol. 7.

Michaelis L. 1914, Die Wasserstoffionenkonzentration. Berlin.

Molisch, H. 1912, Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode. Zeitschr. f. Bot., Bd. 4.

Münz et Goudechon. 1909, Le ralentissement de l'assimilation végétale pendant les temps couverts. Compt. rend. Ac. Paris, 149.

Stålfelt, M. G. 1916, Über die Wirkungsweise der Infiltrationsmethode von Molisch. Svensk bot. Tidskr., Bd. 10.

— — 1921, Zur Kenntnis der Kohlenhydratproduktion von Sonnen- und Schattenblättern. Meddel. från Statens Skogsförsöksanstalt, Häfte 18, Nr. 5.

Steinberger, A. L. 1922. Über Regulation des osmotischen Wertes in den Schließzellen von Luft- und Wasserpflanzen. Biolog. Ctrbl., Bd. 42.

Stoklasa, J. 1922, Über die Verbreitung des Aluminiums in der Pflanze. Jena.

Suessenguth, K. 1922, Untersuchungen über Variationsbewegungen von Blättern. Jena.

---

Nach Abschluß und Niederschrift dieser Darstellung kommt mir die im Heft 4/6 der Biochem. Zeitschr., 132. Bd. (ausgegeben am 14. November 1922), soeben erschienene Publikationsreihe Iljins über die Wirkung der Salze auf den Auf- und Abbau der Stärke zu Gesicht. Es freut mich, meine im obigen (III. Teil) kurz dargestellten Versuchsergebnisse, insbesondere die verschiedene Wirkung der *K*- und *Ca*-Salze auf den Öffnungszustand der Stomata in dieser auf so breiter Grundlage ruhenden Arbeit vollkommen bestätigt zu finden.

---

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 072

Autor(en)/Author(s): Weber Friedl

Artikel/Article: Zur Physiologie der Spaltöffnungsbewegung. 43-57