

Freilandbeobachtungen an Spaltöffnungen von *Hydrocharis*, *Nymphaea* und *Nuphar*.

Von Richard Biebl, Wien.

Mit 4 Abbildungen.

Hydrocharis morsus ranae L., *Nymphaea alba* L. und *Nuphar luteum* Smith finden sich oft nebeneinander am gleichen Standort. Ihre dicken, ledrigen, fettglänzenden, auf der Wasseroberfläche schwimmenden Blätter tragen nur an ihrer Oberseite Spaltöffnungen. Die Ähnlichkeit der Lebensumstände und die, abgesehen von der Größe, fast gleiche äußere Beschaffenheit der Blätter würde auch eine Ähnlichkeit im Bau und im Funktionieren der Spaltöffnungen vermuten lassen.

Nach Untersuchungen von Haberlandt (1887, vgl. auch Kirchner-Löw-Schröter 1917) zeigt der anatomische Bau der Spaltöffnungen dieser drei Wasserpflanzen auch tatsächlich weitgehende Gemeinsamkeiten, die zu dem normalen Bau der Spaltöffnungen der Landpflanzen in großem Gegensatz stehen. Ihren Stomata fehlt eine Gliederung in Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof. Die Körper der Schließzellen treten — im Querschnitt gesehen — nach Berührung ihrer Außenwände nach unten zurück und lassen so einen trichterförmigen Raum frei, der sich weiterhin in die Atemhöhle des Mesophylls fortsetzt.

Dieser Gemeinsamkeit steht aber, wie vorliegende Untersuchung zeigen soll, als auffallender Gegensatz die vorzügliche Reaktionsfähigkeit der sich innerhalb kurzer Zeitspannen öffnenden und schließenden *Hydrocharis*spalten und das beinahe vollständige Bewegungsunvermögen der Schließzellen von *Nymphaea* und *Nuphar* gegenüber.

Im Sommer 1950 hatte ich Gelegenheit an einer Massenvegetation dieser drei Pflanzen in einem Weiher in Ibm (O.-Ö.) die Abhängigkeit der Spaltöffnungszustände von den natürlichen Standortverhältnissen durch längere Zeit zu untersuchen.

Hydrocharis hat Schließzellen, die über einer großen Atemhöhle liegen. Die Entwicklung der Spaltöffnungen beginnt nach Reinhardt (1879) schon in den noch vollständig geschlossenen Winterknospen, wo sie aber anfangs noch sehr klein bleiben und erst, wenn sich die Blättchen auf die Wasseroberfläche legen, rasch zu ihrer vollen Größe heranwachsen.

Schon die ersten orientierenden Beobachtungen zeigten, daß die Spaltöffnungen von *Hydrocharis* ein überaus feines Reaktionsvermögen besitzen. Bezeichnen wir den vollkommen geschlossenen Zustand mit „0“, den ganz

schwach offenen mit „1“, den mitteloffenen mit „2“, und den ganz weit geöffneten mit „3“, so war der Öffnungszustand der *Hydrocharisspalten* an einem trüben, regnerischen, kühlen Sommertag (29. Juli 1950) bei 10/10 Bewölkung um 7 Uhr früh an den freischwimmenden, voll belichteten Blättern gleich „1“. Unter einem kleinen Brettersteg, der etwa $\frac{1}{2}$ Meter über der Wasseroberfläche ein kurzes Stück in den Teich hinausführte, waren eine Anzahl von *Hydrocharis*-Pflanzen zusätzlich etwas abgedunkelt. Ihre Spalten waren zur gleichen Zeit noch vollkommen geschlossen.

Um 9 Uhr waren, bei unverändertem Witterungscharakter, aber der Uhrzeit entsprechender etwas stärkerer Beleuchtung die Spalten der vollbelichteten Blättchen etwa zum Grad „2—3“ geöffnet, während die der durch den Steg abgeschirmten Pflanzen noch immer geschlossen waren. Erst um 10 Uhr erreichte das von Regenwolken gedämpfte Tageslicht eine Intensität, daß nicht nur die Spalten der freischwimmenden Blättchen zum Grad „3“ geöffnet waren, sondern daß auch die von dem Steg abgedeckten Blättchen durchschnittlich einen Öffnungsgrad ihrer Spalten von „1—2“, in wenigen Fällen sogar von „3“ erreichten. Um 16 Uhr 30 hatten an diesem trüben Tag auch die vollbelichteten Blättchen ihre Spalten wiederum vollkommen geschlossen.

Anders an einem Schönwettertag. Der örtliche Sonnenaufgang (22. Juli 1950) war für den *Hydrocharis*-standort im Weiher um 7 Uhr 55, der örtliche Sonnenuntergang etwa um 17 Uhr, zu welcher Zeit die Sonne hinter dem am Ortsende liegenden bewaldeten Hügel verschwand. Um 5 Uhr 50 früh lag die Wasseroberfläche, von leichtem Nebel bedeckt, noch in tiefem Schatten. Die Spalten der im vollen Licht schwimmenden *Hydrocharis*-blättchen waren zu dieser Zeit zumeist vollkommen geschlossen, nur in einzelnen Fällen war schon ein Öffnungszustand von „1—2“ erreicht. Um 8 Uhr 05 hingegen waren, nachdem die Sonne schon kurze Zeit die Wasseroberfläche erreicht hatte, die Spalten nicht nur der vollbelichteten, sondern auch der unter dem Brettersteg schwimmenden Blättchen völlig geöffnet. Um 17 Uhr 30 waren die Stomata der auf freier Wasseroberfläche schwimmenden Blättchen noch offen, um 18 Uhr 30 hingegen wieder zu dem um 5 Uhr 50 früh beobachteten Zustand, also größtenteils „0“, teilweise „1—2“ zurückgekehrt.

Wurden zur Zeit der optimalen Spaltenöffnung Blättchen untersucht, die zur Hälfte vom Sonnenlicht getroffen, zur Hälfte aber von einem Nachbarblättchen überdeckt waren, so waren die Spalten der unbedeckten Blätthälfte weit offen, die der bedeckten hingegen geschlossen. Auch dies zeigt das feine Reagieren der *Hydrocharisspalten* auf Helligkeitsunterschiede. Sie würden zweifellos für eingehende Untersuchungen der Abhängigkeit der Spaltenbewegungen von Lichtintensität und -qualität ein ganz vorzügliches Objekt bilden. Mit Photozellen gemessene Tagesgänge der Lichtintensität an Schön- und Schlechtwettertagen oder an Tagen mit rasch und stark wechselndem Witterungscharakter würden bei gleichzeitiger Bestimmung des Öffnungszustandes der Spalten vielleicht schon am natürlichen Standort die noch immer offenen Fragen zu beantworten erlauben, ob das Öffnen und Schließen stets bei ganz bestimmten Lichtintensitäten einsetzt, ob eine vorübergehende Verdunkelung während des Tages auch eine vorübergehende Schließbewegung

auslöst oder ob an Tagen mit übermäßig starker Lichteinstrahlung infolge „Ermüdung“ ein früheres oder vielleicht auch späteres Schließen der Spalten eintritt als an mäßig hellen Tagen. Orientierende Beobachtungen scheinen in der Tat darauf hinzuweisen, daß selbst zeitweise Verdunkelung während eines Gewitters zu vorübergehenden Schließbewegungen führt, wie dies auch von Bennecke (1924) für verschiedene Pflanzen angenommen, von anderen Autoren, wahrscheinlich auf Grund von Beobachtungen an weniger empfindlichen Spaltöffnungsapparaten, aber bezweifelt wird. Im Falle des Spaltenschlusses während Gewitters ist allerdings auch die Wirkung des Regens mit in Rechnung zu stellen. Die Feuchtigkeitsverhältnisse als solche, die sowohl als Boden- wie als Luftfeuchtigkeit bei den Landpflanzen eine sehr große Rolle spielen und die Hauptbedeutung der Stomata als Regulatoren der Transpiration begründen (Weber 1923, Stälfelt 1932), kommen für die auf der Wasserfläche schwimmenden Blätter jedoch wohl fast vollkommen in Wegfall, so daß sich auch aus diesem Grund *Hydrocharis* zum Studium der Lichtwirkungen auf die Spaltöffnungsbewegungen besonders eignen würde.

Die rasch einsetzende Schließbewegung der Spalten von *Hydrocharis* nach vollkommenem Untertauchen unter Wasser und ihre rasche Wiederöffnung an freier Luft, wie sie möglicherweise ähnlich auch bei starken, vorübergehenden Regengüssen erfolgt, zeigt folgender Versuch: An einem sonnigen Schönwettertag, bei einer Himmelsbedeckung von 1/10, wurden um 9 Uhr 34 eine Anzahl von *Hydrocharis*blättchen durch eine ins Wasser gedrückte Stange zum Untertauchen gezwungen. Bei Versuchsbeginn waren die Spalten weit offen („3“). Um 9 Uhr 40 war bereits eine deutliche Verengung der Spalten auf durchschnittlich „2“ festzustellen. Um 9 Uhr 45 war noch ungefähr der gleiche Zustand erhalten, um 9 Uhr 50 waren aber die Spalten schon zum größten Teil auf „0—1“ geschlossen und nur einzelne hatten noch einen Öffnungszustand von „2“. Um 10 Uhr wurden die Spalten eines Blättchens in verschiedenen Teilen der Blattfläche untersucht, wobei zu beobachten war, daß die Reaktion nicht bei allen Spalten gleich schnell vor sich geht. Der größte Teil war vollkommen geschlossen, ein kleinerer zeigte noch den Öffnungszustand „1“ und nur mehr ganz wenige den von „2“. Dabei war der Öffnungszustand nicht felderweise verschieden, sondern zwischen vollkommen geschlossenen Spalten können noch einzelne auf „1“ oder „2“ geöffnete erhalten sein.

Um 10 Uhr 10 wurden die untergetaucht gewesenen Pflanzen wieder emporgehoben, so daß die Blättchen wieder auf der Wasseroberfläche, vom direkten Sonnenlicht bestrahlt, schwammen. Um 10 Uhr 20 war der Öffnungszustand der Spalten noch ziemlich unverändert. Es mag dies mit dem erst allmählichen Abtrocknen der Blattoberflächen in Zusammenhang stehen. Um 10 Uhr 25 war jedoch der Öffnungszustand durchschnittlich schon wieder „1—2“, um 10 Uhr 40 waren viele Spalten wieder vollkommen geöffnet und um 10 Uhr 45 war bereits ein durchschnittlicher Öffnungsgrad von „2—3“ erreicht mit nur wenigen nur auf „1“ geöffneten, eingestreuten Spalten.

Die Spalten von *Hydrocharis* brauchten somit nach Untertauchen unter Wasser etwa eine halbe Stunde zum Schließen und nach Wiederauftauchen etwa ebensolang zum neuerlichen Öffnen.

Junge, unter Wasser entfaltete, aber noch nicht aufgetauchte Blätter haben stets vollkommen geschlossene Spalten.

Für die Bestimmung des Öffnungszustandes der *Hydrocharis*-Spalten ist die sonst für ökologische Untersuchungen so beliebte Infiltrationsmethode (Molisch 1912) nicht zu verwenden, da sämtliche Infiltrationsflüssigkeiten ohne in die Spalten einzudringen von der glatten, fettigen Oberfläche abfließen. Hingegen eignet sich für sofortige Beobachtung die Herstellung von Flächenschnitten und direkte Beobachtung im Mikroskop oder für ein rasches Festhalten des Öffnungszustandes und nachfolgendes — es kann dies Wochen und Monate später geschehen — Mikroskopieren die Herstellung von Kollodiumabzügen. Hierzu wird 4%iges in Äther gelöstes Kollodium mit einem Glasstab auf die Blattoberfläche aufgestrichen, erstarren gelassen, mit einer Pinzette abgezogen und in kleinen Papiertaschen aufbewahrt. Abb. 1 zeigt Kollodiumabdrucke von geschlossenen und offenen Spaltöffnungen von *Hydrocharis*.

Es war nun interessant mit diesen Spaltöffnungsbewegungen von *Hydrocharis* die Spaltöffnungszustände der unmittelbar neben und zwischen ihnen schwimmenden Blätter von *Nymphaea alba* und *Nuphar luteum* zu vergleichen. Nach Weiß (1865) kommen bei *Nymphaea* auf den Quadratmillimeter der Blattoberseite etwa 460 Spalten und bei *Nuphar* dürfte dies ähnlich sein. Die Spalten erscheinen ständig weit geöffnet (Abb. 2), nicht nur bei Tag und an den auf der Wasseroberfläche schwimmenden Blättern, sondern auch bei Nacht und an untergetauchten, bzw. jungen, noch zusammengerollten und noch niemals aufgetaucht gewesenen Blättern. Nur in den allerjüngsten, etwa 6 cm langen, noch schwer aufzurollenden Blatt-Tüten liegen die noch kaum entwickelten Schließzellen ganz eng aneinander.

Wie bei *Hydrocharis* versagt auch bei den fettigen Blättern von *Nymphaea* und *Nuphar* die Infiltrationsmethode und auch die Kollodiumabzüge von Blättern, deren Spalten an einem Epidermisflächenschnitt weit offen erscheinen, zeigen nur die äußere Umrandung der Schließzellen und in der Mitte einen feinen, fürs erste schwer deutbaren Längsstrich (Abb. 3). Ein Querschnitt durch das Blatt gibt die Erklärung: Die beiden bohnenförmigen, ständig weit geöffneten Schließzellen lassen Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof vollkommen vermissen. Sie wölben sich auch nicht gegeneinander vor und ein Verschluss des von den bohnenförmigen Schließzellen umfaßten oval-glockenförmigen Raumes wird lediglich erreicht durch Überdachung durch zwei, von den Oberseiten der beiden Stomazellen gegen die Mitte vorgeschobene Kutikularleisten oder besser Kutikularplatten, die sich beinahe vollständig berühren. Der verbleibende Spalt ist es, der sich in den Kollodiumabzügen als feiner Längsstreif abbildet. Wenn der Schnitt durch den Spaltöffnungsapparat durch die Berührungsstelle der beiden bohnenförmigen Schließzellen geht, so stoßen die beiden Zellen, wie bei jeder normalen Spaltöffnung, eng zusammen (Abb. 4, rechts), führt aber der Schnitt durch den zentralen Teil der Spaltöffnung, so bietet sich ein brillenähnliches Bild (Abb. 4, links). Der Nasenbügel entspricht den gegeneinander vorgeschobenen Kutikularflächen, die Brillengläser werden gebildet durch die beiden an dieser Stelle



Abb. 1a

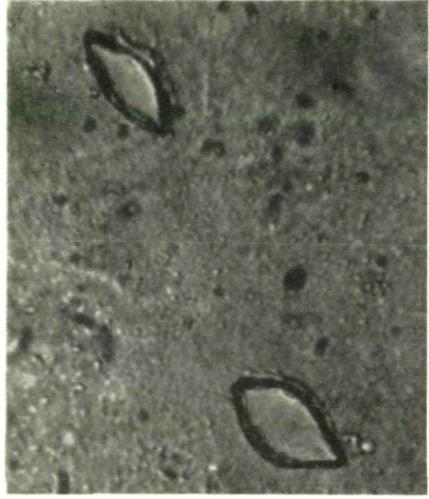


Abb. 1b

Kollodiumabzüge der Blattoberseite von Hydrocharis.
a) Spaltöffnungen geschlossen. b) Spaltöffnungen offen.



Abb. 2. *Nuphar luteum*.
Flächenschnitt von der Blattoberseite.

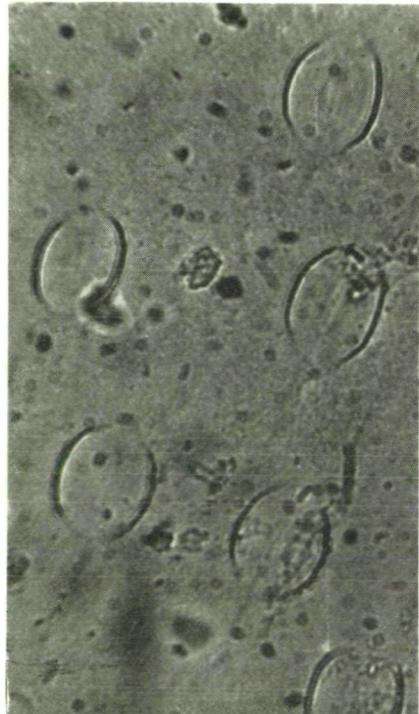


Abb. 3. *Nuphar luteum*.
Kollodiumabzug der Blattoberseite.

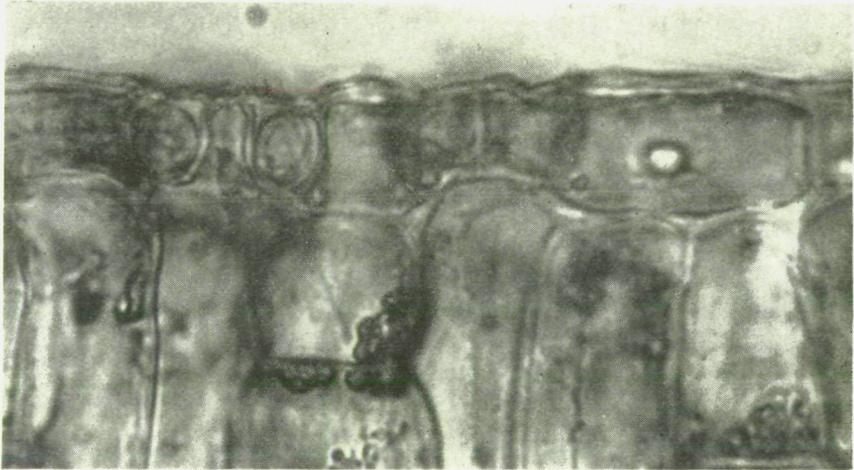


Abb. 4. *Nuphar luteum*, Blatt quer.
Links: Medianschnitt durch die Spaltöffnung.
Rechts: Schnitt durch die Berührungsstelle der Schließzellen.

weit voneinander entfernten und nach innen zu nicht vorgewölbten Schließzellen.

Es ist kaum anzunehmen, daß durch Annäherung oder Entfernung der beiden Kutikularplatten der Luftspalt wesentlich verengt oder erweitert werden kann. Die Entwicklung des Spaltöffnungsapparates scheint somit mit der Ausbildung dieser starren, immer offenen Spaltöffnungen mit ihren schützenden Kutikularflächen ihren Abschluß zu finden. Nach unten setzt sich die Atemöffnung in eine tief zwischen die Palisadenzellen hinabreichende Atemhöhle fort. Das gilt für *Nymphaea* und *Nuphar* in gleicher Weise. Die hinter den Kutikularflächen, bzw. in dem darunter liegenden Hohlraum angesammelte Luft ist an einem frischen Flächenschnitt infolge der Totalreflexion des Lichtes als dicke schwarze Auskleidung der Spalten zu erkennen. Sie verhindert vermutlich auch bei den untergetauchten Blättern ein Eindringen des Wassers durch den schmalen Kutikularspalt. Während die Spalten von *Hydrocharis* unter Wasser schließen müssen, vermögen die von *Nymphaea* und *Nuphar* vielleicht aus diesem Grunde offen zu bleiben. Die den Gasaustausch möglicherweise etwas behindernde Enge der Kutikularspalte wird zweifellos durch das ständige Offenstehen der Schließzellen wettgemacht. Durch Blendenwirkung wird bei mikroskopischer Betrachtung in den Spaltöffnungen, die in ihren Atemhöhlen noch Luft enthalten, der Kutikularspalt sichtbar (vgl. Abb. 2).

Was Goebel über die Form der Zellen gesagt hat, nämlich daß die Mannigfaltigkeit der Formen größer ist als die Mannigfaltigkeit ihrer Funktionen, läßt sich auch auf die anatomischen Einrichtungen und physiologischen Verhaltensweisen der Pflanzen eines gegebenen Standortes übertragen. Auch hier geht die Zahl der möglichen Lebensvorgänge und der morphologischen und anatomischen Ausgestaltungen weit über die Grunderfordernisse des Standortes hinaus. Die vergleichende Ökologie — und obige Mitteilung sei ein kleiner Beitrag dazu — zeigt immer wieder, daß Pflanzen bestimmter Standorte den an sie gestellten Lebensanforderungen keineswegs gleichartig, sondern oft in ganz verschiedener Weise erfolgreich begeben.

Literatur.

- Benecke-Jost, 1924, Pflanzenphysiologie, Bd. 1.
 Haberlandt, G., 1887, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. *Flora*, **70**, 97.
 Kirchner-Löw-Schröter, 1917, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Ulmer, Stuttgart.
 Lundegårdh, H., 1949, Klima und Boden, 2. Aufl., Fischer, Jena.
 Molisch, H., 1912, Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode. *Zeitschr. f. Bot.*, **4**, 106.
 Reinhard, L., 1879, Einige Mitteilungen über die Entwicklung der Spaltöffnungen bei Pflanzen. Charkow, russ., ausführl. ref. in *Just's Bot. Jahresber.*, **7**, I, 30.
 Stälfelt, M. G., 1932, Der stomatare Regulator in der pflanzlichen Transpiration, *Planta*, **17**, 22—85.
 Weber, Fr., 1923, Zur Physiologie der Spaltöffnungen, *Österr. Bot. Zeitschr.*, **72**, 43.
 Weiß, A., 1865, Untersuchungen über die Zahlen- und Größenverhältnisse der Spaltöffnungen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **4**, 125.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1951

Band/Volume: [92](#)

Autor(en)/Author(s): Biebl Richard

Artikel/Article: [Freilandbeobachtungen an Spaltöffnungen von Hydrocharis, Nymphaea und Nuphar 249-253](#)