Beeinflussung der Spaltöffnungsweite durch plötzliches Wasserabsperren und -zuführen, mit besonderer Berücksichtigung der Spaltöffnungsbewegung zur Regenzeit

Von

M. Monzi

Mit 4 Textfiguren und 12 Tabellen

From **JAPANESE JOURNAL OF BOTANY** Vol. IX No. 3

TOKYO

1938

Beeinflussung der Spaltöffnungsweite durch plötzliches Wasserabsperren und -zuführen, mit besonderer Berücksichtigung der Spaltöffnungsbewegung zur Regenzeit

Von Masami MONZI

Mit 4 Textfiguren und 12 Tabellen

(Eingegangen am 3. August, 1938)

I. Einleitung

Durch eine frühere Untersuchung (1938a) über den Einfluss des Regenfalls auf die Stomatabewegung kam ich zum folgenden Schluss: wenn das Blatt frisch und seine Spaltöffnungen weit geöffnet sind, schliessen sich die Stomata von *Fatsia japonica* mit Anfang des Regens zuerst plötzlich, dann öffnen sie sich langsam, aber wenn das Blatt welkt und die Stomata schon eng geschlossen sind, öffnen sich die Stomata entgegengesetzt zum ersten Fall schnell mit Eintritt des Regens, aber es folgt darauf eine neue Schliessbewegung: in beiden Fällen bringt das Aufhören des Regens eine rasche Öffnung der Stomata mit sich. Als Ursache dieser besonderen Stomatabewegungen vermutete ich eine passive Stomatareaktion mit plötzlicher Veränderung des Wasservorrates im Blatt, welche hauptsächlich durch die von der den Regenfall begleitenden Luftfeuchtigkeitsveränderung verursachte Transpirationsab- oder zunahme und den während des Regenfalls noch anhaltenden Wasseranstieg von unten durch den Blattstiel herbeigeführt wird. Ist diese Ansicht stichhaltig, so müssen die gleichen Stomatabewegungen in Erscheinung treten bei einer Wasservorratsveränderung im Blattgewebe, die ohne Regenfall oder Benetzung des Blattes, d.h. ohne Einfluss klimatischer Faktoren, lediglich infolge Wasserabsperrung oder -zuführung durch das Schnittende eines in Wasser eingetauchten Blattstiels, anders gesagt, nur durch Veränderung der Intensität der Bodenwasser-Zufuhr verursacht wird.

Um den Mechanismus der eigentümlichen Stomatabewegungen zur Regenzeit zu erklären, habe ich schon in meiner früheren Arbeit die An-

nahme gemacht, dass die Stomatabewegungen nicht nur auf der Wirkung der Schliesszellen, sondern auch in einem gewissen Umfang, wie es schon durch VON MOHL (1856), DARWIN (1904), DARWIN u. PERTZ (1911), LAIDLAW u. KNIGHT (1916), KNIGHT (1917, 1922), STEINBERGER (1922), WEBER (1926, 1927a), STÅLFELT (1929) u.A. bestätigt worden war, auf einer Wirkung der Neben- und Epidermiszellen beruhen. Der Grundgedanke dieser Autoren beruht einerseits auf einer vorübergehenden Stomataerweiterung beim Anfang des Blattwelkens (DARWIN, DARWIN u. PERTZ, LAIDLAW u. KNIGHT, KNIGHT, WEBER), anderseits auf dem Stomataverschluss, der bei Eintauchen einer Blattspreite ins Wasser oder bei Wasserinfiltration derselben stattfindet (VON MOHL, STEINBERGER, WEBER, STÅLFELT). Über den Einfluss der plötzlich von unten durch den Blattstiel wieder einsetzenden Wasserzufuhr auf die durch vorherige Wasserabsperrung hervorgerufene weite Öffnung der Spalten haben wir aber bis jetzt nur wenige Abhandlungen (vgl. SCARTH 1927). Zur Aufklärung dieser Zusammenhänge suchte ich in vorliegender Arbeit einige Anhaltspunkte zu gewinnen, einmal durch unter sonst fast Konstanten Aussenbedingungen angestellte Experimente, im besonderen durch Untersuchung der Frage nach Mitwirkung der Neben- und Epidermiszellen auf die in Rede stehende Erscheinung.

Die vorliegende Untersuchung bestätigt einmal, dass die durch Regulierung der Wasserzufuhr hervorgerufene Stomatabewegung, wie schon von mir zur Regenzeit beobachtet, mit der Wassergehaltsveränderung des Blattes im Zusammenhange steht, und weiter, dass der Wechsel der Transpiration fast analog zu demjenigen der Stomatabewegung vor sich geht.

II. Methodik und Versuchsmaterial

Wie bei der früheren Arbeit gebrauchte ich auch diesmal als Versuchsmaterial das Lichtblatt von *Fatsia japonica* DECNE. et PLANCH. Das Blatt dieses Strauches entfaltet sich im März oder April, aber am jungen Blatt sind Stomata noch nicht völlig ausgebildet, daher kann man daran keine Stomatabewegung ersehen. Erst Ende Mai beginnt der Stomatawechsel, der ein Anzeichen für die völlige Entwicklung des Blattes ist. Die Lebensdauer des Blattes beträgt ein Jahr oder mehr; Anfang Mai vergilbt die Mehrzahl der überwinterten Blätter, und fällt allmählich ab. Die Stomata der völlig vergilbten Blatteile sind stets, selbst am hohen Mittag, eng geschlossen, aber die Stomata des noch grünen überwinterten Blattes zeigen sogar im Mai normalerweise die wechselnden Bewegungen des Tages. So arbeitete ich im März, April und Mai immer mit einem grünen überwinterten Blatt.

Das Versuchsmaterial bereitete ich in der gleichen Weise wie bei der früheren Untersuchung vor; am Morgen eines wolkenlosen Tages entnahm ich also das Versuchsblatt durch Abschneiden an der Basis seines Stiels, und die Schnittfläche wurde noch einmal unter Wasser erneuert. Das so behandelte Blatt wurde ins Gewächshaus gebracht, und horizontal in diffuses Licht gelegt. Alle Fenster des Gewächshauses oder Versuchszimmers blieben während des Versuches geschlossen, um das Blatt in windstillem Zustand zu halten.

Die plötzliche Wasserabsperrung erzielte ich durch Aufsetzen eines mit Vakuum-Hahnfett erfüllten Glasmützchens auf das abgeschnittene Ende des Blattstiels, die plötzliche Wasserzuführung durch Erneuerung der Schnittfläche unter Wasser. Die erstere Behandlung habe ich etwa 20 oder 30 Minuten nach der Verbringung des Versuchsblattes ins Gewächshaus aufgeführt, die letztere aber etwa 10 oder 20 Minuten nach Verstopfung oder Abdichtung der Schnittfläche des Stiels, wenn die Spaltweite des Blattes maximal oder ähnlich ist, oder auch etwa eine Stunde später, als die bereits weit geöffnet gewesenen Stomata sich schon wieder beinahe geschlossen hatten. Die Öffnungsweite bestimmte ich gewöhnlich alle 5 oder 10 Minuten.

Zur Bestimmung der Spaltweite habe ich auch hier, wie bei der früheren Arbeit, die Infiltrationsmethode angewendet. Aber diesmal stellte ich mit einer Stoppuhr die Infiltrationszeit fest, d.h. die Zeitspanne, während deren ein Tröpfchen der Infiltrationsflüssigkeit von der Blattoberfläche völlig verschwindet, und berechnete die Spaltweite nach der Quadratwurzel der Infiltrationszeit, die mit Rücksicht auf die vor und nach dem Infiltrationsversuch auf einer matten Glasplatte gemessene Verdunstungszeit eines Tröpfchens der Versuchsflüssigkeit korrigiert wurde. Den hundertfachen Wert der Quadratwurzel der korrigierten Infiltrationszeit möchte ich, an Stelle der „Infiltrationszahl" in der früheren Arbeit, den „Infiltrationskoeffizienten" nennen. Nach diesem Koeffizienten vermag man die relative Spaltöffnungsweite quantitativ ziemlich streng zu beurteilen (vgl. MONZI 1938b). Als Infiltrationsflüssigkeit bediente ich mich nur mässig infiltrierbaren Benzols, und als geeigneten Abtröpfungsgefässes einer Injektionsspritze von 1 cc mit einer Hohlnadel, deren Aussen- und Innendurchmesser 0,50 mm bzw. 0,33 mm war. Mit einer solchen Spritze kann man Benzol in einer Menge von $5{,}00 \cdot 10^{-3}$ cc (bei 26°C) betröpfeln, wobei die Maximal-Schwankung des Tröpfchenvolumes etwa ±6% beträgt.

Die Infiltrationszeit habe ich innerhalb 1–2 Minuten nach dem Abschneiden des Blattstückens bestimmt; daher kommt dort kaum eine nennenswerte Beeinflussung durch Zerschneiden vor, wie man aus Tabelle 1 ersieht.

TABELLE 1. Die Öffnungsweite der Stomata vor und nach dem Abschneiden des Blattstückchens. Das Blatt wurde um 8, 10 Uhr abgenommen. Am 14. April 1938. Klares Wetter

Versuchs-zeit Uhr	Lufttemp. °C	Psy-diff. °C	Infiltrationskoeffizient		
			vor dem Abschneiden	am abgeschnittenen Blattstückchen	nicht abgeschn.: abgeschnit.
8,20	18,0	5,8	9,8	10,5	0,933
9,40	21,0	6,5	18,9	18,4	1,028
10,50	24,7	7,6	24,9	25,0	0,996
12,05	25,0	7,9	27,9	27,3	1,022

TABELLE 2. Die Stomatabewegung des abgeschnittenen *Fatsia*-Lichtblattes bei der Wasserzufuhrveränderung. Um 8,55 Uhr wurden die Versuchsblätter der Mutterpflanze entnommen. Am 16. April 1938. Klares Wetter

Versuchszeit Uhr	Lufttemp. °C	Psy-diff. °C	Infiltrationskoeffizient		
			Blatt I (Kontrolle)	Blatt II	Blatt III
9,10	22,5	6,7	9,8	13,3	8,5
20	22,6	6,6	11,3	16,0	13,2
30	22,6	6,3	12,4	14,7	13,1
,,				Absperrung	Absperrung
35	23,0	6,7	10,6	20,8	16,8
40	22,8	6,4	17,8	25,0	18,9
45	23,2	7,0	—	24,8	22,3
,,				Wasserzufuhr	
50	23,1	7,1	16,5	17,4	27,8
55	23,3	7,3	—	13,3	29,2
10,00	24,0	7,5	20,3	8,4	26,9
05	24,3	7,6	—	14,1	19,2
10	24,1	7,5	20,9	19,5	18,0
20	24,5	8,2	19,6	20,4	17,3
,,					Wasserzufuhr
25	25,0	8,5	—	21,8	23,5
30	25,0	8,4	21,2	—	16,7
35	25,4	8,3	21,4	23,9	11,7
40	24,8	8,1	—	—	15,6
45	25,0	8,0	20,9	24,8	16,2
55	24,4	7,9	23,3	23,9	17,8
11,05	25,0	8,1	22,9	22,4	23,8
15	25,1	8,1	22,8	23,9	25,0

III. Spaltöffnungsbewegung mit plötzlicher Veränderung der Wasserzufuhr

Unter mehreren diesbezüglichen Versuchen möchte ich zunächst die am 16. April vorgenommene Untersuchung hervorheben, deren Protokoll in Tabelle 2 zusammengestellt und auch in Figur 1 graphisch gezeigt wird.

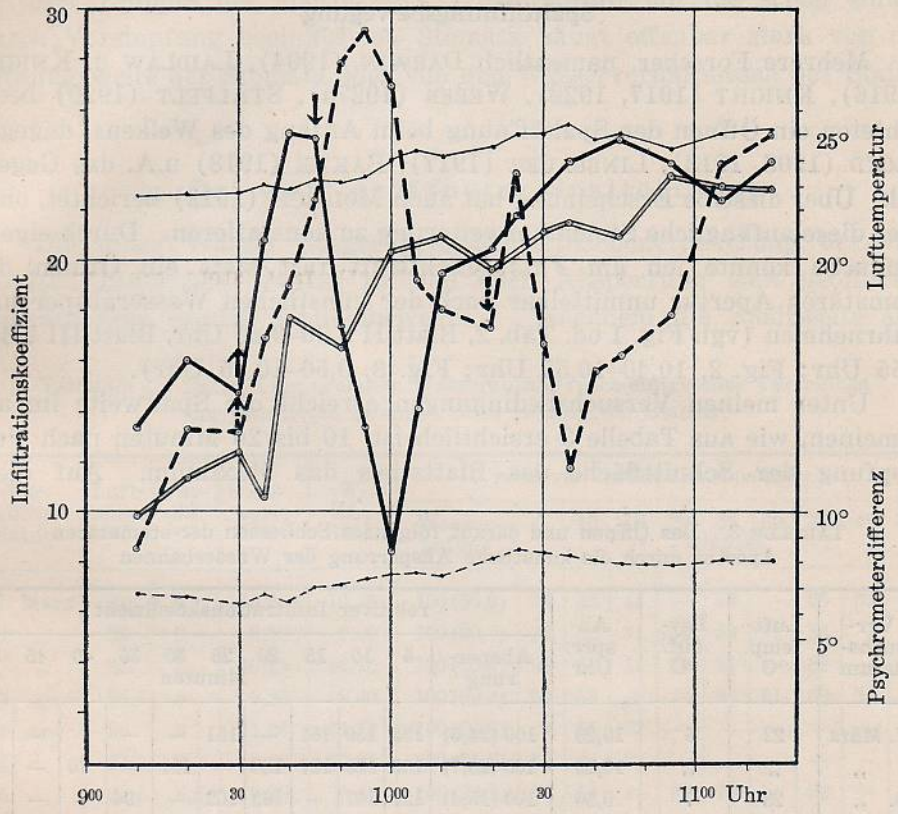

Fig. 1. Die Stomatabewegung des abgeschnittenen *Fatsia*-Lichtblattes bei der Wasserzufuhrveränderung (vgl. Tab. 2).

	Entnahme	Absperrung	Wasserzufuhr
═══ Blatt I (Kontrolle)	8,55 Uhr	—	—
——— Blatt II	„ „	9,30 Uhr	9,45 Uhr
- - Blatt III	„ „	9,30 „	10,20 „
		(Aufgerichteter Pfeil)	(Abwärts gerichteter Pfeil)

Die Stomata des Kontrollblattes (Blatt I) zeigen die gewöhnliche Tageskurve. Die des Versuchsblattes II und III öffneten sich bei Absperrung (um 9,30 Uhr) in gleicher Weise sehr rasch; aber mit erneuerter Wasserzufuhr (am Blatt II um 9,45 Uhr, am Blatt III um 10,20 Uhr) schliessen sich am Blatt II plötzlich die weit geöffneten Stomata, während

am Blatt III, dessen Stomata durch lang andauernde Wasserabsperrung schon geschlossen waren, damit eine kurzfristige Öffnung eintritt, später aber öffneten sich die Stomata beider Blätter ebenso weit wie die des Kontrollblattes. Im Folgenden werde ich diese Beobachtungen ausführlich erörtern.

(1) Die durch plötzliches Wasserabsperren verursachte Spaltöffnungsbewegung

Mehrere Forscher, namentlich DARWIN (1904), LAIDLAW u. KNIGHT (1916), KNIGHT (1917, 1922), WEBER (1927a), STÅLFELT (1929) beobachteten ein Öffnen der Spaltöffnung beim Anfang des Welkens, dagegen LLOYD (1908, 1913), LINSBAUER (1917), BAKKE (1918) u.A. das Gegenteil. Über dieselbe Erscheinung hat auch MOLISCH (1912) berichtet, ohne aber diese anfängliche Stomataerweiterung zu konstatieren. Durch eigene Versuche konnte ich am *Fatsia*-Lichtblatt fast stets ein Öffnen der stomatären Apertur unmittelbar nach der künstlichen Wasserabsperrung wahrnehmen (vgl. Fig. 1 od. Tab. 2, Blatt II 9,30–9,40 Uhr, Blatt III 9,30–9,55 Uhr; Fig. 2, 10,40–10,55 Uhr; Fig. 3, 9,50–10,15 Uhr).

Unter meinen Versuchsbedingungen erreicht die Spaltweite im allgemeinen, wie aus Tabelle 3 ersichtlich ist, 10 bis 20 Minuten nach Verstopfung der Schnittfläche des Blattstiels das Maximum. Auf diese

TABELLE 3. Das Öffnen und darauf folgendes Schliessen der stomatären Apertur durch die künstliche Absperrung der Wasserbahnen

Versuchsdatum	Lufttemp. °C	Psydiff. °C	Absprr. Uhr	relativer Infiltrationskoeffizient										
				Absperrung	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50
					Minuten									
17. März	22	6	10,20	100 (24,5)	135	159	**161**	—	151	—	—	—	—	—
,, ,,	,,	,,	10,20	100 (28,7)	**133**	115	127	126	—	111	—	70	—	70
18. ,,	23	7	9,50	100 (15,4)	127	147	—	**162**	102	—	94	—	—	—
,, ,,	,,	,,	9,50	100 (19,0)	116	111	—	**128**	89	—	—	73	—	—
19. ,,	23	8	8,50	100 (15,4)	137	161	**171**	112	104	101	108	95	103	—
,, ,,	24	8	10,10	100 (23,7)	106	**112**	88	51	68	54	—	62	—	—
26. ,,	25,5	7	9,10	100 (17,2)	133	178	**187**	157	185	137	149	124	104	102
6. Apr.	25	9	10,30	100 (16,9)	—	**170**	—	115	96	90	—	79	—	68
14. ,,	24	7	10,10	100 (11,9)	133	202	—	**247**	176	151	—	—	—	—
16. ,,	23	7	9,30	100 (13,1)	128	144	170	212	223	205	147	137	—	132
10. Mai	21,5	6,5	9,25	100 (14,0)	—	173	—	171	—	—	—	—	—	—

maximale Öffnung folgt mit Fortschritt des Wassermangels ein neues Schliessen der Stomata, worüber schon DARWIN, LAIDLAW u. KNIGHT, KNIGHT u.A. sich geäussert haben, und es dauert nach der Verstopfung

etwa eine Stunde lang an (vgl. Fig. 1 od. Tab. 2, Blatt III 9,55–10,20 Uhr; Fig. 3, 10,15–10,40 Uhr und Tab. 3).

(2) Die durch erneuerte Wasserzufuhr verursachte Spaltöffnungsbewegung

Der Einfluss der abermaligen Wasserzufuhr auf die schon einmal durch Verstopfung beeinflussten Stomata hängt offenbar stark von der Öffnungsweite der Stomata oder von den Wasserverhältnissen des Blattes ab.

a. Bei weit geöffneter Spaltöffnung

Die unter Wasser ausgeführte Schnittflächenerneuerung des verstopften Blattstiels bewirkt an den nach Absperrung weit geöffneten Stomata eine rasche Schliessbewegung. Nachdem die Spaltweite sich

TABELLE 4. Der mit der erneuten Wasserzufuhr rasch eintretende Verschluss der geöffneten Stomata eines verstopften Blattes

Versuchsdatum	Lufttemp. °C	Psydiff. °C	Absprr. Uhr	W-Zfr. Uhr	relativer Infiltrationskoeffizient									
					Wasserzufuhr	5	10	15	20	25	30	35	45	50
						Minuten								
17. März	21	6	10,20	10,45	100 (36,9)	74	48	*44*	—	59	—	65	63	—
19. „	23	8	8,50	9,00	100 (30,4)	77	42	*31*	53	59	71	84	—	—
„ „	24	8	10,10	10,15	100 (26,5)	68	61	*41*	64	81	—	88	—	—
26. „	26,5	8	9,25	9,40	100 (29,4)	54	58	49	*48*	56	61	68	81	—
6. Apr.	26	9	11,05	11,15	100 (24,0)	*42*	51	62	—	—	—	—	—	—
14. „	24	7	10,10	10,25	100 (31,8)	58	*44*	52	—	—	—	—	—	—
16. „	24,5	8,5	9,30	9,45	100 (24,8)	70	54	*34*	57	79	—	82	—	96
10. Mai.	22,5	7	9,25	9,55	100 (24,0)	—	*25*	—	34	—	56	—	—	—

beinahe 15 Minuten nach der Behandlung zum Minimum geschmälert hat, beginnt aufs neue ein langsames Öffnen, was die nächste Tabelle veranschaulicht (vgl. auch Fig. 1, Blatt II 9,45 Uhr).

Um diese Stomatabewegung eingehender zu untersuchen, habe ich Infiltrationen mit Abstand von 1 Minute vorgenommen, dessen Ergebnis in Figur 2 graphisch dargestellt ist.

Meine Resultate bestätigen ohne weiteres die schon durch VON MOHL (1856), DARWIN (1904), DARWIN u. PERTZ (1911), STEINBERGER (1927), WEBER (1927a), STÅLFELT (1929) u.A. entdeckte Tatsache, dass die über-

mässige Zufuhr des Wassers einen Verschluss der geöffneten Spaltöffnung hervorruft.

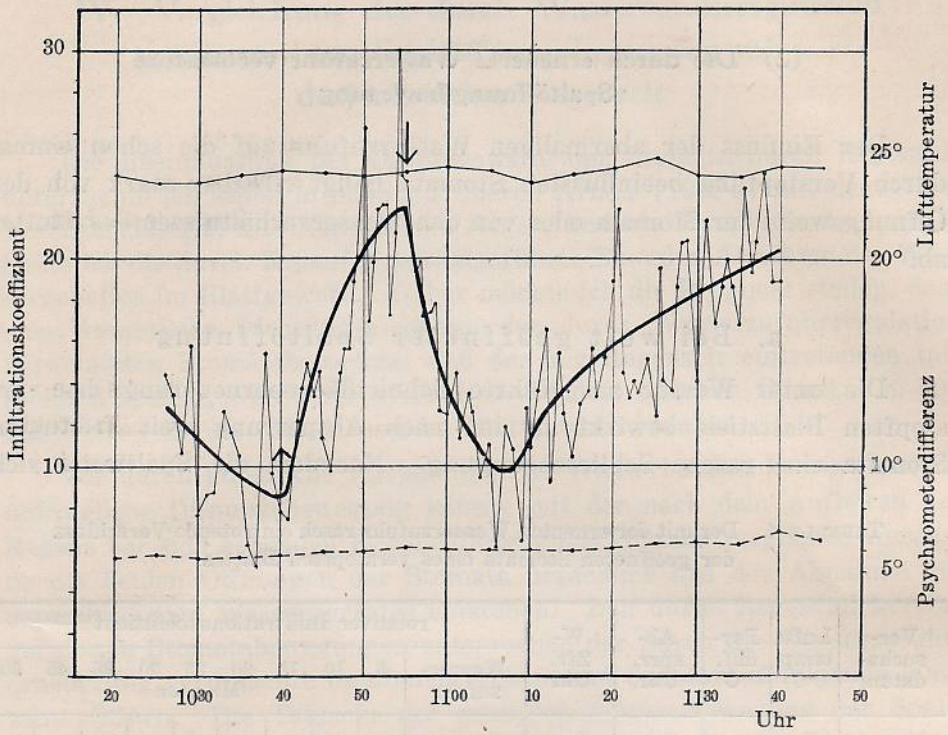

Fig. 2. Die Stomatabewegung eines abgeschnittenen *Fatsia*-Lichtblattes mit der künstlichen Wasserzufuhrregulation. Am 21. April 1938. Klares Wetter. Der Blattstiel wurde um 10,15 Uhr abgeschnitten, um 10,40 Uhr verstopft (aufgerichteter Pfeil), um 10,55 Uhr aufs neue unter Wasser abgeschnitten (abwärts gerichteter Pfeil).

b. Bei geschlossener Spaltöffnung

Dass die geschlossenen Stomata eines welken Blattes sich mit erneuerter Wasserzufuhr rasch öffnen, wurde nur durch VON MOHL (1856), ILJIN (1922, 1933) und KNIGHT (1922) beobachtet. Solches kurzfristiges Öffnen der Stomata konnte ich nach Erneuerung der Schnittfläche auch an den *Fatsia*-Blättern feststellen, bei welchen nach Wasserabsperrung das Stadium maximaler Öffnungsweite schon überschritten war. Unter den Versuchsergebnissen, die in Tabelle 5 zusammengestellt sind, kann man vor allem die folgenden hervorheben: das Maximum der Öffnung der Stomata tritt etwa 5 Minuten nach dem neuen Abschneiden des Blattstiels ein, darauf aber folgt eine andere schnelle Schliessbewegung, die bis etwa 15 Minuten nach der Behandlung andauert, und wie bei den weit geöff-

neten Stomata (siehe a) beobachtet, fängt danach ein langsames Öffnen der Spalten an.

TABELLE 5. Das mit der erneuerten Wasserzufuhr hervorgerufene kurzfristige Öffnen der eng geschlossenen Stomata des früher verstopften Blattes.

Versuchsdatum	Lufttemp. °C	Psydiff. °C	Absprr. Uhr	W-Zfr. Uhr	relativer Infiltrationskoeffizient									
					Wasserzufuhr	5	10	15	20	25	30	35	45	55
						Minuten								
17. März	22	6	10,20	11,40	100 (20,2)	**159**	*96*	—	—	109	—	—	—	—
26. „	26,5	8	9,10	10,00	100 (17,6)	**151**	70	*65*	—	99	—	106	136	141
1. Apr.	25	8	11,10	11,30	100 (14,5)	**127**	97	*71*	—	—	—	—	—	—
6. „	25,5	8,5	10,30	10,50	100 (11,7)	**167**	*118*	119	—	—	—	—	—	—
„ „	26,5	9,5	10,30	11,35	100 (11,6)	**144**	84	*67*	—	—	—	—	—	—
16. „	24,5	8	9,30	10,20	100 (17,3)	**136**	96	*68*	90	94	—	103	137	144

Auch in diesem Fall versuchte ich die Infiltration minutenweise (Fig. 3), um ein klares Bild in bezug auf diese Stomatabewegung gewinnen zu können.

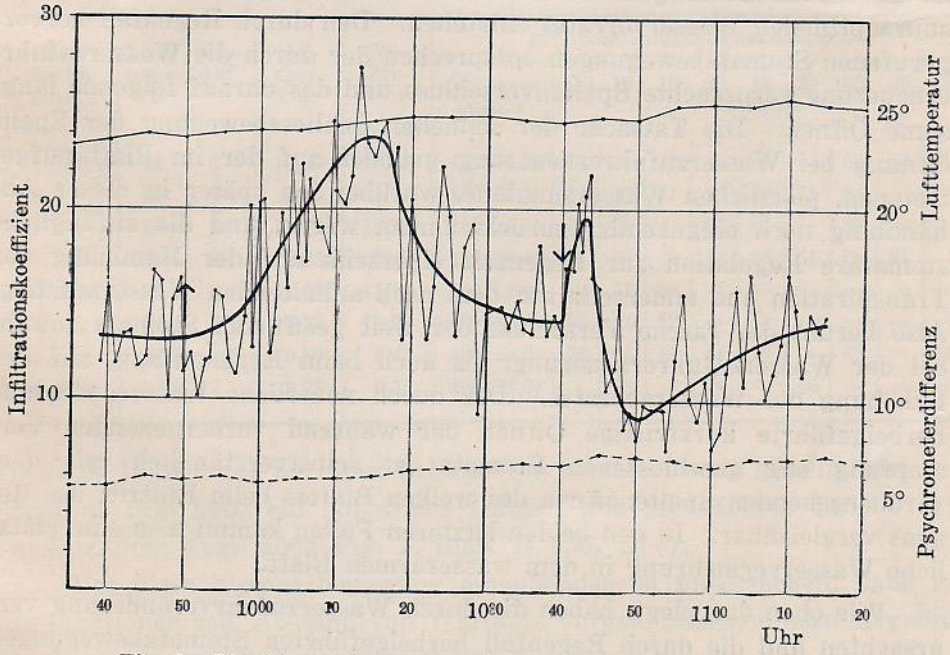

Fig. 3. Die Stomatabewegung eines abgeschnittenen *Fatsia*-Lichtblattes mit der künstlichen Wasserzufuhrregulation. Am 19. April. Klares Wetter. Der Blattstiel wurde um 9,30 Uhr abgeschnitten, um 9,50 Uhr verstopft (aufgerichteter Pfeil), um 10,40 Uhr aufs neue unter Wasser abgeschnitten (abwärts gerichteter Pfeil).

IV. Vergleichung der durch Wasserzufuhrregulation verursachten Spaltöffnungsbewegung mit derjenigen zur Regenzeit

Die Beeinflussung der Öffnungsweite der Stomata durch Regenfall untersuchte ich schon in meiner früheren Arbeit (1938 a) mit demselben Versuchsmaterial und künstlichem Regen, und als Hauptursache konstatierte ich die durch Regenfall herbeigeführte Zu- oder Abnahme des Wassergehaltes im Blattgewebe. Daher möchte ich die Prognose stellen, dass eine wesentliche Identität zwischen der durch Wasserzufuhrregulation veranlassten Stomatabewegung und der zur Regenzeit eintretenden tatsächlich besteht, weil beide ursächlich auf dem gleichen Grund, d.h. auf der Wasservorratsveränderung im Blattgewebe beruhen.

Die durch künstliche Absperrung der Wasserbahnen hervorgerufene anfängliche Öffnungsbewegung könnte mit der nach dem Aufhören des Regens vor sich gehenden Beschleunigung des Öffnens verglichen werden, da die beiden Öffnungen der Stomata ursächlich aus der Abnahme des supraoptimalen Wasservorrates entstehen. Den durch Regenfall hervorgerufenen Stomatabewegungen entsprechen der durch die Wasserzufuhrerneuerung verursachte Spaltenverschluss und das darauf folgende langsame Öffnen. Die Tatsache der schnellen Schliessbewegung der Spaltöffnung bei Wasserzufuhrerneuerung gründet auf der im Blatt aufgetretenen, plötzlichen Wasserzunahme, worüber ich später in dieser Abhandlung noch eingehender zurückkommen werde, und die anfängliche stomatäre Regulation zur Regenzeit einerseits auf der Hemmung der Transpiration und anderseits auf dem noch anhaltenden Wasseraufstieg. Also beruht der rasche Verschluss der weit geöffneten Stomata sowohl bei der Wasserzufuhrerneuerung, als auch beim Regenanfang, auf der Erhöhung des Wasservorrates. Das durch neuerliche Wasseraufnahme herbeigeführte kurzfristige Öffnen der während vorhergehender Verstopfung eng geschlossenen Stomata ist selbstverständlich mit dem vorübergehenden Spaltenöffnen des welken Blattes beim Eintritt des Regens vergleichbar. In den beiden letzteren Fällen kommt also eine plötzliche Wasservermehrung in dem wasserarmen Blatt.

Wie oben dargelegt, haben die durch Wasserzufuhrveränderung verursachten und die durch Regenfall herbeigeführten Stomatabewegungen ihre gemeinsame Ursache in den Veränderungen des Wasservorrates des Blattes, und sie sind grundsätzlich ein und derselbe Ausdruck des allgemeingültigen Reaktionssystems der Spaltöffnungen, der gelegentlich unter verschiedenen Bedingungen in Erscheinung tritt.

V. Ursache und Mechanismus der Spaltöffnungsbewegung im Zusammenhang mit der Wasserzufuhrregulation

Da während der oben beschriebenen Versuche die Aussenbedingungen, d.h. Lufttemperatur und -feuchtigkeit, sowie auch Lichtintensität, beinahe konstant gehalten wurden, so möchte ich die Ursache der eigentümlichen Stomatabewegungen, die im Blatt durch Verstopfung bzw. Erneuerung der Schnittfläche des Blattstiels verursachtet wird, und den Mechanismus der Mitwirkung der Neben- und Epidermiszellen aufklären. Die letztgenannte Erscheinung haben schon mehrere Autoren, namentlich VON MOHL (1856), DARWIN (1904), DARWIN u. PERTZ (1911), LAIDLAW u. KNIGHT (1916), KNIGHT (1917, 1922), URSPRUNG u. BLUM (1924), STRUGGER u. WEBER (1926), WEBER (1927a), STÅLFELT (1929) u.A. untersucht.

Nach meiner Meinung lässt sich der Mechanismus der zur Regenzeit beobachteten Spaltenbewegungen mit Hilfe der durch künstliche Wasserzufuhrregulation vor sich gehenden Stomatareaktion erklären, weil die beiden Erscheinungen auf ein und dieselbe Ursache zurückzuführen sind. Die folgenden Versuche, die in Tabelle 6 u. 7 dargestellt sind, möchte ich dazu dienstbar machen.

TABELLE 6. Die Stomatabewegung mit wiederholter Absperrung und Wasserzuführung. Am 26. März 1938. Sehr klares Wetter

Versuchszeit Uhr	Lufttemp. °C	Psy-diff. °C	Infiltrationskoeffizient
8,50	23,7	6,3	17,3
9,10	24,8	6,6	15,7
,,			1. Absperrung
15	25,2	6,8	23,5
20	25,3	6,9	28,2
,,			2. Wasserzufuhr
25	25,5	6,8	19,5
,,			2. Absperrung
30	25,6	7,0	17,1
35	25,7	7,4	23,2
40	26,1	7,4	29,4
,,			3. Wasserzufuhr
45	26,3	7,3	16,0
55	26,5	7,2	14,5
10,00	26,5	7,9	14,2
10	26,5	8,1	17,8
25	27,5	7,5	23,7

TABELLE 7. Die Stomatabewegung mit wiederholter Absperrung und Wasserzuführung. Um 10,00 Uhr wurden die Versuchsblätter abgenommen. Am 6. April 1938. Klares Wetter

Versuchszeit Uhr	Lufttemp. °C	Psy-diff. °C	Infiltrationskoeffizient
10,30	25,0	8,5	16,9
,,			1. Absperrung
40	24,8	8,1	28,8
55	25,7	8,6	16,3
11,10	25,8	9,3	13,3
35	26,5	9,3	11,6
,,			2. Wasserzufuhr
38			16,7
41	26,5	9,3	9,7
45	26,5	9,2	7,8
,,			2. Absperrung
50	26,5	9,0	12,7
55	26,6	9,7	21,8
12,00	26,2	9,2	30,2
,,			3. Wasserzufuhr
05			9,8
10	26,7	9,3	8,7
,,			3. Absperrung
20	26,7	9,3	20,8
25	26,9	9,1	32,7

Die bei neuer Wasserzufuhr sich eng schliessenden Stomata, die ehedem aber durch Absperrung weit geöffnet waren, beginnen mit der wiedermaligen Verstopfung der Schnittfläche des unter Wasser gesteckten Blattstiels plötzlich sich zu öffnen. Die gleiche Öffnungsbewegung tritt bei derselben Behandlung auch an den Stomata eines wasserarmen Blattes auf, die sich nach dem durch Erneuerung der Wasserzufuhr verursachten kurzfristigen Öffnen schon wieder eng geschlossen haben. Auf Grund dieser Versuche können wir den Schluss ziehen, dass die Schliessbewegung nach der voraufgehenden kurzfristigen raschen Öffnung, die an den schon geschlossenen Stomata des lang verstopften Blattes durch Wasserzufuhrerneuerung plötzlich hervorgerufen wurde, und ebenso auch der rasche Verschluss, der gleich nach dem Wasserzufuhrbeginn an den zuvor weit geöffneten Stomata vorkommt, ihre wesensgemeinsame Ursache in der im Blatt mit Beseitigung der Absperrung eintretenden schnellen Wasservorratszunahme haben, und ferner dass eine Unterbrechung der Wasserversorgung die geschlossenen Stomata des supra-

optimal wasserreichen Blattes, unabhängig von dessen früheren Zuständen, stets zur Öffnung bringt.

Ist die Ursache dieser raschen Stomatabewegung in der durch Verstopfung bzw. Erneuerung des Schnittendes am Blattstiel entstehenden Ab- oder Zunahme des Wasservorrates des Blattes zu suchen, so muss

TABELLE 8. Wassergehaltsveränderung durch Verstopfung und Erneuerung der Schnittfläche des Blattstiels. Am 30. März 1938. Klares Wetter

Versuchszeit Uhr	Lufttemp. °C	Psych-diff. °C	Wassergehalt in % des Frischgewichtes
10,20	24,8	6,1	60,7
30	24,5	6,1	61,4
,,			Verstopfung
40	24,7	6,2	60,2
50	24,5	6,2	59,9
,,			Erneuerung d. Schnittfl.
11,00	24,5	6,0	61,1
10	24,6	6,7	61,7

TABELLE 9. Wassergehaltsveränderung durch Verstopfung und Erneuerung der Schnittfläche des Blattstiels. Das Blatt wurde um 9,20 Uhr der Mutterpflanze entnommen. Lufttemperatur im Versuchszimmer ca. 22°C, Psychrometerdifferenz ca. 5°C. Am 29. April 1938

Versuchszeit Uhr	Wassergehalt in % des Frischgewichtes
9,40	62,9
41	Verstopfung
42	62,7
45	62,2
10,10	61,5
11	Erneuerung d. Schnittfl.
12	61,9
15	62,1

erst eine Schwankung des Wassergehaltes in der gleichen kurzen Zeitspanne aufgewiesen werden. Einigen Minuten nach der Behandlungen konnte ich durch die in Tabelle 8 und 9 dargestellten Versuche die Wasservorratsveränderung des Blattgewebes wirklich bestätigen. Auch, dass die Blatt-Turgeszenz sogleich nach diesen Behandlungen sich zu verändern anfängt, wurde durch das Ab- oder Aufsteigen eines Gewichtes, das an die Spitze des Blattlappens gehängt wurde, bestätigt.

Die Verstopfung der Schnittfläche mit Vakuum-Hahnfett hat eine Kohäsionsspannung der Wasserbahnen im Gefolge. Das Vorhandensein derselben konnte ich, doch nur mittelbar, nach Bestimmung des Wassergehaltes der Blattspreite und des Blattstiels vermuten. Der Wassergehalt des verstopften Blattstiels ist, wie in Tabelle 10 gezeigt weit grösser als der des aus dem Wasser herausgenommenen Blattstiels, was die Annahme nahe legt, dass der Stillstand des Wasserstroms mit der Zunahme der Kohäsionsspannung parallel geht. Aber nicht durch die Veränderung der

TABELLE 10. Wassergehalt der Blattspreite und des Blattstiels. Die Blätter wurden um 10,20 Uhr der Mutterpflanze entnommen. Lufttemperatur im Versuchszimmer ca, 25,5°C, Psychrometerdifferenz ca. 9°C. Am 13. Mai 1938. Sehr klares Wetter

		Blatt I (Kontrolle)	Blatt II	Blatt III
10,55 Uhr		—	die Schnittfl. verstopft	aus d. Wasser herausgenommen
11,55 Uhr				
Blattspreite	Frischgewicht	27,52 g	30,60 g	25,71 g
	Trockengewicht	9,23 g	10,93 g	9,37 g
	Wassergehalt	66,5% (100)	64,3% (96,7)	63,6% (95,6)
Blattstiel	Frischgewicht	9,20 g	10,85 g	8,48 g
	Trockengewicht	2,07 g	2,54 g	2,13 g
	Wassergehalt	77,5% (100)	76,6% (98,8)	74,9% (96,6)

Kohäsionsspannung selbst, sondern allein durch die Wasservorratsab- oder -zunahme wird die Stomatabewegung bei der Verstopfung bzw. Erneuerung des Schnittendes des Blattstiels herbeigeführt. Um den diesbezüglichen Sachverhalt zu bestätigen, machte ich am 14. April eine Untersuchung über die Stomatabewegung ohne Verstopfung des Blattstielendes: in diesem Fall erzielte ich die Wasserabsperrung durch Halten des Schnittendes des Blattstiels in der Luft und die Wasserzuführung durch Eintauchen des Stielendes ins Wasser, wobei aber die Schnittfläche unter Wasser erneuert wurde, um den Wasseranstieg leichter zu machen. Auf Grund des Ergebnisses dieses Versuches, das in Tabelle 11 zusammengestellt ist, müssen wir anerkennen, dass die Stomatabewegungen denjenigen der Verstopfungsversuche ganz gleich sind, d.h. bei Herausnahme des Blattstielendes vom Wasser kommt eine Öffnung der Stomata vor. Wird aber das Schnittende wieder ins Wasser gebracht, so schliessen sich die beinahe maximal geöffneten Stomata sehr rasch (Blatt I), wohingegen sich die bei 50 Minuten dauerndem Auslassen aus dem Wasser eng geschlossenen Stomata bei Wiedereinbringen kurzfristig öffnen (Blatt II), und

auf das danach kommende Spaltenminimum folgt noch einmal eine langsame Öffnungsbewegung der Stomata der beiden Blätter.

TABELLE 11. Stomatabewegung mit Herausnahme und Eintauchen des Stielendes aus oder ins Wasser. Am 14. April 1938. Klares Wetter

Versuchszeit Uhr	Lufttemp. °C	Psych-diff. °C	Infiltrationskoeffizient	
			Blatt I	Blatt II
8,35	17,1	5,0	10,3	8,0
55	20,0	5,8	16,8	14,0
,,			Herausnahme	Herausnahme
9,00	20,0	5,8	18,7	20,1
05	20,0	5,7	20,2	22,7
10	19,9	5,3	22,9	23,8
,,			Eintauchen	
15	20,0	5,3	13,7	23,5
20	20,1	5,6	13,1	16,0
30	20,9	6,2	15,0	15,8
45	21,5	6,5	18,0	12,8
,,				Eintauchen
50	22,0	6,6	—	19,0
55	21,6	7,0	18,8	10,0
10,00	21,6	7,1	—	8,1
10	22,5	7,0	20,1	11,9

Dass die Stärkekörner in den Schliesszellen mit Öffnen der Stomata verschwinden und mit Schliessen wieder hervorkommen, ist von ILJIN (1915, 1922, 1933), STEINBERGER (1922) sowie STRUGGER u. WEBER (1925) gefunden worden. Aber bei den durch Wasserzufuhrveränderung verursachten, schnellen Stomatabewegungen des *Fatsia*-Blattes zeitigten meine wiederholten Untersuchungen stets nur die entgegengesetzten Ergebnisse. Ich bestimmte mit der Hälfte eines frisch abgeschnittenen Blattstückens die Infiltrationszeit, und mit der anderen mikroskopisch den Stärkegehalt der Schliesszellen der Epidermisflocke, die, um Veränderungen des Plasmazustandes und Stärkegehaltes nach der Abschälung möglichst zu vermeiden, mit einem durch Jodjodkalilösung benetzten Rasiermesser abgeschält wurde. Der Versuchstag, 10. Mai war klar. Die Lufttemperatur im Versuchszimmer betrug 23°C, und die Psychrometerdifferenz 7,5°C. Die noch nicht geöffneten Stomata, deren Infiltrationskoeffizient 14,0 war, öffneten sich innerhalb 10 Minuten nach der um 9,25 Uhr erfolgten Verstopfung und hatten dann den Infiltrationskoeffizient 24,2. 10 Minuten später erneuerte ich die Schnittfläche; die geöffneten

Stomata schlossen sich nun sehr rasch (Infiltrationskoeffizient nach 10 Minuten 6,0). Um 10,15 Uhr wiederholte ich die Verstopfung, dabei nahm der Infiltrationskoeffizient von 13,5 in den ersten und weiteren 10 Minuten bis 27,9 und 30,4 zu, darauf kam eine neue Schliessbewegung mit Wassermangel (Infiltrationskoeffizient 10,1). Trotz dieser bedeutenden Stomatabewegungen konnte ich die ganze Versuchszeit hindurch in den Schliesszellen dieses Blattes keine Mengenveränderung der Stärkekörner wahrnehmen. Am folgenden Tag wiederholte ich denselben Versuch; dabei kam beispielweise innerhalb 15 Minuten nach Verstopfung eine 110 prozentige Zunahme des Infiltrationskoeffizienten vor, aber auch diesmal wurde kein das Öffnen der Spalten begleitender Stärkeschwund beobachtet. Am 2. Juni stellte ich weitere Versuche über diese Frage mit einem jungen *Fatsia*-Blatt an, und kam zum gleichen Ergebnis. Eine durch Wasserabsperren und -zuführen hervorgerufene rasche Stomatareaktion beträchtlichen Umfangs scheint mir, ohne jedoch von Stärkeab- und -aufbau in den Schliesszellen begleitet zu sein, lediglich infolge von Ab- oder Zunahme des Wasservorrates im Blattgewebe aufzutreten zu vermögen.

Auf Grund der oben erwähnten Versuche können wir nun schliessen, dass die Stomatabewegungen, die durch Verstopfung und Erneuerung des Schnittendes des im Wasser stehenden Blattstiels hervorgerufen werden, ihre Ursache in den plötzlich durch die Behandlung herbeigeführten Veränderungen des Wasservorrates im Blattgewebe haben, und dass der dabei vorkommende Reaktionsmechanismus der Stomata mit dem zur Regenzeit beobachteten identisch ist, wobei eine Mitwirkung der Neben- und Epidermiszellen auf die Hauptwirkung der Schliesszellen zu beachten ist.

VI. Transpirationsverlauf und Wasserzufuhrregulation

Am 30. April (klares Wetter) untersuchte ich die Transpiration eines abgeschnittenen *Fatsia*-Blattes durch Wägung. In diesem Fall habe ich die Spaltweite unberücksichtigt gelassen. Um 8,30 Uhr morgens schnitt ich drei möglichst gleich gestaltete Lichtblätter von einer im Freien wachsenden Pflanze ab, und brachte sie mit Wasser versehen ins Gewächshaus. Das Blatt I, dessen Blattspreite im Frischgewicht 27,5 g, und in der Fläche 485 qcm betrug, diente mir ohne Wasserzufuhrveränderung als Kontrollblatt. Das Blatt II mit Frischgewicht von 23,8 g und einer Fläche von 455 qcm wurde um 9,33 Uhr an seinem Schnittende mit Vakuum-Hahnfett verstopft, und aufs neue um 9,46 Uhr unter Wasser abgeschnitten. Der Blattstiel von Blatt III wurde um 9,21 Uhr verstopft, und um 10,06 Uhr neu abgeschnitten. Die Blattspreite war im frischen Zustande 23,5 g schwer, und 450 qcm gross. Das Versuchsergebnis ist in Tabelle 12 und in Fig. 4 graphisch zusammengestellt.

TABELLE 12. Der Transpirationsverlauf des abgeschnittenen *Fatsia*-Lichtblattes bei der Wasserzufuhrveränderung. Am 30. April 1938. Klares Wetter

Blatt I (Kontrolle)		Blatt II		Blatt III		Uhr	Luft-temp. °C	Psy-diff. °C
Uhr	Transp. g pro Min. u. 20g Fr-Gw	Uhr	Transp. g pro Min. u. 20g Fr-Gw	Uhr	Transp. g pro Min. u. 20g Fr-Gw			
						8,40	21,1	5,9
8,46-52	0,0194	8,44-51	0,0146	8,48-55	0,0134	50	21,0	5,9
52-58	0,0207	51-57	0,0239	55-00	0,0307			
58-06	0,0318	57-04	0,0288	9,00-07	0,0256	9,00	21,2	6,2
9,06-10	0,0328	9,04-09	0,0387	07-16	0,0341	10	21,5	6,1
10-18	0,0318	09-17	0,0336	16-20	0,0362			
18-28	0,0364	17-25	0,0368	9,21	Absperr.	25	21,8	6,4
				23-26	0,0426			
28-38	0,0422	25-32	0,0313	26-29	0,0398	30	22,0	6,5
		9,33	Absperr.	29-35	0,0554			
38-44	0,0461	34-37	0,0393	35-39	0,0298	40	21,8	6,5
		37-42	0,0504					
		42-46	0,0440					
44-53	0,0299	9,46	W-Zufuhr	39-50	0,0178	50	23,0	6,6
		48-52	0,0357					
53-58	0,0320	52-56	0,0273	50-54	0,0170			
58-03	0,0262	56-00	0,0189	54-01	0,0110	10,00	23,4	6,6
		10,00-05	0,0168	10,01-06	0,0068			
				10,06	W-Zufuhr			
10,03-13	0,0255	05-10	0,0168	08-12	0,0170	10	24,2	7,0
		10-17	0,0300	12-15	0,0284			
				15-19	0,0362			
13-21	0,0236	17-24	0,0348	19-22	0,0284	20	23,6	6,6
21-28	0,0187			22-26	0,0277			
		24-30	0,0308	26-32	0,0156	30	23,6	6,7
		30-37	0,0360	35-39	0,0192			
38-43	0,0116			39-45	0,0096	40	24,9	7,1
43-48	0,0204	42-46	0,0546	45-49	0,0128			
48-55	0,0167	46-51	0,0404	49-52	0,0170	50	24,6	7,1
		51-57	0,0308	52-58	0,0213			
55-03	0,0182	57-04	0,0372	58-06	0,0309	11,00	25,8	7,4
11,03-15	0,0212	11,04-11	0,0360	11,06-13	0,0401	10	26,0	7,5
		11-16	0,0286	13-17	0,0404			
15-28	0,0140	16-25	0,0271	17-26	0,0398	20	26,1	7,6
		25-30	0,0252	26-31	0,0443	31	26,4	7,4

Aus den oben angegebenen Resultaten können wir einen der Stomatabewegung ähnlichen Transpirationsverlauf ersehen. Die Transpiration des Kontrollblattes (Blatt I) zeigte eine einfache Tageskurve. Die Transpiration des Blattes II und III nimmt mit Verstopfung des Schnittendes des Blattstiels ziemlich zu. Von einer Zunahme der Transpiration hat

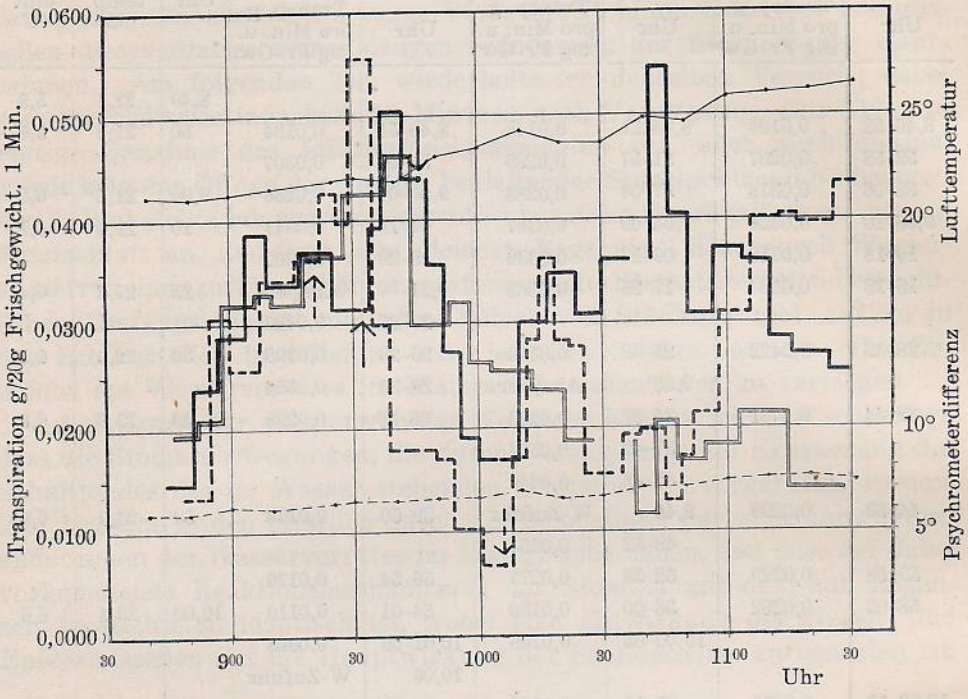

Fig. 4. Der Transpirationsverlauf des abgeschnittenen *Fatsia*-Lichtblattes bei der Wasserzufuhrveränderung. Am 30. April 1938. Klares Wetter. (Vgl. Tab. 12).

	Frischgewicht	Fläche	Entnahme	Absperrung	Wasserzufuhr
═══ Blatt I	27,5 g	485 qcm	8,30 Uhr	—	—
——— Blatt II	23,8 g	455 qcm	,, ,,	9,33 Uhr	9,46 Uhr
- - - Blatt III	23,5 g	450 qcm	,, ,,	9,21 Uhr	10,06 Uhr
				(Aufgerichteter Pfeil)	(Abwärts gerichteter Pfeil)

auch HAINES (1936) berichtet, falls die Pflanze unter einem kleinen Druckdefizit ("small pressure defizit") steht. DARWIN (1904), LLOYD (1913)[1], KNIGHT (1917, 1922) und IWANOFF (1928) haben aber desgleichen am abgeschnittenen Blatt oder beim Anfang des Welkens bestätigt, dagegen verneinten BAKKE (1918) und PFLEIDERER (1933)[2] die

(1) Er konnte beim Welken des Blattes von *Gossypium* kein vorläufiges Öffnen der Stomata, aber etwa eine halbe Stunde nach dem Beginn des Welkens eine schwache Erhöhung der Transpiration feststellen.

(2) Transpirationszunahme der abgeschnittenen Sprosse kam nach PFLEIDERER nicht im allgemeinen, sondern nur sehr selten vor.

einmalige Transpirationszunahme. Mit dem neuen Wasserzufuhrbeginn um 9,46 Uhr nahme aber die Transpiration des Blattes II sehr rasch (vgl. HAINES 1936), und die des Blattes III, dem Sinken des Wasservorrates entsprechend, in gleicher Weise ab. Über die letztere Erscheinung haben wir schon manche Abhandlungen, aus denen die von STÅLFELT (1931), PFLEIDERER (1933), und FUKUDA (1935) hervorzuheben sind. Die verminderte Transpiration des Blattes II nahm später mit der Zeit allmählich zu, und sie ergab eine Maximalkurve. Beim Blatt III brachte die erneute Wasserzufuhr um 10,06 Uhr eine kurzfristige Zunahme der Transpiration; danach folgte eine Abnahme, aber später begann die Transpiration selbständig noch einmal zu steigen.

Es ist uns eine allbekannte Tatsache, dass die Stomataweite die Transpiration dann streng beherrschen kann, wenn die Spaltöffnungen eng geschlossen und die Mesophyllzellen völlig turgeszent sind (LOFTFIELD 1921, SCARTH 1927, STÅLFELT 1932). Aber anderseits ist auch eine Regulation der Transpiration durch Zugspannung (IWANOFF 1928, MAXIMOV 1929) und Wassergehalt (LLOYD 1908, 1913, LIVINGSTON u. BROWN 1912, KNIGHT 1917, 1922, BAKKE 1918, KERL 1930) oder Wasserdefizit (FUKUDA 1935) festgestellt worden. Wenn wir die Transpirationskurve (Fig. 4) mit der früher erwähnten Stomatareaktion, z.B. Stomatakurve in Fig. 1, vergleichen, so finden wir eine gute Übereinstimmung beider, aber bei genauem Vergleich zeigen die beiden Kurven sowohl in quantitativer, als auch zeitlicher Hinsicht auffällige Verschiedenheiten. Die wichtigsten sind: (1) Die Transpiration des Kontrollblattes begann schon 50 Minuten nach dem Versuchsbeginn trotz ständiger Wasserzufuhr nachzulassen, dagegegen waren die Stomata des Kontrollblattes noch am Ende des Versuchs maximal geöffnet. (2) Der Transpirationswert des welken Blattes III war geringer als der des Blattes II, der sich fast parallel dem der neuen Wasserzuführung folgender Stomataverschluss verminderte, aber die Spaltweite des Blattes II erreichtet mit erneuerter Wasserzufuhr ein schnelleres und tieferes Minimum als das Blatt III. (3) Die durch Wasserzufuhrerneuerung verursachte kurzfristige Zunahme der Transpiration des welken Blattes III stellte sich nur allmählich ein und hielt länger an als die des Spaltenöffnens; die auf die vorübergehende Zunahme folgende Minimal-Transpiration war grösser als der in welkem Zustand vor der Zunahme erreichte Wert: im gerade umgekehrten Verhältnis hiezu steht die Öffnungsweite der Stomata vor und nach dem kurzfristigen Öffnen. Den Widerspruch zwischen beidem kann man aber aufklären, wenn man die Einflüsse der mit den Behandlungen herbeigeführten Zugspannungs- und Wassergehalts- oder Wasserdefizitsveränderungen auf die Transpiration in Rechnung setzt. Freilich sind noch weitere Untersuchungen erforderlich, um das Verhältnis der Transpiration zur Öffnungsweite der Stomata und zu den inneren Transpirationswiderständen durchsichtiger

zu machen als es bis jetzt ist, aber aus den oben beschriebenen Versuchsergebnissen darf ich einwandfrei den Schluss ziehen, dass die Transpiration bei der Wasserzufuhrveränderung hauptsächlich durch die die Behandlung begleitenden, eigentümlichen Stomatabewegungen beherrscht wird, ohne aber eine Beeinflussung der Transpiration durch die Zugspannung der Wasserbahnen und den Wassergehalt bzw. das Wasserdefizit der Pflanzen gänzlich auszuschliessen.

VII. Zusammenfassung

1. Die vorliegende Arbeit beabsichtigt, die Ursache und den Mechanismus der Stomatareaktion zur Regenzeit zu analysieren, und die Mitwirkung der Neben- und Epidermiszellen auf die Spaltöffnungsbewegung zu erweisen, indem ich die Wasserleitung eines abgeschnittenen und im Wasser stehenden Blattes künstlich reguliere.

2. Als Versuchsmaterial diente mir das überwinterte Lichtblatt von *Fatsia japonica,* und als Bestimmungsmethode der Öffnungsweite der Stomata die Infiltrationsmethode, die von mir früher theoretisch eingeführt wurde. Die Wasserabsperrung erzielte ich durch Verstopfung des Schnittendes des Blattstiels mit Vakuum-Hahnfett und die erneuerte Wasserzuführung durch Abschneiden des Stiels unter Wasser.

3. Durch Verstopfung des Blattstielendes erfolgt eine rasche Öffnung der Stomata, dann aber beginnt später in denselben Stomata eine Schliessbewegung. Beginnt die Wasserzufuhr, wenn die Stomata maximal oder ähnlich geöffnet sind, so tritt ein schnelles Schliessen der Apertur auf; aber, wenn die Stomata infolge lang dauernder Absperrung eng geschlossen sind, so zeigt sich eine kurzfristige Öffnung, darauf folgt ein neuer rascher Spaltenverschluss. Nach Eintritt der minimalen Spaltweite folgt bei Fortsetzung der Wasserzufuhr in beiden Fällen eine allmählige Erweiterung der Spalten.

4. Das durch künstliche Absperrung der Wasserzufuhr herbeigeführte Öffnen der Spalten ist mit der Beschleunigung der Öffnungsbewegung nach dem Aufhören des Regens vergleichbar. Das mit erneuerter Wasserzufuhr plötzlich vor sich gehende Schliessen der Spalten ist zu dem am Anfang des Regens auftretenden Spaltenverschluss analog. Die kurzfristige Öffnung der ziemlich verkleinerten Spaltweite des lang verstopften Blattes, die beim Anfang der neuen Wasserzufuhr fast stets wahrnehmbar ist, entspricht der mit dem Eintritt des Regens vorkommenden Stomataerweiterung des welken Blattes.

5. Die Stomatabewegungen bei der Verstopfung und Erneuerung der Schnittfläche des Blattstiels haben ihre Ursache in der Wasservor-

ratsveränderung im Blattgewebe, aber fast oder gar nicht in der durch die Behandlungen herbeigeführten Zu- oder Abnahme der Kohäsionsspannung innerhalb der Wasserbahnen, und sie lassen sich daraus erklären, dass die Neben- und Epidermiszellen die Schliesszellen gemäss ihrem Turgorzustand seitlich drücken oder ziehen, anders gesagt daraus, dass die Spaltöffnungen in einem gewissen Fall passiv durch Neben- und Epidermiszellen reguliert werden können.

6. Bei der Wasserzufuhrveränderung verläuft die Transpiration des Versuchsblattes fast völlig wie die Stomatabewegung: mit Absperrung nimmt die Transpiration zu; mit erneuerter Wasserzufuhr nimmt die erhöhte Transpiration plötzlich ab; in entgegengesetzter Weise aber nimmt die sinkende Transpiration des bei lang dauernder Absperrung welkenden Blattes einmal rasch zu. Aber neben der Hauptregulation der Spaltöffnungen können auch der Wassergehalt im Blattgewebe und die Kohäsionsspannung in den Wasserbahnen mehr oder weniger die Transpiration regulierende Faktoren darstellen.

Zum Schluss möchte ich Herrn Prof. Dr. H. NAKANO für seine wertvollen Ratschläge und Leitung meiner Arbeit den herzlichsten Dank aussprechen.

BOTANISCHES INSTITUT, NATURWISSENSCHAFTLICHE
FAKULTÄT, KAISERL. UNIVERSITÄT ZU TOKYO

Literatur

BAKKE, A. L.: 1918. Determination of wilting. Bot. Gaz. **66.**

DARWIN, F.: 1904. On a self-recording method applied to the movements of stomata. Ebenda. **37.**

——— u. PERTZ, D. F. M.: 1911. On a new method of estimating the aperture of stomata. Proc. Roy. Soc. London, B. **84.** (Ztschr. f. Bot. **4.** 1912).

FUKUDA, Y.: 1935. Über die Hydratur der Pflanzen und eine empirische Formel der Verdunstung und Transpiration. Pflanzenforschung **19.** Jena.

HAINES, F. M.: 1936. Transpiration and pressure deficit IV. The effects of small deficits: Apparatus and preliminary experiments. Ann. Bot. **50.**

ILJIN, W. S.: 1915. Die Regulierung der Spaltöffnungen im Zusammenhang der Veränderung des osmotischen Drucks. Beih. z. Bot. Ctbl. I. **32.**

———: 1922. Über Einfluss des Welkens der Pflanzen auf die Regulierung der Spaltöffnungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **61.**

———: 1933. Über Öffnen der Stomata bei starkem Welken der Pflanzen. Ebenda. **77.**

IWANOFF, L.: 1928. Zur Methodik der Transpirationsbestimmungen im Standort. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **46.**

KERL, H. W.: 1930. Beitrag zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegung. Planta **9**

KNIGHT, R. C.: 1917. The interrelations of stomatal aperture, leaf water-content, and transpiration rate. Ann. Bot. **31**.

———: 1922. Further observations on the transpiration, stomata, leaf water-content, and wilting of plants. Ebenda. **36**.

LAIDLAW, C. G. P. u. KNIGHT, R. C.: A description of a recording porometer and a note on stomatal behaviour during wilting. Ebenda. **30**.

LINSBAUER, K.: 1917. Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen. Flora **109**.

LIVINGSTON, B. E. u. BROWN, W. H.: 1912. Relation of the daily march of transpiration to variations in the water content of foliage leaves. Bot. Gaz. **53**.

LLOYD, F. E.: 1908. The physiology of stomata. Carn. Inst. Publ. Washington, **82**. (Bot. Gaz. **46**. 1908).

———: 1913. Leaf water and stomatal movement in Gossypium and a method of direct visual observation of stomata in situ. Bull. Torrey Bot. Club **40** (Bot. Ctbl. **131**. 1916).

LOFTFIELD, J. V. G.: 1921. The behavior of stomata. Publ. Carn. Inst. Washington, **314**.

MAXIMOV, N. A.: 1929. The plant in relation to water. London (übersetzt von R. H. YAPP).

VON MOHL, H.: 1856. Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengerung der Spaltöffnungen? Bot. Zeitung **14**.

MOLISCH, H.: 1912. Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). Ztschr. f. Bot. **4**.

MONZI, M.: 1938a. Beeinflussung der Spaltöffnungsweite durch Regenfall. Jap. Journ. Bot. **9**.

———: 1938b. Eine theoretische Betrachtung über die Infiltrationsmethode. Bot. Mag. **52**.

PFLEIDERER, H.: 1933. Kritische Untersuchungen zur Methodik der Transpirationsbestimmung an abgeschnittenen Sprossen. Ztschr. f. Bot. **26**.

SCARTH, G. W.: 1927. Stomatal movement: Its regulation and regulatory rôle. A review. Protoplasma **2**.

STÅLFELT, M. G.: 1929. Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktionen von der Wasserbilanz. Planta **8**.

———: 1932. Der stomatäre Regulator in der pflanzlichen Transpiration. Ebenda. **17**.

STEINBERGER, A. L.: 1922. Über Regulation des osmotischen Wertes in den Schliesszellen von Luft- und Wasserspalten. Biol. Ztbl. **42**.

STRUGGER, S. u. WEBER, F.: 1922. Stärkeabbau in Mesophyll- und Schliesszellen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **43**.

——— u. ———: 1926. Zur Physiologie der Stoma-Nebenzellen. Ebenda. **44**.

URSPRUNG, A. u. BLUM, G.: 1924. Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, nebst Anwendungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **63**.

WEBER, F.: 1927a. Stomata-Öffnen welkender Blätter. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **45**.

———: 1927b. Die Schliesszellen. Archiv f. experim. Zellforsch. **3**.