

**Beeinflussung der Spaltöffnungsweite durch
Regenfall**

Von

M. MONZI

Mit 3 Textfiguren

From **JAPANESE JOURNAL OF BOTANY** Vol. IX No. 2

TOKYO

1938

Beeinflussung der Spaltöffnungsweite durch Regenfall

Von Masami MONZI

Mit 3 Textfiguren

(Eingegangen am 22. Dezember 1937)

Überall in Japan fallen viel grössere Regenmengen zugleich mit weit grösserer Regenhäufigkeit als in europäischen und nordamerikanischen Ländern. Daher ist es von vornherein klar, dass die Beeinflussung der Spaltweite durch Regenfall bei uns besonders bedeutungsvoll sein kann.

Die Beziehungen zwischen der Spaltweite und dem Regenfall sind aber bis jetzt fast unberücksichtigt geblieben, weshalb ich mir mit der vorliegenden Arbeit darüber einige Anhaltspunkte zu gewinnen vornahm. Ich habe zuerst die Stomabewegungen sowohl während der Regenzeit als auch nach dem Aufhören des Regens beobachtet, ferner durch Versuche den Einfluss der mechanischen, photischen, thermischen und hydrischen Faktoren auf die Spaltweite untersucht.

Vorliegende Untersuchungen wurden unter der Leitung und Anregung von Herrn Professor Dr. H. NAKANO ausgeführt, so dass ich ihm für seine Hilfe und Ratschläge zum herzlichsten Dank schuldig bin.

I. Methodik und Versuchsmaterial

Bei den vorliegenden Untersuchungen gebrauchte ich die Infiltrationsmethode sowohl im Freien, als auch im Laboratorium. Als Infiltrationsflüssigkeiten dienten mir Äther, Petroläther, Xylol, Benzol, Alkohol und Paraffinöl, von welchen Äther am leichtesten und die anderen der Reihe nach immer schwerer eindringen. Abschätzungsweise habe ich dabei die Grade der Infiltration nach der Geschwindigkeit des Eindringens und dem Infiltrationszustand in 5 Klassen unterschieden.

Klasse	Bezeichnungszahl	Infiltrationsgeschwindigkeit	Infiltrationszustand
Sehr schwer	1	nach 10 Sekunden oder länger Zeit	fleckenweise
Schwer	2	„	über die ganze Fläche
Mässig	3	in einigen Sekunden	„
Leicht	4	in wenigen Sekunden	„
Sehr leicht	5	augenblicklich	„

Den Gesamtbetrag der Bezeichnungszahlen für alle sechs Flüssigkeiten nenne ich die „Infiltrationszahl“, und damit kann ich den Öffnungsgrad der Stomata qualitativ, aber fast quantitativ, sehr leicht bezeichnen. Um den zeitlichen Wechsel der Spaltweite graphisch darzustellen, zeichnete ich die Infiltrationszahl-Zeit-Kurve.

Als Versuchsmaterial gebrauchte ich das Lichtblatt der in Japan einheimischen Art, *Fatsia japonica* DECNE. et PLANCH. Ihre Blattspreite ist gross und handförmig, und auf deren Unterseite finden sich etwa 200 Stomata auf 1 qmm, aber die ganze Oberseite, mit alleiniger Ausnahme einer schmalen Zone längs der Nerven, ist stomatafrei.

Bei tagsüber klarem Wetter pflegte ich die Untersuchungen auszuführen, da zu derselben Zeit eine geeignete Temperatur im Gewächshause oder Versuchszimmer und eine geringe Schwankung der Lichtintensität zu erwarten sind. Morgens entnahme ich die noch im Schatten gehaltenen Lichtblätter der im Freien wachsenden *Fatsia*-Pflanzen, wobei ich die Blattstiel derselben unter Wasser abschnitt. Das so abgeschnittene Blatt wurde an seinem Stielende in ein besonderes Wassergefäss gesteckt, danach bald in das Gewächshaus gebracht, und in diffusem Licht horizontal gelegt. Nun bestimmte ich die Spaltweite mit einem frisch abgeschnittenen Blattstück. Um individuelle Verschiedenheit der Reaktion zu eliminieren, habe ich für ein und denselben Versuch vier Versuchs- und drei Kontrollblätter gebraucht. Nach etwa einer Stunde setzte ich die Blätter dem künstlichen Regen aus, den ich dadurch erzielte, dass ich eine Brause mit Wasserhahn, bisweilen, um warmes Regenwasser zu gewinnen, mit einem Wasserkessel in Verbindung brachte. Wenn die Blattunterseite dabei durchnässt wurde, wurde der Versuch erst nach leichtem Abwischen mit einem Stückchen trocknen Tuchs oder Filtrierpapiers begonnen. Zur Bestimmung der Lufttemperatur und -feuchtigkeit im künstlichen Regen wendete ich einen mit Glasglocke bedeckten Psychrometer an. Nach einstündiger Wasserbegiessung habe ich innegehalten, um die Nachwirkung des Regens auf die Spaltweite zu erforschen.

II. Täglicher Wechsel der Spaltöffnungsweite im Freien

Als Vorversuche habe ich im Okt. 1936 den täglichen Wechsel der Spaltweite von einigen Pflanzen, nämlich *Fatsia japonica*, *Erigeron annuus*, *Ricinus communis*, *Cornus controversa*, *Pollia japonica* und *Camellia japonica*, im Freien erforscht. Bei *Fatsia* stellte ich mit dem Licht- und Schattenblatt, bei *Erigeron* mit rosettenartigem Lichtblatt, bei *Ricinus* mit Lichtblatt und bei *Cornus*, *Pollia* und *Camellia* nur mit Schattenblatt meine Versuche an. Die Blätter von *Fatsia*, *Erigeron* und *Ricinus* sind amphistomatisch, dagegen sind die von *Cornus*, *Pollia* und *Camellia* hypo-

stomatisch. Die Versuche wurden bei *Erigeron* auf beiden Blattoberflächen, bei anderen Arten aber auf den Unterseiten vorgenommen. Die Stomata von diesen sechs Arten bewegen sich im Wesentlichen fast in gleicher Weise, wenn die Blätter und die Stomata auch anatomisch voneinander ziemlich verschieden sind. Am Morgen des 26. war es trüb, und die Spalten öffneten sich mässig weit, aber mit Regen am Nachmittag setzte eine Schliessbewegung ein. Am folgenden Tag wurde es heiter um 9 Uhr, und durch den strahlenden Sonnenschein wurde um 14 Uhr mit 30% das Minimum der Luftfeuchtigkeit, und die maximale Temperatur von 22°C erzeugt. Die Stomata, die morgens weit geöffnet waren, begannen schon am Vormittag sich zu schliessen. Auch am 28. war es heiter den ganzen Tag hindurch, aber infolge der Unklarheit der Luft hatten wir schwächeres Sonnenlicht, höhere Luftfeuchtigkeit und niedrigere Temperatur als am vorgehenden Tag. Um 11 Uhr des 29. bewölkte sich aber der Himmel, und die minimale Feuchtigkeit betrug etwa 70%, die maximale Temperatur 16°C. An diesen zwei Tagen bewegten sich die Stomata ganz gleichartig: die Weiten derselben erreichten ihre Maxima zwischen 10 und 12 Uhr. Der Regen, der in der Mitternacht angefangen hatte, hörte gegen 9 Uhr am 30. auf, und darauf blieb es bis zum Abend bewölkt. Die Spalten erweiterten sich an diesem Tag so allmählich, dass die grössten Öffnungen erst zwischen 12 und 14 Uhr vorlagen.

Am 19. und 20. Nov. 1936 stellte ich abermals im Freien mit dem Blatt von *Fatsia* Versuche an. Am 19. regnete es den ganzen Tag über. Die Spalten öffneten sich langsam, und gegen 15 Uhr blieben sie noch ziemlich weit geöffnet. Aber am folgenden Tag war es sehr klar, und gegen Mittag zeigten sie sich mit der maximalen Öffnung, dann schlossen sie sich rasch zu. So war sowohl beim Lichtblatt als auch beim Schattenblatt die Infiltrationszahl grösser an dem heiteren Tag als an einem Regentag.

Auf Grund der oben erwähnten Untersuchungen kann ich behaupten, dass die Stomata unserer Versuchspflanzen zur Regenzeit nur bis zu einer schmäleren Weite als zur klaren sich öffnen können, und dass das Maximum der Spaltweite sich an feuchten Tagen später als an trocknen einstellt, wie es schon von LOFTFIELD (1921) und als Schlechtwettertypus von WEBER (1923) klar gestellt wurde.

III. Versuche im Laboratorium mit künstlichem Regen

Da die oekologischen Bedingungen im Freien zu verwickelt sind, um die Beeinflussung der Spaltweite durch Regenfall genau und ausführlich zu untersuchen, habe ich einige Versuche mit künstlichem Regen vor-

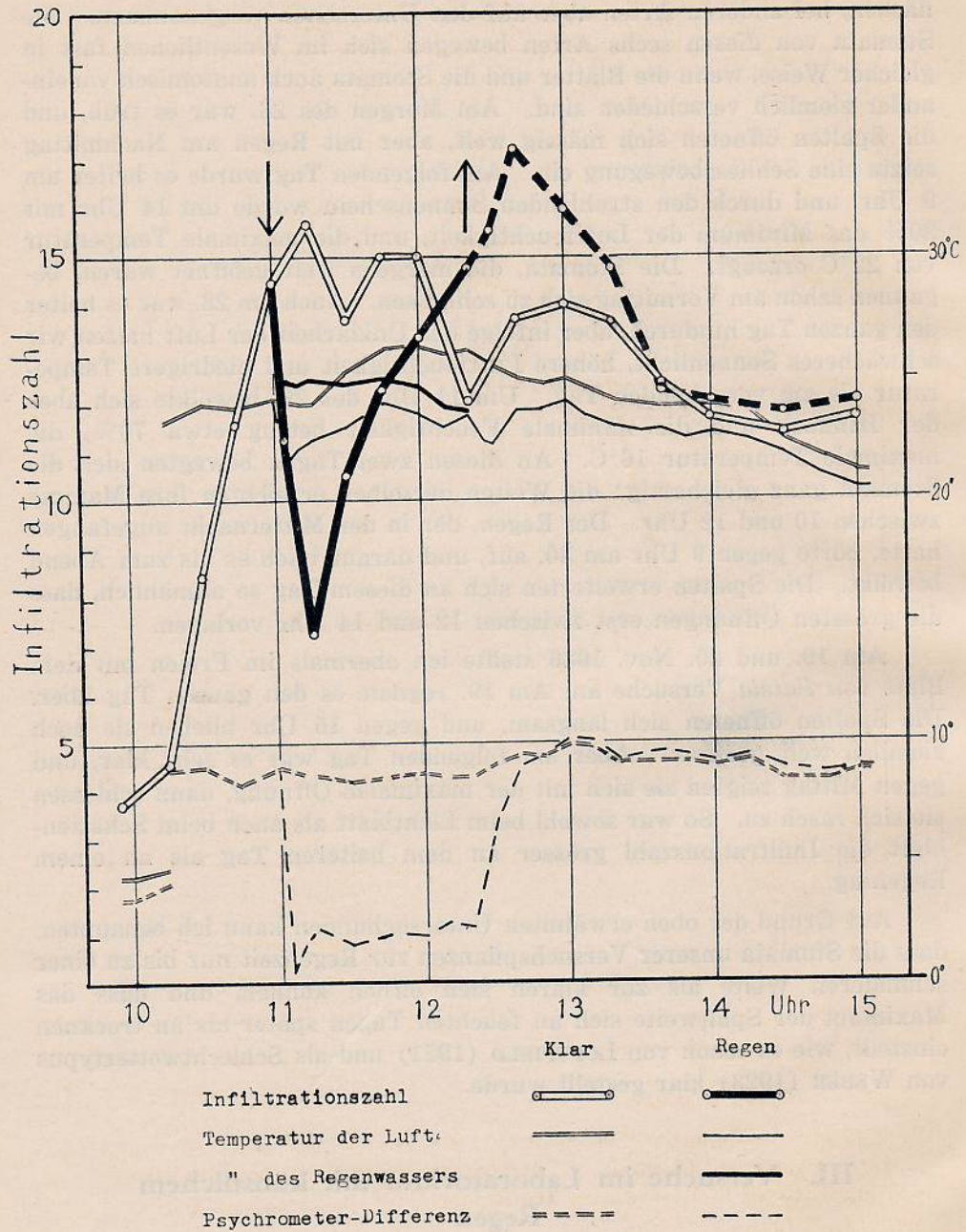


Fig. 1. Beeinflussung der Spaltweite des frischen Lichtblattes von *Fatsia* durch künstlichen Regenfall. Abwärtsgerichteter Pfeil: Anfang des Regens. Aufgerichteter Pfeil: Aufhören des Regens.

genommen, um damit die Forschung unter einer bestimmten Bedingung zu erleichtern.

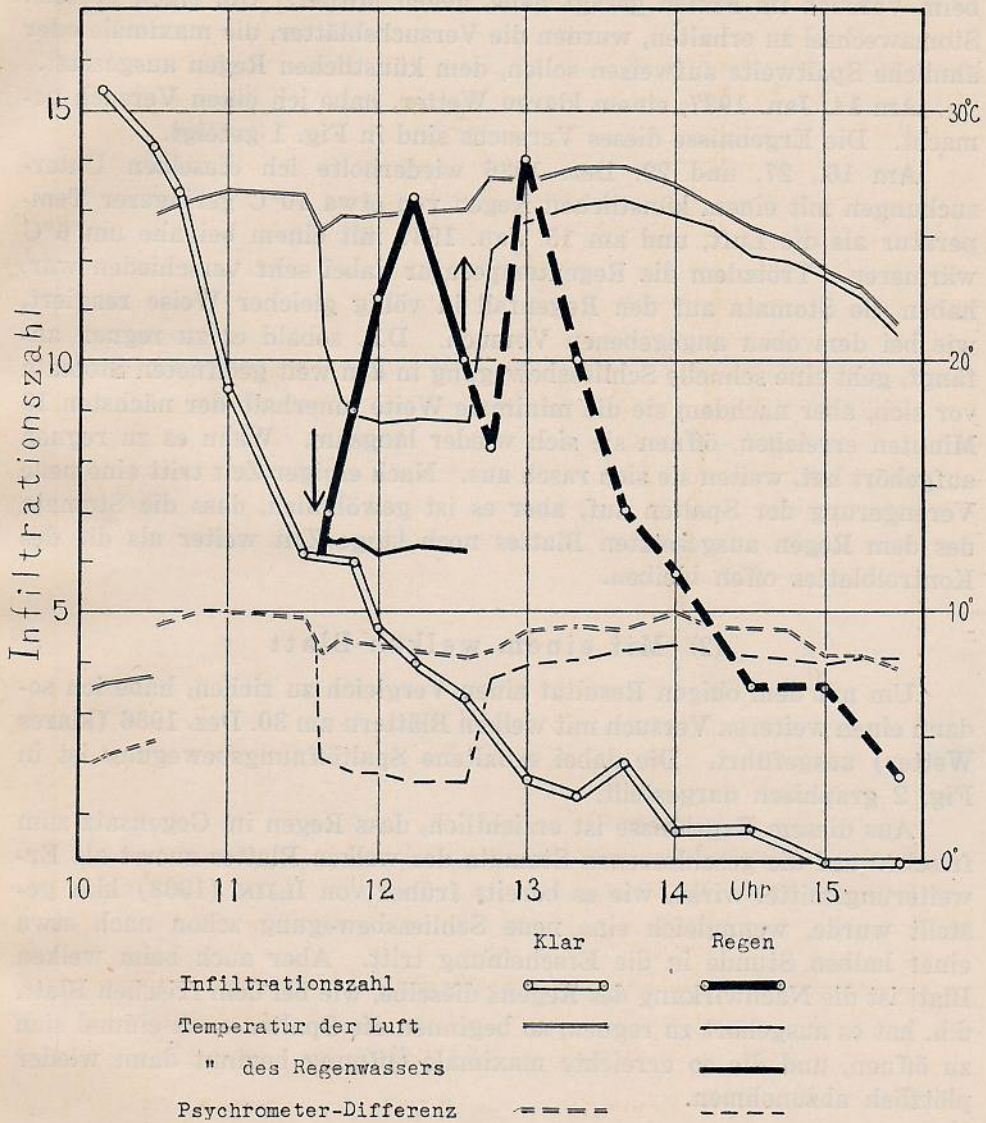


Fig. 2. Beeinflussung der Spaltweite des welken Lichtblattes von *Fatsia* durch künstlichen Regenfall. Abwärtsgerichteter Pfeil: Anfang des Regens. Aufgerichteter Pfeil: Aufhören des Regens.

(1) Mit einem frischen Blatt

Wenn man die Schnittfläche des Blattstiels von *Fatsia* in einem mit Wasser gefüllten Gefäß stehen lässt, so bleibt die Blattspreite lange Zeit

bis zum Ende des Versuchs frisch. Die Stomata von diesem Versuchsblatt bewegen sich normal und zeigen die maximale Weite, wie ich schon beim Versuch im Freien gesagt habe, gegen Mittag. Um einen grossen Stomawechsel zu erhalten, wurden die Versuchsblätter, die maximale oder ähnliche Spaltweite aufweisen sollen, dem künstlichen Regen ausgesetzt.

Am 14. Jan. 1937, einem klaren Wetter, habe ich einen Versuch gemacht. Die Ergebnisse dieses Versuchs sind in Fig. 1 gezeigt.

Am 16., 27. und 29. Dez. 1936 wiederholte ich dieselben Untersuchungen mit einem künstlichen Regen von etwa 10°C geringerer Temperatur als die Luft, und am 15. Jan. 1937 mit einem beinahe um 6°C wärmeren. Trotzdem die Regentemperatur dabei sehr verschieden war, haben die Stomata auf den Regenfall in völlig gleicher Weise reagiert, wie bei dem oben angegebenen Versuch. D.h. sobald es zu regnen anfängt, geht eine schnelle Schliessbewegung in den weit geöffneten Stomata vor sich, aber nachdem sie die minimale Weite innerhalb der nächsten 15 Minuten erreichen, öffnen sie sich wieder langsam. Wenn es zu regnen aufgehört hat, weiten sie sich rasch aus. Nach einiger Zeit tritt eine neue Verengung der Spalten auf, aber es ist gewöhnlich, dass die Stomata des dem Regen ausgesetzten Blattes noch lange Zeit weiter als die des Kontrollblattes offen bleiben.

(2) Mit einem welken Blatt

Um mit dem obigen Resultat einen Vergleich zu ziehen, habe ich sodann einen weiteren Versuch mit welken Blättern am 30. Dez. 1936 (klares Wetter) ausgeführt. Die dabei erhaltene Spaltöffnungsbewegung ist in Fig. 2 graphisch dargestellt.

Aus diesem Ergebnisse ist ersichtlich, dass Regen im Gegensatz zum frischen auf die geschlossenen Stomata des welken Blattes zuerst als Erweiterungsmittel wirkt, wie es bereits früher von ILJIN (1933) klar gestellt wurde, wenngleich eine neue Schliessbewegung schon nach etwa einer halben Stunde in die Erscheinung tritt. Aber auch beim welken Blatt ist die Nachwirkung des Regens dieselbe, wie bei dem frischen Blatt, d.h. hat es aufgehört zu regnen, so beginnen die Spalten noch einmal sich zu öffnen, und die so erreichte maximale Öffnung beginnt dann wieder plötzlich abzunehmen.

IV. Die Ursache der durch Regenfall erregten Spaltöffnungsbewegung

Da Regenfall ein Komplex von mechanischen, photischen, thermischen und hydrischen Faktoren ist, so wäre es unbedingt erforderlich zu bestimmen, welcher Faktor des Regenfalls die Spaltweite hauptsächlich beeinflusse.

(1) Regen als mechanischer Faktor

Über die mechanische Wirkung des Regens auf Pflanzen, doch nicht auf deren Stomata, hat WIESNER schon im Jahre 1897 untersucht, und er zog den Schluss, dass Regen auf Pflanzen mechanisch keine merkliche Einwirkung ausüben kann. Aber andererseits hat KNIGHT (1916) berichtet, dass blosses Klopfen oder Erschütterung von einigen Blättern das Schliessen der Stomata hervorbringe.

Mit Kies-Regen habe ich am 17. April, 1937 einen Versuch über dieses Problem gemacht. Das Gewicht eines Kieskorns betrug durchschnittlich 0,33 g, und die Fallgeschwindigkeit nahe dem Blatt 4m/sec, also ihre lebende Kraft etwa 26400 Ergs. Etwa 8 Körner fielen in einer Minute auf 1 qcm. Der Kies-Regen dauerte 20 Minuten lang an, aber als Folge desselben vermochte ich keine Beeinflussung der Spalten wahrzunehmen. In der Natur beträgt die lebende Kraft eines gewöhnlichen Regenschauers nicht über 22500 Ergs (MÜLLER, 1936, S. 181). Also darf man schliessen, dass die Stomata des Blattes von *Fatsia* von natürlichem gewöhnlichem Regen mechanisch kaum beeinflusst werden.

Der Tropfen des von mir bereiteten künstlichen Regens hatte 0,6 mm Durchmesser und eine Geschwindigkeit von 4,5 m/sec, und die Regenmenge belief sich auf beinahe 6 mm/min. Die mechanische Wirkungsfähigkeit des künstlichen Regens ist also so beträchtlich geringer als die des Kies-Regens, dass seine mechanische Wirkung bei meinem Versuch kaum in Betracht kommt.

(2) Regen als photischer Faktor

Wenn man das Blatt von *Fatsia* aus einem hellen Zimmer in die stockfinstere Dunkelkammer bringt, so beginnen die Stomata sich zu schliessen, aber die dabei vor sich gehende Schliessbewegung ist viel langsamer, als dass man allein mit der Lichtschwächung den durch Regenfall verursachten Spaltverschluss erklären könnte. Weiter ist die der anfänglichen Schliessung folgende Öffnung der Spalten, die beim frischen Blatt zur Regenzeit auftritt, und die erste rasche Öffnung, die beim welken Blatt mit Anfang des Regens sich einstellt, gar nicht auf Lichtschwächung zurückzuführen.

Im Jahre 1925 berichtete aber NIKOLIĆ über den kurzfristigen Stomaverschluss, der durch plötzliche Zu- oder Abnahme der Lichtintensität herbeigeführt wird. Wäre der Wechsel der Lichtintensität die Ursache der eigentümlichen Stomabewegung zur Regenzeit, so müsste mit dem Aufhören des Regens eine neue Schliessbewegung eintreten; in Wirklichkeit gelang aber es nicht dieselbe in meinen Versuchen zu finden.

Andererseits hat LOFTFIELD (1921) erwähnt, dass die Lichtintensität, die um etwas über die Hälfte der normalen herabgesetzt wurde, erst einen

Einfluss auf die Spaltweite ausüben kann. Dieser Fall ist bei Regenfall im Freien möglich, aber nie bei meinen oben erwähnten künstlichen Regen, weil eine beträchtliche Abnahme der Lichtintensität im letzteren Fall nicht zu erwarten ist.

Jedenfalls ist es schwer, eine allgemein gültige Beziehung zwischen der Stomabewegung und Lichtschwankung während der Regenzeit zu finden.

(3) Regen als thermischer Faktor

STÄLFELT (1928) und BELJAKOFF (1929) haben berichtet, dass die Bewegungen der Schliesszellen von *Vicia*- und Gerstenblättern keine Abhängigkeit von Temperaturveränderungen zeigen. Auch beim *Fatsia*-Blatt fand ich dasselbe Verhalten. So konnte ich bei einem abgeschnittenen Blattstück, das in einer dampfgesättigten Luft und unter konstanter Lichtintensität gehalten wurde, keine Beeinflussung der Spaltweite durch die von 7° bis 25°C geänderte Lufttemperatur wahrnehmen.

Eine weitere Untersuchung stellte ich mit einem Blatt an, das von oben lokal mit Wassertropfen oder mit Eismasse abgekühlt wurde. Das Resultat war aber ganz eindeutig, also weisen in diesem Falle die warmen und kalten Blatteile keine Verschiedenheit der Spaltweite auf.

Wie schon erwähnt, ist es bei dem mit dem künstlichen Regen hervorgerufenen Stomawechsel von *Fatsia* ganz einerlei, ob die Temperatur desselben Regens mehr, sogar um 10°C, oder weniger schwankt. Ein solcher Temperaturwechsel ist nicht bei natürlichem Regen zu erwarten, weil die Temperatur des Regens durchschnittlich nicht erheblich von der Lufttemperatur abweicht, meistens nämlich etwas niedriger als diese ist (HANN-SÜRING, 1926, S. 324).

Auf Grund dieser Tatsachen ist es von vornherein klar, dass die Spaltöffnung von *Fatsia* kaum von dem Temperaturzustande des Regens beeinflusst wird.

(4) Regen als hydrischer Faktor

Regen wirkt als Wasserfaktor unmittelbar durch Benetzung und mittelbar durch Luftfeuchtigkeitserhöhung. In der Natur kommt es sehr selten vor, dass die Blattunterseite durch Regenwasser nass wird, mögen die Blätter gleich selbst einem Regenstrom ausgesetzt werden. Die Sache verhält sich aber anders in meinen Versuchen mit künstlichem Regen, weil da die Blattunterseite häufig mit Spritzern benetzt werden kam. Um diesen Mangel zu beseitigen, habe ich einen neuen Versuch in diffusem Licht ausgeführt. Bloss die Oberseite eines frischen Blattes benetzte ich diesmal mittelst einer mit Wasser getränkten Bürste. Die Benetzbarkeit des Blattes von *Fatsia* ist mässig: Wassertropfen haften tropfenweise oder hautartig auf der Blattoberfläche an. Die dabei beobachtete Veränderung der Spaltweite ging etwa wie die bei künstlichem Regenfall vor sich, aber

sie ist zu schwach, um den Einfluss des Regens durch diesen Faktor allein zu erklären.

Die Luftfeuchtigkeit wird gewöhnlich mit Anfang des Regens gesättigt, und sie fällt plötzlich, wenn es zu regnen aufgehört hat, so dass ihre Schwankung bei Platzregen oder beim künstlichen Regen oft etwa 50% erreichen kann. Um nun die Beeinflussung der Spaltweite durch Feuchtigkeitserhöhung zu erkennen, habe ich ein Blatt von *Fatsia* aus dem trockenen Gewächshause in die Feuchtkammer gebracht. Durch diese Behandlung wurden die Stomata sowohl des frischen als auch des welken Blattes auf dieselbe Weise wie durch den künstlichen Regenfall beeinflusst; z.B. am 24. Jan. 1937 trug ich die frischen Blätter um 11,35 Uhr in die Feuchtkammer, in der die Luftfeuchtigkeit etwa 70% betrug, oder 45% höher als im Gewächshause war. Dabei trat ein Schliessen der Stomata in die Erscheinung, und nach 15 Minuten wurde die Spaltweite minimal, dann folgte eine Öffnungsbewegung, und um 12,40 Uhr erreichte die Weite ihr Maximum, dagegen schlossen sich die Stomata des Kontrollblattes schon nach dem Maximum um Mittag ziemlich schnell. Einen diesbezüglichen Stomaverschluss haben schon STÄLFELT (1929) und TAGAWA (1936) konstatiert.

V. Der Mechanismus der Spaltöffnungsbewegung zur Regenzeit

Auf Grund seiner sorgfältigen Studien hat STÄLFELT (1929) bestätigt, dass die Stomabewegungen durch drei verschiedene, nämlich passive, photoaktive und hydroaktive Reaktionssysteme bestimmt werden, und das erste bei supraoptimalem, das zweite bei optimalem, das letzte bei suboptimalem Wasservorrat die Bewegung hauptsächlich beherrscht. Diese Auffassung kann freilich auf den Mechanismus der Stomabewegung beim Regenfall angewandt werden, und er entspricht hier besonders dem passiven Reaktionssystem.

(1) Die Struktur des Spaltöffnungsapparates der Versuchspflanze

Der Spaltapparat von *Fatsia* hat, wie es in Fig. 3 gezeigt wird, eine allgemeine Gestalt. Die Länge des Apparates beträgt 25μ , seine Breite 20μ und die Länge der Spalte 15μ . Der Spaltapparat ist von einigen Nebenzellen umgeben, die in der Querschnittsansicht von anderen Epidermiszellen als grössere Zellen leicht sich unterscheiden lassen. Eine ziemlich dicke Kutikularschicht dehnt sich über die ganze Blattoberfläche bis auf die Aussenseite der

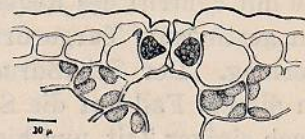


Fig. 3. Spaltöffnung von *Fatsia japonica*.

leicht sich unterscheiden lassen. Eine ziemlich dicke Kutikularschicht dehnt sich über die ganze Blattoberfläche bis auf die Aussenseite der

Schliesszellen aus, auch bedeckt eine dünne Kutikularschicht die der Atemhöhle anliegende Seite der Schliess- und Nebenzellen. Eine Schwammparenchymzelle pflegt an der Mitte der Innenwand der Nebenzelle fest zu haften.

(2) Mitwirkung der Neben- und Epidermiszellen bei der Spaltöffnungsbewegung

Es steht bereits unzweifelhaft fest, dass die Stomabewegungen hauptsächlich auf die Turgorveränderungen der Schliesszellen zurückzuführen sind, aber bloss damit bleiben noch manche schwer erklärbare Probleme betreffs des durch die Luftfeuchtigkeitserhöhung verursachten Spaltschliessens übrig. Andererseits wurde die Ansicht, dass die Neben- und Epidermiszellen im Verein mit den Schliesszellen auf die Stomabewegung wirken können, früher von BENECKE (1892) und neuerdings von STÄLFELT (1929) u.a. geäussert. Im folgenden werde ich nun damit den Mechanismus der Stomabewegung zur Regenzeit hypothetisch zu erklären suchen.

In der feuchten Luft ist der Wasserverlust des Blattes so gering, dass die Neben- und Epidermiszellen für immer mit ihrem starken Turgordruck die Schliesszellen seitlich pressen, sodass die Spalten sich schwer erweitern, und das Maximum der Öffnung später als sonst erreicht wird.

Mit dem Beginn der Erhöhung der Luftfeuchtigkeit (beim Regenfalle) werden bei einem frischen Blatt die Neben- und Epidermiszellen zuerst an Wasser reicher, zugleich nimmt ihr Turgordruck zu, folglich drücken sie die Schliesszellen seitlich mit erhöhter Kraft, so dass die geöffneten Stomata sich plötzlich passiv verengern müssen. Danach wird der Turgordruck der Schliesszellen auch im Verlauf der Zeit mit Aufnahme des Wassers grösser, und eine langsame Öffnung der Spalten tritt wieder in die Erscheinung. Wenn die Luftfeuchtigkeit (mit Aufhören des Regens) fällt, sinkt der von aussen auf die Schliesszellen geübte Seitendruck infolge des Wasserverlustes der umgebenden Zellen ab, daher öffnen sich die Stomata rascher als zuvor (vgl. Fig. 1). Aber, da die Schliesszellen auch später ihr inneres Wasser verlieren und ihr Turgordruck abnimmt, so müssen die Spalten sich abermals schliessen.

Beim welken Blatt ist die Saugkraft der Schliesszellen so stark, dass sie mit Eintritt des Regens eine reichliche Menge Wasser aufnehmen, und ihr gestiegener Turgordruck die erste Öffnung der Stomata hervorzurufen vermag. Der Seitendruck der Neben- und Epidermiszellen wirkt auch in diesem Fall auf die Schliesszellen, aber diese Wirkung zeigt sich erst nach einiger Zeit, und hierdurch wird der darauf folgende Spaltverschluss herbeigeführt (vgl. Fig. 2).

Die oben erwähnten Erklärungen scheinen uns zu zwingen zu der Annahme, dass die Saugkraft der Schliesszellen stets stärker als die der Neben- und Epidermiszellen ist, und sie durch die Trockenheit langsam

bis zu einem hohen Wert steigen kann, aber die der beiden letzteren Zellen einen bestimmten, aber gegen den der Schliesszellen zurückstehenden Wert schnell erreicht, und andererseits die Wasseraufnahme der Schliesszellen am schwersten unter diesen drei Zellarten ist, also die Wassersättigung der Schliesszellen unter gutem Wasservorrat langsam, unter schlechtem hingegen plötzlich vor sich geht. Um die Zuverlässigkeit dieser Annahme zu prüfen, habe ich die Methylenblau-Färbung der Epidermisflocken ausgeführt. Ich tauchte nämlich die frischen mit dem Rasiermesser abgeschälten Epidermisflocken in eine M/5000 Methylenblaulösung. Nach einer Minute beobachtete ich die Färbung der Zellen mikroskopisch. Weiter prüfte ich durch Plasmolyse mit 2 M Glykoselösung, ob die Zellen noch lebten oder nicht. Vor 10 und nach 14 Uhr kann man innerhalb der ersten wenigen Minuten liess sich kein Unterschied unter den Dunkelheiten der Epidermis-, Neben- und Schliesszellen finden, aber gegen Mittag ist die Färbung der Schliesszellen zuerst sichtlich heller als die der Epidermiszellen. Zuletzt färben sich, wie LINSBAUER (1927) ausführlich angegeben hat, die Schliesszellen aber stets in allen Fällen am dunkelsten, und die Epidermiszellen am hellsten. Wenn man die eine Minute lang mit Methylenblau gefärbte Flocke unter destilliertem Wasser mikroskopisch untersucht, so wird es leicht erkannt, dass der Farbstoff, der in die Epidermis- und Nebenzellen zuerst hineintritt, im Verlauf der Zeit aus denselben in die Schliesszellen umzieht, und dieser Vorgang suggerierte uns, dass die Schliesszellen das Wasser nicht direkt, sondern indirekt durch Vermittlung der Epidermis- und Nebenzellen aufnehmen.

Dass der osmotische Druck der Schliesszellen höher als derjenige der Epidermiszellen ist, und dass er vormittags immer zunimmt und gegen Mittag sein Maximum erreicht, hat WIGGANS schon im Jahre 1921 klar gestellt. Andererseits hat KISSELEW (1925) berichtet, dass die Plasma-permeabilität der Schliesszellen an den geschlossenen Stomata grösser als an den geöffneten ist. Diese Tatsachen erleichtern die Erklärung für das mit dem Anfang des Regens vor sich gehende Öffnen der Spalten des welken Blattes.

(3) Erhöhung des Wasservorrats des Blattes

Ob der Wassergehalt des Blattes mit Eintritt des Regens tatsächlich zunehme, ist eine weitere Frage für meine Erklärung betreffs des Mechanismus der Stomabewegung. Am klaren 16. Dez. 1936 vermehrte er sich infolge eines künstlichen Regenfalles um 10%. Es fragt sich mir nun, ob das Wasser entweder direkt von oben durch die Blattoberfläche, oder indirekt von unten durch die Schnittfläche des Blattstiels aufgenommen worden sei.

Die Menge des durch die Blattoberfläche vom Blattgewebe unmittelbar eingesaugten Wassers muss im allgemeinen sehr gering sein (WETZEL,

1924). Besonders bei einem mit dicker Kutikulärschicht bedeckten Lichtblatt von *Fatsia* kann sie kaum in Betracht kommen. Ich habe ein Blattstückchen zwei Tage lang in M/5000 Methylenblaulösung eingetaucht, trotzdem färbte sich nur die Aussenseite der Kutikulärschicht hellblau, der Inhalt der Epidermiszellen aber gar nicht. Durch die Stomata kann Wasser auch ins Blatt wegen der Unbenetzbarkeit der Membran der Schliesszellen kaum eindringen (URSPRUNG, 1925). Die schon erwähnte, schwache Beeinflussung der Spaltweite durch Benetzung der Oberfläche scheint also nicht von unmittelbarer Wassereinsaugung durch die Blattoberfläche, sondern hauptsächlich von der Hemmung der kutikularen Transpiration abzuhängen.

Die nächste Frage, ob die Wasseraufnahme, obgleich sie mit dem Anfang des Regens geringer wird, noch längere Zeit anhält, daher eine Wasserzunahme des Blattes dabei entsteht, kann ich durch die folgenden Versuche beweisen. Am 27. Jan. 1937 setzte ich ein in das Potetometer gestecktes Lichtblatt von *Fatsia* dem Regen aus, und am folgenden Tage tauchte ich ein Blatt invers unter Wasser. Die Wasserabgabe aus denselben Blättern, besonders im letzten Fall, musste dadurch sehr rasch herabgesetzt werden, die Wasseraufnahme von unten ging aber, wenngleich sie immer geringer wird, noch derart weiter, dass eine messbare Aufnahme nach etwa einer Stunde sich finden lässt. Nach dem Aufhören des Regens wurde die Wasseraufnahme langsam grösser. Am 3. Feb. 1937 (klares Wetter) führte ich eine weitere Untersuchung ohne künstlichen Regen aus: in diesem Fall bestimmte ich nicht nur die Aufnahme, sondern auch die Abgabe, und aus der Differenz der beiden Werte berechnete ich die Wasserzu- oder -abnahme. Im trocknen Gewächshause, dessen Luftfeuchtigkeit nur 28% war, herrschte eine Wasserabnahme in den Versuchsblättern, aber in der Feuchtkammer, deren Luftfeuchtigkeit etwa 65% betrug, geschah eine Wasserzunahme statt der Abnahme (Tab. 1).

TABELLE 1. Wasserhaushalt des Lichtblattes von *Fatsia* (cc/20 g Frischgewebe und 30 Min.). Lufttemperatur 28°C.

Rel. Luftfeucht. Versuchszeit		Im Gewächshause 28% 11,35–12,20			In der Feuchtkammer 65% 12,10–13,00			Im Gewächshause 28% 12,40–13,20		
Blatt Nr.	Frish- gewicht	Ab- gabe	Auf- nahme	Ab- nahme	Ab- gabe	Auf- nahme	Zu- nahme	Ab- gabe	Auf- nahme	Ab- nahme
I	31,65 g	2,02	1,66	–0,36	0,88	0,98	+0,10	1,93	1,52	–0,41
II	19,55	2,12	1,66	–0,46	0,72	0,99	+0,27	2,36	2,06	–0,30
III	18,30	1,68	1,60	–0,08	0,84	1,26	+0,42	2,73	1,66	–1,07

Die Resultate dieser Versuche werden folgendermassen kurz zusammengestellt: Regen beeinflusst den Wassergehalt des Blattes hauptsäch-

lich durch die Luftfeuchtigkeitserhöhung, die eine Veränderung des Turgordrucks in der Zelle hervorruft.

VI. Zusammenfassung

1. Die vorliegende Untersuchung beabsichtigt, einen Beitrag über die Beeinflussung der Spaltweite durch Regenfall zu liefern. Als Versuchspflanze diente mir hauptsächlich *Fatsia japonica*, die sowohl dem natürlichen als auch dem künstlichen Regen ausgesetzt wurde.

2. Die Stomata von *Fatsia*, *Erigeron*, *Ricinus*, *Cornus*, *Pollia* und *Camellia* zeigen im Freien einen gleichartigen täglichen Weitenwechsel. An feuchten Tagen tritt die maximale Öffnung der Stomata später als an trockenem zutage. Zur Regenzeit ist dieselbe kleiner als am klaren Tag.

3. Beim frischen Blatt von *Fatsia* schliessen sich die weit geöffneten Stomata mit Eintritt des Regens plötzlich, dann folgt eine langsame Öffnungsbewegung. Beim welken Blatt öffnen sich zuerst die eng geschlossenen Stomata, und nach der maximalen Öffnung fangen sie wieder an sich zu schliessen. Wenn es aufgehört hat zu regnen, tritt eine rasche Öffnungsbewegung sowohl beim frischen als auch welken Blatt auf, aber eine neue Schliessung entsteht nach einiger Zeit in beiden Blättern.

4. Das durch Regenfall verursachte Schliessen und Öffnen der Spalten beruhen hauptsächlich auf der Veränderung der Luftfeuchtigkeit. Die Veränderung der mechanischen, photischen und thermischen Aussenfaktoren kommen kaum in Betracht. Die Benetzung der Blattoberfläche ist dagegen mehr oder weniger wirkungsvoll.

5. Die eigentümlichen Stomabewegungen zur Regenzeit können hypothetisch als die vereinigte Folge der zwischen Schliess-, Neben- und Epidermiszellen vor sich gehenden gegenseitigen Wirkungen der Turgordrucke, die zufolge der Zu- oder Abnahme des Wasservorrats in den Zellen entstanden sind, erklärt werden. Die Veränderung des Wasservorrats rührt hauptsächlich von der gehemmten Transpiration, die mit der durch Regenfall vergrösserten Luftfeuchtigkeit Hand in Hand geht.

Literatur

- BELJAKOFF, E.: 1929. Von den Schwankungen im Verlauf der Photosynthese. *Planta* **8**.
- BENECKE, W.: 1892. Die Nebenzellen der Spaltöffnung. *Bot. Ztg.* **50**.
- HAN-SÜRING: 1926. Lehrbuch der Meteorologie. Leipzig.
- KISSELEW, N.: 1925. Veränderung der Durchlässigkeit des Protoplasma der Schliesszellen im Zusammenhange mit stomatären Bewegungen. *Beih. Bot. Ctbl.* **41**. I.
- KNIGHT, R. C.: 1916. On the use of the porometer in stomatal investigation. *Ann. Bot.* **30**.
- ILJIN, W. S.: 1933. Über Öffnen der Stomata bei starkem Welken der Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **77**.
- LINSBAUER, K.: 1927. Weitere Beobachtungen an Spaltöffnungen. *Planta* **3**.
- LOFTFIELD, J. V. G.: 1921. The behavior of stomata. *Publ. Carn. Inst. Washington*, **314**.
- LUNDEGÅRDH, H.: 1930. Klima und Boden. 2. Aufl. Jena.
- MÜLLER, P.: 1936. Über Samenverbreitung durch den Regen. *Ber. d. schw. bot. Ges.* **45**.
- NIKOLIĆ, M.: 1925. Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsbewegung. II. Über die Beziehung der Stomatärbewegung zur Lichtintensität. *Beih. Bot. Ctbl.* **41**, I.
- STÅLFELT, M. G.: 1928. Die Abhängigkeit der photischen Spaltöffnungsreaktion von der Temperatur. *Planta* **6**.
- : 1929. Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktionen von der Wasserbilanz. *Ebenda*. **8**.
- TAGAWA, T.: 1936. The influence of atmospheric humidity upon the suction force of the plant shoot, with special reference to the stomatal aperture. *Jap. Jour. Bot.* **8**.
- URSPRUNG, A.: 1925. Über das Eindringen von Wasser und anderen Flüssigkeiten in Interzellularen. *Beih. Bot. Ctbl.* **41**. I.
- WEBER, Fr.: 1923. Zur Physiologie der Spaltöffnungsbewegung. *Osterr. bot. Zeitschr.* **72**. (zitiert nach LUNDEGÅRDH).
- WETZEL, K.: 1924. Die Wasseraufnahme der höheren Pflanzen gemässiger Klimate durch oberirdische Organe. *Flora* **117**.
- WIGGANS, R. G.: 1921. Variations in the osmotic concentration of the guard cells during the opening and closing of stomata. *Amer. Jour. Bot.* **8**.