

DIE BEWEGUNGSMECHANIK DER SPALTÖFFNUNGEN

von **KARL VAHINGER** (Göppingen)

Mit 10 Textfiguren

Eingegangen am 30. September 1941

A. Die Verdickungsleistentheorie Schwendeners	430
B. Modellversuche und Spaltöffnungen, welche die Verdickungsleistentheorie Schwendeners widerlegen	431
C. Die physikalischen Grundlagen der Bewegungsmechanik der Spaltöffnungen . .	435
1. Spaltöffnungen mit halbmond- oder bohnenförmigen Schließzellen	435
a) Die Bedeutung der Verdickungsleisten	438
b) Wandverdickungen und Bewegungsmechanik	440
2. Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen mit hantelförmigen Schließzellen	441
Zusammenfassung	442
Schrifttumsverzeichnis	443

Man hat bisher die Verdickungsleisten der Schließzellen als notwendig für die Bewegungsmechanik der Spaltöffnungen mit halbmond- oder bohnenförmigen Schließzellen erachtet.

A. Die Verdickungsleistentheorie Schwendeners

Nach Schwendener verhält sich jede Schließzelle wie ein kurzes Stück einer Gummiröhre, deren Wandung auf einer Seite beträchtlich dicker ist als auf der andern. Zur Demonstration der Bewegungsmechanik nahm man daher zwei gerade Gummischläuche, deren Wände auf einer Seite mit einem aufgeklebten Gummistreifen in der Längsrichtung verstärkt sind¹⁾. Die mit Gummistopfen verschlossenen Enden der Schläuche werden durch ein Gummiband oder dergleichen über die Stopfen so zusammengehalten, daß die Verdickungsstreifen innen direkt einander gegenüberliegen. Wird der Luftdruck in den Schläuchen erhöht, so krümmen sie sich in der Mitte allmählich nach außen, und die Spalte öffnet sich (Versuch 1 s. Fig. 1).

Die Erklärung für diesen Vorgang ist nach Schwendener einfach. Die dünne Wand der Außen- oder Rückenseite der Gummischläuche dehnt sich bei Druckerhöhung stärker aus als die verdickte Innen- oder Bauchwand. Dadurch erfährt die Rückenseite eine viel stärkere Verlängerung als die Bauchseite. Folglich tritt Krümmung ein. (s. Schwendener: Gesammelte botanische Mitteilungen, S. 51).

¹⁾ Siehe Benecke und Jost, 1924, Pflanzenphysiologie, Jena, S. 75.

B. Modellversuche und Spaltöffnungen, welche die Verdickungsleistentheorie Schwendeners widerlegen

Für einen weiteren Versuch (Versuch 2) dreht man die beiden Schläuche des Modells 180° um ihre Längsachsen so, daß die Verdickungsstreifen außen, also

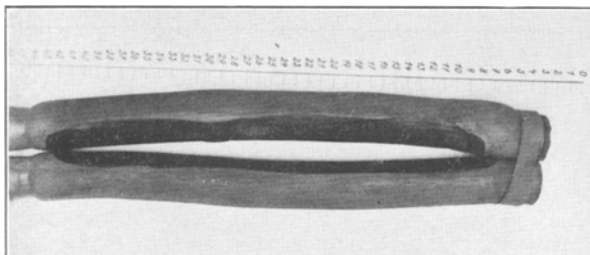


Fig. 1.

Versuch 1. Versuch zur Demonstration der Verdickungsleistentheorie Schwendeners. Die geraden Gummischläuche sind auf der Innen- oder Bauchseite mit je einem aufgeklebten Gummistreifen verstärkt. Beim Aufpumpen krümmen sich die Schläuche nach außen, und die Spalte öffnet sich.

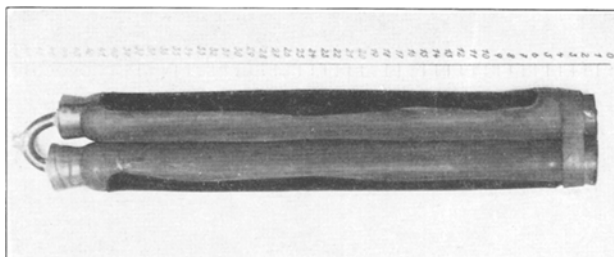


Fig. 2.

Versuch 2. Die Gummischläuche sind 180° um ihre Längsachsen gedreht, die Verdickungsstreifen liegen jetzt auf der Rückenseite. Bei Erhöhung des Luftdrucks werden die Schläuche fest aneinandergedrückt. Die Spalte geht entsprechend der Verdickungsleistentheorie nicht auf.

auf der Rückenseite liegen. Beim Aufpumpen darf nach der Verdickungsleistentheorie die Spalte nicht aufgehen. Dies ist auch der Fall, da die Schläuche jetzt fest aneinandergedrückt werden (s. Fig. 2). Preßt man aber die Schläuche an beiden Enden vor den Gummistopfen mit den Händen zwischen Daumen und Zeigefinger seitlich zusammen, so öffnet sich überraschenderweise die Spalte (Versuch 3, s. Fig. 3). Durch den vorgenommenen Eingriff bekommen die Schläuche auch eine den Schließzellen ähnliche Gestalt.

Die Verdickungsleistentheorie Schwendeners kann weiterhin durch den Versuch mit einem Modell ohne Wandverdickungen widerlegt werden. Zur Herstellung dieses Modells wurde ein etwa 60 cm langer Gummischlauch mit gleichmäßig dicker Wand an den Enden zu einem Ring zusammengeklebt, so daß er wie

ein kleiner Fahrradschlauch aussieht. An der der Klebestelle entgegengesetzten Seite des Ringes wurde das Luftventil auf der Außenfläche eingesetzt. Man legt nun den Schlauchring so auf den Tisch, daß zwischen dem Ventil und der Klebestelle die Schlauchhälften (= „Schließzellen“) geradgestreckt, parallel nebeneinander liegen (s. Fig. 4). Pumpt man das Modell auf, dann berühren sich zunächst die prall werdenden Schläuche mit ihren Innen- oder Bauchseiten wie die Schließzellen bei geschlossener Spalte. Bei zunehmendem Druck biegen sich die Schläuche aber bald seitlich horizontal aus und öffnen die Spalte (s. Fig. 5). Das Modell unterscheidet sich vom charakteristischen Bau der Schließzellen grundsätzlich nur durch das Fehlen der gemeinsamen Zwischenwände an den Polen. Auf diese Zwischenwände wirkt von beiden Schließzellen her derselbe osmotische Druck. Sie behalten ihre Lage bei, wie es jeder Körper auch tut, der im Innern der Schließzellen allseitig unter gleichem Druck steht. Sie sind für den Bewegungsmechanismus der beiden Schließzellen also gar nicht notwendig und können wie bei *Azolla* auch senkrecht zur Spalte gestellt sein oder ganz fehlen, wie es bei

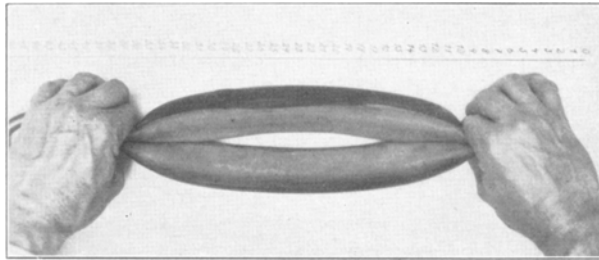


Fig. 3.

Versuch 3. Preßt man die Schläuche von Versuch 2 an beiden Enden vor den Gummistopfen zwischen Daumen und Zeigefinger seitlich zusammen, so öffnet sich die Spalte entgegen der Verdickungsleistentheorie. Die Schläuche bekommen eine den Schließzellen ähnliche Gestalt.

Spaltöffnungen an Laubmooskapseln (bei *Funariaceen* und *Polytrichaceen*) der Fall ist. Nach *Haberlandt* besitzt die Kapsel von *Funaria hygrometrica* und *Physcomitrium pyriforme*, nach *Bünger* auch die von *Buxbaumia aphylla* Spaltöffnungen, die aus einer einzigen, ringförmigen, in sich geschlossenen Zelle bestehen und die, wie *Bünger* für *Funaria* angibt, auch funktionieren.

Schließzellen mit gleichmäßig dünnen Wänden finden sich tatsächlich bei den Spaltöffnungen von *Azolla caroliniana*, die wie das Schlauchmodell ohne Verdickungsleisten funktionieren¹⁾.

Um Dimensionsveränderungen nicht zu beeinträchtigen, wurde das Schlauchmodell nicht befestigt oder in einen Rahmen eingespannt. Es konnte festgestellt werden, daß die Länge des Modells sich beim Öffnen nicht verändert (vgl. die Länge des Modells in Fig. 4 und 5). Für das Modell trifft somit die von *Schwenderer* und *Haberlandt* gelegentlich ausgesprochene Vermutung nicht zu, als ob

¹⁾ Siehe Fig. 17a. Tafel II in *G. Haberlandt: Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates, Flora 1887; R. Schaefer und Copeland.*

durch ein Verlängerungsbestreben der Schließzellen an den ober- und unterseits angrenzenden und als Widerlager dienenden Epidermiswänden ein Gegendruck erzeugt würde, der die Schließzellen wie überlastete Säulen in ihrem mittleren Teil seitlich ausbiegen würde.

Es sei auch auf den Versuch von Fr. Weber hingewiesen, der, im Bestreben ein naturähnliches Modell herzustellen, abgebundene und in der Mitte abgebogen

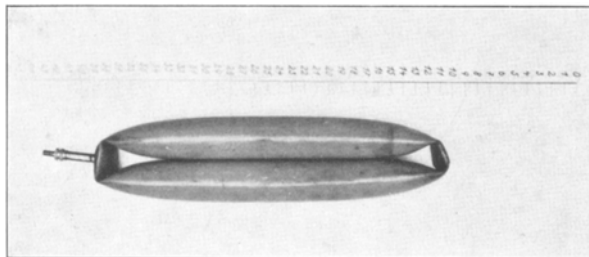


Fig. 4.

Ein bewegliches Modell aus einem Gummischlauch ohne Verdickungsstreifen. Das Modell unterscheidet sich vom charakteristischen Bau der Spaltöffnungen mit bohnenförmigen Schließzellen im Prinzip nur durch das Fehlen der gemeinsamen Zwischenwände an den Enden. Diese Zwischenwände sind für den Bewegungsmechanismus nicht notwendig.

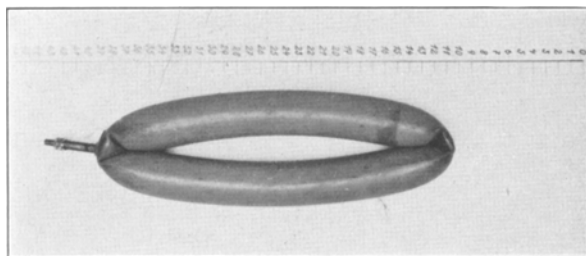


Fig. 5.

Versuch 4. Beim Aufpumpen biegen sich die Schläuche ohne Verdickungsstreifen horizontal seitlich aus und öffnen die Spalte. Die Länge des Modells ändert sich dabei nicht.

zusammengelegte Schläuche aus tierischer Membran und Cellophan verwendete. Die Schläuche füllte er mit konzentrierter Zuckerlösung oder trockenen Erbsen und trockenem Perlleim als „Turgor“-erzeugendes Material. Sobald er die in einem Holzrahmen eingespannten, zusammengebundenen „Schließzellen“-Schläuche in Leitungswasser einlegte, wurden diese durch osmotische Wasseraufnahme zunächst prall gespannt. Dann erst, nach etwa zwei Stunden, begann die Spalte sich zu öffnen. Auch dieser Versuch zeigt überraschend, daß die Spalte ohne Verdickungsleisten an der Bauchwand der Schläuche sich erweitert.

Es gibt noch einen weiteren Grund, warum Verdickungsleisten auch nach der Leistentheorie schwerlich, ja unmöglich für die Öffnungsbewegung verantwortlich gemacht werden können. Die Leisten liegen nämlich nie einzeln direkt auf der Bauchseite der Schließzellen wie die Verdickungstreifen der Schläuche beim alten Bewegungsmodell, sondern fast durchweg in der Zweizahl (s. Schwendener S. 59 und Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, S. 413) meist

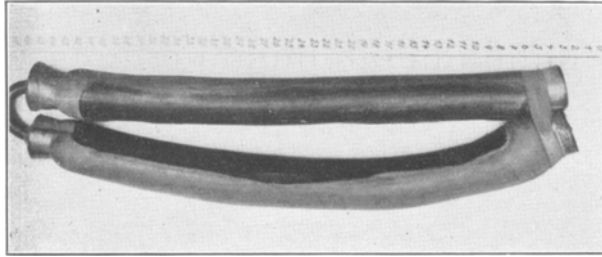


Fig. 6.

Versuch 5. Ein Schlauch des Modells von Versuch 1 (s. Fig. 1) ist nach dem Vorbild fast aller Schließzellen mit zwei Verdickungstreifen versehen worden. Selbst bei günstigster Anordnung dieser Verdickungstreifen (ähnlich wie bei *Tradescantia*) biegt sich dieser Schlauch nicht mehr aus.

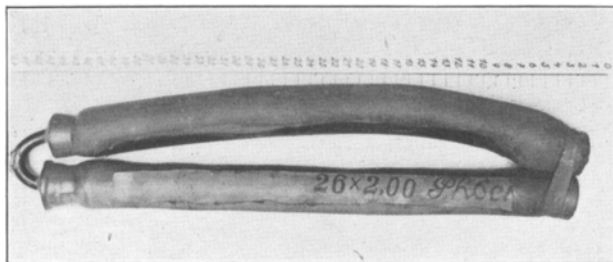


Fig. 7.

Versuch 5. Derselbe Versuch in der anderen Flächenansicht. Man sieht den zweiten Verdickungstreifen des gerade bleibenden Schlauches.

mehr oder auch völlig auf der Ober- und Unterseite. Im günstigsten Fall laufen die Leisten kurz ober- und unterhalb der Zentralspalte aus (*Tradescantia*, *Allium*). Nach dem Vorbild eines Querschnitts von *Tradescantia* (s. Fig. 11 auf Tafel 3 bei Schwendener) wurde der eine Schlauch des alten Bewegungsmodells mit einem zweiten Verdickungstreifen versehen. Während beim Aufpumpen der andere Schlauch mit nur einer ventralen Verdickung sich seitlich ausbog, blieb der den natürlichen Verhältnissen entsprechend mit zwei Leisten verdickte Schlauch gerade (s. die beiderseitigen Ansichten der Fig. 6 und 7). Offenbar heben sich die beiden Verdickungstreifen in ihrer ausbiegenden Wirkung auf. Erst beim seitlichen Zusammenpressen der Schläuche an den Enden

(wie oben bei Versuch 3) trat auch beim geraden Schlauch seitliche Auskrümmung ein (s. Fig. 8). Nun gibt es Beispiele, wo wie bei *Helleborus* (s. Fig. 21 auf Tafel 3 bei Schwendener) die untere Verdickungsleiste sich vollständig auf der Unterseite nahezu horizontal erstreckt und viel mächtiger ist als die obere. Hier kann also noch weniger mit einer Krümmung gerechnet werden. Bei vielen Spaltöffnungen (*Acacia*, *Hakea*, *Eriophorum*, *Vinca* usw. [s. Tafel 3 bei Schwendener]) ist auch die obere Leiste ziemlich waagrecht und ebenso dick wie die untere. Schließlich nimmt wie bei *Pinus* (s. Vaihinger Fig. 3) die Verdickung den größten Teil der Rückenwand ein. Weil die dorsale Holzlamelle viel dicker ist als die ventrale Holzlamelle und sich deshalb weniger dehnen kann, müßten nach der Verdickungsleistentheorie die Schließzellen nach der Spaltenseite ausgebogen werden. Die Spalte könnte sich gar nicht öffnen, ja würde noch fester verschlossen werden.

Durch die soeben beschriebenen Versuche und das Funktionieren der *Azolla*-Spaltöffnung wird die Verdickungsleistentheorie Schwendeners widerlegt.



Fig. 8.

Versuch 6. Durch seitliches Zusammenpressen der Schläuche wie in Versuch 3 (s. Fig. 3) tritt auch beim geraden Schlauch Krümmung ein.
(Sämtliche Aufnahmen Dr. A. Grahle, Tübingen.)

Verdickungsleisten sind für das Zustandekommen der Schließzellbewegung nicht erforderlich. Wir wollen nunmehr versuchen, die physikalischen Grundlagen der Bewegungsmechanik in der deformierenden Wirkung des Turgors auf die Wand der Schließzellen zu finden. Die Nebenzellen sollen dabei nicht berücksichtigt werden.

C. Die physikalischen Grundlagen der Bewegungsmechanik der Spaltöffnungen

1. Spaltöffnungen mit halbmond- oder bohnenförmigen Schließzellen

Die Diskussion der physikalischen Grundlagen der Bewegungsmechanik soll zuerst an Spaltöffnungen mit bohnenförmigen Schließzellen vorgenommen werden.

Es sei vorausgesetzt, daß die Schließzellen an den Polen, wo sie mit ihren Enden verwachsen sind, nicht höher werden. Außerdem soll die Dehnbarkeit der Schließzellwand überall und nach allen Richtungen gleich sein.

Wir greifen zwei Schnitte durch eine solche Spaltöffnung heraus, deren Ebenen senkrecht aufeinander stehen (s. Fig. 9 und 10). Die gemeinsame Schnitt-

linie der Ebenen geht durch die Punkte A und B, die auf der Innenfläche der Wand einer Schließzelle liegen. Die horizontale Ebene des Flächenschnitts der

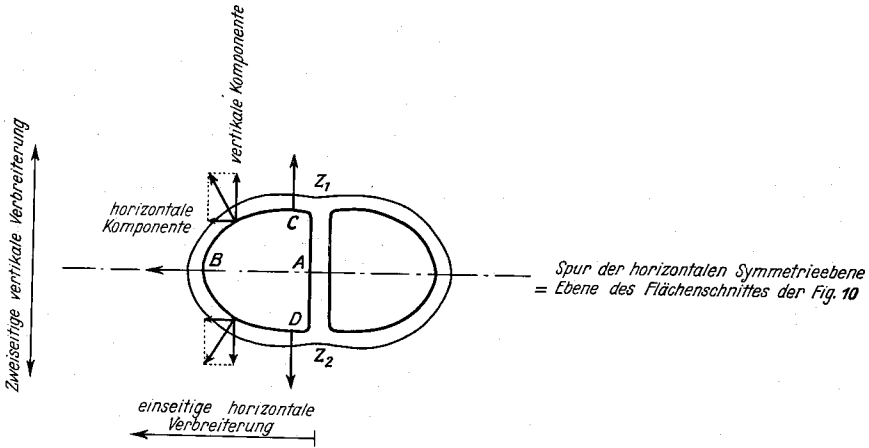


Fig. 9. Querschnitt durch eine Spaltöffnung an den verwachsenen Enden bohnenförmiger Schließzellen (Polabschnitte). (Nach Schwendener wenig verändert.) Erläuterungen im Text.

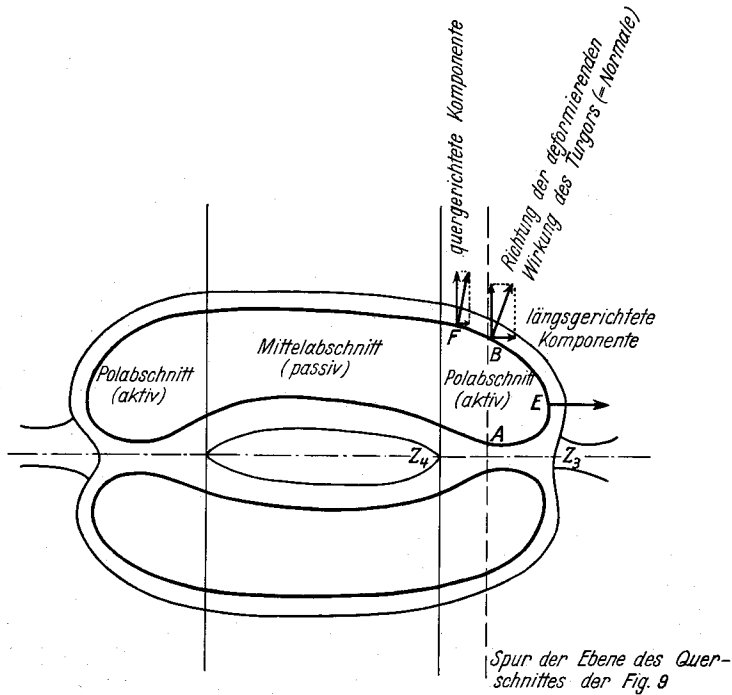


Fig. 10. Horizontaler Flächenschnitt einer Spaltöffnung mit bohnenförmigen Schließzellen. Erläuterungen im Text.

Fig. 10 zerlegt die Schließzellen und damit auch die Queransicht der Fig. 9 in übereinanderliegende, spiegelbildliche Hälften. Die linke Schließzelle in Fig. 9 entspricht der oberen Schließzelle in Fig. 10.

Der Turgor ist überall in der Schließzelle gleich. Er wirkt auf jedes Flächenstück der Schließzellwand in der Richtung der Normalen. Auf die Wand zwischen den Schließzellen an den Polen (in Fig. 9, $Z_1 Z_2$; in Fig. 10, $Z_3 Z_4$) drückt von der einen Seite her der Turgor der einen Schließzelle, von der andern Seite her der Turgor der anderen Schließzelle. Da normalerweise der Turgor in beiden Schließzellen gleich ist, kommt es zu keiner deformierenden Wirkung an diesen Zwischenwänden. Diese nehmen also stets dieselbe Lage ein. Anders dagegen verhält sich die übrige Schließzellwand.

Bei der linken Schließzelle der Fig. 9 ist der Turgor im Punkt B, entsprechend der Normalen, horizontal auf die Schließzellwand gerichtet. An dieser Stelle wird somit die Wand bei zunehmendem Turgor horizontal nach links hinausgedrückt. Da Punkt A auf der stets in Ruhelage bleibenden Zwischenwand $Z_1 Z_2$ liegt, vergrößert sich der Abstand A B einseitig über B hinaus. Die Schließzelle wird also in der Richtung A B einseitig breiter. An der Wand von B nach oben und unten gehen die Normalen aus der horizontalen Richtung bei B immer mehr in die vertikale Richtung bei C und D über. Dementsprechend ist auch die deformierende Wirkung des Turgors. Bei B wirkt der Turgor direkt horizontal auf die Wand. Oberhalb und unterhalb von B ist die horizontale Wirkung des Turgors auf die Wand nur jeweils gleich der horizontalen Komponente. Da die horizontalen Komponenten von B nach oben und unten in gleichem Maß abnehmen, bis sie in C und D null werden, verringert sich auch die einseitige horizontale Verbreiterung der Schließzelle von A B aus in vertikaler Richtung nach oben und unten. Bei A B ist bei steigendem Turgor die einseitige Verbreiterung der Schließzelle am größten, bei C und D, den höchsten und tiefsten Punkten, sinkt sie auf null.

Umgekehrt nehmen die vertikalen Komponenten von B (ihrem Nullpunkt) aus nach oben und unten ständig zu, bis sie in C und D das Maximum erreichen. Der Turgor wirkt auf die Wand auch in vertikaler Richtung, und zwar in C am stärksten nach oben und in D am stärksten nach unten. Die Schließzelle wird somit in vertikaler Richtung nach oben und unten gleichmäßig verbreitert. Die vertikale Verbreiterung der Schließzelle ist also zweiseitig.

Bei Turgorzunahme ist für die Schließzelle bezeichnend, daß sie sich an den Polen bis zum Beginn der Spalte (= Polabschnitt) einseitig horizontal und zweiseitig vertikal verbreitert. Das Maß der Verbreiterung im Polabschnitt ist jedoch sehr verschieden. Darüber unterrichtet uns Fig. 10. Die Normalen der Rückenwand der oberen Schließzelle drehen sich aus der Längsrichtung an der Polspitze E immer mehr in die Querrichtung, in welche die Normale des Punktes F beinahe eingestellt ist. Eine Verbreiterung der Schließzelle im Polabschnitt kann nur durch die quer gerichteten Komponenten des Turgors bewirkt werden. Da diese Komponenten von E über B nach F größer werden, wird bei wachsendem Turgor auch die Verbreiterung der Schließzelle von E, wo sie stets null ist, in der Richtung nach F zunehmen. Die Verbreiterung der Schließzelle im

Polabschnitt sowohl vertikal als auch horizontal wird in einer querverlaufenden Zone bei F am größten sein.

Der zwischen den Polabschnitten gelegene freie Mittelabschnitt der Schließzelle wird bei Turgorzunahme in vertikaler und horizontaler Richtung zweiseitig verbreitert. Messungen am neuen Schlauchmodell mit gleichmäßig dicker Wandung (s. Fig. 4 und 5) ergaben, daß bei der Öffnungsbewegung die Zunahme der einseitigen horizontalen Verbreiterung im Polabschnitt, und zwar in einer Zone nahe an der Grenze zum Mittelabschnitt, zwei- bis fünfmal so groß ist wie die Zunahme der zweiseitigen horizontalen Verbreiterung in der mittleren Zone des freien Mittelabschnitts. Wenn die Breite der Schließzelle an den Polen einseitig, und zwar in ansteigendem Maß von den beiden Polspitzen gegen den Mittelabschnitt, horizontal nach außen zunimmt, wird die Rückenwand des Mittelabschnitts von den Rückenwänden der Polabschnitte mitgezogen. Dadurch wird der horizontale Zug nach außen auch auf die freie Bauchwand des Mittelabschnitts übertragen. Außerdem wird bei diesem Vorgang der Mittelabschnitt als Fortsetzung und Verbindungsglied der Polabschnitte horizontal nach außen durchgebogen. Die freie Bauchwand des Mittelabschnitts wird sich demzufolge vom Beginn der Spalte ab zurückkrümmen und die Spalte sich öffnen.

Die Mechanik der Spaltöffnungen mit bohnenförmigen Schließzellen ist nun einfach. Die durch den Turgor bewirkte, einseitige horizontale Verbreiterung der Polabschnitte, die von den beiden Polspitzen bis zum Beginn des Mittelabschnitts zunimmt, ist die Ursache der Krümmungs- bzw. Öffnungsbewegung der Schließzellen. Der zwischen den aktiven Polabschnitten eingeschaltete freie Mittelabschnitt wird nur passiv mitgenommen und gekrümmt.

Nun läßt sich auch der Versuch mit dem alten Schlauchmodell mit auf der Rückenseite befindlichen Verdickungsstreifen erklären (s. Fig. 2). Durch das Zusammenpressen der Schläuche (s. Fig. 3) werden erst die Voraussetzungen hergestellt, die es dem Luftdruck ermöglichen, die Schläuche an den Enden ebenso einseitig horizontal zu verbreitern wie die Polabschnitte der Schließzellen durch den Turgor.

Bildlich läßt sich die Krümmungsbewegung der Schließzellen vergleichen mit dem Biegen eines Stabes, den man an jedem Ende mit einer Hand festhält. Jede Hand entspricht einem aktiven Polabschnitt, das Stück des Stabes zwischen den Händen dem passiven Mittelabschnitt. Drückt man mit den Daumen gegen den Stab, so biegt er sich. Bei den Schließzellen ist es anders. Hier kommt die Krümmung durch einen Zug zustande, den die Rückenwände der aktiven Polabschnitte bei Turgorzunahme ausüben.

a) Die Bedeutung der Verdickungsleisten

Da wir die Krümmungsbewegung der Schließzellen auf andere physikalische Grundlagen zurückgeführt haben, erhebt sich die Frage nach der Bedeutung der Verdickungsleisten.

Als Abkömmlinge der Kutikula kann man sie vielleicht als mechanische Schutzorgane ansprechen. Außerdem sind sie physiologisch wichtig, weil sie mit ihren Hörnchen die windstillen Vor- und Hinterhöfe bilden.

Da sie bei der Krümmung der Schließzellen gebogen werden müssen, wirken sie durch ihren größeren Widerstand der Öffnungsbewegung entgegen und sorgen mit dafür, daß die Spalte nicht zu weit geöffnet wird. An der Schließbewegung sind sie insofern beteiligt, als sie bestrebt sind, ihre inneren Spannungen im Krümmungszustand durch Geradstreckung auszugleichen. Sie sind aber für diese Aufgabe nicht erforderlich, wie es die Spaltöffnung von *Azolla* und der vierte Modellversuch beweisen, wo der Spaltenverschluß auch ohne Verdickungsleisten zustande kommt.

Mit der Auffassung, daß Verdickungsleisten der Öffnungsbewegung entgegenwirken, stimmt ein Versuch mit dem in Figuren 4 und 5 dargestellten neuen Schlauchmodell überein. Versieht man einen Schlauch desselben mit zwei ähnlich wie bei *Tradescantia* angeordneten Verdickungsstreifen, so biegt sich dieser Schlauch beim Aufpumpen weniger stark aus als der andere mit unverdickter Wandung. Selbst, wenn nur ein Verdickungsstreifen, entsprechend dem Demonstrationsmodell der Verdickungsleistentheorie Schwendeners (in Fig. 1 abgebildet), direkt auf der Bauchseite eines Schlauches angebracht wird, läßt sich deutlich eine geringere Krümmung des verdickten Schlauches feststellen.

Bei gleichmäßiger Dehnbarkeit wird die Krümmung der Wand so regelmäßig, daß die polaren Querschnitte wie in Fig. 9 eine horizontale Symmetrieebene besitzen. Wie wir es an Fig. 9 und 10 abgeleitet haben, erfolgt dann die einseitige Verbreiterung an den Polen horizontal. Damit übereinstimmend verläuft auch die Krümmungsbewegung in der Horizontalebene, wie es Versuch 4 (s. Fig. 5) bestätigt. Ebenso bleibt bei gleichmäßig dünner Schließzellwand mit radialer Mizellierung die regelmäßig symmetrische Form in den Polabschnitten erhalten. Die Schließzellen bewegen sich auch hier horizontal, wie es bei *Azolla* nachgewiesen ist. Die horizontale Bewegungsrichtung wird selbst dann erhalten bleiben, wenn vorhandene Verdickungsleisten und abweichende Wandmizellierungen symmetrisch angeordnet sind und bei Turgorsteigerung die regelmäßige Wandkrümmung in polaren Queransichten nicht wesentlich stören. Dies zeigt Versuch 3 (s. Fig. 3) mit auf der Mitte der Rückenseite befindlichen Verdickungsstreifen. Abweichungen von der regelmäßigen polaren Querschnittsform kommen durch unsymmetrisch angeordnete Verdickungsleisten und Wandmizellierungen zustande. So wird die in polaren Querschnitten unsymmetrische Form der Schließzellen von *Pinus silvestris* vor allem durch die dorsalen Verdickungsleisten verursacht (s. Vaihinger Fig. 8). Wie man an einem Gummischlauch beobachten kann, werden beim Aufpumpen zuerst die Störungen der regelmäßigen Form ausgeglichen (s. auch Schwendener S. 61). Ebenso wird der wachsende Turgor bestrebt sein, die regelmäßige, symmetrische polare Querschnittsform dadurch bei den Schließzellen von *Pinus* herzustellen, daß er die Wand mit der dorsalen Holzlamelle in Richtung gegen die laterale Nebenzelle hinausdrückt. Die einseitige horizontale Verbreiterung der Schließzellen an den Polabschnitten, wie wir sie nach Fig. 9 abgeleitet haben, wird dadurch in eine schräg nach oben gerichtete einseitige Verbreiterung abgewandelt.

Damit stimmt auch die Ansicht von Copeland überein, der in der Figur eines Querschnittes durch den Schließzellenpol bei *Tsuga canadensis* (s. Fig. 25,

Vol. XVI, Pl. XIII) die Bewegungsrichtung mit einem Pfeil andeutet, der etwa senkrecht durch die Mitte der Wand gegen die laterale Nebenzelle eingezeichnet ist.

Die Richtigkeit dieser Überlegung wird durch das Bewegungsdiagramm von *Pinus silvestris* (vgl. Vaihinger Fig. 20) bestätigt, das keine Verschiebung der Rückenwände beider Schließzellen in horizontaler Richtung aufweist.

Die Richtung der Schließzellbewegung kann somit durch Verdickungsleisten beeinflusst werden.

Nicht im Einklang mit den Modellversuchen steht schließlich die Ansicht von H. Ziegenspeck, der bei *Azolla*, wo die Wand der Schließzellen gleichmäßig dünn ist, den geringsten Widerstand der Schließzellwand in der tangentialen Ausdehnung der Rückenseite (bezogen auf die Flächenansicht) für die horizontale Bewegungsrichtung verantwortlich macht. Ohne Zweifel ist der Widerstand in der überall gleich dünnen Wandung des Gummischlauches (s. Fig. 4 und 5) gleichmäßig verteilt und daher die Dehnbarkeit in allen Richtungen gleich. Unter dieser Voraussetzung hätte nach den Worten Ziegenspecks (S. 272) „eine Verbreiterung der Zellen, noch mehr aber einfach ein Höherwerden der Zellen dabei doch den geringsten Widerstand“. Obwohl also in der tangentialen Ausdehnung der Rückenseite kein geringerer Widerstand als an allen anderen Stellen des Gummischlauches herrscht, bewegt sich das Schlauchmodell in der Horizontalebene. Ja selbst, wenn in der tangentialen Ausdehnung der Rückenseite der größte Widerstand in der Wandung vorliegt, erfolgt doch eine horizontal gerichtete Bewegung. Dies beweist der Versuch 3 (s. Fig. 3) mit den auf der Rückenseite der Gummischläuche des alten Schlauchmodells befindlichen Verdickungsstreifen.

b) Wandverdickungen und Bewegungsmechanik

Bei der einseitigen Verbreiterung der Polabschnitte wird deren Rückenwand stark hinausgedrückt. Je dünner und dehnbarer diese Wand ist, um so geringer ist der Kraftaufwand und um so größer der Effekt bei der Öffnungsbewegung. Im passiven Mittelabschnitt dagegen können Wandverdickungen auftreten, ohne allzusehr die Öffnungsbewegung zu erschweren. Tatsächlich sind die Schließzellen an den Polen größtenteils dünnwandig und unverholzt, während im Mittelabschnitt fast ausnahmslos Verdickungsleisten vorkommen, die sich nach den Polabschnitten hin verjüngen (s. Schwendener). Die Verdickungsleisten sind bei manchen Spaltöffnungen so dick, breit und verholzt, daß der Mittelabschnitt beim Öffnen nur wenig oder nicht mehr gebogen werden kann.

Der auf diese Weise starr gewordene Mittelabschnitt wird bei Turgorzunahme nur eine geringe oder überhaupt keine Verbreiterung mehr erleiden. Er wird von den Rückenwänden der sich einseitig verbreiternden Polabschnitte nach außen gezogen. Dadurch werden die Bauchwände der Mittelabschnitte der beiden Schließzellen voneinander entfernt, und die Spalte kann so auch ohne Krümmung der Mittelabschnitte geöffnet werden.

Die Verdickung bzw. Versteifung der Schließzellwand durch Leisten steht also im Einklang mit den Erfordernissen der Bewegungsmechanik.

2. Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen mit hantelförmigen Schließzellen

Schließlich sollen noch die bisher ausgenommenen Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen in den Kreis unserer Betrachtungen gestellt werden. Diese Spaltöffnungen besitzen bekanntlich hantelförmige Schließzellen.

Der Bewegungsmechanismus der Spaltöffnungen mit hantelförmigen Schließzellen wurde von Schwendener erforscht und beschrieben (s. Fig. 1 und 2 auf Tafel IV bei Schwendener). Bei Zunahme des Turgors erfahren die blasenförmigen, größtenteils dünnwandigen End- oder Polabschnitte der Schließzellen durch stärkere Wölbung der Außenwände eine deutliche Verbreiterung der Flächenansicht. Der freie mittlere Teil der Schließzellen, der Mittelabschnitt, dagegen läßt keine Form- oder Dimensionsveränderungen erkennen. Er verhält sich vollständig passiv und wird bei der Öffnungsbewegung von den breiter werdenden Polabschnitten nach außen verschoben. Dadurch öffnet sich die Spalte. Der Vorgang der Öffnungsbewegung bei Spaltöffnungen mit hantelförmigen Schließzellen stimmt somit vollständig überein mit dem oben beschriebenen Öffnungsvorgang bei Spaltöffnungen mit bohnenförmigen Schließzellen, deren Mittelabschnitte starr und biegungsunfähig geworden sind. Der Mittelabschnitt ist bei den hantelförmigen Schließzellen besonders lang und schmal. Im Querschnitt zeigt er auf der Ober- und Unterseite sehr starke Verdickungsleisten, die nach Helming verholzt sind und dazwischen ein meist flaches, mehr oder weniger schlitzförmiges Lumen. Der passive Mittelabschnitt unterscheidet sich somit schon äußerlich deutlich von den aktiven Polabschnitten.

Aber auch dem Inhalt nach sind die aktiven Polabschnitte der hantelförmigen Schließzellen gekennzeichnet. Sie enthalten die gesamten Chloroplasten, so daß an Ort und Stelle osmotisch wirksame Substanz gebildet werden kann. Eine dazu parallele Erscheinung zeigt sich bei *Pinus silvestris* und geht aus den Figuren der Abhandlung von S. Strugger und Fr. Weber: „Zur Physiologie der Stomata Nebenzellen“ für *Galium mollugo* hervor. Man kann hier beobachten, daß die Stärkekörner besonders bei geschlossener Spalte ausschließlich oder mehr oder weniger dicht gehäuft im Bereich der Pole sich vorfinden, also Zellpollage einnehmen. Bei *Pinus silvestris* kann für diese örtliche Stärkezusammenballung der große, runde Zellkern verantwortlich gemacht werden, der, infolge seiner medianen Lage, die Stärke nach den Polen verdrängt. Da dies für *Galium mollugo* nicht in Frage kommt, müssen hier andere Gründe vorliegen. Wahrscheinlich bestehen funktionelle Zusammenhänge. Es ist anzunehmen, daß die dünne Wand an den Polen dem Durchtritt der Flüssigkeit geringeren Widerstand leistet als die meist stark verdickte Wandung im Mittelabschnitt. Die im Raum der Pole aus der dort vorhandenen Stärke gebildete osmotisch wirksame Substanz kann dadurch leichter Flüssigkeit aus den benachbarten Zellen ansaugen und eine raschere Öffnungsbewegung bewirken.

Wir sind nunmehr zu dem Ergebnis gekommen, daß die Bewegungsmechanik sämtlicher Spaltöffnungen sich nach einem einheitlichen physikalischen Prinzip vollzieht. Infolge Vereinigung der Schließzellen an den Enden, den Polabschnitten,

wird auf die gemeinsame Zwischenwand keine deformierende Wirkung vom Turgor ausgeübt. Die dadurch bei wachsendem Turgor hervorgerufene, von den Polspitzen bis zum Beginn der Mittelabschnitte zunehmende, einseitige horizontale Verbreiterung der Schließzellen an den Polabschnitten ist die Ursache der Spaltöffnungsbewegung. Die freien Mittelabschnitte der Schließzellen werden nur passiv von den Polabschnitten mitgenommen.

Zusammenfassung

Bisher hat man die Bewegung der Spaltöffnungen mit bohnenförmigen Schließzellen nach der Verdickungsleistentheorie Schwendeners erklärt. Jede Schließzelle verhält sich darnach wie ein kurzes Stück eines Gummischlauches, dessen Wand auf der einen Seite dicker ist als auf der andern. Bei Druckerhöhung wird die dünne Wand (Rückenseite) stärker gedehnt und verlängert als die verdickte Wand (Bauchseite). Dadurch krümmt sich der Gummischlauch.

Diese Theorie wird widerlegt:

1. durch das Funktionieren der Spaltöffnung von *Azolla* mit Schließzellen ohne Verdickungsleisten und
2. durch folgende Modellversuche:
 - a) Preßt man beim Demonstrationsmodell der Verdickungsleistentheorie die Schläuche mit auf der Rückenseite befindlichen Verdickungsstreifen vor den Enden seitlich zusammen, so öffnet sich die Spalte entgegen der Theorie. Die Schläuche erhalten dabei die Form der Schließzellen.
 - b) Ein Schlauchmodell, das im Prinzip mit dem charakteristischen Bau der Schließzellen übereinstimmt, bewegt sich ohne Verdickungsleisten in der Horizontalebene.
 - c) Wird der eine Schlauch des Demonstrationsmodells der Verdickungsleistentheorie mit zwei Verdickungsleisten versehen, wie es das Vorbild fast aller Spaltöffnungen erfordert, so biegt sich dieser Schlauch auch bei der günstigsten Anordnung der Verdickungsleisten überhaupt nicht mehr aus.

Verdickungsleisten sind somit für das Zustandekommen der Schließzellbewegung nicht erforderlich.

Nunmehr wurde versucht, die physikalischen Grundlagen der Bewegungsmechanik in der deformierenden Wirkung des Turgors auf die Wand der Schließzellen ohne Berücksichtigung der Nebenzellen zu finden.

Für Spaltöffnungen mit bohnenförmigen Schließzellen wurde folgendes Ergebnis festgestellt:

Da die Schließzellen an den Enden (Polabschnitte) vereinigt sind, kann der Turgor an der gemeinsamen Zwischenwand nicht deformierend wirken. Dadurch werden die Schließzellen bei wachsendem Turgor an den Polabschnitten einseitig und von den Polspitzen gegen die Mittelabschnitte zunehmend horizontal verbreitert. Dies ist die Ursache der Spaltöffnungsbewegung. Die freien Mittelabschnitte der Schließzellen werden von den Polabschnitten mitgenommen und verhalten sich passiv.

Die Verdickungsleisten haben offenbar die Aufgabe als mechanische Schutzorgane zu dienen und mit ihren Hörnchen die physiologisch wichtigen Vor- und Hinterhöfe zu bilden. Ferner verhindern sie das übermäßig weite Öffnen der Spalte und wirken am Spaltenverschluß durch Geradstreckung mit. Schließlich können die Verdickungsleisten die Richtung der Schließzellbewegung beeinflussen.

Die Ansicht Ziegenspecks, daß der geringste Widerstand der Schließzellwand in der tangentialen Ausdehnung der Rückenseite die Ursache für die horizontale Bewegungsrichtung ist, steht nicht im Einklang mit den Modellversuchen.

Die Verdickung der Schließzellwand durch Leisten entspricht den Erfordernissen der Bewegungsmechanik.

Bei den Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen mit hantelförmigen Schließzellen gestaltet sich die von Schwendener erforschte Bewegungsmechanik in völliger Übereinstimmung mit der Bewegungsmechanik der Spaltöffnungen mit bohnenförmigen Schließzellen wie folgt: Die Schließzellen sind mit blasenförmigen, größtenteils dünnwandigen End- oder Polabschnitten verwachsen, die bei Turgorzunahme eine einseitige Verbreiterung in der Flächenansicht erfahren. Der freie Mittelabschnitt der Schließzellen wird dabei von den Polabschnitten nach außen verschoben. So öffnet sich die Spalte. Schon äußerlich ist der schmale, lange und stark verdickte Mittelabschnitt von den aktiven Polabschnitten unterschieden, die den gesamten Chloroplastenapparat enthalten.

Die Bewegungsmechanik sämtlicher Spaltöffnungen läßt sich somit auf die gleichen physikalischen Grundlagen zurückführen.

Schrifttumsverzeichnis

- Benecke und Jost, Pflanzenphysiologie, Jena 1924, S. 75.
Bünger, E., Beiträge zur Anatomie der Laubmooskapseln. Bot. Centralblatt, **42**, 1890, S. 193.
Copeland, E. B., The mechanism of stomata. Annals of Botany, Vol. XVI, 1902, S. 327.
Haberlandt, G., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, **17**, S. 359.
—, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. Flora 1887, S. 97.
—, Physiologische Pflanzenanatomie, 6. Aufl. Leipzig 1924, S. 412.
Helming, Th., Über Verholzung der Schließzellmembranen bei Gramineen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1925, **43**, S. 204.
Schaefer, R., Über den Einfluß des Turgors der Epidermiszellen auf die Funktion des Spaltöffnungsapparates. Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, **19**, S. 178.
Schwendener, S., Gesammelte botanische Mitteilungen, 1898, Bd. I, S. 33.
Strugger, S. und Weber, F., Zur Physiologie der Stomatanebenzellen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1926, **44**, S. 272.
Vaihinger, K., Bau und Bewegung der Spaltöffnung von *Pinus silvestris*. Dissertation 1940.
Weber, Fr., Ein Modell der Stomata-Bewegung. Protoplasma 1937, **28**, S. 119.
Ziegenspeck, H., Die Micellierung der Turgeszenzmechanismen, I. Die Spaltöffnungen (mit phylogenetischen Ausblicken). Bot. Arch. **39**, 1938, S. 268, Heft 3; **39**, 1939, S. 332, Heft 4.