

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

*Wissenschaftlicher Film C 973/1968*

## **Bewegung der Spaltöffnungen**

Begleitveröffentlichung von

Dr. G. TROLLENIER, Hannover

mit 1 Abbildung

und 2 Tabellen

Betrifft: Begleitveröffentlichung zu

**Film C 973 — Bewegung der Spaltöffnungen**

In der zu diesem Film erschienenen Begleitveröffentlichung  
[Ausgabe 1968; Publ. Wiss. Film., Sekt. Biologie/Medizin,  
Bd. II (1968), H. 4] muß es auf Seite 468, 25. Zeile, richtig  
heißen:

. . . hypertonische Glucoselösung . . .

(anstatt: . . . hypotonische Glucoselösung . . .)

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

GÖTTINGEN 1968

## Bewegung der Spaltöffnungen<sup>1</sup>

G. TROLLDENIER, Hannover

### Allgemeine Vorbemerkungen

Die heutigen Kenntnisse über den Bau und Bewegungsmechanismus der Spaltöffnungen beruhen vor allem auf den grundlegenden Arbeiten von SCHWENDENER und HABERLANDT. SCHWENDENER [5] fand einen Spaltöffnungstyp, der bei Mono- und Dicotylen weit verbreitet ist und der nach dem Leitobjekt SCHWENDENERS als Amaryllistypus bezeichnet wurde. Davon abweichend gebaute Spaltöffnungen stellte SCHWENDENER [6] später bei Gramineen und Cyperaceen fest (Gramineentypus). Einen weiteren Typ, den Mniumentypus beschrieb HABERLANDT [2] bei den Laubmoosen. Dieser Typ kommt bei vielen Moosen und Farnen vor. Es sind eine Reihe von Modifikationen beschrieben worden, in denen die ökologische Anpassung der Pflanzen an den Standort zum Ausdruck kommt.

In dem Film wird an je einem Vertreter der drei Haupttypen die Öffnungs- und Schließbewegung gezeigt, und zwar an *Vicia faba*, *Zea mays* und *Anemia phyllitidis*. Da ausführliche Beschreibungen der verschiedenen Spaltöffnungstypen und ihrer Modifikationen vorliegen (u. a. v. GUTTENBERG [1]), werden in den „Erläuterungen zum Film“ nur die wesentlichsten Kennzeichen der Schließzellen und ihrer Bewegungsmechanismen beschrieben. Eine kürzere zusammenfassende Darstellung über die Anatomie und Physiologie der Spaltöffnungen findet sich bei TROLLDENIER [8].

### Die Auslösung der Spaltöffnungsbewegungen

Spaltöffnungsbewegungen lassen sich an intakten Pflanzen, an abgetrennten Blättern und an Epidermisstreifen hervorrufen. Sie können

<sup>1</sup> Angaben zum Film und Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 473 u. 474.

durch natürliche Maßnahmen, wie Belichten bzw. Verdunkeln, durch Änderung der Wasserversorgung und der Temperatur, aber auch durch künstliche Eingriffe, z. B. Veränderung des  $\text{CO}_2$ -Gehaltes der Luft, Behandlung mit Salzlösungen und anderen osmotisch wirksamen Stoffen, Behandlung mit Stoffwechselhemmstoffen und durch  $pH$ -Änderungen ausgelöst werden (STÄLFELT [7]). Da die Schließzellen gewöhnlich nur mit anderen Epidermiszellen in Verbindung stehen, ist es für die Untersuchung des reinen Bewegungsablaufes erforderlich, daß die sie umgebenden Epidermiszellen unverletzt sind. Die Nebenzellen üben auf die Schließzellen normalerweise einen gewissen Druck aus. Wird eine Nebenzelle verletzt, z. B. durch Anstechen mit einer Mikronadel, so dehnt sich die angrenzende Schließzelle aus, wodurch sich ihre Bauchwand konkav krümmt und der Spalt einseitig geöffnet wird (HEATH [3]). Zum Filmen der Schließzellenbewegungen wurden Epidermisstücke von *Vicia faba*, *Zea mays* und *Anemia phyllitidis* verwendet. Intakte Blätter erwiesen sich als weniger geeignet, da sich bei ihnen die Spaltöffnungen nicht so deutlich abbilden lassen. Außerdem kann sich bei der Verwendung der verhältnismäßig dicken Blätter die Präparatstärke leicht verändern, was für das Filmen unter dem Mikroskop außerordentlich ungünstig ist. Von *Vicia faba* und *Zea mays* wurden Epidermisstreifen von vollturgesczten belichteten Blättern abgezogen, bei *Anemia phyllitidis* wurde das Blatt so weit abgeschabt, bis fast ausschließlich die Epidermis zurückblieb. Die Epidermisstücke kamen anschließend auf Objektträger. Die Schließbewegung wurde durch eine osmotisch wirksame hypotonische Glucoselösung (0,5 molar) ausgelöst, die unter dem Deckglas durchgesaugt wurde. Die Spalten öffneten sich wieder, wenn die Zuckerlösung durch Zusetzen von Wasser auf der einen Seite des Deckglases und Absaugen der Flüssigkeit auf der anderen ausgewaschen wurde (PÄECH u. SIMONIS [4]). Der Vorgang läßt sich mehrfach wiederholen. Obwohl die osmotischen Öffnungs- und Schließvorgänge verhältnismäßig schnell ablaufen, wurden sie mit einer 1,5 bis 6fachen Zeitraffung (16 bis 4 B/s) aufgenommen, um so bei der Wiedergabe einen gut wahrnehmbaren Bewegungsablauf zu erreichen. Die Aufnahmen erfolgten bei Hellfeldbeleuchtung im Durchlicht.

#### Messungen an Spaltöffnungsapparaten

Über die Gestalts- und Volumenveränderungen der Schließzellen liegen schon von SCHWENDENER genaue Angaben vor. Es bot sich an, auch an den projizierten Filmaufnahmen Messungen zu vornehmen. Diese bestätigten die bekannten Angaben für alle drei Spaltöffnungstypen (Tab. 1 und 2).

Tab. 1. Messungen an Filmaufnahmen der Spaltöffnungsapparate von *Vicia faba* und *Anemia phyllitidis*

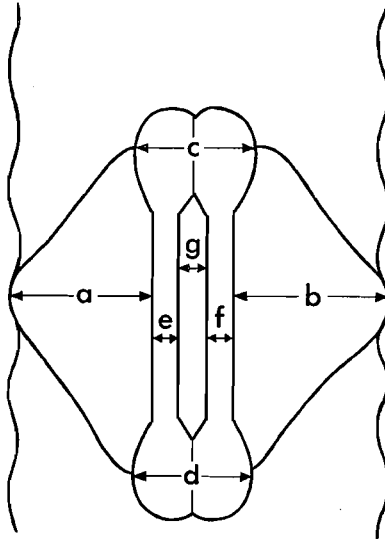
		Breite der einen und der anderen Schließ- zelle		Spalt- breite	Zustand
<i>Vicia faba</i> ,	1. Spalt- öffnung	3,5*	3,3	0,7	offen
		3,5	3,45	0,1	geschlossen
		3,45	3,35	0,65	wieder offen
	2. Spalt- öffnung	3,5	3,7	1,05	offen
		3,55	3,65	0,2	geschlossen
		3,5	3,65	1,1	wieder offen
	3. Spalt- öffnung	3,45	3,55	1,2	offen
		3,55	3,65	0,2	geschlossen
	<i>Anemia phyllitides</i>	1. Spalt- öffnung	3,5	3,45	1,55
3,7			3,65	1,0	weniger geöffnet
2. Spalt- öffnung		3,3	3,3	1,7	weit geöffnet
		3,8	3,5	1,2	weniger geöffnet

Tab. 2. Messungen an verschiedenen Spaltöffnungsapparaten von *Zea mays* (Zur Bezeichnung der einzelnen gemessenen Abstände vgl. nachfolgende Abbildung)

	Neben- zellen- breite		Breite beider Schließ- zellen		Schließ- zellen- breite in der Mitte des Spaltes		Spalt- breite  in g	Zustand
	in a	in b	in c	in d	in e	in f		
1. Spalt- öffnung	2,9*	4,2	2,3	2,4	0,5	0,5	0,25	offen
	3,1	4,1	2,3	2,3	0,5	0,5	0,1	geschlossen
2. Spalt- öffnung	3,0	3,8	2,4	2,4	0,5	0,5	0,4	offen
	3,2	3,85	2,1	2,2	0,4	0,5	0,1	geschlossen
3. Spalt- öffnung	3,8	3,3	2,3	2,2	0,5	0,75	0,4	offen
	3,85	3,55	1,9	2,15	0,5	0,65	0,1	geschlossen
	3,65	3,4	2,4	2,7	0,6	0,7	0,35	wieder offen

\* Angaben in cm der vergrößert projizierten Spaltöffnungsapparate

Bei *Vicia faba* ist die Schließzellenbreite im medianen Querschnitt bei offenem und geschlossenem Spalt nahezu gleich. Bei *Anemia phyllitidis* ändert sich dagegen die Schließzellenbreite mit der Spaltbreite.



Die weit geöffneten sind schmäler als die weniger geöffneten Schließzellen. Die Spaltöffnungen des Gramineentypus erfordern zur Kennzeichnung des Bewegungsmechanismus wegen ihres komplizierten Baues auch Messungen an den Zellenden. Tab. 2 zeigt, daß die Schließzellenbreite in der Mitte des Spaltes sich im Verlauf der Bewegung nicht verändert. Die erweiterten Schließzellenenden sind aber bei offenem Spalt viel breiter als bei geschlossenem. Auch die Breite der Nebenzellen ändert sich. Sie sind bei offenem Spalt schmäler als bei geschlossenem.

### Erläuterungen zum Film

1. Übersichtsaufnahme der Blattunterseite von *Vicia faba*. Vergrößerung 25,8fach, Zeitraffung 1 : 6.

Die Epidermis der Blattunterseite von *Vicia faba* wird die wie meisten Epidermen der oberirdischen Organe der höheren Pflanzen nur durch Spaltöffnungen unterbrochen. Die Spaltöffnungen werden, außer beim Gramineentypus, durch auffällige Paare bohnenförmiger Schließzellen gebildet. Häufig sind sie an der Blattunterseite zahlreicher als an der Oberseite. Die Stomatadichte des abgebildeten Epidermisausschnitts beträgt etwa 150 Spaltöffnungen je mm<sup>2</sup>.

## *Amaryllistypus*

### *Vicia faba*

Zeitraffung 1 : 2 und 1 : 6<sup>1</sup>

2. Medianer Querschnitt durch einen Spaltöffnungsapparat von *Vicia faba*. Wie bei den übrigen schematischen Darstellungen, Spalt zuerst geschlossen, dann geöffnet; Blickrichtung von schräg oben.

Die Schließzellen besitzen ungleich verdickte Zellwände. Am dünnsten sind die Rückwände. Die zum Spalt gerichteten Bauchwände nähern sich in ihrem mittleren Teil, dem Zentralspalt, am meisten. Der Spalt (Porus) erweitert sich nach außen zum Vorhof und nach innen zum Hinterhof. Beide werden durch Verdickungsleisten begrenzt, die besonders am äußeren Ende des Spaltes als Hörnchen hervortreten. Bei der Öffnungsbewegung wölben sich die dünnen Rückwände der Schließzellen gegen die Nebenzellen vor, wodurch auch diese ihre Form geringfügig verändern.

3. Spaltöffnung von *Vicia faba* in der Aufsicht. Vergrößerung 86,5- und 105fach, Zeitraffung 1 : 2 und 1 : 6.

Die bohnenförmigen Schließzellen der Puffbohne sind verhältnismäßig groß und deshalb für die Beobachtung besonders geeignet. Sie sind etwa 55  $\mu$  lang und zeichnen sich, wie bei den meisten höheren Pflanzen, im Gegensatz zu den anderen Epidermiszellen, durch den Gehalt von Chloroplasten aus. Steigender Turgor dehnt die dünne Rückwand am meisten. Die durch Leisten verstärkte Bauchwand kann ihre Länge nur wenig verändern und nimmt eine konkave Form an. Die abgebildeten Spalten haben eine Länge von 25  $\mu$  und im geöffneten Zustand eine Breite von 5  $\mu$ . Die einzelne Schließzelle ist bei geöffnetem und geschlossenem Spalt gleich breit. Bei sinkendem Turgor entkrümmen sich die Schließzellen durch Wandkontraktion; und der Spalt wird wieder geschlossen.

## *Gramineentypus*

### *Zea mays*

Zeitraffung 1 : 1,5 und 1 : 6

4. Medianer Querschnitt durch einen Spaltöffnungsapparat von *Zea mays*.

Im Mittelstück haben die Schließzellen nach allen Seiten stark verdickte Wände und demzufolge ein sehr enges Lumen. Auch beim Gramineentypus sind die Wände der Nebenzellen so dünn, daß der Widerstand gegen die Bewegungen der Schließzellen nur gering ist.

<sup>1</sup> Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

5. Spaltöffnung von *Zea mays* in der Aufsicht. Vergrößerung 105fach, Zeitraffung 1 : 1,5 und 1 : 6.

Beim Gramineentypus erstrecken sich die Spalten in der Längsrichtung der Blätter. Die Schließzellen haben eine hantelförmige Gestalt und sind bei *Zea mays* etwa 48  $\mu$  lang. Ihren Längsseiten fügen sich die dreieckigen Nebenzellen an. Das Schließzellenende ist dünnwandig, das schmale mittlere Verbindungsstück hat dagegen, wie im Querschnitt zu sehen war, stark verdickte Wände. Mit steigendem Turgor dehnen sich die Enden und werden kugelförmig. Dadurch rücken die den Spalt begrenzenden starren Mittelstücke parallel auseinander. Der Spalt hat in der Aufsicht die Form eines länglichen Sechsecks und ist bei Mais etwa 22  $\mu$  lang und im geöffneten Zustand etwa 1,5  $\mu$  breit. Bei nachlassendem Turgor werden die Schließzellenenden wieder schmaler, wodurch sich die Mittelstücke aufeinander zu bewegen.

### *Mniumtypus*

#### *Anemia phyllitidis*

Zeitraffung 1 : 6

6. Medianer Querschnitt durch einen Spaltöffnungsapparat von *Anemia phyllitidis*.

Der bei Moosen und Farnen vorkommende Mniumtypus ist am einfachsten gebaut. Bei dem tropischen Farn *A. phyllitidis* überragen die Schließzellen die übrigen Epidermiszellen. Jene enthalten wie die Schließzellen, ebenfalls Chloroplasten. Die Rückwände der Schließzellen sind nur in einem schmalen Streifen mit den Nebenzellen verbunden. Dadurch verändern sich die Nebenzellen bei der Stomatabewegung nicht. Bei geöffnetem Spalt sind die bis auf zwei Bauchleisten dünnwandigen Schließzellen im Querschnitt kreisförmig. Bei nachlassendem Turgor nehmen sie eine ovale Gestalt an, so daß sich die Bauchwände berühren und der Spalt geschlossen ist.

7. Spaltöffnung von *Anemia phyllitidis* in der Aufsicht. Vergrößerung 82,2- und 65,5fach, Zeitraffung 1 : 12.

Die Schließzellen sind wie beim Amaryllistypus bohnenförmig. Sie werden aber, in der Aufsicht betrachtet, beim Öffnen des Spaltes schmaler. Das rührt daher, daß die bei geschlossenem Spalt ovalen Schließzellen sich bei steigendem Turgor zur Kreisform abrunden. Die Schließzellen haben eine Länge von etwa 52, der Spalt eine Länge von etwa 27  $\mu$ . Er erreicht eine Breite von 8  $\mu$ .

## Literatur

- [1] GUTTENBERG, H. v.: Die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen. Handb. Pflanzenphysiol. 17/1, 399—414, Springer-Verlag, Berlin (1959).
- [2] HABERLANDT, G.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Jahrb. wiss. Bot. 17 (1888), 359—498.
- [3] HEATH, O. V. S.: Light and carbon dioxide in stomatal movements. Handb. Pflanzenphysiol. 17/1, 415—464, Springer-Verlag, Berlin (1959).
- [4] PAECH, K., u. W. SIMONIS: Übungen zur Stoffwechselphysiologie der Pflanzen. Pflanzenphysiologische Praktika 1, Springer-Verlag, Berlin (1952).
- [5] SCHWENDENER, S.: Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsber. Preuß. Akad. Wissensch. 46 (1881), 833—867.
- [6] SCHWENDENER, S.: Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen. Sitzungsber. Preuß. Akad. Wissensch. 39 (1889), 65—79.
- [7] STÄLFELT, M. G.: Die stomatäre Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen. Handb. Pflanzenphysiol. 3, 351—426, Springer-Verlag, Berlin (1956).
- [8] TROLLDENIER, G.: Spaltöffnungen, lebenswichtige Organe der Pflanzen. Mikrokosmos. 4 (1968), 117—126.

---

## Angaben zum Film

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Stummfilm, schwarzweiß, 54 m, 5 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Filmaufnahmen erfolgten in den Jahren 1966 und 1967. Veröffentlichung aus der Landwirtschaftlichen Forschungsanstalt Bünthehof, Hannover-Kirchrode (Direktor: Prof. Dr. K. MENGEL): Dr. G. TROLLDENIER, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen (Direktor: Prof. Dr.-Ing. G. WOLF): Dr. H.-K. GALLE, Aufnahme: H. H. HEUNERT.

## Filminhalt

Der Film zeigt die Bewegung der Schließzellen bei drei Haupttypen:

1. Amaryllistypus — *Vicia faba*
2. Gramineentypus — *Zea mays*
3. Mniumentypus — *Anemia phyllitidis*

Die Realaufnahmen veranschaulichen das Öffnen und Schließen der Stomata von Epidermisstreifen nach wechselnden Gaben von Wasser und 0,5 molarer Glucoselösung. Dieser Vorgang wird vorher jeweils in einer schematischen Darstellung von Blattquerschnitt und -aufsicht wiedergegeben, um die Bewegungsmechanismen zu erläutern.

## Summary of the Film

The film shows the movement of the guard cells in three main types:

1. Amaryllis type — *Vicia faba*
2. Gramineæ type — *Zea mays*
3. Mniium type — *Anemia phyllitides*.



The real views demonstrate the opening and closing of the stomata in epidermis strips after alternating additions of water and 0,5 molal glucose solution. Before this process is shown in a schematic representation of cross section of a leaf and view from above in order to explain the mechanism of movements.

### Résumé du Film

Le film montre les mouvements des cellules de fermeture de trois types principaux :

1. Type Amaryllis — *Vicia faba*
2. Type Graminées — *Zea mays*
3. Type Mnium — *Anemia phyllitides*

Les prises de vue réelles démontrent de quelle manière s'ouvrent et se ferment les stomates de bandes d'épiderme, après de dosages alternatifs d'eau et d'une solution de glucose 0,5 molaire. Auparavant, ce phénomène est montré à l'aide d'une représentation schématique d'une coupe transversale de la feuille et vue en surface pour démontrer l'action des mécanismes de mouvement.