

Die Abhängigkeit des osmotischen Potentials der Stomatazellen vom Wasserzustand der Pflanze

Von

M. G. Stålfelt

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Stockholm

Mit 5 Textabbildungen

(Eingegangen am 16. Juni 1962)

Einleitung

Iljin (1914) fand, daß der osmotische Wert der Stomatazellen im Licht ansteigt. Dadurch entwickelt sich zwischen diesen Zellen und den Epidermiszellen eine Saugkraftdifferenz (Ursprung und Blum 1924). Im Dunkeln und bei guter Wasserversorgung ist der osmotische Wert der beiden Zellarten etwa gleich groß. Steinberger (1922) hat Vergleiche angestellt, konnte aber keine Unterschiede nachweisen. Als Plasmolytica wurden dabei KNO_3 und NaCl verwendet. Werden aber andere Substanzen gewählt (z. B. Rohrzucker, Mannit, Lutrol), zeigt sich der osmotische Wert der Schließzellen bei Grenzplasmolyse bisweilen gleich dem der Epidermiszellen, meistens jedoch etwas niedriger oder etwas höher. Für die photische Empfindlichkeit der Schließzellen und ihre Aktivität sind solche kleinen Unterschiede bedeutungsvoll, und zwar sowohl betreffs Grad als Art. Ein Unterschied im osmotischen Wert zwischen den Schließzellen und den Epidermiszellen, oder dem „osmotischen Potential“, kann ja betreffs der Schließzellen entweder positiv oder negativ sein. Von diesem Artunterschied ist die Reaktionsweise der Stomata abhängig. Schließzellen mit positivem Potential, d. h. Zellen, deren osmotischer Wert höher als derjenige der Epidermiszellen ist, reagieren schnell und stark auf Licht; Schließzellen mit negativem Potential reagieren dagegen langsam und schwach. (Beispiele der beiden Typen siehe Stålfelt 1955, S. 578, 579, Abb. 3 und 4.)

Durch einen dauernden Wassermangel wird der osmotische Unterschied vergrößert. Steinberger (1922) beobachtete, daß der osmotische Wert der Epidermiszellen am Ende einer Trockenperiode größer war als derjenige der Schließzellen und deutete den Unterschied als die Folge einer Erhöhung des Epidermiswertes. Etwa gleichzeitig hat Iljin (1922) dieselbe Erscheinung studiert. Seine Versuchspflanzen wurden mit Wassermangel und Wel-

kung vorbereitet und dann mit Wasser gesättigt. Noch 13 Stunden nach Wassersättigung waren Öffnungswert und osmotischer Wert der Schließzellen niedriger als bei den Kontrollpflanzen, die keinen Wassermangel erlitten hatten. Der osmotische Wert der Epidermiszellen war dagegen etwas höher (0,25—0,30 mol Saccharose) als bei der Kontrolle (0,22—0,26 mol). Iljin sucht die Ursache dieser Veränderungen in einer Störung eines Enzymsystems, das, seiner Meinung nach, die Produktion von Stärke und osmotisch wirksamer Substanz der Schließzellen beherrscht. Er meint, der Wassermangel wirke derartig, daß das Material dieser Substanzbildung von den Schließzellen verschwindet. Gegen diese Ansicht hat Leick (1927, S. 833) opponiert.

Ferner hat Iljin (1922) aus seinen Untersuchungen die Folgerung gezogen, daß ein Wassermangel, der zu Welken führt, Spuren in der Funktion der Stomatazellen hinterläßt, so daß die Öffnungsbewegungen der Zellen abgeschwächt oder unterdrückt werden.

Im folgenden werden einige Versuche beschrieben, die über die Reaktion der Stomatazellen während und kurz nach einer Trockenperiode angestellt wurden.

Material und Methode

Material. *Vicia Faba* wurde im Freien als Topfkulturen aufgezogen und einem Wassermangel bis zum Welken ausgesetzt. Danach wurde so sparsam bewässert, daß die Blätter einige Stunden pro Tag in 3—4 Tagen welkten. In den Abendstunden und während der Nacht waren die Blätter jedoch wieder turgeszent.

Vorbehandlung. Die Versuchspflanze wurde 12 Stunden vor dem Versuch dunkelgestellt und erst danach bewässert. Wenn das Wasser einige Zeit — die Restitutionszeit — gewirkt hatte, wurden Messungen vorgenommen.

Der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse wurde an den Schließzellen und denjenigen Epidermiszellen, die an die Schließzellen oder deren Nachbarzellen grenzten, festgestellt. Als Plasmolyticum diente „Lutrol“ (Polyäthylenoxyd, Mol.-Gew. ungefähr 400; von Badischer Anilin- und Sodafabrik). Flächenschnitte wurden von den Blattscheiben genommen und sofort in die Lösungen gelegt. An demselben Schnitt wurden die osmotischen Größen beiderlei Zellarten bestimmt. Die Pflanze stand während der Versuchszeit im Dunkeln. Ein größtmögliches Abschirmen des Lichtes ist für diese Messungen eine Voraussetzung, weil das Licht das osmotische Gleichgewicht der Schließzellen verändert. Nach Schaefer (1956, dort auch ältere Angaben) und Mouravieff (1959) kann das Licht auch die Adhäsion des Plasmas an der Zellwand verändern und dadurch auf Plasmolysewert und Plasmolysezeit einwirken.

Das Stomataöffnen im Licht wurde während mehrerer Stunden studiert. Dabei wurden sowohl die Breite der Spalte als auch die Gesamtweite des Stomataapparates (Schließzellen + Spalte) mikroskopisch an ausgeschnittenen und in Paraffinöl gelegten Stückchen (etwa 5×10 mm) der Blattscheibe gemessen.

Als Lichtquelle dienten Philips HPLR-Lampen, 400 W. Das Licht wurde mittels fließendem Wasser gekühlt.

Das Wasserdefizit wurde als der Unterschied zwischen dem aktuellen Gewicht des Blattes und dem Gewicht bei Wassersättigung (nach

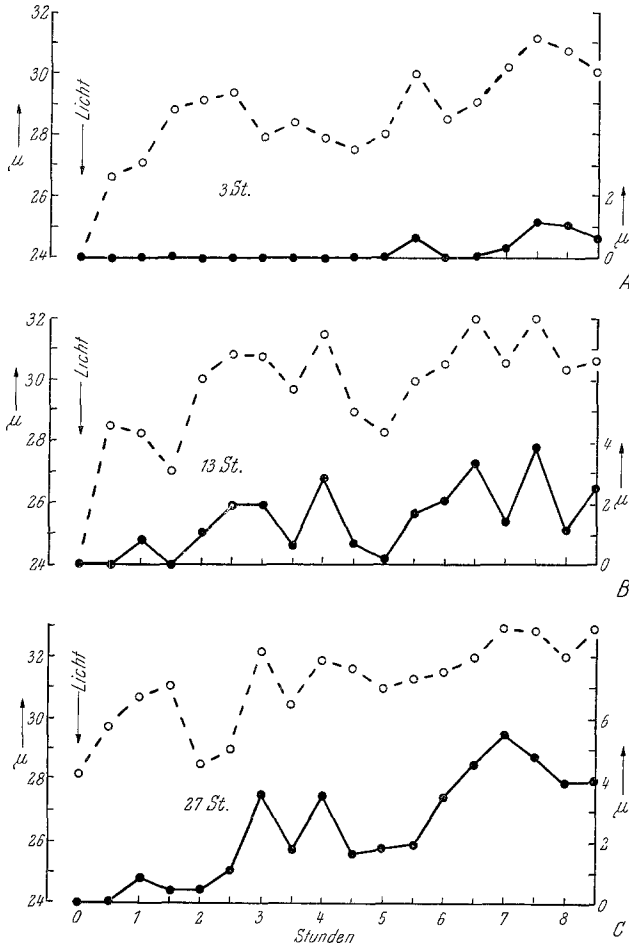


Abb. 1. Das photoaktive Stomataöffnen während und nach einer Trockenperiode. Versuchsobjekt: Topfpflanzen von *Vicia Faba*, im Freien aufgezogen. A Während der letzten 10 Tagen wurde nur sparsam bewässert. In den letzten 3 Tagen welkten die Blätter einige Stunden pro Tag. Die Versuchspflanze wurde 12 Stunden vor dem Versuch dunkelgestellt. Eine Blattprobe zeigte ein Wasserdefizit von 20%. Nach den 12 Dunkelstunden wurde die Pflanze bewässert und erneut für 3 Stunden — die Restitutionszeit — im Dunkeln gelassen. Danach wurde die Pflanze einer Lichtstärke von 24 000 lux exponiert. Abszisse: Anzahl Stunden der Lichtexposition. Gestrichelt: Breite des Stomataapparates in μ . Ausgezogen: Breite der Öffnung in μ . B und C Topfpflanzen, behandelt und untersucht wie A; aber mit den Restitutionszeiten 13 und 27 Stunden. Pflanze C war also vor der Belichtung während 27 Stunden bewässert.

12 Stunden Aufenthalt im dunklen und feuchtigkeitsgesättigten Raum) berechnet und in Prozenten des Sättigungswertes ausgedrückt.

I. Veränderung der photoaktiven Reaktionsfähigkeit der Schließzellen bei dauerndem Wasserdefizit

Werden Pflanzen nach einer Trockenperiode wieder bewässert und dem Licht exponiert, zeigt sich anfangs ein nur schwaches Stomataöffnen, das

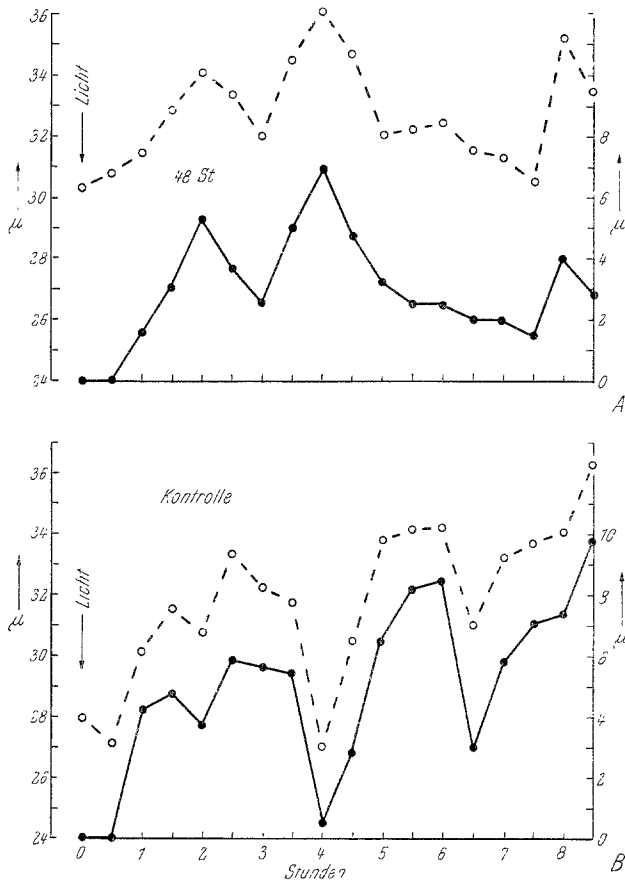
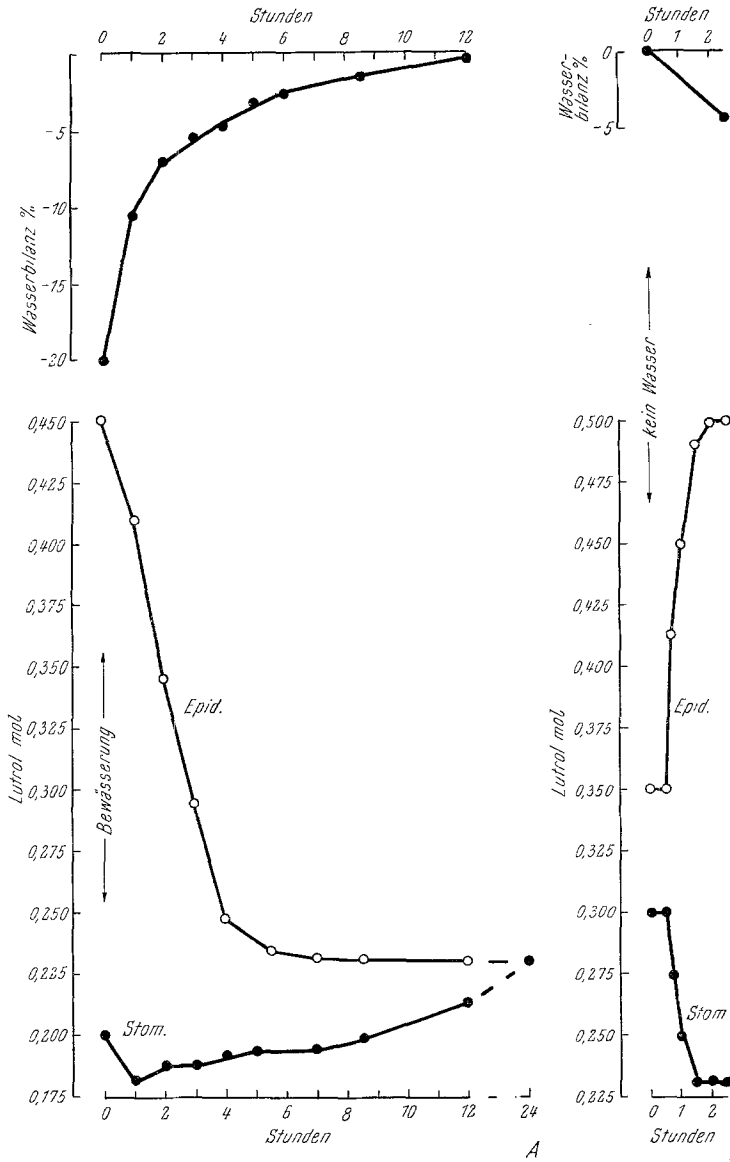


Abb. 2. Erklärung, siehe Abb. 1. *A* Dauer der Restitutionszeit 48 Stunden. Im übrigen wie Abb. 1. *B* Kontrolle. Pflanze wie *A* aufgezogen, aber ohne Wassermangel.

aber mit der Restitutionszeit, d. h. der Dauer zwischen Wassersättigung und Probenahme, anwächst. Nach einer Trockenperiode sind folglich die

Abb. 3. Das osmotische Potential der Schließzellen während und nach einer Trockenperiode. Versuchsobjekt: Topfpflanze von *Vicia Faba*, im Freien aufgezogen. Während der letzten Tage vor dem Versuch wurde nicht bewässert; in den letzten 4 Tagen vor dem Versuch welkten die Blätter einige Stunden pro Tag. Vorbehandlung: Die Pflanze stand 12 Stunden im Dunkeln. Das Wasserdefizit eines Probeblattes betrug 20%. *A* Die ersten Messungen von osmotischen Größen und Stomata (im Diagramme Zeit „0“) wurden an einem intakten Blatte an der Pflanze vorgenommen. Dann wurde das Blatt abgeschnitten und mit Wasser dunkelgestellt. Die



Messungen wurden während der folgenden 12 Stunden wiederholt. Wasserbilanz %: Unterschied zwischen dem aktuellen Gewicht und dem Gewicht bei Wassersättigung in Prozenten des letzteren ausgedrückt. Das Wasserdefizit, gemessen an einem Blatt in der Nähe des Versuchsblattes, betrug anfangs 20%. In bezug auf diesen Wert wurde das Gewicht des Versuchsblattes bei Wassersättigung berechnet. Lutrol, mol.: Konzentrationen von Polyäthylenoxyd, die Grenzplasmolyse bewirkten. Das Mol.-Gew. von Lutrol gleich 400 gesetzt. Erklärung im übrigen wie Abb. 1. *B* Intakte Pflanze, nach 12 Stunden in Dunkeln bewässert. Nach abermals 12 Stunden (Restitutionszeit) wurden die osmotischen Größen an einem Blatt bestimmt, worauf dieses abgeschnitten, ohne Wasser dunkelgestellt und bei einer solchen Luftfeuchtigkeit gehalten wurde, daß sich ein Sättigungsdefizit nur langsam entwickeln konnte. Im übrigen wie *A*.

photischen Öffnungsbewegungen abgeschwächt. Ein Beispiel solcher Veränderungen bieten die Abb. 1 und 2. Allmählich verschwindet die Hemmung, vorausgesetzt, daß die Veränderungen der Stomatazellen restlos re-

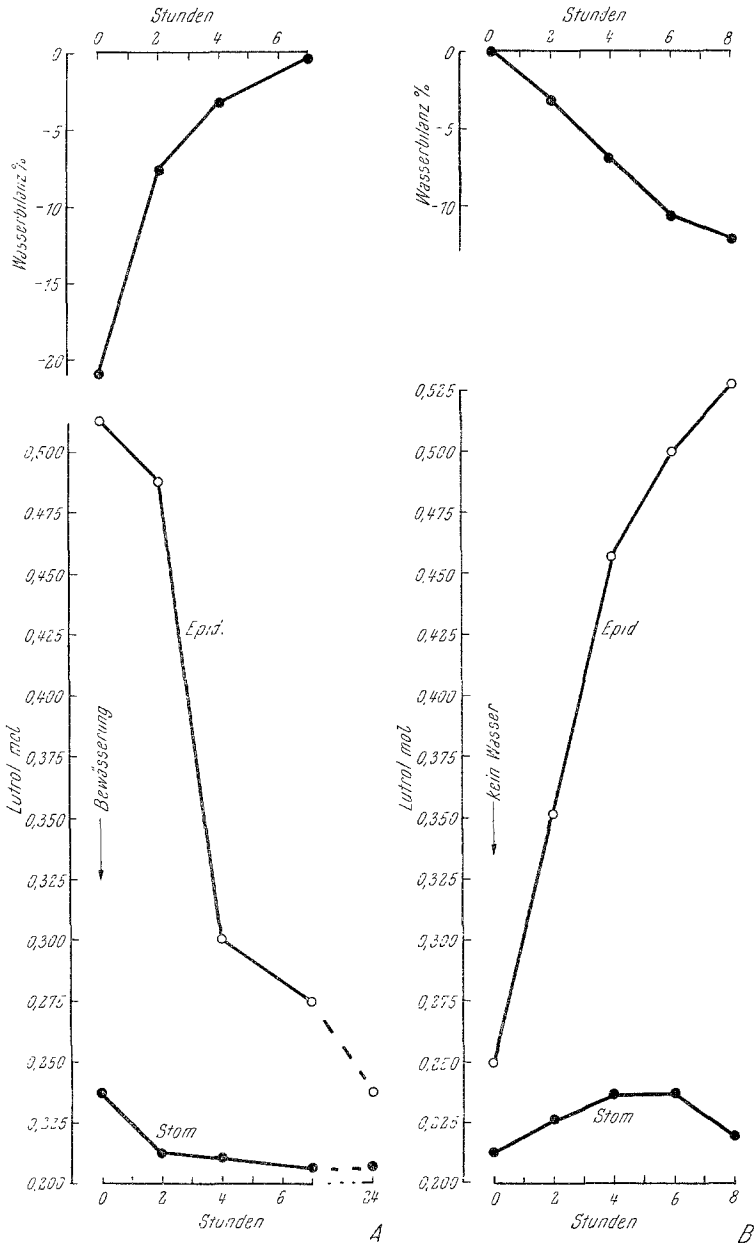


Abb. 4. Das osmotische Potential der Schließzellen während und nach einer Trockenperiode. Versuch wie in Abb. 3. *A* Das Wasserdefizit eines Probeblattes betrug am Anfang des Versuchs 21%. Erklärung im übrigen wie Abb. 3*a*. *B* Erklärung wie Abb. 3*b*.

versibel sind. Nach Iljin (1922) kann jedoch ein dauerndes Wasserdefizit zu solchen Veränderungen führen, daß die Schließzellen ganz oder zum Teil ihre Beweglichkeit verlieren.

II. Veränderungen im osmotischen Zustand der Epidermis- und Schließzellen bei dauerndem Wasserdefizit. Wirkung der Bewässerung

Wie die Epidermis- und Schließzellen ihre osmotischen Größen während und unmittelbar nach einer Trockenperiode verändern, zeigt Abb. 3.

Das Objekt war eine Topfpflanze, etwa 4 Wochen alt und, wie schon beschrieben, mit Wassermangel vorbereitet. Vor dem Versuch wurde die Pflanze während 12 Stunden dunkelgestellt. Anschließend wurde das Defizit an einem Blatt gemessen und zeigte einen Wert von 20%. An einem anderen, intakten Blatt wurden Messungen von Stomataweite und osmotischen Größen vorgenommen. Zu diesem Zweck wurden Proben (etwa 5×10 mm) aus der Blattscheibe geschnitten. Die ersten Messungen fanden also an der intakten Pflanze statt. Danach wurde das Blatt abgeschnitten und mit dem Blattstiele im Wasser dunkelgestellt. An diesem Blatt wurden Wägungen und Messungen einmal pro Stunde wiederholt.

Abb. 3a zeigt, daß der osmotische Wert der Epidermiszellen beträchtlich höher als derjenige der Schließzellen liegt und ferner, daß dieser Unterschied nach Bewässerung des Blattes zuerst schnell, dann jedoch immer langsamer ausgeglichen wird. Die Ausgleiche kommt vorzugsweise durch Erniedrigung des Epidermiswertes zustande. Wie die letzte Probe zeigt, ist der osmotische Unterschied 24 Stunden nach der Bewässerung der Pflanze verschwunden.

Die Breite des Stomataapparates und der Spalte (in Abb. 3a nicht eingelegt) zeigte während des Versuches nur unbedeutende Veränderungen. Was geschah, war wahrscheinlich von passiver Art und eine Folge der veränderten Turgorspannung der Gewebe.

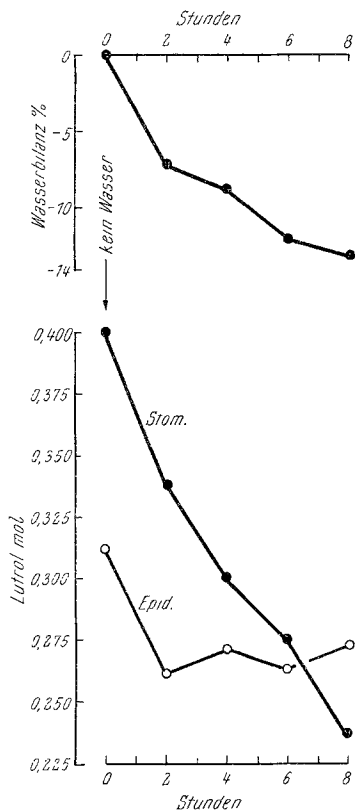
Wie die beiden Zellarten reagieren, wenn ein Blatt einige Stunden nach Bewässerung aufs neue einem Wasserdefizit ausgesetzt wird, zeigt Abb. 3b. Als Objekt wurde eine andere Topfpflanze, jedoch von derselben Kultur wie diejenige in Abb. 3a, benutzt. Sie war hinsichtlich Alter, Wassermangel und Vorbehandlung mit dieser übereinstimmend. Die Pflanze wurde zunächst während 12 Stunden dunkelgestellt, dann bewässert und erneut für 12 Stunden dunkelgestellt. Als die erste Messung gemacht wurde, befand sich die Pflanze in einem Zustand, der demjenigen der Pflanze in Abb. 3a nach Beendigung der 12stündigen Messungsperiode entsprach. In diesem Stadium lag der osmotische Wert der Epidermiszellen immer noch etwas höher als derjenige der Schließzellen.

Die ersten Messungen wurden an der intakten Pflanze vorgenommen, dann wurde ein Blatt unter Wasser abgeschnitten und ohne Wasser dunkelgestellt. Die Transpiration des Blattes konnte durch Regulierung der Luftfeuchtigkeit der Objektkammer niedrig gehalten werden.

Während der Zeit, die unmittelbar nach einer Trockenperiode folgt, ist der osmotische Zustand der Zellen labil und für das Wasserdefizit empfind-

lich. Wie aus dem Versuch (Abb. 3b) hervorgeht, entwickelt sich schnell ein für die Schließzellen negatives Potential, wenn die Pflanzen aufs neue einem Wasserdefizit ausgesetzt werden.

Ein Versuch derselben Art ist in Abb. 4 angegeben und zeigt prinzipiell denselben Verlauf. Der osmotische Wert der Epidermiszellen steigt schnell, wenn ein Defizit entsteht (Abb. 4), jedoch nicht so schnell wie im vorigen Versuch. Eine andere Abweichung besteht darin, daß der osmotische Wert der Schließzellen sich nur unbedeutend verändert. Diese Unregelmäßigkeiten deuten darauf hin, daß die Reaktionen der Schließzellen von passiver Art sind und daß sie von Spannungsveränderungen der umgebenden Gewebe abhängen.



Schließlich zeigt Abb. 5, wie sich die osmotischen Reaktionen gestalten, wenn die Versuchspflanze keinen Wassermangel erlitten hat. Unter diesen Bedingungen liegt der osmotische Wert der Schließzellen nicht niedriger, sondern höher als der entsprechende Wert der Epidermiszellen. Folglich ist das osmotische Potential anfangs positiv. Entwickelt sich ein Sättigungsdefizit, dann zeigt der osmotische Wert der Schließzellen seine gewöhnliche Reaktion, d. h. er nimmt ab und das Potential wird negativ. Bei den

Abb. 5. Beispiel von osmotischem Potential der Schließzellen bei guter Bewässerung der Pflanze und bei einem eintretenden Wasserdefizit. Versuchsojekt: Blatt einer Pflanze von *Vicia Faba* desselben Alters wie die der vorigen Versuche (etwa

4 Wochen) und unter denselben äußeren Verhältnissen im Freien aber ohne Wassermangel aufgezogen. Das Blatt wurde abgeschnitten und im Wasser dunkelgestellt. Nach 13 Stunden wurde die erste Messung der osmotischen Größen vorgenommen und das Blatt erneut im Dunkeln, jedoch ohne Wasser aufbewahrt. Die Feuchtigkeit der Objektkammer wurde so reguliert, daß nur eine schwache Transpiration stattfand. Im übrigen wie Abb. 3.

Epidermiszellen ist dagegen keine bestimmte Veränderung festzustellen.

Die osmotischen Veränderungen der Epidermiszellen während einer Trockenperiode sind ein Beispiel der schon längst bekannten Tatsache, daß Zellen beim dauernden Wassermangel ihren osmotischen Wert erhöhen (Lit. siehe Stocker 1956, S. 704). Das in stomataphysiologischer Hinsicht Bemerkenswerte dabei ist, daß die Schließzellen eine Ausnahme bilden, indem sie an den osmotischen Veränderungen nicht teilnehmen. Diese Ausnahme ist ein neues Beispiel für das gegensätzliche Verhältnis zwischen

Stomatazellen und Epidermiszellen, das in mancher physiologischer und anatomischer Hinsicht zu Ausdruck kommt und besonders von Weber (1956 und früher) studiert worden ist.

Besprechung der Versuche

Wenn sich die Wasserversorgung einer Pflanze günstig gestaltet, dann ist das osmotische Potential der Schließzellen hauptsächlich von den Reaktionen dieser Zellen selbst abhängig; es wird durch die Reaktionen, die Licht und Wasserdefizit auslösen, bestimmt und reguliert. Falls das Wasserdefizit steigt und eine gewisse Grenze — den Schwellenwert der hydroaktiven Schließreaktion — überschreitet, dann fängt ein Stomataschließen an und der osmotische Wert der Schließzellen sinkt. Unter diesen Umständen kann das photische Stomataöffnen nicht oder nur in beschränktem Maße stattfinden; das Öffnen erscheint daher abgeschwächt. Mit dem Ausgleich des Wasserdefizits kehrt die volle Empfindlichkeit nicht sofort, sondern erst nach einiger Zeit zurück. Das Wasserdefizit übt also eine Nachwirkung auf die photische Empfindlichkeit der Stomata aus (Stälfelt 1955, S. 582). Diese Nachwirkung ist unbedeutend oder fehlt, wenn das supraoptimale Defizit noch in der Nähe des optimalen liegt, d. h. desjenigen Defizits, bei welchem die Öffnungsbewegungen von passiven und hydroaktiven Prozessen ungestört verlaufen. Wenn das supraoptimale Wasserdefizit aber einen höheren Wert erreicht hat, macht sich die Nachwirkung bemerkbar.

Die biologische Bedeutung dieser Nachwirkung habe ich früher (1955) als eine Sicherheitsvorrichtung gedeutet, die die Pflanze gegen die Folgen einer schnell gesteigerten Evaporation schützt. Falls die Evaporation plötzlich ansteigt, z. B. durch eine momentan erhöhte Lichteinstrahlung, und falls die Stomata gleichzeitig weit geöffnet sind, dann läuft die Pflanze Gefahr zu vertrocknen, ehe das Stomataschließen zustande kommt (Iljin 1922). Das hydroaktive Schließen findet nicht augenblicklich statt, sondern verlangt gewisse Zeit, und zwar um so mehr, je weiter die Stomata geöffnet sind. Am größten ist das Risiko während Trockenzeiten, weil das Tageslicht meistens intensiv ist und nur kurzfristige Möglichkeiten bestehen, die Sättigungsdefizite auszugleichen.

In Trockenperioden, und überhaupt wenn Sättigungsdefizite herrschen, wird die Funktion der Stomata von den Epidermiszellen unterstützt. Wenn der osmotische Wert der Epidermiszellen zu steigen beginnt, ist das Potential der Schließzellen bereits negativ, da der Wassermangel den osmotischen Wert dieser Zellen schon vorher in eine Tieflage gebracht hat. Mit dem steigenden osmotischen Wert der Epidermiszellen steigt auch das negative Potential, wodurch folglich der Stomataverschluß für einige Zeit stabilisiert wird. Der Ausgleich von Sättigungsdefizit und osmotischem Potential verläuft nur langsam. Dazu kommt noch die Hemmung, die das Defizit auf die hydroaktive Schließbewegung durch eine Nachwirkung ausübt.

Die beschriebenen Veränderungen von osmotischem Wert und Schließbewegung sind Zwischenglieder einer Reaktionskette, die mit dem Wassermangel der Pflanze anfängt und sich bis auf Photosynthese und Transpira-

tion erstreckt. Durch die ersten Glieder der Kette, d. h. Wassermangel und Wasserdefizit, werden die Wurzeln der Pflanze geschädigt. Nach Kramer (1950) handelt es sich vorzugsweise darum, daß der Wurzelzuwachs vermindert wird oder aufhört und die Suberinisierung zunimmt. Kalela (1957) fand ebenfalls, daß die Anzahl der Wurzeln eines Bestandes von *Pinus silvestris* schnell mit dem Wasserzustand der Bäume verändert wurde. Nach Bewässerung folgte eine Periode lebhafter Wurzelbildung, in der die Anzahl der feinsten Wurzelzweige zu 40 Prozent ansteigen und die Zahl der Wurzelspitzen bis zum 50fachen anwachsen konnten.

Auf Grund der Trockenschäden ist das Wurzelsystem nicht mehr imstande, seine normale Funktion zu erfüllen; Blätter und andere Organe werden daher von dem Wassermangel schwerer betroffen als sonst, auch wenn die Transpiration verhältnismäßig niedrig ist. Dank seiner abschwächenden Wirkung auf die photische Empfindlichkeit der Stomatazellen führt das Wasserdefizit jedoch gleichzeitig zu einer schärferen Transpirationsskontrolle und damit zu derjenigen Frist, die die Pflanze für die Restitution der Wurzeln nötig hat.

Als letztes Glied der Kette kommen Transpiration und Photosynthese. Auf Grund des Zusammenhanges zwischen diesen Prozessen und der Stomataweite ist zu erwarten, daß das Wasserdefizit durch seinen Einfluß auf den Stomatazustand auch den Gasaustausch der Blätter in entsprechender Weise beeinflußt. Betreffs der Transpiration hat Kramer (1950) tatsächlich einen solchen Einfluß festgestellt. Später fand Brix (1962), daß Pflanzen von *Pinus Taeda* und *Lycopersicum esculentum*, die während mehrerer Tage Wassermangel erlitten hatten, eine Abschwächung der photosynthetischen Tätigkeit zeigten. Sowohl Photosynthese als Transpiration sanken dabei auf Bruchteile des Anfangswertes herab, bekamen aber, nachdem die Pflanzen bewässert waren, ihre normale Intensität allmählich zurück. Bei bewurzelten Pflanzen von *Pinus* erreichte die Photosynthese in etwa 50 Stunden volle Intensität, während abgeschnittene Pflanzen nur die Hälfte dieser Zeit dazu brauchten.

Summary

The osmotic value (incipient plasmolysis) of the epidermal cells of *Vicia Faba* rises with a water deficit, if it is of several days' duration, and sometimes leads to transient wilting. The stomatal cells are an exception, because their osmotic value undergoes little change. Consequently, the osmotic potential of the stomatal cells is strongly negative in relation to that of the epidermal cells. This potential decreases and finally disappears after the plant has been watered, since the osmotic value of the epidermal cells falls; it reaches that of the guard cells after 12–14 hours.

Owing to the negative osmotic potential of the guard cells, stomatal opening is prevented as long as the deficit lasts, as well as during the time required for restoring the deficit. Even if it has been restored, the impediment to opening persists for a certain time, because of the after-effect exerted by the water deficit on hydroactive closure.

The expenses of the investigation were defrayed by a grant from the Science Research Council of Sweden.

Valuable help in carrying out the investigation has been given by Fil. kand. Gösta Stenbeck.

Literatur

- Brix, H., 1962: The effect of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato plants and loblolly pine seedlings. *Physiologia Plantarum* 15, 10.
- Iljin, W. S., 1914: Die Regulierung der Spaltöffnungen im Zusammenhange mit der Veränderung des osmotischen Druckes. *Beih. bot. Centralbl.* 1, 32.
- 1922: Über den Einfluß des Welkens der Pflanzen auf die Regulierung der Spaltöffnungen. *Jb. wiss. Bot.* 61, 670.
- Kalela, E. K., 1957: Über Veränderungen in den Wurzelverhältnissen der Kiefernbestände im Laufe der Vegetationsperiode. *Acta Forestalia Fennica* 65, 1.
- Leick, E., 1927: Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf die Öffnungsweite unterseitiger und oberseitiger Stomata desselben Blattes. *Jb. wiss. Bot.* 67, 771.
- Mouravieff, I., 1959—60: Action de la lumière sur la cellule végétale. II. Adhérence protoplasma-membrane. *Ann. université de Lyon, sect. C, fasc.* 11—12.
- Schaefer, G., 1956: Über die Wirkung von Stoffwechselfaktoren auf den Plasma-Wand-Kontakt in der Wurzel von *Lemna minor*. *L. Flora* 143, 327.
- Stålfelt, M. G., 1955: The stomata as a hydrophotic regulator of the water deficit of the plant. *Physiologia Plantarum* 8, 572.
- Steinberger, Anne-Luise, 1922: Über Regulation des osmotischen Wertes in den Schließzellen von Luft- und Wasserspalten. *Biolog. Zbl.* 42, 405.
- Stocker, O., 1956: Die Dürresistenz. *Handb. Pflanzenphysiol.* III, 696.
- Ursprung, A., und G. Blum, 1924: Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, nebst Anwendungen. *Jb. wiss. Bot.* 63, 1.