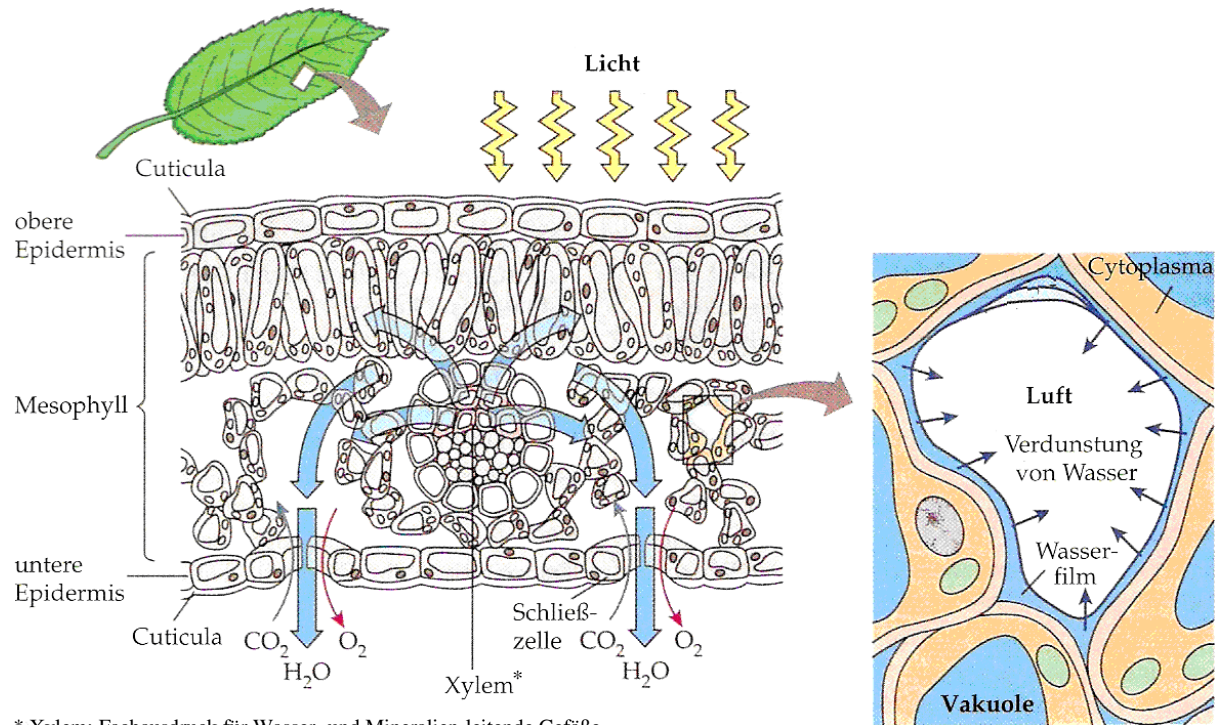




ÖFFNEN UND SCHLIEßEN DER SPALTÖFFNUNGEN



* Xylem: Fachausdruck für Wasser- und Mineralien-leitende Gefäße

Schließzellen führen den Transpirations-Photosynthese-Kompromiss herbei

Die Wassermenge, die ein Blatt tagsüber durch Transpiration abgibt, kann das Blatteigengewicht übersteigen. Die Blätter verwelken trotzdem nicht, denn die Fließgeschwindigkeit des Transpirationsstromes im Xylem beträgt bis 75 Zentimeter pro Minute. Das entspricht der Geschwindigkeit, mit der sich die Spitze des Sekundenzeigers einer Wanduhr bewegt. Der enorme Wasserbedarf einer Pflanze ist ein Teil des Preises, den sie für die Herstellung ihrer Nahrung durch Photosynthese zu zahlen hat.

Der Photosynthese-Transpirations-Kompromiss

Eine Pflanze muss zur Herstellung ihrer Nahrung ihre Blätter zur Sonne hin ausbreiten und der Luft CO_2 entziehen. Kohlendioxid diffundiert in die Blätter. Der als Nebenprodukt der Photosynthese produzierte Sauerstoff diffundiert durch die Stomata aus den Blättern heraus (siehe Abbildung). Die Stomata führen zu einem Labyrinth von Interzellularen, durch die CO_2 zu den photosynthetisch aktiven Zellen des Mesophylls diffundiert. Die innere Oberfläche eines Blattes kann zehn- bis 30mal größer sein als die äußere, die wir sehen, wenn wir das Blatt betrachten. Dieses strukturelle Erscheinungsbild von Blättern verbessert die Photosyntheseleistung, da die Blattgewebe dadurch in weitaus höherem Maße mit CO_2 in Kontakt kommen. Gleichzeitig vergrößert sich aber auch die Oberfläche für die Verdunstung von Wasser, denn es kann die Pflanze durch die geöffneten Stomata nun ungehindert verlassen. Eine Pflanze verliert etwa 90 Prozent ihres Wassers über die Stomata, obwohl diese nur etwa ein bis zwei Prozent der gesamten äußeren Blattoberfläche ausmachen. Die wachsartige Cuticula begrenzt den Wasserverlust auf der verbleibenden Blattoberfläche. Wie Sie sich erinnern werden, befinden sich die Stomata hauptsächlich auf der Blattunterseite. Da diese weniger Sonnenlicht als die Oberseite empfängt, reduziert sich dort die Transpiration.

Der Transpirationsstrom bringt aber nicht nur Wasser zu den Blättern. Er ist auch am Transfer von organischen Ionen und anderen Substanzen von den Wurzeln zum Spross und in die Blätter beteiligt. Die mit der Transpiration einhergehende Verdunstung verursacht eine Abkühlung des Blattes. Bezogen auf die Außentemperatur kann der Temperaturunterschied 10 bis 15°C betragen. Diese Verdunstungskühlung verhindert, dass sich das Blatt auf eine Temperatur erwärmt, die für die Photosynthesereaktionen wichtige Enzyme hemmt. Das gilt auch für andere Enzyme, die im Metabolismus der Pflanze eine Rolle spielen. In der Wüste lebende Sukkulenten tolerieren hohe Blatt-Temperaturen bei niedriger Transpirationsrate. In diesem Fall wäre der Wasserverlust durch Transpiration eine größere Bedrohung als die Überhitzung.

Transpiration ist kein Problem, solange die Blätter über die Wurzel genügend Wasser aus dem Boden aufnehmen können, um ihre Wasserverluste zu ersetzen. Wenn der Boden austrocknet und die Transpiration den Wassernachschub über das Xylem übersteigt, welken die Blätter, weil die Zellen ihren Turgordruck verlieren. An einem sonnigen, warmen, trockenen und windigen Tag ist die potentielle Transpirationsrate am größten, denn diese Umweltfaktoren begünstigen die Verdunstung von Wasser. Pflanzen sind diesen Parametern jedoch nicht hilflos ausgeliefert, denn sie können sich ihrer Umwelt anpassen. Es gibt Regulationsmechanismen für die Öffnungsweite der Stomata. Sie sorgen im Photosynthese-Transpirations-Kompromiss für eine ausgeglichene Wasserbilanz.

Das Öffnen und Schließen der Stomata

Jede Spaltöffnung wird von einem Paar Schließzellen flankiert. Die Schließzellen sind mit ihren jeweiligen epidermalen Nachbarn verbunden und überspannen jeweils eine Luftkammer (Atemhöhle), die zu einem Labyrinth von Interzellularen führt.



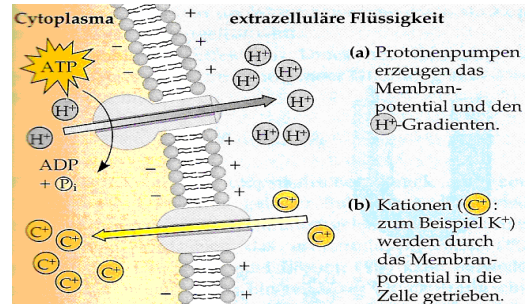
AUFGABENSTELLUNGEN

- Erstellen Sie ein Storyboard (Filmstreifen mit einzelnen Bildern) zu den einzelnen Phasen, nach denen das Öffnen und Schließen der Stomata abläuft!
- Entwerfen Sie ein Modellexperiment mit einem Fahrradschlauch!



Die Stomata öffnen sich im Gegensatz zu den C4-Pflanzen im Allgemeinen tagsüber und schließen sich nachts. Das verhindert unnötigen Wasserverlust, denn im Dunkeln findet eh keine Fotosynthese statt. Wenigstens drei Faktoren tragen zum Öffnen der Stomata nach Sonnenaufgang bei.

- Das Licht stimuliert die Schließzellen dazu, Kaliumionen anzureichern und somit durch Osmose turgeszent zu werden. Ein lichtempfindlicher Rezeptor für blaues Licht, der sich wahrscheinlich in der Plasmamembran der Schließzellen befindet, löst diese Reaktion aus. Der durch Blaulicht aktivierte Rezeptor stimuliert dann eine ATP-getriebene Protonenpumpe in der Plasmamembran der Schließzellen. Während Protonen in die eine Richtung gepumpt werden, wandern K^+ -Ionen als passiver Ladungsausgleich über eine erleichterte Diffusion in die Gegenrichtung durch die Plasmamembran (vergleiche Abbildung). Das benötigte ATP und die notwendigen Protonen entstammen der Fotosynthese der Chloroplasten, die sich ebenfalls in den Schließzellen befinden. Übrigens sind Schließzellen die einzigen Epidermiszellen mit Chloroplasten.
- Der CO_2 -Gehalt nimmt sofort dann in den Interzellularen ab, wenn die Fotosynthese im Mesophyll (Schwamm- und Palisadenparenchym) einsetzt. Bestimmte CO_2 -Fühler signalisieren den Schließzellen, sich zu öffnen. Der restliche Mechanismus gleicht dem unter 1.. Als Beweis dafür dient folgender Versuch: Stellt man eine Pflanze nachts in eine CO_2 -freie Kammer, so öffnet sie auch nachts ihre Stomata.
- Der dritte Faktor ist eine Art biologische Uhr in den Schließzellen. Alle eukaryotischen Organismen besitzen eine solche Uhr, mit der sie die Zeit irgendwie bestimmen können. Wahrscheinlich sind Stoffwechselprozesse dafür verantwortlich, die sich regelmäßig wiederholen. Am Ende einer Stoffwechselkette wird dann nach einer bestimmten Zeit wieder der Ausgangsstoff zurückgebildet, der zu Beginn des Kreislaufes einmal verbraucht wurde. Als *circadiane Rhythmik* bezeichnet man den rhythmischen Ablauf eines Vorgangs in einem 24-Stunden-Intervall.



a) Protonenpumpen bewirken indirekt den größten Teil des Transports von gelösten Bestandteilen durch die Plasmamembran einer Pflanzenzelle. Diese Pumpen halten eine Spannung (Membranpotential) und einen H^+ -Gradienten über die Membran hinweg aufrecht. b) Das Membranpotential ermöglicht den Eintritt von Kationen wie K^+ in die Zelle.

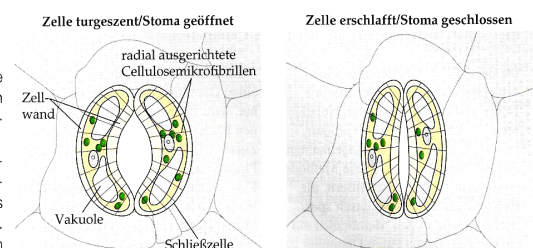
Schließzellen kontrollieren den Durchmesser der Spaltöffnungen, indem sie ihre Form verändern. Sie vergrößern oder verengen den Spalt zwischen den beiden Zellen (Abbildungen a und b).

Die Veränderungen im Turgordruck (Zellinnendruck, hauptsächlich durch die Füllung und somit den Innendruck der Vakuole bewirkt), die zum Öffnen und Schließen der Stomata führen, beruhen im Wesentlichen auf der umkehrbaren Aufnahme und Abgabe von Kaliumionen (K^+) durch die Schließzellen.

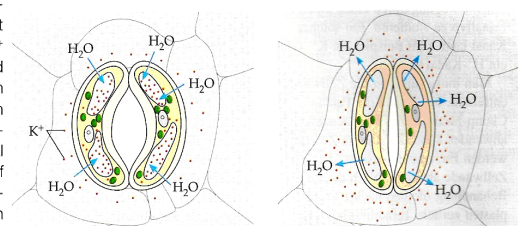
Die Stomata öffnen sich, wenn die Schließzellen aus den epidermalen Nachbarzellen aktiv K^+ aufnehmen

und speichern. Anschließend nehmen die Schließzellen durch Osmose Wasser auf. Dadurch werden sie turgeszent (durch Innendruck prallrund gefüllt) und schwellen an. Die Zellwände der Schließzellen sind nicht einheitlich dick. Bestimmte Stellen der Zellwände sind durch kreisförmig angeordnete Mikrofibrillen (siehe Aufbau der Zellwand von Helleborus-, Mniem- und Gramineentyp) verdickt. Diese strukturellen Anpassungen bewirken, dass sich die turgeszenten Schließzellen nach außen krümmen können. Die Lücke zwischen den Zellen vergrößert sich dann. Verlieren die Zellen Wasser, erschlafft sie und sinken in sich zusammen. Daraufhin schließt sich der Spalt.

Kontrollmechanismen für das Öffnen und Schließen der Stomata. a) Das Schema zeigt die Schließzellen einer Pflanze im turgeszenten und erschlafften Zustand. Die Schließzellen biegen sich in turgeszentem Zustand nach außen wegen der in den Zellwänden angeordneten Mikrofibrillen und der ungleichmäßigen Dicke der Wände. Schließzellen reagieren auf eine große Anzahl von Signalen. Dazu gehören sowohl Umweltfaktoren als auch in der Pflanze selbst ausgelöste Reize. Die Schließzellen verändern ihre Form durch Aufnahme oder Verlust von Wasser. Sie erweitern beziehungsweise verengen die zwischen ihnen liegende Öffnung. Diese Reaktion beeinflusst die Photosyntheserate und kontrolliert die Transpiration. b) Der Transport von K^+ (Kaliumionen) durch die Plasmamembran und den Tonoplasten verursacht Veränderungen im Turgor der Schließzellen. Die Stomata öffnen sich, wenn die Schließzellen Kalium akkumulieren (rote Punktierung). Das Wasserpotential der Zellen nimmt ab, und sie nehmen dann auf osmotischem Weg Wasser auf. Die Zellen werden turgeszent. Wandert K^+ aus den Zellen aus, schließen sich die Stomata.



(a) Veränderungen der Schließzellengestalt sowie Öffnen und Schließen der Stomata (Oberflächenansicht)



(b) Rolle des Kaliums beim Öffnen und Schließen der Stomata