

Stomatafrequenz bei Blättern von Vitis-Arten und -Sorten

von

H. DÜRING

Stomata frequency of leaves of Vitis species and cultivars

S u m m a r y . — The number of stomata per unit leaf area of 14 *Vitis* species and cultivars were counted, distinguishing between different parts of a leaf, between young and mature leaves and between leaves taken from the greenhouse and from the field.

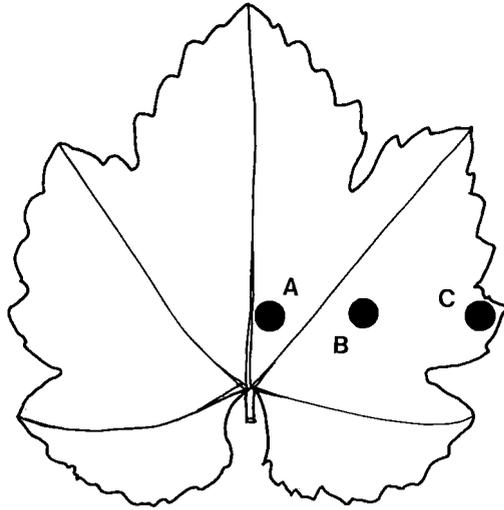
1. Leaves of all vines were shown to be hypostomatal, i. e. stomata were located on the lower leaf epidermis only.
2. Stomatal frequency of adult leaves taken from field-grown plants ranged from 173.6 (*V. rupestris*) to 349.3 (*V. cinerea*) per mm², the majority of species and cultivars indicating a stomatal frequency of 200—250 per mm².
3. In most cases there was no difference in the number of stomata per mm² located near to the central vein, in the middle part of a leaf half or near to the margin of a leaf.
4. Except of *V. vinifera* cultivars mature leaves had a smaller number of stomata per mm² compared to young leaves.
5. Young and mature leaves of field-grown grapevines had always more stomata per mm² than corresponding leaves taken from the greenhouse.

Einleitung

Im Boden-Pflanze-Atmosphäre-Kontinuum stellen die Spaltöffnungen der Blätter auch bei Reben lebenswichtige Regulationsorgane des Gasaustausches und der Wasserdampfabgabe dar. So gelangt der gesamte von den Rebblättern assimilierte Kohlenstoff durch die Stomata in die Pflanze, und der Anteil der durch die Stomata erfolgenden Transpiration liegt in einer Größenordnung von 80—95 % der gesamten Transpiration. Durch die raschen Bewegungen sind die Stomata in der Lage, bei Öffnung den für die Assimilation benötigten Gasaustausch zu ermöglichen, bei Schließung übermäßige Wasserverluste zu verhindern und somit eine optimale Anpassung der Pflanzen an die Standortgegebenheiten zu ermöglichen. Hierbei erfordern ständige Veränderungen innerer Zustandsgrößen, besonders des Wasserpotentials und der CO₂-Konzentration, aber auch Veränderungen der Umweltfaktoren wie Licht, Temperatur, Wasser und Wind Adaptionsreaktionen der Stomata (RASCHKE 1975, DÜRING 1976 a, 1976 b, 1978, 1979, COWAN 1977). Über diese Regulationsmechanismen hinaus haben die verschiedenen Geno- und Ökotypen die Form, Zahl und Lage ihrer Stomata den jeweiligen Standortbedingungen angepaßt.

Material und Methoden

Im Frühsommer 1979 wurden die für die Stomatazählung benötigten Blätter entweder wurzelecht wachsenden Pflanzen des Sortiments der BFAR („Freilandpflanzen“) oder wurzelechten Topfpflanzen im Gewächshaus („Gewächshauspflanzen“) entnommen. Als „jung“ wird hierbei das 3.—4. Blatt, als „ausgewachsen“ das 6., 7., . . . Blatt bezeichnet. Nach der Messung der Blattfläche wurden aus drei Blatt-



Untersuchte Blattbereiche: A = an den Mittelnerv angrenzende Blattfläche, B = Mitte einer Blatthälfte, C = Blattrand.
 The leaf areas examined: A = adjacent to the central vein, B = middle part of a leaf half, C = near to the margin.

bereichen (s. Abb.), und zwar ausschließlich interkostal, mittels eines Papierlochereis kreisförmige Scheiben entnommen. In Anlehnung an KIGER (1971) wurden die Blattscheiben in einer Jeffrey-Lösung (10 %ige wäßrige CrO_3 -Lösung und 10 %ige HNO_3 1:1 v/v) bei Raumtemperatur belassen, bis das Mesophyll mazeriert war. Die Dauer dieses Prozesses war von der Blattstärke der einzelnen Sorten und Arten sowie dem Blattalter abhängig. Die oberen und unteren Epidermen wurden nun voneinander getrennt, in destilliertem Wasser gespült und in eine wäßrige Jod-Jodkalium-Lösung gelegt, um die stärkehaltigen Schließzellen sichtbar zu machen. Nach einer erneuten Spülung in destilliertem Wasser wurden die Stomata mit Hilfe eines Binokulars (Objektiv 10/0,25, Okular $8\times$ mit Zählgitter, 100 Quadrate à $216\ \mu\text{m}^2$) gezählt. Je Variante wurden 60–360 Einzelzählungen durchgeführt.

Ergebnisse

1. Stomatafrequenz bei *Vitis*-Arten und -Sorten

Bei jungen und ausgewachsenen Blättern zweier *V. vinifera*-Sorten, mehrerer *V.*-Arten, Unterlagssorten sowie einer interspezifischen Kreuzung aus dem Sortiment der BFAR wurden die Stomata der verschiedenen Blattregionen gezählt.

Stichprobenartig wurde hierbei zunächst die Epidermis der Blattoberseite untersucht; in allen Fällen waren hier keine Stomata zu finden; d. h. die Blätter der untersuchten Formen können als hypostomatisch angesprochen werden. Aus Tabelle 1 geht hervor, daß die Stomatazahl je Flächeneinheit bei den einzelnen Formen — betrachtet man die Mittelwerte — stark variierte. So reichten die Stomatazahlen bei

Tabelle 1

Anzahl der Stomata je mm² bei jungen und ausgewachsenen Blättern mehrerer *Vitis*-Arten und -Sorten im Freiland

Number of stomata per mm² of young and mature leaves of several field-grown *Vitis* species and cultivars

Sorte/Art	Junge Blätter				Ausgewachsene Blätter			
	A	B	C ¹⁾	\bar{x}	A	B	C	\bar{x}
<i>V. vinifera</i> cv. Forta	234,8	235,2	232,1	234,0	231,6	243,1	242,8	239,2
<i>V. vinifera</i> cv. Optima	227,5	227,1	225,1	226,6	267,8	273,1	272,9	271,3
<i>V. amurensis</i>	285,1	279,9	278,3	281,1	272,9	278,7	278,6	276,7
<i>V. berlandieri</i>	268,9	276,9	281,3	275,7	239,4	235,6	234,5	236,5
<i>V. cinerea</i>	372,4	377,6	378,6	376,2	342,8	349,8	355,2	349,3
<i>V. rupestris</i>	190,6	175,0	166,3	177,3	176,0	173,9	170,9	173,6
Teleki 5 C	250,1	232,0	248,8	243,6	199,2	205,9	208,7	204,6
SO 4	265,1	268,4	267,8	267,1	215,7	219,9	217,4	217,7
Kober 5 BB	294,7	302,2	293,2	296,7	229,5	231,5	232,4	231,1
B-6-18 ²⁾	242,0	238,0	237,6	239,2	230,6	230,2	232,0	230,9

¹⁾ Blattbereiche s. Abb.

²⁾ (*Vitis riparia* × Gamay) F₂ × Foster's White Seedling.

Tabelle 2

Anzahl der Stomata je mm² bei jungen und ausgewachsenen Blättern von Gewächshaus- (I)
und Freilandreben (II)

Number of stomata per mm² of young and mature leaves of grapevines grown in a glass-
house (I) and in the field (II)

Variante	Sorte	Junge Blätter				Ausgewachsene Blätter			
		A	B	C ¹⁾	\bar{x}	A	B	C	\bar{x}
I	Riesling	144,6	142,2	140,3	142,4	161,0	157,7	152,9	157,2
	Silvaner	176,6	167,0	166,7	170,1	173,2	172,7	170,7	172,2
	Müller-Thurgau	199,9	189,4	192,9	194,1	208,6	209,4	206,8	208,3
	Bacchus	184,6	180,9	186,9	184,1	212,7	214,2	214,6	213,8
II	Riesling	191,8	191,6	191,7	191,7	201,0	214,5	214,2	209,9
	Silvaner	183,4	184,6	181,5	183,2	182,9	182,1	190,3	185,1
	Müller-Thurgau	201,7	197,1	195,3	198,0	246,1	244,3	244,0	244,8
	Bacchus	230,2	236,0	233,9	233,4	235,4	235,7	238,2	236,4

¹⁾ Blattbereiche s. Abb.

jugen Blättern von Freilandpflanzen von 177,3 bis 349,3/mm². Ein Vergleich der Stomatahäufigkeit aller Formen ergab signifikante Unterschiede (GD = 1 %); nur zwischen Forta und *V. berlandieri* sowie zwischen Kober 5 BB und B-6-18 waren solche Unterschiede nicht festzustellen. Bei jungen wie bei ausgewachsenen Blättern war im allgemeinen kein deutlicher Unterschied in der Verteilung der Stomata auf einzelne Blattpartien zu beobachten; eine Ausnahme bildeten ausgewachsene Blätter von *V. cinerea*, die einen signifikanten Anstieg der Stomatazahl (GD = 1 %) von 342,8/mm² im Bereich A über 349,8 im Bezirk B auf 355,2 in der Zone C erkennen ließen, und junge Blätter von *V. rupestris*, bei denen eine signifikante Abnahme der Stomatahäufigkeit (GD = 1 %) von 190,6 (A) über 175,0 (B) bis auf 166,3 (C) zu verzeichnen war.

Gegenüber den jungen Blättern wurden mit Ausnahme der *V. vinifera*-Sorten bei den ausgewachsenen Blättern stets weniger Stomata je Flächeneinheit gezählt (vgl. hierzu auch Tabelle 2).

2. Stomatahäufigkeit bei Gewächshaus- und Freilandpflanzen

Untersuchungen von feucht und trocken kultivierten Reben hatten in früheren Arbeiten deutliche morphologische und physiologische Unterschiede ergeben (DÜRING 1979). So erschien es interessant, die Stomatahäufigkeit von Pflanzen, die unter feuchterem und wärmerem Gewächshausklima gehalten wurden, mit der von Freilandpflanzen zu vergleichen.

In Tabelle 2 sind die Ergebnisse zur Stomatahäufigkeit bei jungen und ausgewachsenen Riesling-, Silvaner-, Müller-Thurgau- und Bacchus-Pflanzen wiedergegeben, die unter Gewächshaus- und Freilandbedingungen wuchsen. Junge und ausgewachsene Blätter aller Sorten entwickelten im Freiland stets mehr Stomata je Flächeneinheit als im Gewächshaus. Die stärkste Umweltmodifikation war bei Riesling festzustellen; Freilandpflanzen wiesen hier bei ausgewachsenen Blättern 52,7 Stomata/mm² mehr auf als Gewächshauspflanzen. Die geringste Modifikabilität zeigte Silvaner; hier betrug die Differenz nur 12,9 Stomata/mm² (signifikant bei GD = 1 %).

Innerhalb der Freiland- und Gewächshauspflanzengruppen waren die Unterschiede zwischen allen Sorten signifikant (GD = 1 %), mit Ausnahme von Bacchus und Müller-Thurgau bei den Gewächshauspflanzen. Generell wurden bei Silvaner die geringsten, bei Bacchus und Müller-Thurgau die höchsten Stomatazahlen ermittelt.

Tabelle 3

Klassifizierung von *Vitis*-Arten und -Sorten nach ihrer Stomatahäufigkeit (Freilandpflanzen, ausgewachsene Blätter)

Vitis species and cultivars arranged according to their stomatal frequency (field-grown plants, mature leaves)

Stomatazahl je mm ²	Arten/ Sorten
150—200	<i>V. rupestris</i> , Silvaner
201—250	<i>V. berlandieri</i> , Teleki 5 C, SO 4, Kober 5 BB, B-6-18, Riesling, Müller-Thurgau, Bacchus, Forta
251—300	<i>V. amurensis</i> , Optima
301—350	<i>V. cinerea</i>

Ähnlich wie bei den in Tabelle 1 wiedergegebenen Ergebnissen ist auch in Tabelle 2 kein Unterschied in der Verteilung der Stomata in einzelnen Partien des Blattes festzustellen. Es fällt jedoch auf, daß ähnlich wie bei Forta und Optima (Tabelle 1) auch die ausgewachsenen Blätter von Riesling, Silvaner, Müller-Thurgau und Bacchus mehr Stomata besitzen als die jungen Blätter.

Insgesamt zeigen die Zählungen (Tabelle 3), daß die Stomatazahl ausgewachsener Blätter von Freilandpflanzen bei der Mehrzahl der untersuchten Formen zwischen 200 und 250/mm² beträgt. Darunter liegen nur *V. rupestris* und Silvaner, darüber *V. amurensis*, Optima und *V. cinerea*.

Diskussion

Stomatazählungen wurden bei Rebblättern von MARTIN (1977) an Gewächshauspflanzen der Sorte Aris durchgeführt; hierbei wurden im Durchschnitt 122,2 (\pm 21,6) Stomata/mm² ermittelt. LIU *et al.* (1978) zählten bei Freilandreben von *V. labruscana* cv. Concord 356,4 (\pm 25,0) Stomata/mm². FREGONI *et al.* (1978) geben Stomatafrequenzen bei verschiedenen Unterlagssorten an, die von 105 bis 188/mm² reichen; bei der Sorte Kober 5 BB wurden 146 Stomata/mm² gezählt, deutlich weniger also als bei unseren Untersuchungen (231,1). Möglicherweise handelt es sich hierbei um Gewächshauspflanzen, bei denen in unseren Versuchen eine Verminderung der Stomatadichte festzustellen war. Darauf wird an späterer Stelle näher eingegangen.

Die vorliegenden Bestimmungen der Stomatazahl bei *V.*-Arten und -Sorten lassen eine unterschiedliche Stomatafrequenz bei jungen und ausgewachsenen Blättern erkennen. Bei den *V.-vinifera*-Sorten wurden in allen Fällen an ausgewachsenen Blättern mehr Stomata gezählt als bei jungen Blättern. Dies erscheint insofern erklärbar, als die Stomata der Dikotyledonen nach ESCHRICH (1976) sich nicht gleichzeitig entwickeln, sondern sich asynchron aus Meristemoiden differenzieren. Das bedeutet, mit zunehmender Blattfläche werden mehr Stomata ausdifferenziert. Vergleicht man allerdings die Stomatazahlen der jungen und ausgewachsenen Blätter aller übrigen Formen, so ist gegenüber den jungen Blättern bei den ausgewachsenen Blättern eine Abnahme festzustellen. Offenbar waren die Stomata der amerikanischen Wildformen und deren Nachkommen bereits bei den jungen Blättern ausdifferenziert, so daß die Stomatazahl je Flächeneinheit in diesen Fällen nach einer Ausdehnung der Blattfläche abnahm. Gegenüber den Gewächshauspflanzen hatten Freilandpflanzen stets eine höhere Stomatafrequenz. Eine solche durch die Umweltbedingungen erhöhte Stomatadichte ist ein anatomisches Charakteristikum xeromorpher Pflanzen (KREBB 1974). Nach MAXIMOW (1929) (zit. STÄLFELT 1956) führen trockene Luft- und Bodenverhältnisse zu einer erhöhten Stomatafrequenz, bedingt durch die Entwicklung kleinerer Epidermiszellen bei Trockenheit. Diese Anpassung ist insofern zweckmäßig, als sie einen intensiven Gasaustausch ermöglicht, „wenn die Außenbedingungen, vor allem im Hinblick auf den Wasserhaushalt, günstig sind. Dadurch wird der Nachteil einer zeitlich begrenzten Photosynthesetätigkeit bei Xerophyten z. T. kompensiert“ (KREBB 1974). Die höhere Stomatafrequenz bei Xerophyten hat darüber hinaus vermutlich einen positiven Effekt auf die Blattemperatur, denn bei einer höheren Stomatafrequenz ist eine intensivierete Kühlung des Blattes zu erwarten.

Die Frage, ob über diese ontogenetische Adaptationsreaktion hinaus grundsätzlich Formen mit hoher Stomatafrequenz trockenresistenter sind als solche mit einer

relativ geringen Anzahl, ist aufgrund der vorliegenden Befunde nicht zu beantworten, da das Merkmal „Trockenresistenz“ eine polyfaktorische Eigenschaft darstellt, in die neben der Wasserabgabe auch das Wasseraufnahme-, Wasserleitungs- und Wasserspeichungsvermögen eingeht. Bei einigen Formen ist zwar eine negative Korrelation zwischen der Stomatafrequenz und der Trockenresistenz erkennbar; so besitzen bei einem Vergleich ausgewachsener Blätter von Freilandpflanzen trockenresistente Formen wie *V. cinerea*, *V. amurensis* und *V. berlandieri* relativ mehr Stomata je mm² als trockenempfindliche Formen wie *V. rupestris* oder die Sorte Silvaner. Doch zeigt andererseits die trockenempfindliche Sorte Müller-Thurgau mehr Stomata je mm² als die trockenresistente Sorte Riesling.

Ein Indiz für das Ausmaß des Adaptationsvermögens einer Art oder Sorte an trockene Standorte ergibt sich dagegen, wenn man die Modifikation der Stomatafrequenz durch Umwelteinflüsse betrachtet. Vergleicht man die Differenzen der Stomatafrequenzen von Gewächshaus- und Freilandpflanzen, so zeigt sich, daß der trockenresistente Riesling eine hohe, der sehr empfindliche Silvaner dagegen eine sehr geringe Umweltmodifikabilität der Stomatafrequenz aufweist. Ob sich hieraus praktische Konsequenzen, z. B. die Entwicklung einer frühdiagnostischen Methode der Trockenresistenz, ergeben, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Zusammenfassung

Bei 14 *Vitis*-Arten und -Sorten wurden die Stomata der Blätter gezählt. Hierbei wurde zwischen einzelnen Blattpartien, jungen und ausgewachsenen Blättern sowie Gewächshaus- und Freilandpflanzen unterschieden.

1. Die Blätter der untersuchten *V.*-Formen sind als hypostomatisch anzusprechen; d. h. die Stomata liegen ausschließlich auf der Blattunterseite.
2. Bei ausgewachsenen Blättern von Freilandpflanzen ergeben sich Stomatazahlen, die zwischen 173,6 (*V. rupestris*) und 349,3/mm² (*V. cinerea*) liegen; bei der Mehrzahl der Formen liegt die Stomatafrequenz zwischen 200 und 250/mm².
3. Die Stomatafrequenz einzelner Blattpartien ist nur in wenigen Fällen unterschiedlich.
4. Bei ausgewachsenen Blättern ist bei den *V. vinifera*-Sorten eine höhere, bei allen anderen Arten eine geringere Stomatafrequenz festzustellen.
5. Junge und ausgewachsene Blätter von Freilandpflanzen besitzen in allen Fällen mehr Stomata/mm² als die entsprechenden Blätter von Gewächshauspflanzen.

Der Autor dankt der Deutschen Forschungsgemeinschaft für ihre Unterstützung und den Herren BECKER und HESS für ihre technische Mitarbeit.

Literatur

- COWAN, J. R., 1977: Stomatal behaviour and environment. *Adv. Bot. Res.* 4, 117—228.
- DÜRING, H., 1976 a: Untersuchungen zur Regulation der Stomatabewegungen bei Reben. *Angew. Bot.* 50, 61—70.
- — —, 1976 b: Untersuchungen zur Umweltabhängigkeit der stomatären Transpiration bei Reben. I. Beleuchtungsstärke und Luftfeuchtigkeit. *Vitis* 15, 82—87.
- — —, 1978: Untersuchungen zur Umweltabhängigkeit der stomatären Transpiration bei Reben. II. Ringelungs- und Temperatureffekte. *Vitis* 17, 1—9.
- — —, 1979: Wirkungen der Luft- und Bodenfeuchtigkeit auf das vegetative Wachstum und den Wasserhaushalt bei Reben. *Vitis* 18, 211—220.

- ESCHRICH, W., 1976: *Straßburger's Kleines Botanisches Praktikum für Anfänger*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- FREGONI, M., SCIENZA, A. et MIRAVALLE, R., 1978: Evaluation précoce de la résistance des porte-greffes à la sécheresse. In: *Génétique et amélioration de la vigne. Iie Symp. Intern. sur l'Amélioration de la Vigne, Bordeaux 1977*, 287—296. INRA, Paris.
- KIGER, R. W., 1971: Epidermal and cuticular mounts of plant material obtained by maceration. *Stain Technol.* 46, 71—75.
- KREBB, K.-H., 1974: *Ökophysiologie der Pflanzen*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- LIU, W. T., POOL, R., WENKERT, W. and KRIEDEMANN, P. E., 1978: Changes in photosynthesis, stomatal resistance and abscisic acid of *Vitis labruscana* through drought and irrigation cycles. *Amer. J. Enol. Viticult.* 29, 239—246.
- MARTIN, Ch., 1977: Die Veränderungen der Photosynthese, der Assimilattranslokation und der Respiration von Rebenorganen unter dem Einfluß des Reblausbefalls. Diss. Univ. Hohenheim.
- RASCHKE, K., 1975: Stomatal action. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 26, 309—340.
- STÄLPFELT, M. G., 1956: Die stomatäre Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen. In: RUHLAND, W. (Hrsg.): *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. III, Pflanze und Wasser, 351—426. Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg.

Eingegangen am 20. 2. 1980

Dr. H. DÜRING
BFA für Rebenzüchtung
Geilweilerhof
D 6741 Siebeldingen