

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Mikrokryoskopische Untersuchungen zur Turgorregulation von *Chaetomorpha Linum*¹

VON HANSWERNER KESSELER

1. Einleitung

Alle marinen Organismen, die in Meeresgebieten leben, deren Salzgehalt infolge besonderer meteorologischer, jahreszeitlicher oder geographischer Bedingungen ständigen Schwankungen unterworfen ist, müssen über Schutzmechanismen verfügen, die einen möglichst ungestörten Ablauf derjenigen physikochemischen Vorgänge gewährleisten, welche die Kontinuität der für biologische Systeme charakteristischen Lebensäußerungen sichern und damit die Erhaltung der Art in diesen Räumen garantieren.

Durch Untersuchungen an marinen Tieren konnte bereits manche Frage nach den Ursachen der Resistenz euryhaliner Formen gegenüber den ungünstigen Auswirkungen eines „rauen osmotischen Klimas“ (GESSNER 1957) in befriedigender Weise beantwortet werden (Literatur vgl. REMANE & SCHLIEPER 1958).

Demgegenüber gibt es bisher nur wenige botanische Arbeiten, die sich — abgesehen von der bloßen Feststellung der Resistenzgrenzen einiger Meeresalgen (Literatur vgl. SCHWENKE 1957, 1958) — mit einer eingehenderen Analyse der durch Salzgehaltsänderungen ausgelösten Vorgänge befassen (Literatur vgl. HOFFMANN 1943).

Die Besiedlung eines Meeresraumes mit stark wechselndem Salzgehalt, wie ihn z. B. die westliche Ostsee darstellt, durch Meeresalgen ist offenbar nur dann möglich, wenn die betreffenden Arten die Fähigkeit besitzen, die durch Salzgehaltsänderungen des Außenmediums verursachten osmotischen Belastungen irgendwie zu kompensieren und den lebenswichtigen Turgor, der in den meisten Fällen zur mechanischen Festigung und Stützung der Thalli wesentlich beiträgt, unter allen Umständen aufrechtzuerhalten bzw. möglichst schnell den veränderten Bedingungen anzupassen. Dies kann aber nur geschehen, indem das osmotische Potential des Zellsaftes im gleichen Sinn und Ausmaß geändert wird, wie das des Außenmediums.

Dieser als Turgorregulation bekannte Vorgang bedingt also bei Meeresalgen eine dauernde Änderung des osmotischen Zellsaftpotentials in strenger Abhängigkeit von den jeweiligen Salzgehaltsverhältnissen des Standortes.

Demgegenüber ist bei den marinen Tieren mit steigender Organisationshöhe eine Tendenz zur Osmoregulation, d. h. zur Aufrechterhaltung eines möglichst konstanten osmotischen Wertes der Körpersäfte erkennbar, die das Tier von den zufälligen Gegebenheiten des Außenmediums unabhängig macht²).

Die Untersuchung der Turgorregulationsvorgänge bei Meeresalgen hat die Möglichkeit einer sicheren Erfassung von Änderungen des osmotischen Zellsaftpotentials zur Voraussetzung. Bei Landpflanzen bedient man sich zu dessen Bestimmung in erster Linie der plasmolytischen Methode, die hier wegen der luftgefüllten Interzellularräume

¹) Gekürzte Wiedergabe eines Teiles der Dissertation des Verfassers, die auf Anregung von Herrn Professor Dr. C. HOFFMANN im Institut für Meereskunde der Universität Kiel angefertigt wurde. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. C. HOFFMANN, zum 60. Geburtstag in Dankbarkeit gewidmet.

²) Z. Zt. wird im Schrifttum auch für die Turgorregulationsvorgänge noch häufig der Terminus „Osmoregulation“ gebraucht. Im Interesse einer klaren Unterscheidung der zu ganz verschiedenen Ergebnissen führenden Vorgänge erscheint es mir jedoch angebracht, dies auch durch eine saubere Trennung der Begriffe zum Ausdruck zu bringen.

unter gewissen Bedingungen noch zu recht brauchbaren Ergebnissen führt (STADELMANN 1956).

Bei Meeresalgen liefert diese Methode jedoch recht fragwürdige Resultate, da die quantitativ nur schwer zu erfassenden Vorgänge der Membranquellung und Turgor-dehnung Werte vortäuschen können, die ein Vielfaches des tatsächlichen osmotischen Zellsaftpotentials betragen (vgl. HOFFMANN 1932a). Ein Vergleich der von KYLIN (1938, plasmolytisch) und KESSELER (1957, 1958, mikrokryoskopisch) an *Bryopsis plumosa* erhaltenen Ergebnisse zeigt dies mit aller Deutlichkeit.

Auch die bei Landpflanzen mit gutem Erfolg anwendbare Preßsaftkryoskopie (WALTER 1928; u. a.) liefert bei Meeresalgen keine verlässlichen Resultate (MOSEBACH 1936). Es bleibt also nur noch die mikrokryoskopische Untersuchung des reinen Zellsaftes als letzte Möglichkeit. Diese Methode wurde jedoch erst in jüngster Zeit so weit vervollkommen, daß die experimentelle biologische Forschung sich ihrer mit Erfolg bedienen konnte (RAMSEY 1949; HARGITAY et al. 1951; KINNE 1952; KESSELER 1957, 1958). Trotz ihrer hohen Leistungsfähigkeit ist sie wegen der extremen Kleinzelligkeit vieler Meeresalgen und der damit verbundenen Schwierigkeiten bei der Saftentnahme vorerst nur auf wenige Formen — in der Hauptsache aus den Familien der Valoniaceen, Characeen und Cladophoraceen — anwendbar.

Für die Untersuchung der Turgorregulation kommen von diesen jedoch nur Vertreter der letztgenannten Familie in Frage, da nur deren Verbreitungsgebiet sowohl Süßwasserstandorte als auch rein marine Biotope umfaßt.

2. Bisherige Ergebnisse und allgemeine Problemstellung

Geht man von den beiden in natura niemals ausschließlich verwirklichten anti-thetischen Idealfällen der völligen physikalischen Permeabilität des Protoplasmas für die Stoffe des Außenmediums bzw. seiner völligen Impermeabilität gegenüber denselben aus, so ergeben sich folgende Möglichkeiten für den Mechanismus der Turgorregulation

1. Erzeugung und Aufrechterhaltung des Turgors können bei völliger Permeabilität des Protoplasmas für die Stoffe des Außenmediums nur durch im Zellsaft gelöste, osmotisch aktive, biogene Substanzen gewährleistet werden, für welche der Plasmaschlauch impermeabel ist (Osmometermodell). Die „Regulation“ erfolgt in diesem Falle passiv durch Diffusion. Die Stoffe des Außenmediums müssen sich demnach in annähernd gleicher Konzentration und gleichem Verhältnis zueinander auch in der Vakuole vorfinden.

2. Die Turgorerzeugung und -regulation ist bei völliger physikalischer Impermeabilität des Protoplasmas nur auf aktivem Wege möglich. Hierfür sind theoretisch zwei Extremfälle denkbar:

- a) Die Stoffe des Außenmediums werden aktiv in der Vakuole gespeichert (physiologische Permeabilität, HÖBER 1943; nichtosmotische Stoffaufnahme bzw. -abgabe, BOGEN 1956).
- b) Die Turgorerzeugung und -regulation erfolgt durch Ana- bzw. Katatonose, d. h. durch Synthese oder Abbau osmotisch wirksamer Stoffe resp. durch Umwandlung osmotisch unwirksamer Speicherprodukte in osmotisch aktive Substanzen.

Die ohne Zweifel sehr anziehende Osmometervorstellung wurde schon von DREVS (1896) zur Erklärung der bei Meeresalgen beobachteten Turgorregulationsvorgänge herangezogen. Er fand, daß bei Hungerkulturen (Dunkelheit, CO₂-Entzug) verschiedener Objekte, darunter auch *Chaetomorpha linum*, die Regulation in der gleichen Weise erfolgte wie bei Kulturen in gutem Ernährungszustand bei ausreichender Beleuchtung. Demgemäß dürften die Lichtverhältnisse für das Zustandekommen der eigentlichen Regula-

tionsvorgänge ohne Bedeutung sein, zumal Salzgehaltsschwankungen, soweit sie gezeitenbedingt oder von der Großwetterlage abhängig sind, ja keinerlei Tagesperiodizität aufweisen.

Durch chemische Analyse von „gesteigertem“ und normalem Material (*Ulva* und *Enteromorpha*) stellte DREVS ferner fest, daß es „ausgeschlossen ist, daß eine Regulation durch Neubildung osmotischer Stoffe aus Assimilaten stattfindet“ (p. 122).

DREVS folgert daraus, daß die Regulation durch Permeation der Salze des Außenmediums erfolgen müsse, was er durch die Ergebnisse von Aschenanalysen an gesteigertem und ungesteigertem Material bestätigt fand, da sich für ersteres ein höherer Gehalt an Mineralsalzen ergab. Er zog daraus den Schluß, daß der osmotische Wert des Zellsaftes von Meeresalgen sich aus zwei Komponenten zusammensetzt: einer konstanten, die für den Überdruck verantwortlich zu machen sei und einer zweiten, die mit der Außenkonzentration wechsele. Die Natur der für den Überdruck verantwortlich zu machenden Substanz konnte er jedoch nicht aufklären.

An *Chaetomorpha aerea* konnte später BUCHHEIM (1915) nachweisen, daß nach Übertragung des Materials in Meerwasser- und Meerwasser-Zucker-Lösungen höherer Konzentrationen eine Turgorregulation erfolgte, nicht aber nach Überführung in reine konzentriertere Zuckerlösungen¹⁾. „Also ist anzunehmen, daß das Eindringen des Salzes jedenfalls bei der Turgorsteigerung bei Meeresalgen mitspielt“ (BUCHHEIM 1915). Gemäß diesen Untersuchungsergebnissen scheidet also der Gesichtspunkt der Ana- bzw. Katatonose als wesentliches Funktionsprinzip der Turgorregulation von *Chaetomorpha linum* aus.

BIEBL, der die von ihm als „Osmoregulation“ bezeichneten Vorgänge der Turgorregulation an *Enteromorpha clathrata* mit der Plasmolysemethode studiert hat (1956), hebt hervor, daß die nach dem Osmometerprinzip erfolgende Turgorregulation ohne Zweifel ökonomischer sei als eine aktive Salzspeicherung. Es ist jedoch klar, daß ein solches Regulationsprinzip die Aufrechterhaltung eines spezifischen Ionenmilieus als Voraussetzung für den ungestörten Ablauf der Lebensprozesse unmöglich machen würde. Ein solches ist aber bei allen daraufhin untersuchten Organismen vorgefunden worden und „A major problem of all living systems is the maintenance within the cell of a chemical composition which differs both quantitatively and qualitatively from that of the external environment. Such regularity of cellular composition is essential to life“ (SCOTT & HAYWARD 1955, p. 35).

Bei strenger Gültigkeit des Osmometerprinzips wäre nun zu fordern, daß bei den Meeresalgen Konzentration und Verhältnis der Mineralsalze im Innen- wie im Außenmedium gleich sind, und die Größe der „Überdruckkonstanten“ allein der Wirkung von Substanzen zuzuschreiben ist, die biogener Natur sind und nicht im Außenmedium vorkommen.

Gemäß den Ergebnissen von Zellsaftanalysen der hierfür geeigneten Objekte (*Halicystis*, *Valonia*, *Chara*, *Nitella*) ist dies jedoch nicht der Fall, wie die in Tabelle 1 aufgeführten Werte zeigen. Sie wurden von COLLANDER (1930) nach Ergebnissen von OSTERHOUDT & DORCAS (1925) zusammengestellt und durch seine eigenen Befunde an *Chara ceratophylla* ergänzt (vgl. auch HAAS 1955, p. 337).

¹⁾ Die gleiche Beobachtung konnte ich selbst im Verlaufe meiner gegenwärtigen Untersuchungen auch an *Chaetomorpha linum* machen.

Tabelle 1

Absolute und relative (i. Verh. z. Außenmed.) Zusammensetzung des Zellsaftes von *Halicystis spec.*, *Valonia macrophysa* und *Chara ceratophylla* bezüglich der sechs Hauptionen des Seewassers (verändert nach COLLANDER 1936)

Ion	<i>Halicystis spec.</i>		<i>Val. macrophysa</i>		<i>Chara ceratoph.</i>	
	absolut	relativ	absolut	relativ	absolut	relativ
K	16	1,3	515	43	88	63
Na	581	1,1	90	●,19	142	2,4
Ca	77	0,7	3,4	0,15	10,5	2,9
Mg	31	0,27	Spur	—	31	2,4
Cl + Br	626	1,1	597	1,1	225	3,1
SO ₄	Spur?	—	1,0	0,0015	7,8	1,4

Die mit „absolut“ überschriebenen Spalten enthalten die Angaben in mVal/l, die mit „relativ“ überschriebenen das Verhältnis von Zellsaft zu Meerwasser.

Von HOAGLAND & DAVIS (1923) an *Nitella clavata* ausgeführte Zellsaftanalysen wie auch Leitfähigkeitsmessungen COLLANDERS (1930) an *Chara ceratophylla* zeigen weiter, daß im Zellsaft dieser Algen keine kolloiden Stoffe vorliegen, die als Adsorbenten für die gelösten Ionen in Frage kommen könnten. Diese liegen vielmehr in frei gelöster Form vor.

Ganz analoge Befunde erhielten A. MEYER (1891) und OSTERHOUT (1929) an *Valonia*. Demgemäß scheidet also das Osmometerprinzip zur Erklärung des Turgors von *Valonia*, *Chara* und *Nitella* aus. Ähnliches dürfte gemäß den von SCOTT & HAYWARD (1955) geltend gemachten Gründen für alle Objekte zutreffen, bei denen gezeigt werden konnte, daß die Ana- bzw. Katatonose nicht als wesentliches Prinzip der Turgorregulation in Frage kommen kann, besonders also auch für unser Objekt *Chaetomorpha linum*.

Es sind nun von verschiedenen Autoren Modelle entworfen worden (vgl. OSTERHOUT 1933, 1952), mit deren Hilfe versucht werden sollte, die beobachteten Speichervorgänge auf rein mechanischem Wege zu erklären. In einer zusammenfassenden Darstellung und Diskussion der Akkumulationsphänomene kommt OSTERHOUT (1952) jedoch zu dem Schluß, daß keines dieser Modelle die gleichzeitige Speicherung von Anionen und Kationen erklären könne, denn die Ionenprodukte der betreffenden Salze müßten bei all diesen Modellen innen wie außen gleich sein. Dies gilt insbesondere für die Anwendung des DONNAN-Prinzips, auf Grund dessen eine beschränkte Speicherung von Kationen im Zellsaft erklärt werden könnte. Die Konzentration der diffusiblen Anionen muß dann aber in der Zelle geringer sein als im Außenmedium.

Auch dies widerspricht jedoch den Beobachtungen der genannten Autoren und trifft nicht einmal für *Halicystis* zu, deren relativ geringe Ionenspeicherung (vgl. Tabelle 1) man noch am ehesten der Wirkung eines DONNAN-Effektes zuzuschreiben geneigt sein könnte. Für Algen mit hohem Turgor scheidet diese Erklärungsmöglichkeit schon von vornherein aus, da durch den DONNAN-Effekt nur verhältnismäßig geringfügige osmotische Potentialdifferenzen hervorgerufen werden können (vgl. NETTER 1951, p. 104ff.).

Es dürften daher aller Wahrscheinlichkeit nach in erster Linie aktive Mechanismen an den Vorgängen der Turgorregulation von *Chaetomorpha linum* beteiligt sein. Lediglich solche Stoffe, die innen in annähernd gleicher Konzentration vorliegen wie außen, bzw. deren Ionenprodukte innen wie außen annähernd gleich sind, mögen auch durch physikalische Diffusion in die Zelle gelangen. Ist hingegen die Konzentration oder das Ionenprodukt einer solchen Substanz in der Zelle kleiner als im Außenmedium, so muß unter Umständen — z. B. besonders dann, wenn das Konzentrationsverhältnis $C_a : C_i$ unter gleichen Bedingungen immer einen konstanten Wert aufweist, der sich

verhältnismäßig rasch einstellt — mit dem Eingreifen aktiver Abgabemechanismen gerechnet werden, die für die Einstellung eines solchen stationären Zustandes verantwortlich zu machen sind.

In letzter Zeit konnten solche Vorgänge, die von Landpflanzen schon seit längerem bekannt sind (Literatur vgl. BURSTRÖM 1953/55, KRAMER 1956), auch bei Meeresalgen erstmalig nachgewiesen und z. T. sogar in ihren einzelnen Phasen eingehend untersucht werden (SCOTT & HAYWARD 1955).

Demgemäß scheint also für alle Pflanzen einschließlich der Meeresalgen die Feststellung KRAMERS zu gelten: „The numerous data of this type which are available show that plants exercise considerable control over the amounts of various elements which they absorb. Not only are some species able to accumulate certain elements until the concentration inside is much higher than that in the environment, but they are able to exude other elements and maintain an internal concentration which is lower than that in their root environment“ (1956, p. 291).

3. Material und Methode

Die folgenden Untersuchungen wurden mit der mikrokryoskopischen Methode an *Chaetomorpha linum* durchgeführt, nachdem Orientierungsmessungen an verschiedenen Meeresalgen ergeben hatten, daß diese Art die für solche Untersuchungen erwünschten Eigenschaften — z. B. große Resistenz gegenüber schädigenden Einflüssen, leichte Kultivierbarkeit, vor allem aber verhältnismäßig große Zellsaftvakuolen als Voraussetzung für die Gewinnung der für die mikrokryoskopischen Untersuchungen benötigten Zellsaftmengen — besitzt (vgl. KESSELER 1957, 1958).

Das für die mikrokryoskopischen Untersuchungen benutzte Material stammte teils aus der Schleimkünder Bucht, wo sehr kräftige Fäden dieser sehr variablen Art (vgl. LAKOWITZ 1929) vorkamen, zum Teil aber auch aus dem Großen Salzensee auf Fehmarn. Soweit es nicht sofort verarbeitet werden konnte, wurde es im Aquariumkeller des Institutes in Schalen aus Glas oder Polyäthvlen kultiviert. Als Kulturmedium diente Ostseewasser, das mit je 1 ml einer zehnpromzentigen NaNO_3 -Lösung bzw. einer zweipromzentigen $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 12 \text{H}_2\text{O}$ -Lösung pro Liter Seewasser nach SCHREIBER (1927) eutrophiert worden war. In diesem Medium gediehen die Algen bei künstlicher Beleuchtung und ausgeglichener Temperatur sehr gut, so daß die Kulturen von Zeit zu Zeit gelichtet werden mußten. Für die beschriebenen Versuche wurden nur kräftige, gesund aussehende Fäden ausgewählt.

Der Vakuoleninhalt wurde durch Anschneiden der Zellen unter Paraffinöl gewonnen. Der hierbei durch das Schneideinstrument (Rasierklinge) ausgeübte Druck genügte meist, den Saft in Form eines oder mehrerer Tröpfchen herauspringen zu lassen. Zur Bestimmung der Gefrierpunkterniedrigung wurden diese dann in feine Glaskapillaren aufgenommen, die zu mehreren auf einem Kapillarenträger befestigt und nach vorherigem Einfrieren in ein vorgekühltes Flüssigkeitsbad übertragen wurden. Durch langsames Erwärmen des Bades wurde das in den Proben gebildete Eis zum Schmelzen gebracht und mit Hilfe eines Horizontalmikroskops der Schmelzprozeß beobachtet. Zur besseren Sichtbarmachung der Eiskristalle wurde eine Polarisiervorrichtung benutzt. Aus der nach dem Verschwinden der letzten Eisspuren an einem Spezialthermometer abgelesenen Temperatur wurde die Gefrierpunkterniedrigung der untersuchten Proben errechnet (nähere Einzelheiten vgl. KESSELER 1957, 1958).

4. Die Bedeutung der Hauptkomponenten des Seewassers für die Turgorregulation von *Chaetomorpha linum*

a) Künstliches Seewasser

Wichtigste Voraussetzung für die Untersuchung der Wirkungen der stofflichen Komponenten des Seewassers auf den Verlauf der Turgorregulation bei Meeresalgen ist die genaue Kenntnis von Art und Konzentration der dabei beteiligten Stoffe. Um diese gemäß den jeweiligen experimentellen Erfordernissen in gewünschter Weise verändern und die äußeren Bedingungen eines Versuches jederzeit exakt reproduzieren zu können, wurde, wenn nicht anders vermerkt, mit künstlichem Seewasser (K.S.W.) gearbeitet.

In der meeresbiologischen Literatur finden sich viele Rezepte zur Herstellung künstlicher Seewässer für die verschiedensten Verwendungszwecke (vgl. SVERDRUP, JOHNSON & FLEMING 1942, p. 185 ff.); alle diese künstlichen Versuchsmedien haben jedoch gegenüber natürlichem Seewasser leider nur das eine gemeinsam, daß sie für die Kultur von Algen auf die Dauer ungeeignet sind.

Das von mir benutzte künstliche Seewasser, das diesbezüglich keine Ausnahme macht, wurde nach dem Beispiel HENKELS (1952) gemäß den von KALLE (1945) mitgeteilten Analysenergebnissen über die chemische Zusammensetzung eines natürlichen Ozeanwassers von 35⁰/₀₀ hergestellt. Es wurden dabei nur die sechs wichtigsten Salze berücksichtigt, wie aus Tabelle 2 zu ersehen ist.

Tabelle 2

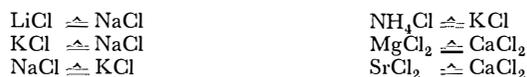
Die sechs wichtigsten Salze des Seewassers nach KALLE (1945) bezogen auf g/l (20° C) bzw. Mol/l (20° C)

Salz	g/l	Mol/l	Salz	g/l	Mol/l
NaCl	27,830	0,47610	MgCl ₂	2,658	0,02790
KCl	0,764	0,01025	MgSO ₄	3,222	0,02675
CaCl ₂	1,182	0,01065	NaHCO ₃	0,200	0,00240

Alle Angaben beziehen sich auf kristallwasserfreie Substanzen.

Zur Bereitung des künstlichen Seewassers wurden Stammlösungen hergestellt, die das Zehnfache der für ein Seewasser von 50⁰/₀₀ Salzgehalt benötigten Menge des betreffenden Salzes im Liter gelöst enthielten. Diese Stammlösungen wurden in Erlenmeyerkolben aus Jenaer Glas in einem Kühlschrank aufbewahrt. Für ein Seewasser beliebigen Salzgehaltes brauchten also nur gleiche Anteile der Stammlösungen zusammengegeben und mit glasdestilliertem Wasser in der gewünschten Weise verdünnt zu werden.

Zur Untersuchung der Ionenabhängigkeit der Regulation wurden außerdem noch folgende Ersatzlösungen hergestellt:



Für die Herstellung der Stamm- wie der Ersatzlösungen wurden mit Ausnahme des LiCl, das nur als „rein“-Präparat erhältlich war, ausschließlich p.a.-Substanzen verwandt. Der durch die Verunreinigungen dieser Substanzen bedingte Fehler war gemäß den Reinheitsangaben der Hersteller in allen Fällen kleiner als 0,1%.

NaCl wurde von der Firma RIEDEL de HAEN bezogen; alle anderen Substanzen stammten von der Firma E. MERCK

b) Verträglichkeit des künstlichen Seewassers für *Chaetomorpha linum*

Als erstes wurde die Verträglichkeit des künstlichen Seewassers für *Chaetomorpha linum* untersucht. Zu diesem Zweck wurde eine Anzahl Fäden längere Zeit in dem künstlichen Medium kultiviert. Während der ersten acht bis zehn Tage zeigten sich dabei keinerlei äußerlich feststellbare Veränderungen. Erst in der zweiten Woche traten Wachstumsunregelmäßigkeiten auf. Die Fäden zeigten vielfach Knickungen und verfilzten sich ineinander. Sie nahmen mit der Zeit eine tief dunkelgrüne Färbung an.

Eine Eutrophierung des künstlichen Seewassers nach SCHREIBER (1927) konnte das Eintreten dieser pathologischen Erscheinungen nicht verhindern. Es scheint sich hierbei auch weniger um einen Mangel an lebenswichtigen Spurenelementen zu handeln — diese sind in den Verunreinigungen der p.a.-Substanzen meist noch in genügender Menge vorhanden —, als vielmehr um einen Überschuß an schädlichen Stoffen, besonders an Blei und anderen Schwermetallen. So kann beispielsweise allein der Bleigehalt des zur Herstellung von einem Liter künstlichen Seewassers von 50⁰/₀₀ benötigten NaCl gemäß den Reinheitsvorschriften für p.a.-Substanzen ca. 0,4 mg betragen. Dies würde nach KALLE (1956) etwa der 250fachen Konzentration dieses Elementes in einem natürlichen Seewasser gleichen Salzgehaltes entsprechen.

c) Die Abhängigkeit des Turgors vom Salzgehalt des Außenmediums

Die beobachteten schädlichen Wirkungen des künstlichen Seewassers auf das Wachstum von *Chaetomorpha linum* machten es notwendig, noch einmal die Beziehungen zwischen dem Salzgehalt des Außenmediums und dem Turgor der darin kultivierten Algen zu untersuchen, um zu prüfen, ob sich die von den älteren Autoren (DREVS 1896; BUCHHEIM 1915) gemachte Beobachtung eines konstanten Turgors bei unterschiedlichem Salzgehalt des Kulturmediums bestätigen ließe. Nach den oben mitgeteilten negativen Erfahrungen war nämlich die Möglichkeit nicht auszuschließen, daß auch der Vorgang der Turgorregulation durch die schädlichen Einflüsse des unnatürlichen Versuchsmediums beeinträchtigt wurde.

Die Versuche wurden mit Schleimünder Material durchgeführt. Nach längerer Kultur in natürlichem, nach SCHREIBER eutrophierten Seewasser, das etwa alle 14 Tage gewechselt wurde, kamen die Algen in große Petrischalen (20 cm Durchmesser) mit künstlichem Seewasser. Der Salzgehalt der Versuchslösungen war von fünf zu fünf Promille abgestuft. Nach fünftägiger Anpassung wurde das Material in der beschriebenen Weise kryoskopisch untersucht. Die dabei ermittelten Werte sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Der Mittelwert der dort aufgeführten Turgorwerte beträgt:

$$P_{T_m} = 16,1 \pm 1,35 \text{ Atm} \\ = 16,1 \pm 8,5\%$$

Diese Werte stimmen recht gut mit den Daten überein, die bei früherer Gelegenheit an Material aus natürlichem Seewasser bestimmt wurden (vgl. KESSELER 1957, 1958). Der bei diesen Versuchen ermittelte Durchschnittsturgor von Material gleicher Herkunft betrug:

$$P_{T_m} = 15,5 \pm 2,5 \text{ Atm} \\ = 15,5 \pm 16,7\%$$

Tabelle 3

Abhängigkeit der Größe des Turgors vom Salzgehalt des Außenmediums

S ‰	$\Delta t^\circ \text{C}$	$\pi_Z \text{ Atm}$	$\pi_A \text{ Atm}$	$P_T \text{ Atm}$
0	—1,35	16,70	0,20	16,5
5	—1,75	21,20	3,20	18,0
10	—1,83	22,20	6,50	15,7
15	—2,25	27,30	9,70	17,6
20	—2,28	27,60	13,00	14,6
25	—2,62	31,70	16,30	15,4
30		Verlust des Ansatzes		
35	—3,13	37,90	23,10	14,8

Bedeutung der Symbole:

- π_Z = osmotisches Potential des Zellsaftes
- π_A = osmotisches Potential des Außenmediums
- $P_T = \pi_Z - \pi_A$ = Turgor des Materials

(Die letzte Beziehung gilt nur, wenn sich das Versuchsmaterial im osmotischen Gleichgewicht mit dem Außenmedium befindet! Vgl. KESSELER 1957.)

Die mitgeteilten Befunde lassen klar erkennen, daß in künstlichem Seewasser die Regulation in der gleichen Weise erfolgt wie im natürlichen Medium. Künstliches Seewasser kann demnach ohne Bedenken für die Untersuchung der Turgorregulation von *Chaetomorpha linum* verwandt werden, denn ungeachtet der später auftretenden schädlichen Nebenwirkungen ist die Parallelität der osmotischen Potentiale des Zellsaftes und des Außenmediums im Rahmen der Fehlergrenzen befriedigend.

d) Zeitlicher Verlauf der Turgorregulation

Im folgenden Versuch wurde die zeitliche Änderung der Zellsaftkonzentration nach Übertragung des Materials in ein Medium höheren Salzgehaltes untersucht. Die Ergebnisse sind in Tabelle 4 wiedergegeben und in Abb. 1 graphisch dargestellt.

Die für diese Versuchsreihe benutzten Algen waren zwei Monate lang im Aquariumkeller des Institutes in natürlichem, etwa alle 14 Tage gewechselten Seewasser von ca. 15‰ kultiviert worden. Bei Versuchsbeginn wurden sie in K.S.W. von 35‰ übertragen und nach Ablauf der angegebenen Zeiten kryoskopisch untersucht.

Tabelle 4

Zeitliche Änderung des Zellsaftpotentials nach plötzlicher Erhöhung des osmotischen Potentials der Außenlösung auf den Ausgangswert des Zellsaftpotentials

Zeit	$\Delta t^{\circ} C$	π_Z Atm	π_A Atm	$\pi_Z - \pi_A$ Atm
0,0 min	-1,91	23,1	22,9	0,2
7,5 min	-2,08	25,2	22,9	2,3
15,0 min	-2,14	25,9	22,9	3,0
30,0 min	-2,22	26,9	22,9	4,0
1,0 h	-2,38	28,8	22,9	6,0
2,0 h	-2,54	30,7	22,9	8,0
2,5 h	-2,51	30,4	22,9	7,5
4,0 h	-2,35	28,5	22,9	5,6
6,0 h	-2,59	31,4	22,9	8,5
8,0 h	-2,63	31,9	22,9	9,0
13,5 h	-2,58	31,2	22,9	8,3
25,0 h	-2,58	31,2	22,9	8,3
38,0 h	-2,63	31,9	22,9	9,0
48,0 h	-2,84	34,5	22,9	11,6

Der Gleichgewichtsturgor des Versuchsmaterials betrug, wie an anderer Stelle mitgeteilt wurde, 13 bis 15 Atm, entsprach also etwa der Differenz der osmotischen Potentiale des Versuchs- und des Kulturmediums. Nach Übertragung der Fäden in die Versuchslösung bestand daher höchstens ein ganz geringfügiger osmotischer Potentialunterschied zwischen Zellsaft und Außenmedium. Dieser Zustand wurde angestrebt, um nach Möglichkeit den ganzen Vorgang des zeitlichen Verlaufes der Konzentrationsänderung des Zellsaftes verfolgen zu können.

Wie der Kurvenverlauf in Abb. 1 (Tafel 9) zeigt, findet nach einer starken Störung des osmotischen Gleichgewichts zunächst eine rasche Steigerung des osmotischen Potenti als des Zellsaftes statt, so daß bereits nach einer Stunde die Potentialdifferenz zwischen Zellsaft und Medium wieder gut 40% des ursprünglichen Gleichgewichtswertes beträgt. Dann nimmt die Geschwindigkeit der Regulation jedoch rasch ab; die genaue Zeit bis zur Einstellung eines neuen Gleichgewichtszustandes läßt sich daher auch mit Rücksicht auf die relativ starke Streuung der Einzelwerte nicht genau angeben. Es ist deshalb vielleicht sinnvoller, die Geschwindigkeit der Regulation durch ihre Halbwertszeit τ_R zu charakterisieren, die sich unter den gegebenen Umständen viel sicherer erfassen läßt. Sie beträgt für *Chaetomorpha linum* etwa zwei bis drei Stunden.

e) Die Bedeutung von K^+ und Ca^{++} für den Ablauf der Turgorregulation

Sind am Ablauf der Turgorregulation entgegen der DREVSSchen Osmometertheorie nicht alle Komponenten des Seewassers in gleicher, passiver Weise beteiligt, sondern werden — was unter Berücksichtigung der Zellsaftanalysenergebnisse wahrscheinlicher ist — bestimmte Ionen durch die Tätigkeit aktiver Aufnahmemechanismen bevorzugt in der Vakuole gespeichert und der Turgor auf diesem Wege reguliert, dann muß es

möglich sein, durch Änderung der ionalen Zusammensetzung des künstlichen Seewassers den Ablauf des Regulationsgeschehens zu beeinflussen und auf diesem Wege Einblick in die sich hierbei abspielenden stofflichen Prozesse zu gewinnen.

Die Prüfung der Bedeutung des Kaliums und des Kalziums gestaltete sich methodisch am einfachsten. Wegen ihrer vergleichsweise geringen Konzentration und ihrer Gruppenverwandtschaft zu den beiden Hauptkationen des Seewassers, Na⁺ und Mg⁺⁺, ließen sie sich leicht durch äquivalente Mengen dieser Ionen ersetzen, ohne daß deren Konzentration dadurch hätte übermäßig erhöht werden müssen. Der wesentlichste Vorteil war jedoch, daß keine milieufremden Ionen in die Versuchslösungen eingebracht wurden.

Diese günstige Situation in methodischer Hinsicht ist allein schon deshalb hoch zu bewerten, weil es sich beim K und Ca um Elemente handelt, die im Leben der Pflanzen wie auch der Tiere wichtige Funktionen zu erfüllen haben: das K als Hauptbinnenkation der Zelle, das Ca hingegen als unentbehrliches Element zur Stabilisierung der Plasmakolloide, insbesondere des Plasmalemmas (HÖFLER 1939; BOGEN 1948; UMRATH 1956; FISCHER 1956). Es ist deshalb naheliegend, anzunehmen, das diese beiden Elemente bzw. Ionen auch im Rahmen des Turgorregulationsgeschehens bedeutsam sind.

Tabelle 5 bringt zunächst die Ergebnisse eines Versuches bei dem *Chaetomorpha*-Fäden aus natürlichem Seewasser von 20‰ Salzgehalt in isotonische K- bzw. Ca-freie Lösungen künstlichen Seewassers übertragen wurden.

Tabelle 5

Zeitliche Änderung des osmotischen Potentials von *Chaetomorpha*-Zellen, die in K- bzw. Ca-freies isotonisches K.S.W. übertragen wurden.

Medium	Zeit	$\Delta t^{\circ} C$	π_Z Atm	π_A Atm	$\pi_Z - \pi_A$ Atm
K-frei	3d	-2,27	27,5	12,9	14,6
Ca-frei	3d ¹⁾	-1,25	15,1	12,8	2,3
K-frei	4d	-2,06	24,9	12,9	12,0
Ca-frei	4d	(wegen Verquellung keine Saftentnahme möglich)			
K-frei	5d	-2,19	26,5	12,9	13,6
Ca-frei	5d	—	—	12,8	—

Wie dieser Versuch zeigt, hatte im Ca-freien Medium nach den angegebenen Versuchszeiten bereits ein vollständiger Ausgleich zwischen Innen- und Außenmedium stattgefunden. Bei den K-frei kultivierten Algen war dagegen nur eine geringfügige Abnahme des Turgors festzustellen.

Im folgenden Versuch, dessen Ergebnisse in Tabelle 6 zusammengestellt sind, wurden die Algen aus natürlichem Seewasser von 10‰, in welchem sie fünf Tage lang kultiviert worden waren, in K- bzw. Ca-freies K.S.W. von 35‰ übertragen. Der Durchschnittsturgor des Versuchsmaterials betrug zu Versuchsbeginn ca. 16 Atm. Diesem Wert entspricht etwa die Differenz zwischen den osmotischen Potentialen des Kultur- und des Versuchsmediums. Nach Übertragung der Fäden in die 35‰-K.S.W.-Lösungen war also höchstens ein geringfügiger Potentialunterschied zwischen Zellsaft und Außenmedium vorhanden.

¹⁾ Von den Zellen aus dem Ca-freien Medium konnte schon für die erste Messung kein sauberer Saft mehr gewonnen werden. Der angegebene 3d-Wert ist daher mit Vorbehalt zu betrachten!

Tabelle 6

Zeitliche Änderung des Turgors im kalium- bzw. kalziumfreien künstlichen Seewasser

Medium	Zeit	Δt °C	π_Z Atm	π_A Atm	$\pi_Z - \pi_A$ Atm
K-frei	18 h	-2,43	29,4	23,0	6,4
Ca-frei	18 h	-2,43	29,4	22,5	6,9
Kontrolle	18 h	-2,63	31,8	22,9	8,9
K-frei	45 h	-2,33	28,2	23,0	5,2
Ca-frei	45 h	-1,96	23,7	22,5	1,2
Kontrolle	45 h	-3,08	37,2	22,9	14,3

Während im isotonischen Milieu nur in der Ca-freien Lösung eine Turgorabnahme bis zum Potentialausgleich festzustellen war, sprechen die Ergebnisse des letzten Versuches dafür, daß nach Übertragung in ein hypertonisches K- bzw. Ca-freies Medium in beiden Fällen zunächst noch eine — gegenüber dem Kontrollmaterial allerdings verlangsamte — Turgorregulation stattfindet, der nach längeren Versuchszeiten im Ca-freien Milieu ein ziemlich rascher, in der K-freien Lösung dagegen weniger deutlicher Turgorschwund folgt.

Bemerkenswert ist nun, daß bei den Ca-frei kultivierten Algen die Ursachen der zum Potentialausgleich führenden Vorgänge im isotonischen wie im hypertonischen Milieu offenbar die gleichen waren, da die mikroskopisch feststellbaren Veränderungen der Ca-Mangel-Pflanzen übereinstimmende Befunde ergaben: Infolge starker Verquellung der Zellulosemembranen, die häufig so weit ging, daß sich die einzelnen Membranlamellen voneinander trennten, zeigten die Zellwände schon bei makroskopischer Betrachtung ein grauweißes Aussehen.

Der beobachtete Turgorverlust läßt sich demnach in zwangloser Weise als Folge der Aufhebung der Membranstabilität deuten, die sicherlich auch von tiefgreifenden Veränderungen der Plasmastruktur begleitet wird, da das Ca nachgewiesenermaßen ja auch für diese von großer Wichtigkeit ist.

Die membranstabilisierende Wirkung des Kalziums läßt sich im einzelnen wie folgt erklären: Am Aufbau der Zellwände vieler Meeresalgen sind in besonderem Maße Pektinstoffe und verwandte Substanzen beteiligt (Alginsäure, Fucoidin u. a. vgl. OLTMANN, 1923 III, und BLINKS, 1951), die durch einen hohen Gehalt an Uronsäuren ausgezeichnet sind. Da die Carboxylgruppen der Uronsäurekomponenten zu einem großen Teil in freier Form vorliegen (LEUTHARDT 1955, p. 36f.), haben die Pektine in wäßrigen Lösungen — besonders in solchen von alkalischer Reaktion — anionischen Charakter, d. h. sie sind Träger negativer Ladungen. Nach der Hydratationstheorie von PAULI & VALKO (1933) bedingt nun starke Ladung auch eine starke Hydratation; Pektinsubstanzen sind daher besonders stark quellbar. Umgekehrt müssen alle Vorgänge, die zu einer Entladung solcher Stoffe führen, auch deren Quellungszustand vermindern.

Das Kalzium ist nun auf Grund seiner hohen Strukturaffinität durch Bildung wahrer undissoziierter Salze befähigt, die Ladung hydrophiler Kolloide zu vermindern und damit ihre Quellung herabzusetzen (NETTER 1951, 1953). Wegen der Zweiwertigkeit des Ca^{++} kann es dabei zur Ausbildung von Ionenbrücken zwischen benachbarten Molekülen kommen, die wesentlich zur Festigung der betreffenden Substanz beitragen (vgl. HÖBER 1947, p. 337). In ähnlicher Weise erklärte LUNDEGARDH (1946) die verfestigende Wirkung des Kalziums auf die Zellwand der Wurzelhaare.

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 9)

Abb. 1: Zeitlicher Verlauf der Turgorregulation von *Chaetomorpha linum* in hypertonischem künstlichen Seewasser, dessen osmotisches Potential dem des Zellsaftes zur Zeit $t = 0$ entspricht.

Abb. 2: Zeitlicher Verlauf der Turgorregulation von *Chaetomorpha*-Fäden in K-freiem, hypertonischem K.S.W.

Abb. 3: Verlauf der Turgorregulation in künstlichem Seewasser mit und ohne Cyanidzusatz (10^{-3} m).

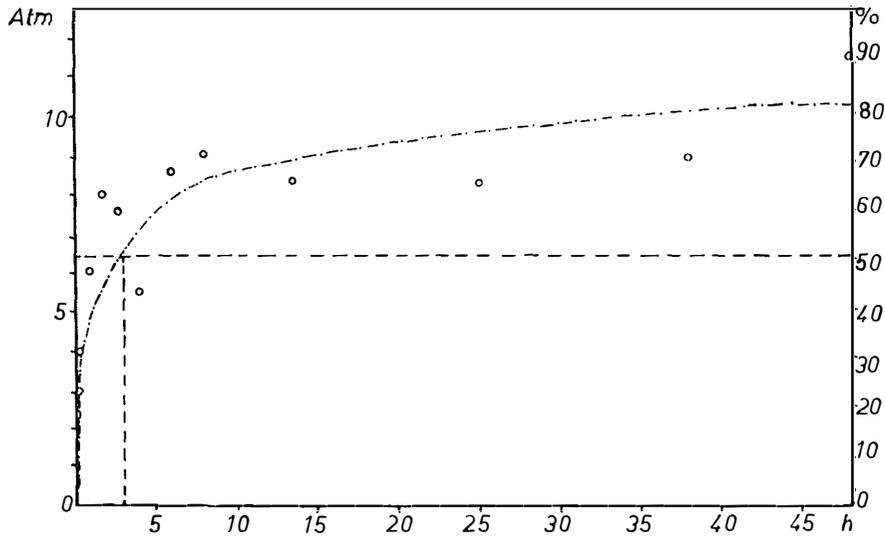


Abb. 1

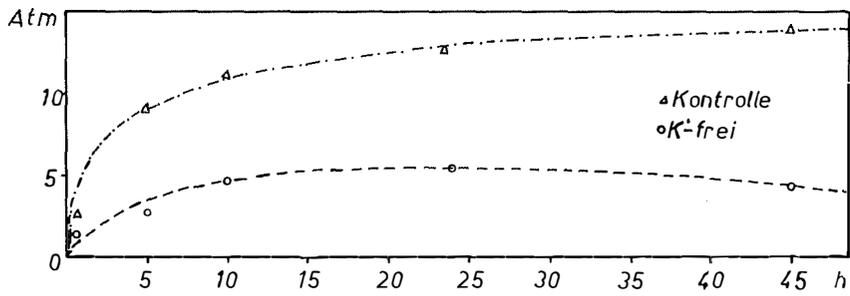


Abb. 2

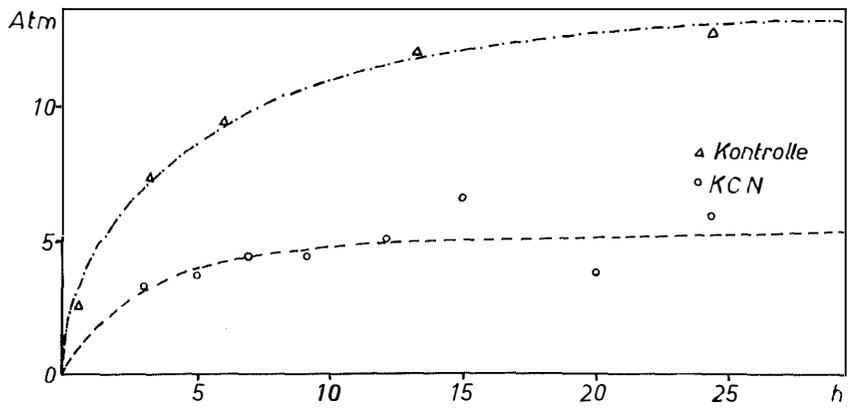


Abb. 3

Da nun im Ca-freien Milieu eine starke Verquellung der Zellwände von *Chaetomorpha linum* beobachtet wurde, ist es naheliegend, anzunehmen, daß das Kalzium hier in ähnlicher Weise als Protektor der Zellwandstruktur fungiert. Da es eine gewisse Zeit dauern wird, bis die Zellwand und möglicherweise auch das Protoplasma ihr Kalzium an die Ca-freie Außenlösung abgegeben haben, kann nach dem Übertragen des Materials in die hypertonsche Lösung zunächst noch eine Regulation in be- grenztem Umfange stattfinden.

Zur genaueren Analyse der Turgorregulationsvorgänge im kaliumfreien hypertonschen Milieu wurde noch ein Versuch mit Fehmarnmaterial durchgeführt, das einen besonders hohen Durchschnittsturgor von ca. 18 Atm besaß. Zur Kompensation desselben wurde es aus einer 20‰-Kultur (natürliches Seewasser) in K-freies K.S.W. von 50‰ über- tragen. Zu Versuchsbeginn bestand demnach eine geringfügige negative osmotische Potentialdifferenz (ca. — 2 Atm) zwischen Zellsaft und Außenmedium. Die Ergebnisse dieses Versuches sind in der folgenden Tabelle 7 aufgeführt.

Tabelle 7

Zeitlicher Verlauf der Turgorregulation im K-freien hypertonschen Medium

Medium	Zeit	Δt °C	π_Z Atm	π_A Atm	$\pi_Z - \pi_A$ Atm
K-frei	1 h	—2,86	34,6	33,0	1,6
Kontrolle	1 h	—2,97	35,9	33,0	2,9
K-frei	5 h	—2,93	35,5	33,0	2,5
Kontrolle	5 h	—3,47	42,0	33,0	9,0
K-frei	10 h	—3,13	37,8	33,0	4,8
Kontrolle	10 h	—3,66	44,2	33,0	11,2
K-frei	24 h	—3,17	38,4	33,0	5,4
Kontrolle	24 h	—3,76	45,5	33,0	12,5
K-frei	45 h	—3,04	36,8	33,0	3,8
Kontrolle	45 h	—3,90	47,2	33,0	14,2

Auch diese Resultate (vgl. Abb. 2, Tafel 9) lassen klar erkennen, daß nach Übertragung von *Chaetomorpha*-fäden in hypertonsches, K-freies K.S.W. zunächst noch eine Tur- gorregulation stattfindet, die jedoch gegenüber der in einem äquilibrierten Medium zu beobachtenden Zunahme des osmotischen Zellsaftpotentials deutlich vermindert ist und nach Ablauf einer gewissen Zeit ganz zum Stillstand kommt. Der nun ein- setzende Potentialabfall dürfte als Hinweis auf eine starke Schädigung der Pflanzen zu werten sein.

Wenn sich auch die Frage nach der Wirkungsweise des Kaliums auf den Mechanismus der Turgorregulation auf Grund der bisherigen Ergebnisse noch nicht eindeutig beant- worten läßt, so steht doch soviel immerhin fest, daß es für den normalen Ablauf der Regulation von großer Wichtigkeit ist und in seiner diesbezüglichen Wirkung durch keines der übrigen Ionen des Seewassers voll ersetzt werden kann.

f) Ersatz von K^+ durch NH_4^+ bzw. von Ca^{++} durch Sr^{++}

Die Tatsache, daß K^+ und Ca^{++} durch Na^+ bzw. Mg^{++} nicht voll zu ersetzen sind, ist an und für sich verständlich, denn die letzteren beiden Ionen wirken wegen ihrer stärkeren Hydratation auch stärker quellend und müssen so die Struktur des Zyto- plasmas verändern (KOTTE 1914; HAAS 1955, p. 366; FISCHER 1956, p. 727). Ammonium und Strontium, die dem K bzw. Ca in physikalisch-chemischer Hinsicht sehr nahe stehen, besitzen diese nachteiligen Eigenschaften nicht.

Eine weitgehende Ersetzbarkeit von Kalium durch Ammonium wurde schon von COOPER & OSTERHOUT (1930) festgestellt. Sie beobachteten eine starke Speicherung von NH_4^+ im Zellsaft von *Valonia* an Stelle von K^+ . Dies führte zu einer so starken Ver-

minderung des spezifischen Gewichtes des Zellsaftes, daß die Zellen Auftrieb bekamen und an der Oberfläche der Versuchslösungen schwammen.

Eine wenigstens teilweise Ersetzbarkeit von Ca^{++} durch Sr^{++} wird schon von OLTMANN (Bd. III, 1923, p. 178f.) auf Grund der Befunde älterer Autoren mitgeteilt. Über eine Speicherung von Sr in den Zellwänden von *Chara ceratophylla* berichtet auch COLLANDER (1939). Er vermutet, daß es dort als Strontiumpektinat vorliegt. Auch bei anderen Autoren finden sich Hinweise auf eine mögliche Vertretbarkeit des Kalziums durch Strontium bei Pflanzen (MAXIMOW 1951, p. 251; FISCHER 1956, p. 728f.).

Unter Berücksichtigung dieser Befunde und Mitteilungen wurde versucht, das Kalium bzw. Kalzium des künstlichen Seewassers ebenfalls durch äquivalente Mengen von Ammonium bzw. Strontium zu ersetzen, um den Ablauf der Turgorregulation von *Chaetomorpha linum* unter diesen veränderten Außenbedingungen zu studieren.

Als Versuchsmedien dienten Lösungen künstlichen Seewassers von 35‰, in welche die Algen nach einwöchiger Kultur in natürlichem Seewasser von ca. 20‰ übertragen wurden.

Das Ca^{++} ließ sich in der 35‰-Lösung nicht vollständig durch Sr^{++} ersetzen. Wegen der Anwesenheit von SO_4^{--} und der geringen Löslichkeit des Strontiumsulfats fiel nämlich immer ein Teil des zugesetzten Sr in Form dieses Salzes aus. Der Durchschnittsturgor der Algen betrug zu Versuchsbeginn ca. 16 Atm.

Tabelle 8

Einfluß des NH_4^+ ($\cong \text{K}^+$) bzw. Sr^{++} ($\cong \text{Ca}^{++}$) auf den Ablauf der Turgorregulation von *Chaetomorpha linum*

Medium	Zeit	$\Delta t^\circ \text{C}$	π_Z Atm	π_A Atm	$\pi_Z - \pi_A$ Atm
$\text{NH}_4^+ \cong \text{K}^+$	13 h	-2,88	34,8	23,0	11,8
$\text{Sr}^{++} \cong \text{Ca}^{++}$	13 h	-2,68	32,4	22,6	9,8
Kontrolle	13 h	-2,98	36,5	22,9	13,6
$\text{NH}_4^+ \cong \text{K}^+$	36 h	-2,74	33,2	23,0	10,2
$\text{Sr}^{++} \cong \text{Ca}^{++}$	36 h	-2,56	31,0	22,6	8,4
Kontrolle	36 h	-3,24	39,2	22,9	16,3
$\text{NH}_4^+ \cong \text{K}^+$	45 h	-2,83	34,2	23,0	11,2
$\text{Sr}^{++} \cong \text{Ca}^{++}$	45 h	-2,73	33,0	22,6	10,4
Kontrolle	45 h	-3,08	37,2	22,9	14,3
$\text{NH}_4^+ \cong \text{K}^+$	61 h	-2,84	34,4	23,0	11,4
$\text{Sr}^{++} \cong \text{Ca}^{++}$	61 h	-2,56	31,0	22,6	8,4
Kontrolle	61 h	-3,15	38,1	22,9	15,2
$\text{NH}_4^+ \cong \text{K}^+$	15 d	-2,83	34,2	23,0	11,2

Wie aus Tabelle 8 zu ersehen ist, sind die Turgorwerte des Materials aus den Lösungen mit substituiertem K^+ bzw. Ca^{++} zwar niedriger, als diejenigen der Algen aus den Kontrollversuchen; eine deutliche Abnahme des einmal erreichten Turgors, wie sie in den Versuchen mit K^+ - resp. Ca^{++} -freiem K.S.W. beobachtet wurde, in dem keine entsprechenden Ersatzionen zugegen waren, konnte jedoch auch nach längeren Versuchszeiten nicht festgestellt werden.

Die mikroskopische Untersuchung des Materials lieferte während der Dauer der Versuche keine deutlichen Hinweise auf irgendwelche Schädigungen durch die unnatürlichen Medien. Erst nach fünfeinhalbtägigem Aufenthalt in den Versuchslösungen traten pathologische Veränderungen auf.

In den Lösungen mit Ammonium als Ersatzion zeigten die Chromatophoren vielfach Braunfärbung und netzartige Anordnung (bei etwa 20% aller Zellen). In ca. 25%

der Zellen aus dem Sr-haltigen Medium waren die Protoplaste geschrumpft. Membranquellung konnte jedoch nicht beobachtet werden.

Die optischen Befunde wie auch die kryoskopischen Meßergebnisse lassen erkennen, daß NH_4^+ und Sr^{++} die Schäden, die bei Kalium- bzw. Kalziummangel besonders im Hinblick auf das reibungslose Funktionieren des Turgorregulationsmechanismus auftreten, in gewisser Weise zu beheben vermögen. Ein physiologisch vollwertiger Ersatz dieser beiden lebenswichtigen Elemente ist jedoch offensichtlich nicht möglich (vgl. auch OLTMANNs Bd. III, 1923, p. 178f.).

g) Ersatz des Na^+ durch K^+ bzw. Li^+

Abschließend seien noch die Ergebnisse zweier Versuche mitgeteilt, bei denen das Natrium des künstlichen Seewassers durch Kalium resp. Lithium ersetzt wurde. Im ersteren Falle enthielt die Versuchslösung zwar keine milieufremden Ionen, doch besteht insofern ein wesentlicher Unterschied gegenüber den Versuchen mit K^+ - bzw. Ca^{++} -freiem Seewasser, als bei diesen Experimenten die Konzentration der Ersatzionen (Na^+ , Mg^{++}) nicht übermäßig erhöht zu werden brauchte. Demgegenüber mußte das K^+ zur vollständigen Substitution des Natriums siebenundvierzigfach (!) konzentriert werden. Trotz der nachgewiesenen Wichtigkeit des K^+ für den normalen Ablauf der Turgorregulation darf man unter diesen Umständen kaum noch einen günstigen Einfluß auf die Regulation erwarten.

Das Material entstammte der gleichen Kultur wie das vom vorigen Versuch.

Tabelle 9
Verlauf der Regulation nach Ersatz des Na^+ durch K^+

Medium	Zeit	Δt °C	π_Z Atm	π_A Atm	$\pi_Z - \pi_A$ Atm
$\text{K}^+ \underline{\text{Na}^+}$	1 d	-2,95	35,7	23,0	12,7
Kontrolle	1 d	-2,93	35,5	22,9	12,4
$\text{K}^+ \underline{\text{Na}^+}$	2 d	-3,28	39,7	23,0	16,7
Kontrolle	2 d	-3,13	37,8	22,9	14,9
$\text{K}^+ \underline{\text{Na}^+}$	4 d	-2,93	35,4	23,0	12,4
Kontrolle	4 d	-3,15	38,1	22,9	15,2
$\text{K}^+ \underline{\text{Na}^+}$	6 d	-2,58	31,2	23,0	8,2
Kontrolle	6 d	-3,08	37,3	22,9	14,4

Bei der mikroskopischen Untersuchung des Materials zeigte sich, daß bereits nach vier Tagen in manchen Zellen die Protoplaste geschrumpft waren. Nach sechs Tagen wiesen etwa 60% aller Zellen solche Schäden auf. Die Bilder erinnerten an Krampfplasmolyse. Eine stichhaltige Erklärung hierfür kann ich jedoch nicht geben.

Die Ergebnisse des Versuches mit dem Li^+ -haltigen K.S.W. wurden nach der 50/00-Kurzmethode ermittelt (vgl. KESSELER 1957, 1958). Die Algen wurden nach 14tägiger Kultur in natürlichem Seewasser von ca. 20/00 in künstliches Seewasser von 50/00 übertragen, dessen Na^+ so weit wie möglich durch Li^+ ersetzt worden war. Da LiCl nämlich nur als „rein“-Präparat erhältlich war, enthielt die Lösung auch noch relativ beträchtliche Mengen an Na^+ .

Das Material für diesen Versuch stammte von Fehmarn und hatte einen sehr hohen Durchschnittsturgor von ca. 19 Atm. Dieser Wert entspricht etwa der Differenz der osmotischen Potentiale des Versuchs- (33,0 Atm) und des Kulturmediums (13,2 Atm). Nach Übertragung des Materials in die 50/00-Lösungen bestand also mit Rücksicht auf die Fehlerbreite der relativ groben Untersuchungsmethode praktisch keine osmotische Potentialdifferenz zwischen Zellsaft und Außenmedium.

Die Kontrollwerte entstammen einer bei anderer Gelegenheit aufgenommenen Regulationskurve des gleichen Materials. Sie wurden durch Interpolation ermittelt. Die Li-Werte wurden in Anbetracht der groberen Bestimmungsmethode auf 0,5 Atm abgerundet.

Tabelle 10
Verlauf der Regulation nach Ersatz des Na' durch Li'

Medium	Zeit	$\Delta t^{\circ} C$	π_Z Atm	π_A Atm	$\pi_Z - \pi_A$ Atm
Li' \cong Na'	1 h	-2,96	36,0	33,0	3,0
Kontrolle	1 h	-2,97	36,0	33,0	3,0
Li' \cong Na'	3 h	-3,18	38,5	33,0	5,5
Kontrolle	3 h	-3,30	40,0	33,0	7,0
Li' \cong Na'	6 h	-3,13	38,0	33,0	5,0
Kontrolle	6 h	-3,52	42,5	33,0	9,5
Li' \cong Na'	10 h	-3,49	42,0	33,0	9,0
Kontrolle	10 h	-3,66	44,0	33,0	11,0
Li' \cong Na'	24 h	-3,88	47,0	33,0	14,0
Kontrolle	24 h	-3,82	46,0	33,0	13,0
Li' \cong Na'	48 h	-3,90	47,0	33,0	14,0
Kontrolle	48 h	-3,90	47,0	33,0	14,0

Die in Tabelle 10 zusammengestellten Versuchsergebnisse zeigen, daß auch in einem Seewasser, dessen Na' weitgehend durch Li' ersetzt ist, die Regulation im großen und ganzen einen ungestörten Verlauf nimmt. Nach einer Woche zeigte das Material in diesem Medium noch ein völlig normales und gesundes Aussehen. Demnach ist es fraglich, ob dem Natrium überhaupt eine Bedeutung für den ungestörten Ablauf der Regulationsvorgänge zukommt. Zwar wird es, wie aus Tabelle 1 zu ersehen ist, in den Zellen von *Chara ceratophylla* mehr als zweifach im Vergleich zu seiner Konzentration im Außenmedium gespeichert und demnach offenbar aktiv aufgenommen. Ähnliches fand COLLANDER (1939) jedoch auch bei Versuchen mit Li-haltigen Lösungen am gleichen Objekt. Natrium und Lithium können sich demnach offenbar ohne weiteres gegenseitig vertreten, was gut mit der Auffassung übereinstimmt, daß Natrium im allgemeinen physiologisch indifferent ist, sofern es in balanzierten Lösungen vorliegt (vgl. auch OLTMANN'S Bd. III, 1923, p. 178 u. 183 ff.).

5. Die Abhängigkeit der Turgorregulation von energetischen Prozessen

Bereits oben wurde darauf hingewiesen, daß die aus der DREVSSchen Osmometertheorie sich ergebenden Folgerungen für den Ablauf der Turgorregulation mit den Ergebnissen anderer Forscher nicht in Einklang zu bringen sind und statt dessen mit dem Eingreifen aktiver Mechanismen gerechnet werden muß.

Von den bisher in dieser Arbeit mitgeteilten Resultaten machten jedoch nur die Ergebnisse der Versuche mit K-freiem Seewasser einer Deutung im Sinne der DREVSSchen Theorie Schwierigkeiten, so daß über die Rolle des Kaliums im Rahmen des Turgorregulationsgeschehens noch keine definitiven Aussagen gemacht werden konnten.

Erst die positive Beantwortung der Frage nach der Beteiligung aktiver Mechanismen bei den Vorgängen der Turgorregulation ließe eine Deutung jener Ergebnisse zu und wäre zugleich geeignet, das Problem dem umfassenderen Fragenkomplex des Mineralstoffwechsels der Pflanzen unterzuordnen.

Es war daher naheliegend, wegen der zentralen Bedeutung des Atmungsgeschehens für die bei vielen Pflanzen durch die Beobachtungen zahlreicher Forscher nachgewiesenen

aktiven Ionenaufnahmeprozesse (Literatur vgl. BURSTRÖM 1953/55; BOGEN 1954; HAAS 1955, p. 336ff.; LUNDEGÅRDH 1955; EPSTEIN 1956; KRAMER 1956; ROBERTSON 1956) die Wirkung atmungshemmender Stoffe auf den Ablauf der Turgorregulation zu untersuchen.

Hier sollen nur die Ergebnisse der KCN-Vergiftungsversuche mitgeteilt werden, da nach Behandlung des Materials mit 2,4-Dinitrophenol (DNP) keine besonders deutlichen Wirkungen beobachtet wurden. Das ist wohl auf den relativ hohen p_{H} -Wert der Versuchsmedien zurückzuführen ($p_{\text{H}} = 7,9-8,2$), da bei dieser Reaktion das DNP, das nach STENLID (1949) vorwiegend in molekularer Form permeiert, praktisch vollständig dissoziiert ist.

Die atmungshemmende Wirkung des KCN beruht auf der Blockierung des Eisens der Cytochromoxydase im dreiwertigen Zustande durch Bildung des Cyanokomplexes $[\text{Fe}(\text{CN})_6]^{3-}$. Demgemäß können nur solche Atmungsprozesse durch CN' gehemmt werden, die durch eisenhaltige Fermente katalysiert werden.

Gemäß den in Vorversuchen gesammelten Erfahrungen, bei denen die Gifftoleranz von *Chaetomorpha linum* gegenüber verschiedenen konzentrierten K.S.W.-KCN-Lösungen ermittelt wurde, betrug die Konzentration der für die folgenden Versuche benutzten Versuchsmedien 10^{-3} Mol/l.

Das Versuchsmaterial wurde zunächst während dreier Stunden in natürlichem Seewasser von $20\%_{00} + 10^{-3}$ mol KCN inkubiert. Wegen des hohen Turgors von ca. 19,5 Atm (Fehmarnmaterial) wurden die Pflanzen zur Vermeidung eines Restpotentials in K.S.W. von $50\%_{00}$ mit gleichem KCN-Gehalt übertragen. Die Bestimmung der Gefrierpunkts-erniedrigung des Zellsaftes nach den in Tabelle 11 angegebenen Zeiten geschah durch Serienmessung nach der 50% -Kurzmethode.

Tabelle 11

Zeitlicher Verlauf der Turgorregulation nach Behandlung des Versuchsmaterials mit KCN

Medium	Zeit	$\Delta t^{\circ} \text{C}$	π_{Z} Atm	π_{A} Atm	$\pi_{\text{Z}} - \pi_{\text{A}}$ Atm
K.S.W. $50\%_{00}$ + 10^{-3} Mol/l KCN	3 h	-3,03	36,5	33	3,5
	5 h	-3,01	36,5	33	3,5
	7 h	-3,11	37,5	33	4,5
	9 h	-3,10	37,5	33	4,5
	12 h	-3,16	38,0	33	5,0
	15 h	-3,25	39,5	33	6,5
	20 h	-3,06	37,0	33	4,0
	24 h	-3,21	39,0	33	6,0
	1 h	-2,97	36,0	33	3,0
	3 h	-3,34	40,5	33	7,5
Kontrolle $50\%_{00}$ K.S.W.	6 h	-3,52	42,5	33	9,5
	13 h	-3,72	45,0	33	12,0
	24 h	-3,76	45,5	33	12,5
	36 h	-3,86	46,5	33	13,5
	48 h	-3,92	47,5	33	14,5

Die Werte der Tabelle 11, die mit Rücksicht auf die Fehlerbreite der Bestimmungen auf 0,5 Atm abgerundet wurden, lassen deutlich erkennen, daß nach KCN-Vergiftung nur noch eine geringfügige Turgorregulation stattfindet. Abb. 3 (Ta'el 9) macht dies besonders deutlich. Demgemäß scheinen Atmungsprozesse am Zustandekommen des Turgors maßgeblich beteiligt zu sein.

Um zu untersuchen, ob auch die Aufrechterhaltung des Turgors atmungsabhängig sei, wurden einige Fäden in KCN-haltige isotonische bzw. schwach hypotonische

K.S.W.-Lösungen aus einer 20⁰/₀₀-Kultur übertragen. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Tabelle 12 zusammengestellt. Material und Methode waren die gleichen wie bei obigem Versuch.

Tabelle 12

Einfluß der Inkubationsdauer in isotonischem bzw. schwach hypotonischem KCN-haltigem Seewasser auf die Größe des Turgors

Medium	Zeit	$\Delta t^{\circ} \text{C}$	π_Z Atm	π_A Atm	$\pi_Z - \pi_A$ Atm
20 ⁰ / ₀₀ -Kultur		-2,68	32,5	13,0	19,5
20 ⁰ / ₀₀ -Kultur + KCN	15 h	-2,64	32,0	13,0	19,0
20 ⁰ / ₀₀ -Kultur + KCN	24 h	-2,67	32,0	13,0	19,0
15 ⁰ / ₀₀ + KCN	7 d	-2,65	31,0	9,5	21,5

Nach den Ergebnissen dieses Versuches zu urteilen, wird der Turgor des Versuchsmaterials auch durch längeren Aufenthalt in iso- bzw. schwach hypotonischen Seewasserlösungen mit einem KCN-Gehalt von 10⁻³Mol/l nicht beeinträchtigt.

An dieser Stelle sei bemerkt, daß der wirkliche Gehalt der Lösungen an freiem CN⁻ sicherlich bedeutend geringer war als 10⁻³ mol. Die Dissoziationskonstante der Blausäure beträgt nämlich $K^{\circ} = 4,8 \cdot 10^{-10}$ und P_{KHCN} demnach 9,3. Bei einem pH der Versuchslösungen von 8,05 lagen daher höchstens 10% des als KCN zugesetzten Cyanids in Form des freien CN⁻ vor.

Zur Prüfung der Frage, inwieweit cyanidhemmbare Prozesse auch bei der negativen Regulation nach Überführung des Materials in stark hypotonische Versuchslösungen beteiligt seien, wurden schließlich Chaetomorphafäden aus CN⁻-haltigem Seewasser in Wasser von 0⁰/₀₀ (1/2 aqua dest. + 1/2 Leitungswasser + 10⁻³ Mol/l KCN) übertragen. Um eine möglichst große Potentialdifferenz zu erzielen, wurde das Material aus der 20⁰/₀₀-Kultur zunächst in K.S.W. von 35⁰/₀₀ übertragen. Nach zweitägiger Anpassung an dieses Medium wurde KCN in der angegebenen Konzentration zugesetzt. In dieser Lösung blieben die Fäden 5 Stunden; dann wurden sie in das 0⁰/₀₀-Wasser gebracht und nach den in Tabelle 13 angegebenen Zeiten kryoskopisch untersucht.

Tabelle 13

Verlauf der negativen Turgorregulation in KCN-haltiger Lösung

Medium	Zeit	$\Delta t^{\circ} \text{C}$	π_Z Atm	π_A Atm	$\pi_Z - \pi_A$ Atm
35 ⁰ / ₀₀	48 h	-2,99	36,0	23,0	13,0
35 ⁰ / ₀₀ + KCN	5 h	-2,98	36,0	23,0	13,0
0 ⁰ / ₀₀ + KCN	6 h	-2,64	32,0	0	32,0
(10 ⁻³ Mol/l)	20 h	-2,15	26,0	0	26,0

Ein Vergleich der π_Z -Werte aus obiger Tabelle zeigt, daß auch im KCN-haltigen Milieu eine negative Regulation erfolgt. Nach 20 Stunden betrug die Regulations-, „Leistung“ immerhin 10 Atm. Dies scheint auf den ersten Blick mit Rücksicht auf den nach Ablauf dieser Zeit noch bestehenden relativ hohen Turgor von 26 Atm wenig zu sein. Solange aber nicht einwandfrei entschieden ist, ob und in welchem Umfange auch bei der negativen Regulation aktive Mechanismen beteiligt sind, ist ein solches Urteil verfrüht. Auf Grund der in dieser Arbeit mitgeteilten Ergebnisse kann darüber noch nichts Endgültiges ausgesagt werden, da die negative Regulation bisher nicht so eingehend untersucht wurde wie die Steigerung des Turgors im hypertonischen Milieu.

6. Diskussion der Ergebnisse

Die bereits in einer früheren Arbeit (KESSELER 1958) mitgeteilten Ergebnisse der an verschiedenen Meeresalgen durchgeführten Orientierungsmessungen zeigten, daß bei Material gleicher Herkunft innerhalb einer gewissen, durch individuelle Unterschiede bedingten Schwankungsbreite Turgorkonstanz besteht. Diese schon von älteren Autoren (DREVS 1896; BUCHHEIM 1916) beobachtete Tatsache setzt demnach bei Formen, die an Standorten mit stark wechselndem Salzgehalt gedeihen, einen wirksamen Turgorregulationsmechanismus voraus.

Schon oben wurde die Frage nach der möglichen Wirkungsweise eines solchen Mechanismus gestellt. Durch die zuletzt beschriebenen Versuche konnte nun gezeigt werden, daß bei *Chaetomorpha linum* der normale Ablauf zumindest der positiven Turgorregulation weitgehend von der Funktionstüchtigkeit cyanidhemmbarer Reaktionsorte des Protoplasmas, in erster Linie also wohl eisenhaltiger Atmungsfermente, abhängt und daher aufs engste mit aktiven Stoffwechselvorgängen der Zelle verknüpft ist.

Damit ergibt sich die Notwendigkeit, auch die übrigen Resultate, insbesondere die Wirkungsweise des Kaliums, für die bisher noch keine befriedigende Erklärung gegeben werden konnte, unter Berücksichtigung dieses Sachverhaltes zu besprechen.

Die Analogie unserer Befunde mit den von anderen Autoren beim Studium der Ionenaufnahme von Meeresalgen erzielten Ergebnissen (HOAGLAND & DAVIS 1929; HOAGLAND 1930; BROOKS 1930, 1938; COOPER & OSTERHOUT 1930; COLLANDER 1936, 1939; HOLM-JENSEN et al. 1944; ÖSTERLIND 1951, 1952; SCOTT & HAYWARD 1955) legt die Vermutung nahe, daß die Turgorregulation von *Chaetomorpha linum* in engstem Zusammenhang mit Vorgängen des Mineralstoffwechsels steht. Die von verschiedenen Autoren zur Erklärung besonders der Salzaufnahme entwickelten Vorstellungen sollen daher den Ausgangspunkt für die Diskussion unserer Ergebnisse bilden.

Es ist allgemein bekannt, daß pflanzliche Protoplaste für viele Ionen entweder vollständig undurchlässig oder doch nur sehr wenig permeabel sind (Literatur vgl. HAAS 1955 u. a.).

Demgemäß ist es wenig wahrscheinlich, daß der freien Diffusion von Elektrolyten irgendeine Bedeutung für die positive Regulation des Turgors von *Chaetomorpha linum* zukommt, wie dies von der Osmometertheorie gefordert wird. Für die negative Turgorregulation wäre schon eher mit dieser Möglichkeit zu rechnen, denn gemäß den bisher — wenn auch an anderen Objekten — durchgeführten Zellsaftanalysen darf wohl geschlossen werden, daß auch bei *Chaetomorpha* wenigstens für einige Ionen des Zellsaftes ein steiles Konzentrationsgefälle von innen nach außen besteht. Ein solches ist aber bei der geringen Ionendurchlässigkeit des Protoplasmas die unerläßliche Voraussetzung für die Wirksamkeit einer diffusionsbedingten Salzabgabe.

Die geringe Ionendurchlässigkeit des lebenden Protoplasmas dürfte zum Teil durch den Lipoidgehalt der Plasmamembranen bedingt sein. Nach LUNDEGARDH (1955) findet sie darüber hinaus in dem amphoterem Charakter der Plasmakolloide eine wohl begründete Erklärung. Letztere sind nämlich unter physiologischen Bedingungen vorwiegend sauer dissoziiert und deshalb Träger negativer Ladungen. Demgemäß wird die Diffusion der ebenfalls negativen Anionen stark eingeschränkt. Da nun auch die Kationen, für welche die negative Ladung der Plasma-„Poren“ an sich kein Hindernis darstellt, aus Gründen der Elektroneutralität immer nur zusammen mit einem Anion permeieren können, stellt die elektrostatisch bedingte geringe Anionendurchlässigkeit des Protoplasmas bei gegebenem Konzentrationsgefälle den begrenzenden Faktor für den physikalischen Salztransport dar.

Zur Erklärung der Salzaufnahme, die bei erwachsenen Pflanzenzellen unter ökologischen Bedingungen fast ausnahmslos entgegen einem Konzentrationsgefälle

erfolgt, hat LUNDEGÅRDH auf Grund von Potentialmessungen an Weizenwurzeln seine „Anionenatmungstheorie“ aufgestellt, die durch spätere systematische Untersuchungen auch von anderer Seite in wesentlichen Punkten bestätigt werden konnte.

Er selbst fand dabei eine deutliche Parallelität zwischen Zellatmung und Anionen-speicherung, während die Prüfung der Kationenaufnahme keine derartigen Beziehungen erkennen ließ. Die Hemmbarkeit der Salzaufnahme durch CN^- , ihre lichtreversible Empfindlichkeit gegenüber CO , vor allem aber die nur in Salzgegenwart spektroskopisch nachweisbare Reduktion der Cytochromoxydase betrachtete er als Beweise für die durch das Cytochrom-Cytochromoxydase-System regulierte Atmungsabhängigkeit der Anionenaufnahme.

Auch ARISZ (1947) stellte beim Studium der Chloridaufnahme in *Vallisneria*-Blätter die Cyanidhemmbarkeit der Anionenaufnahme fest. Der Transport des Chlorids innerhalb des „Symplasten“ wurde dabei jedoch nicht gehemmt, wie er durch Vergiften eines Blattsegmentes mit CN^- zeigen konnte. Ebenso wenig ließ sich die Speicherung des einmal in die Vakuole aufgenommenen Chlorids durch Cyanidbehandlung rückgängig machen.

Diese Ergebnisse stehen im Einklang mit Befunden BUTLERS (1953b, c), in dessen Versuchen KCN nur die Aufnahme radioaktiven Phosphors in Weizenwurzeln verhinderte (1953c).

ÖSTERLIND (1951) teilt einen Fall mit, bei dem Zellatmung und Anionenaufnahme nicht miteinander gekoppelt zu sein scheinen. Bei *Scenedesmus quadricauda* wurde nämlich nur die Nitrataufnahme durch CN^- unterbunden, während die Atmung unbeeinträchtigt blieb. In Versuchen mit *Chlorella pyrenoidosa* wurden jedoch beide Prozesse in der gleichen Weise inhibiert (ÖSTERLIND 1952).

Zur Erklärung dieser und anderer in Atmungshemmungsversuchen festgestellten unvollständigen Koppelung zwischen Anionenaufnahme und Respiration sei auf die Ergebnisse von WAYGOOD (1950, vgl. BURSTRÖM 1953) und JAMES (1953, vgl. BECKING 1956) hingewiesen. Nach diesen Autoren kann nämlich ein Teil der Oxydation auch durch Cu -haltige, nicht CN^- -empfindliche Fermente katalysiert werden. So ist z. B. in sieben Tage alten Gerstenwurzeln die Cu -haltige Ascorbinsäureoxydase die wichtigste Endoxydase (SUTTER 1950, 1952; vgl. BECKING 1956).

Die Aufnahme der Kationen, für die LUNDEGÅRDH keine eindeutigen Beziehungen zur Zellatmung fand, erfolgt nach diesem Autor wegen ihrer entgegengesetzten Ladung zum Protoplasma ohne besonderen Energieaufwand. Sie gelangen hauptsächlich aus Gründen der Elektroneutralität zusammen mit den Anionen — allerdings auf getrennten Wegen — in die Zelle. Dabei mag eine gewisse Selektion nach Maßgabe des Radius der hydratisierten Ionen stattfinden, so daß beispielsweise die Kaliumionen leichter in das Protoplasma aufgenommen werden als etwa die Na - oder gar die Li -Ionen (R. & J. HÖBER 1928; BROOKS 1930; COLLANDER 1930, 1939). Ein vielleicht nicht unbedeutlicher Teil der Kationen wird jedoch nach LUNDEGÅRDH auch gegen H -Ionen aus den im Protoplasma gebildeten organischen Säuren getauscht. So wäre dann sowohl sein eigener Befund wie auch das von BUTLER (1953a) beim Studium des zeitlichen Verlaufes der KCl -Aufnahme in Weizenwurzeln festgestellte nichtstöchiometrische Verhältnis $\text{K} : \text{Cl}$, das immer größer als eins war, in zwangloser Weise zu erklären.

Demgemäß ist dann also die Kationenaustauschrates nicht nur von der Außenkonzentration der beteiligten Kationen, sondern auch von der Reaktion des Protoplasmas und vom pH der Außenlösung abhängig.

Die bisher geschilderten Vorgänge betrafen nur die Aufnahme der Ionen in das Protoplasma. Über die Einzelheiten des Weitertransportes derselben in die Vakuole sind die Ansichten mangels direkter Beweise zwar ebenfalls noch geteilt, doch ist man sich im großen und ganzen darin einig, daß dieser Vorgang durch Vermittlung von Ionencarriern erfolgt (BURSTRÖM 1953—55; OSTERHOUT 1952; BECKING 1956). Darunter versteht man ganz allgemein Plasmastrukturen mit z. T. hochspezifischem Bindungsvermögen für bestimmte Ionenarten (EPSTEIN 1956), die beim Transport derselben eine Vehikelfunktion übernehmen. In der Vakuole wird der Komplex Carrier-Ion entweder enzymatisch gespalten (RUMMEL 1953; HEINZ 1955), oder die durch den pH -Unterschied Zytoplasma—Vakuole bedingte Änderung der Dissoziationskonstante des Komplexes bewirkt die Freisetzung der transportierten Ionen, deren Speicherung in der Vakuole also nach dieser Auffassung einen von der Aufnahme in das Protoplasma getrennten Prozeß darstellt.

Besonders die Mitochondrien scheinen in dieser Hinsicht von Bedeutung zu sein. Nach Untersuchungen von PRESSMANN & LARDY (vgl. NETTER 1953) vermögen sie nämlich vorwiegend K zu

adsorbieren, welches seinerseits die Atmung der Mitochondrien beeinflusst. ROBERTSON (1956) vermutet in den Mitochondrien sogar die Ionencarrier, doch bedarf diese Annahme noch experimenteller Bestätigung. Daß den Mitochondrien als den wichtigsten Trägern des Cytochrom- und des Cyclophorase-Systems (vgl. ROBERTSON 1956; MILLERD 1956; HAAS 1955, p. 220ff.) auch für den Ionen-transport eine große Bedeutung zukommt, wird heute kaum noch bezweifelt.

Die Abgabe von Ionen aus der Vakuole kann auf zwei Wegen erfolgen: Einmal ist nach den von BUTLER (1953c), RUSSELL et al. (1954, vgl. BURSTRÖM 1955) und SCOTT & HAYWARD (1955) erhaltenen Resultaten zu schließen, daß ein — wenn auch nur geringer — Teil der im Zellsaft gespeicherten Ionen nach Maßgabe ihres Konzentrationsgefälles die Vakuole durch passive Exodiffusion wieder verläßt.

Die Befunde von SCOTT & HAYWARD zwingen jedoch zu dem Schluß, daß auch die Ionenabgabe — wenigstens teilweise — auf aktivem Wege erfolgen kann. Diese Autoren fanden nämlich bei *Ulva*, daß unter normalen Verhältnissen Kalium aktiv gespeichert wird, während Na auf metabolischem Wege abgegeben wird. Im Dunkeln und nach Zugabe von Jodessigsäure wurden dagegen durch Ausschaltung der aktiven Mechanismen die Prozesse umgekehrt, so daß jetzt gemäß dem Konzentrationsgefälle dieser Ionen K⁺ die Zelle verließ, während Na⁺ eindrang. Es sei in diesem Zusammenhange daran erinnert, daß auch bei ganz anderen Objekten, nämlich den Muskelzellen und den Erythrozyten eine aktive Speicherung von K⁺ bei gleichzeitiger metabolischer Abgabe von Na⁺ festgestellt wurde, so daß angenommen werden darf, daß solche Vorgänge allgemeinere Verbreitung besitzen als bisher bekannt ist (vgl. NETTER 1951, p. 285f.).

Nach dieser kurzen Schilderung einiger z. Zt. vieldiskutierter, wenn auch noch nicht endgültig bewiesenen Vorstellungen vom Ablauf der Mineralstoffwechselprozesse pflanzlicher Zellen soll nun geprüft werden, wie sich die Ergebnisse unserer kryoskopischen Untersuchungen in dieses Bild einfügen und welche Deutung sie zulassen.

Die Cyanidempfindlichkeit der positiven Turgorregulation von *Chaetomorpha linum* legt im Hinblick auf die Annahmen der LUNDEGÅRDH'schen Theorie den Analogieschluß nahe, daß dieser Vorgang an eine atmungsabhängige Ionenaufnahme gebunden ist. Von den Kationen des künstlichen Seewassers scheint — nach den Befunden der Versuche mit K-freiem Seewasser zu urteilen — dem Kalium hierbei eine besondere Bedeutung zuzukommen. Diese Sonderstellung mag durch die hohe Beweglichkeit bzw. den relativ kleinen Radius des hydratisierten Kaliumions bedingt sein (vgl. NETTER 1951, pp. 122, 290), die es ihm ermöglichen, auf dem "Poren"-Wege rascher in das Plasma zu gelangen als etwa das Natriumion (vgl. BROOKS 1930). Trotzdem muß auch diesem gemäß den Ergebnissen der Zellsaftanalysen anderer Autoren eine gewisse Rolle bei der Turgorsteigerung zuerkannt werden, zumal ja auch im K-freien Medium zunächst noch ein Anstieg der Regulationskurve beobachtet wurde.

In diesem Zusammenhange muß jedoch darauf hingewiesen werden, daß auch das „K-freie“ künstliche Seewasser wegen der Verunreinigungen der p.a.-Substanzen gemäß den Reinheitsforderungen für diese Stoffe möglicherweise noch einen K-Gehalt von ca. 1% des natürlichen Seewassers hatte. Diese relativ zwar geringe Konzentration mag zumindest unter den Verhältnissen des Ruhestoffwechsels noch ausreichend sein, die wahrscheinlich nur geringfügigen Diffusionsverluste durch aktive Aufnahme wieder wetzumachen. Diese Auffassung wird durch die Beobachtung gestützt, daß im „K-freien“ isotonischen K.S.W. erst nach mehreren Tagen eine nur geringfügige Turgorabnahme zu verzeichnen war.

Eine weitere Möglichkeit zur Deutung der Wirkungsweise des Kaliums im Rahmen der positiven Regulationsvorgänge könnte in seiner möglichen Rolle als Coferment gewisser für den Ablauf der Regulation bedeutsamer Enzyme gesehen werden. Hier wäre in erster Linie an eine Beeinflussung der Tätigkeit der Atmungsfermente zu denken, denn nach LUNDEGÅRDH ist eine gesteigerte Salzaufnahme an eine erhöhte Aktivität des Cytochromsystems gebunden. In diese Richtung weisen die Befunde von PRESSMAN & LARDY (vgl. NETTER 1953), die eine Steigerung der Mitochondrienatmung durch K⁺ beobachteten.

Gegen diese Deutung könnte vorgebracht werden, daß infolge der unterschiedlichen Aktivität der betreffenden Enzyme in Seewasser verschiedenen Salz- und damit auch verschiedenen K-Gehaltes unterschiedliche Turgorwerte zu beobachten sein müßten, was aber offensichtlich den Tatsachen widerspreche. Dieser Einwand kann jedoch durch die Ergebnisse eines Versuches entkräftet werden, der wegen zu starker Streuung der Einzelwerte nicht in dieser Arbeit mitgeteilt wurde. Dieser Versuch, durch den der Turgorregulationsverlauf in hypertonischen Versuchslösungen gleicher Ionenstärke aber verschiedenen K-Gehaltes festgestellt werden sollte, ließ immerhin so viel erkennen, daß bereits bei einem K-Gehalt von etwa 10% des natürlichen Seewassers die Turgorregulation einen normalen Verlauf nahm. Die genauere biochemische Untersuchung dieser Verhältnisse wäre vielleicht geeignet, mehr Licht auf die tatsächliche Rolle des Kaliums im Rahmen des Turgorregulationsgeschehens zu werfen.

Problematisch bleibt bei dieser Betrachtungsweise allein die Beantwortung der Frage, warum nach Ersatz des Kaliums durch NH_4^+ die Regulation — im großen und ganzen gesehen — keine Beeinträchtigung erfuhr. Es müßte dann nämlich angenommen werden, daß Ammonium nicht nur in osmotischer Hinsicht einen vollwertigen Ersatz für Kalium darstellt, sondern daß es auch seine Rolle als Coenzym übernehmen kann. Bei der zumeist hohen Spezifität der Cofermtentwirkungen stößt diese Auffassung jedoch auf Schwierigkeiten, zumal das Ammonium im Plasma sehr rasch abgebaut und in den Eiweißstoffwechsel einbezogen werden dürfte. Eine widerspruchsfreie Deutung der Wirkungsweise des Kaliums läßt sich daher vorerst noch nicht geben.

Die Rolle des Kalziums wurde bereits im Anschluß an die oben beschriebenen Versuche eingehend besprochen. Die Bedeutung dieses Ions für den normalen Ablauf der Turgorregulation wurde dabei in erster Linie in seiner membranstabilisierenden Wirkung gesehen. Mit den nach dieser Annahme zu erwartenden Resultaten stimmten die Versuchsergebnisse gut überein. Damit soll jedoch nicht behauptet werden, daß sich die Bedeutung des Kalziums in dieser Funktion erschöpfe. Als Hinweis auf weitere mögliche Reaktionen dieses Elementes im Rahmen der Mineralstoffwechselfvorgänge könnte z. B. die Beobachtung gedeutet werden, daß ein vollwertiger Ersatz dieses Ions durch Sr^{++} auf die Dauer nicht möglich ist. Für eine eingehendere Diskussion solcher Möglichkeiten bieten jedoch unsere Befunde keine hinreichende Grundlage.

Das Natrium scheint bei der Turgorregulation keine spezifische Wirkung auszuüben. Die Substitution dieses Ions durch K^+ bzw. Li^+ hatte jedenfalls keine negativen Rückwirkungen auf den Regulationsverlauf. Wenn auch an Versuchsmaterial aus Na^+ -freiem Seewasser mit Kalium als Ersatzion nach längerem Aufenthalt in diesem Milieu Schäden beobachtet wurden, so darf darin noch nicht ohne weiteres eine Natriummangelwirkung gesehen werden. Es könnte sich dabei nämlich ebensogut um die Folge einer durch den abnorm hohen Kaliumgehalt verursachten Giftwirkung handeln.

Die negative Regulation wurde — nach den bisher vorliegenden Ergebnissen — durch KCN nicht verhindert. Auch die Größe des Turgors erfuhr nach Übertragung des Versuchsmaterials in isotonische CN^- -haltige K.S.W.-Lösungen keine Beeinträchtigung. Daraus ergibt sich, daß die negative Regulation offenbar nicht aktiv, jedenfalls nicht unter Beteiligung der Atmung erfolgt. Ebenso wenig dürfte jedoch die bloße Aufrechterhaltung des Turgors an die volle Aktivität des Cytochromsystems gebunden sein, da in diesem Falle eine Abnahme im isotonischen CN^- -haltigen Medium hätte beobachtet werden müssen. Vielleicht findet in der Ruhe nur eine Art nicht- CN^- -empfindlicher „Grundatmung“ statt, die nicht mit der Salzaufnahme in Verbindung steht. Die Aktivierung resp. Inaktivierung des Cytochromsystems oder eines anderen, dem Ionentransport dienenden Mechanismus müßte dann aber durch andere Ursachen als durch die Konzentration der Außenlösung bzw. gewisser Ionen derselben ausgelöst werden.

Demgemäß sehe ich nur eine Möglichkeit, das Zustandekommen des Turgors und die zu seiner Aufrechterhaltung erforderlichen Regulationsvorgänge zu erklären und mit den auslösenden Faktoren, vor allen Dingen also der Änderung des Salzgehaltes, in sinnvollen Zusammenhang zu bringen.

Die erste Folge einer durch Salzgehaltsänderung im Außenmedium erzeugten hydro-motorischen Potentialdifferenz (= „aktiven Saugkraft“) (bezüglich einer neuen Terminologie der osmotischen Zustandsgrößen vgl. KESSELER 1957) besteht, wie dieser Terminus besagt, in einer Verschiebung von Wasser, die ihrerseits eine Änderung der Druckbelastung des Protoplasmas bedingt. Dieser Vorgang muß ganz zwangsläufig auch über eine Änderung der Reaktionsgleichgewichte zu einer Beeinflussung der Feinstruktur des letzteren führen. Da sich nun „... der Chemismus der Zelle in entscheidender Abhängigkeit von dem Feinbau der Reaktionsorte vollzieht ...“ (NETTER 1951, p. 273), könnte man in einer solchen druckbedingten Strukturänderung die Ursache für die Auslösung der Regulationsvorgänge suchen. Druckabnahme müßte dann etwa zu einer Atmungssteigerung und damit verbundener vermehrter Salzaufnahme führen, welche der Größe der durch Salzgehaltsänderung des Außenmediums herbeigeführten Turgorabnahme proportional ist und demgemäß die Wiederherstellung des Ausgangszustandes garantiert. Umgekehrt könnten unter diesen Umständen durch Turgorsteigerung infolge Herabsetzung des Salzgehaltes Vorgänge ausgelöst werden, die entweder zu einer Erhöhung der physikalischen Permeabilität führen oder aktive Mechanismen in Gang setzen, welche die Abgabe von osmotisch wirksamen Substanzen aus der Vakuole herbeiführen. Für die Realisierung der letzteren Möglichkeit lieferten jedoch die Versuchsergebnisse keine Anhaltspunkte.

Inwieweit nun diese unter Berücksichtigung der Befunde anderer Autoren gegebene Deutung der kryoskopischen Meßresultate die wirklichen Vorgänge der Turgorregulation richtig beschreibt, kann nur durch eingehendere biochemische Untersuchungen festgestellt werden, „... denn die Frage mündet in die allgemeinere nach den Beziehungen von Struktur und physiologischer Funktion ein, die heute mehr und mehr als Wechselwirkungen beider Größen erkannt werden“ (FISCHER 1956, p. 740).

7. Zusammenfassung

1. Der Turgor der Zellen von *Chaetomorpha linum* ist bei physiologisch einheitlichem Material gleicher Herkunft — ceteris paribus — in gewissen, durch individuelle Schwankungen bedingten Grenzen als konstant zu betrachten.
2. Die Turgorregulation erfolgt in künstlichem Seewasser der angegebenen Zusammensetzung in der gleichen Weise wie im normalen Milieu.
3. Bei Kaliummangel in der Außenlösung und gleichzeitiger hoher Belastung des Regulationsmechanismus durch Übertragung der Algen in ein gegenüber dem Kulturmedium stark hypertonisches Medium findet anfangs noch eine Erhöhung des osmotischen Zellsaftpotentials statt. Der Turgor steigt dabei bis auf etwa 30% des Ausgangswertes an. Dann setzt jedoch eine rückläufige Phase ein, die zum Potentialausgleich führt und als Zeichen irreversibler Schädigungen betrachtet werden muß. Wird dagegen Zellmaterial in isotonisches K⁺-freies Seewasser übertragen, so ist erst nach mehreren Tagen eine geringfügige Turgorabnahme feststellbar.
4. Kalziummangel in der Außenlösung verursacht in jedem Falle letale Schädigungen, die einen völligen Turgorverlust zur Folge haben und von stark destruktiven Veränderungen der Zellmembranen begleitet sind.
5. Kalium kann hinsichtlich seiner Wirkungen auf den Regulationsablauf weitgehend durch Ammonium ersetzt werden, während die bei Kalziummangel beobachteten Schäden nicht auftreten, wenn Strontium in der Außenlösung zugegen ist. Ein physiologisch vollwertiger Ersatz von K⁺ durch NH₄⁺ bzw. von Ca⁺⁺ durch Sr⁺⁺ ist auf die Dauer jedoch nicht möglich.

6. Natrium kann durch Kalium vorübergehend substituiert werden. Die Regulation erfolgt in einem solchen Milieu zunächst normal. Nach einigen Tagen tritt jedoch rascher Turgorverlust ein. Die Zellen zeigen dabei Schadbilder, die an Krampfpfasmolyse erinnern. In künstlichem Seewasser, dessen Natrium so weit wie möglich durch Lithium ersetzt wurde, verläuft die Turgorregulation normal. Auch nach längerem Aufenthalt in solchem Milieu zeigt das Material noch ein völlig gesundes Aussehen.

7. KCN hemmt die positive Regulation zu mindestens 60%. An den positiven Regulationsvorgängen sind also offenbar eisenhaltige Atmungsfermente in starkem Maße beteiligt, während die negative Regulation durch KCN nicht merklich beeinträchtigt wird. Eine atmungsabhängige Stoffabgabe aus der Vakuole findet dabei offenbar nicht statt. Im isotonischen Medium bewirkt KCN keine merkliche Turgorabnahme. Die bloße Aufrechterhaltung des normalen Turgors scheint also nicht im merklichen Umfange an aktive Vorgänge geknüpft zu sein.

8. Aus den experimentellen Befunden wird geschlossen, daß die Turgorregulationsvorgänge durch druckbedingte Verschiebungen der chemischen Gleichgewichte bzw. durch Änderungen der Feinstruktur des Protoplasmas ausgelöst werden. Die dabei in Gang gesetzten Mechanismen bleiben so lange aktiv, bis der Normalturgor wieder erreicht ist. Es wird angenommen, daß bei der positiven Regulation hauptsächlich K⁺ aktiv in der Vakuole gespeichert wird, während die negative Regulation vorwiegend durch osmotischen Substanzverlust nach Erhöhung der physikalischen Permeabilität durch übernormalen Turgor erfolgt.

Literaturverzeichnis

- ARISZ, W. H., 1953: Active uptake, vacuole-secretion and plasmatic transport of chloride-ions in leaves of *Vallisneria spiralis*. *Acta Bot. Neerl.* 1, 506—515. — BECKING, J. H., 1956: On the mechanism of ammonium ion uptake by maize roots. Dissertation. North-Holl. Publ. Comp. Amsterdam. — BREBL, R., 1956: Zellphysiologisch-ökologische Untersuchungen an *Enteromorpha clathrata* (Roth) Greville. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 69, 75—86. — BLINKS, L. R., 1951: Physiology and Biochemistry of Algae. Manual of Phycology Chapt. 14, 263—291. WALTH. MASS, U. S. A. — BOGEN, H. J., 1948: Untersuchungen über Hitzetod und Hitzeresistenz pflanzlicher Protoplaste. *Planta* (Berlin) 36, 298—340. — DERS., 1954: Zellphysiologie und Protoplastik. 7. Stoffaufnahme. *Fortschr. d. Bot.* XV, 231—243. — DERS., 1956: Stoffaustausch. *Handb. d. Pflanzenphys.* II, 116—124. Springer, Berlin. — BROOKS, S. C., 1930: The accumulation of ions in living cells — a non-equilibrium condition. *Protoplasma* 8, 389—412. — DERS., 1930: Composition of the cell sap of *Halicystis ovalis* (Lyng.) Aresch. *Proc. Soc. Exp. Biol. & Med.* 27, 409—412. — BUCHHEIM, A., 1915: Der Einfluß des Außenmediums auf den Turgordruck einiger Algen. *Mittlgn. d. Naturf. Ges. i. Bern.* — BURSTRÖM, H., 1954/55: Mineralstoffwechsel. *Fortschr. d. Bot.* XV, 290—312; XVI 269—291; XVII 509—528. — BUTLER, G. W., 1953a: Ion uptake by young wheat plants. I. Time course of the absorption of potassium and chloride ion. *Physiol. Plant.* (Copenh.) 6, 594—616. — DERS., 1953b: II. The apparent free space of wheat roots, *ibid.* 617—635. — DERS., 1953c: III. Phosphate absorption by excised roots. *ibid.* 636—661. — BÜNNING, E., 1934/35: Zellphysiologische Studien an Meeresalgen. *Protoplasma* 22, 444—456. — COLLANDER, R., 1930: Permeabilitätsstudien an *Chara ceratophylla*. I. die normale Zusammensetzung des Zellsaftes. *Acta Bot. Fenn.* 6, 1—20. — DERS., 1936: Der Zellsaft der Characeen. *Protoplasma* 12, 338—355. — DERS., 1939: Permeabilitätsstudien an Characeen. III. Die Aufnahme und Abgabe von Kationen. *Protoplasma* 33, 215—257. — COOPER, W. C. & W. J. V. OSTERHOUT, 1930: The accumulation of electrolytes. I. Entrance of ammonia into *Valonia macrophysa*. *Journ. Gen. Physiol.* 14, 117—125. — DREVS, P., 1896: Die Regulation des osmotischen Druckes in Meeresalgen bei Schwankungen des Salzgehaltes im Außenmedium. *Arch. d. Freunde d. Naturgesch. i. Mecklenbg., Güstrow*, 49, 91—135. — EPSTEIN, E., 1956: Uptake and ionic environment (including P_H). *Handb. d. Pflanzenphys.* II, 398—408. Springer, Berlin. — FISCHER, H., 1956: Ionenwirkungen. *ibid.* 706—746. — HAAS, J., 1955: Physiologie der Zelle. Borntraeger, Berlin. — HARGITAY, B., W. KUHN & H. WIRZ, 1951: Eine mikrokryoskopische Methode für sehr kleine Lösungsmengen (0,1—1). *Experientia* (Basel) 7, 276—278. — HEINZ, E., 1955: Chemische Grundlagen des aktiven Transports. *Ber. Physiol.* 172, 171. — HENKEL, R., 1951/52: Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Meeresalgen insbes. *Bangia pumila*. *Kieler Meeresf.* 8, 192—211. — HOAGLAND, D. R., 1930: The accumulation of mineral elements by plant cells. *Contr. Mar. Biol., Stanf. Univ. Press.* 131—144. — DERS. & A. R. DAVIS, 1923: The composition of the cell sap of the

plant in relation to the absorption of ions. Journ. Gen. Physiol. 5, 629—646. — DIES. 1929: The intake and accumulation of electrolytes by plant cells. Protoplasma, 6, 610—626. — HOFFMANN, C., 1929: Die Atmung der Meeresalgen und ihre Beziehung zum Salzgehalt. Jahrb. f. wiss. Bot. 71, 214—268. — DERS. 1932a: Zur Bestimmung des osmotischen Druckes an Meeresalgen. Planta (Berlin) 16, 413—432. — DERS. 1935: Zur Frage nach dem Vorkommen aktiver Saugkräfte bei den Meeresalgen. Protoplasma 24, 286—295. — DERS. 1943: Der Salzgehalt des Seewassers als Lebensfaktor mariner Pflanzen. Kieler Blätter 1943, H. 3, 160—176. — HOLM-JENSEN, I., A. KROGH & V. WARTIOVAARA, 1944: Some experiments on the exchange of potassium and sodium between single cells of Characeae and the bathing fluid. Acta Bot. Fenn 36, 1—22. — HÖBER, R., 1947: Physikalische Chemie der Zellen und Gewebe. Bern. — DERS. & J. HÖBER, 1928: Beobachtungen über die Zusammensetzung des Zellsaftes von *Valonia macrophysa*. Pflügers Archiv 219, 260—272. — HÖFLER, K., 1939: Kappenplasmolyse und Ionenantagonismus. Protoplasma 33, 545—578. — JAMES, W. O., 1953: The use of respiratory inhibitors. Ann. Rev. Plant Physiol. IV, 59—90. — KALLE, K., 1945: Der Stoffhaushalt des Meeres. Akad. Verlagsges. Leipzig. — DERS. 1956: Das Meerwasser. Handb. d. Pflanzenphysiologie III. Springer, Berlin. — KESSELER, H., 1957: Mikrokryoskopische Untersuchungen an Meeresalgen mit besonderer Berücksichtigung der Turgorregulationsvorgänge von *Chaetomorpha linum*. Dissertation. Kiel. — DERS. 1958: Eine mikrokryoskopische Methode zur Bestimmung des Turgors von Meeresalgen. Kieler Meeresf. 14, 23—41. — KINNE, O., 1952: Ein neues Gerät zur Bestimmung der Gefrierpunktniedrigung kleiner Flüssigkeitsmengen. Veröffl. d. Inst. f. Meeresfischg. Bremerhaven 1, 47—51. KOTTE H., 1914: Turgor und Membranquellung bei Meeresalgen. Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Kiel 17, 119—167. — KRAMER, P. J., 1956: The uptake of salts by plant cells. Handb. d. Pflanzenphys. II, 290—315. Springer, Berlin. — KYLIN, H., 1938: Über den osmotischen Druck und die osmotische Resistenz einiger Meeresalgen. Svensk Bot. Tidskrift, Stockh. 32, 238—248. — LAKOWITZ, K., 1929: Die Algenflora der gesamten Ostsee. Danzig. — LUNDEGÅRDH, H., 1946: The growth of root hairs. Ark. Bot. (Stockh.) A. 33, Nr. 5, 1—19. — DERS. 1955: Mechanisms of absorption, transport and secretion of ions. Ann. Rev. Plant Physiol. 6, 1—24. — MAXIMOV, N. A., 1951: Kurzes Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Kultur und Fortschritt, Berlin. — MEYER, A., 1891: Notiz über die Zusammensetzung des Zellsaftes von *Valonia utricularis*. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 9, 77—79. — MILLER, A., 1956: Mitochondria and microsomes. Handb. d. Pflanzenphys. II, 573—583. Springer, Berlin. — MOSEBACH, G., 1936: Kryoskopisch ermittelte osmotische Werte bei Meeresalgen. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. 24, 113—137. — NETTER, H., 1951: Biologische Physikochemie. Akad. Verlagsges. Athenaion, Potsdam. — DERS. 1953: Ionenzustände und -bewegungen in biologischen Systemen. Vortrag, Physiologentagung Bad Homburg/Saar. — OLTMANN, F., 1922/23: Morphologie und Biologie der Algen I—III. Fischer, Jena. — OSTERHOUT, W. J. V., 1933: Osmotic pressure in relation to permeability in large plant cells and in models. The Coll. Net. 8, 287—290. — DERS. 1952: The mechanism of accumulation in living cells. Journ. Gen. Physiol. 35, 579—594. — ÖSTERLIND, S., 1951: Anion absorption by an alga with cyanide resistant respiration. Physiol. Plant. (Copenh.) 4, 528—534. — DERS. 1952: Inhibition of respiration and nitrate absorption in green algae by enzyme poisons. *ibid.* 5, 292—297. — REMANE, A. & C. SCHLIEPER, 1957: Brackwasserbiologie. Schweizerbarth, Stuttgart. — RAMSAY, J. A., 1949: A new method of freezing-point determination for small quantities. Journ. Exp. Biol. 26, 54—64. — ROBERTSON, R. N., 1956: The mechanism of absorption. Handb. d. Pflanzenphys. II, 449—467. Springer, Berlin. — RUMMEL, W., 1953: Energetik oder Organisation selektiver Permeation? Naturwiss. 40, 277—285. — SCHREIBER, E., 1927: Die Reinkultur von marinem Phytoplankton und deren Bedeutung f. d. Erforschung der Produktionsfähigkeit des Meerwassers. Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Helgoland 16, 1—34. — SCHWENKE, H., 1957: Resistenzuntersuchungen an Rotalgen der Kieler Bucht. Dissertation, Kiel. — DERS. 1958a: Über die Salzgehaltsresistenz einiger Rotalgen der Kieler Bucht. Kieler Meeresforschungen XIV, H. 1. — DERS. 1958b: Über einige zellphysiologische Faktoren der Hypotonieresistenz mariner Rotalgen Kieler Meeresforschungen XIV, H. 2. — SCOTT, G. T. & H. R. HAYWARD, 1955: Sodium and potassium regulation in *Ulva lactuca* and *Valonia macrophysa*. Electrolytes in biol. Systems 35—67. — STADELMANN, E., 1956: Plasmolyse und Deplasmolyse. Handb. d. Pflanzenphys. II, 71—115. Springer, Berlin. — STENLID, G., 1949: The effect of 2,4-dinitrophenol upon oxygen consumption and glucose uptake in young wheat roots. Physiol. Plant. (Copenh.) 2, 350—371. — SUTTER, E., 1950: Über die Wirkung des Kohlenoxyds auf Atmung und Ionenaufnahme von Weizenwurzeln. *Experientia* (Basel), 6, 264—265. — SVERDRUP, H. M., M. W. JOHNSON & R. H. FLEMING, 1942: The Oceans, Their Physics, Chemistry and General Biology. Preparation of artificial sea water p. 165ff. Prentice-Hall Inc. New York. — UMRATH, K., 1956: Über Plasmalemmabildung nach plasmolytischen Versuchen. Protoplasma 46, 762—767. — WALTER, H., 1928: Über die Preßsaftgewinnung für kryoskopische Messungen des osmotischen Wertes bei Pflanzen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 46, 539—549.