

# ASSIMILATION UND ATMUNG VON SUBMERSEN ALS AUSDRUCK IHRER ENTQUELLUNGSRESISTENZ

VON JOSEF KALTWASSER

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Halle)

Mit 27 Textfiguren

Eingegangen am 3. September 1937

## Inhalt

Einleitung . . . . .	498
1. Teil. Zeitphasen der Entquellung und Einquellung . . . . .	500
1. Methodik der Entquellungsversuche . . . . .	500
2. Darstellung der Entquellungskurve . . . . .	500
3. Der Verlauf der Entquellungskurve . . . . .	501
4. Die Veränderung der Oberfläche während der Entquellung und Einquellung . . . . .	503
5. Die Wasseraufnahme entquollener Pflanzen (Einquellung) . . . . .	505
2. Teil. Die Auswirkung vorausgegangener Entquellung auf Assimilation und Atmung nach erneuter Einquellung . . . . .	506
1. Methodik der Assimilationsversuche . . . . .	506
2. Die physiologische Bedeutung der Entquellungsgeschwindigkeit . . . . .	507
3. Zeitphasen der Wiedereinstellung der Assimilation und Atmung . . . . .	511
A. Assimilationüberschuß . . . . .	511
B. Reine Assimilation . . . . .	522
C. Atmung . . . . .	522
4. Der Anteil des abgestorbenen Gewebes an der Senkung der Assimilation . . . . .	525
5. Die funktionelle Wirkung einer Verzögerung der Einquellung . . . . .	529
Schlußbetrachtung . . . . .	532
Zusammenfassung der Ergebnisse . . . . .	533
Angeführte Literatur . . . . .	534

## Einleitung

Über die Transpiration der Pflanzen sind sehr viele Untersuchungen gemacht worden, und nachdem man gesehen hatte, wie schädlich selbst ein nur kurze Zeit dauerndes Welken für die Pflanze sein kann, wurden die verschiedenen Möglichkeiten der Transpirationseinschränkung Gegenstand besonderen Interesses. Neben diesem besonders bei Landpflanzen immer wieder beobachteten Bestreben, die Transpiration herabzusetzen, gibt es aber noch eine andere Möglichkeit, Trockenzeiten zu überdauern, und diese besteht in der Fähigkeit des Plasmas, einen höheren Grad der Austrocknung zu vertragen, als dies den meisten Pflanzen gegeben ist<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Da alle diese Fragen oft erörtert sind, darf unter Hinweis auf die zusammenfassenden Darstellungen von Walter (1926), Seybold (1929 a, b, 1933), Maximow (1929) und v. Faber (1935) auf eine Diskussion verzichtet werden. Bezüglich der älteren Literatur vgl. diese Werke.

Zwischen diesen beiden Möglichkeiten ist scharf zu unterscheiden. Alle Einrichtungen der ersten Art, also alle Einrichtungen, die darauf abzielen, den Wasserverlust herabzusetzen, werden im folgenden als Entquellungswiderstände bezeichnet werden, dagegen wird die Fähigkeit einer Pflanze, einen höheren Wasserverlust ohne Schädigung zu ertragen, mit dem Ausdruck Entquellungsresistenz gekennzeichnet.

Das Studium der Entquellungsresistenz ist die Aufgabe der vorliegenden Arbeit. Als besonders geeignete Objekte kamen von vornherein die submersen Meeresalgen in Betracht, weil bei ihnen infolge der niedrigen Organisation keine Transpirationsschutz-Einrichtungen vorhanden sind, und weil die Entquellungsresistenz ein für die Verbreitung dieser Algen wichtiger Faktor sein kann. Wenn dieser Punkt auch für die submersen höheren Pflanzen eine untergeordnete Bedeutung besitzt, so wurden dieselben trotzdem in den Rahmen der Untersuchung einbezogen, um einen Vergleich zu haben, und weil sie sich für die Untersuchung einzelner rein physiologischer Teilaufgaben sehr gut eignen. So wurde z. B. die Frage nach der Bedeutung der Entquellungsgeschwindigkeit vor allem an *Potamogeton lucens* untersucht. An dem Schattenfarn *Trichomanes radicans* wurde die Frage bearbeitet, wie die Zellen sich während der Entquellung verhalten. Von Meeresalgen wurden untersucht: *Ulva lactuca*, *Fucus serratus* und *Fucus vesiculosus*, *Laminaria digitata* und *Furcellaria fastigiata*.

Daß verschiedene Bearbeiter dieser Fragen, z. B. Pringsheim (1923) und Isaac (1933, 1935), keinen Unterschied zwischen Entquellungswiderstand und Entquellungsresistenz machten und aus dem Verlauf der Entquellungskurve allein schon ökologische Schlüsse ziehen wollten, zeigt, wie notwendig eine gründliche physiologische Analyse dieses Gebietes ist, und sie wird den Hauptgegenstand der vorliegenden Untersuchung bilden.

Es ergaben sich also für die Durchführung dieser Arbeit folgende beiden Einzelaufgaben: Zunächst mußte der Verlauf der Entquellungskurve ermittelt werden, d. h. es mußten die während des Austrocknens stattfindenden gewichtsmäßigen Veränderungen gemessen und graphisch dargestellt werden. Dann mußten die mehr oder weniger stark entquollenen Pflanzen wieder in Wasser gebracht und auf ihren Lebenszustand untersucht werden. Erst wenn diese Prüfung ergibt, daß die Lebensfähigkeit des Plasmas nicht oder wenig geschädigt ist, kann man von der Entquellungsresistenz dieser Pflanze sprechen, und erst dann ist man berechtigt, aus einer solchen Untersuchung ökologische Schlüsse zu ziehen.

Als Kriterium des Lebenszustandes wurde fast ausschließlich die Assimilationsleistung verwendet und dabei besonders Wert gelegt auf die Assimilation in der ersten Zeit nach dem Wiedereinquellen, da aus früheren Untersuchungen von Montfort (nicht veröffentlicht<sup>1)</sup>) hervorgeht, daß die Entquellung auf das Plasma einen Reiz ausübt, der gerade in der ersten Zeit nach dem Zurückbringen in Wasser zu charakteristischen Veränderungen der Assimilationsleistung führt.

<sup>1)</sup> Vorgetragen auf der Botanikertagung zu Darmstadt am 6. VII. 37.

## 1. Teil. Zeitphasen der Entquellung und Einquellung

### 1. Methodik der Entquellungsversuche

Die Messung des Wasserverlustes geschah durch Wägung der Blätter bzw. Thalli. Diese wurden aus dem Wasser genommen, mit Fließpapier möglichst schnell vom Haftwasser befreit und gewogen. Dann wurden sie mit einem Zwirnfaden an einem Holzgestell aufgehängt und nach einiger Zeit wieder gewogen usw. Die Zeit zwischen zwei Wägungen richtete sich nach der verwendeten Pflanze und den herrschenden Bedingungen (Wassersättigungsdefizit der Luft, Temperatur usw.) und wurde so gewählt, daß bei der zweiten Wägung möglichst noch mehr als 75 % des anfänglichen Wassergehalts vorhanden war. Da mir für diese Untersuchungen eine Torsionswaage<sup>1)</sup> zur Verfügung stand, war es möglich, auch sehr schnell trocknende Pflanzen, wie z. B. *Ulva lactuca* mit großer Genauigkeit zu erfassen. Gewogen wurden die Thalli auf 1 mg genau. Das entspricht bei Frischgewichten von mehreren 100 mg, wie sie gewöhnlich waren, einem Fehler von weit unter 1 %. Nur in seltenen Fällen mag der Fehler etwa 1 % betragen.

Die in einigen Fällen ermittelten Einquellungskurven, d. h. die gewichtsmäßige Zunahme beim Zurückbringen in Wasser, sind gemessen, indem die Pflanzen vor jeder Wägung abgetrocknet wurden.

Die Oberfläche der verwendeten Pflanzen betrug etwa 20—40 qcm. Es wurden stets ungefähr gleich große Stücke verwendet. Bei *Laminaria* und *Ulva* geschah dies durch Herausschneiden rechteckiger Stücke aus dem Thallus. Dies wurde mit Rücksicht auf die späteren Assimilationsmessungen schon am Tage vorher gemacht. Ein solcher Schnitttrand verhält sich genau so wie die natürlichen Ränder, wie man an der Breite des bei starker Entquellung vergrüntes Teiles bei *Laminaria* leicht sehen kann.

### 2. Darstellung der Entquellungskurve

Die in der oben angegebenen Weise ermittelten Gewichte wurden zunächst auf % vom Frischgewicht umgerechnet und in einer Zeitkurve aufgetragen. Die Beziehung auf das Frischgewicht ist die einfachste und ist immer zu empfehlen, wenn die in einem Versuch verwendeten Pflanzen der gleichen Art angehören, oder wenn es sich um verschiedene Arten handelt, die sich aber im anfänglichen Wassergehalt wenig unterscheiden. Da die Submersen sich bei Beginn des Versuchs im Zustand maximaler Wassersättigung befinden, und da es darauf ankommt, wieviel von diesem Wasser sie während der Entquellung verlieren, ist die grundsätzlich richtige Beziehung die auf den anfänglichen, d. h. auf den maximalen Wassergehalt<sup>2)</sup>.

Dieser läßt sich leicht berechnen durch Bestimmung des Trockengewichts. Diese Bestimmung kann im allgemeinen nicht an der Versuchspflanze selber vorgenommen werden, weil die betreffende Pflanze noch einige Tage lang untersucht werden muß und sich in dieser Zeit verändert. Auch können beim Einquellen der trockenen Pflanzen Stoffe hinausdiffundieren, die eine Veränderung des Trockengewichts bewirken. Es bleibt infolgedessen kein anderer Weg, als von den einzelnen zur Verwendung kommenden Arten den durchschnittlichen Wassergehalt zu berechnen und diesen Wert bei jeder Versuchspflanze zugrunde zu legen. In dieser Arbeit sind sämtliche Entquellungsversuche auf den maximalen Wassergehalt bezogen worden, um die verschiedenen Arten miteinander vergleichen zu können.

<sup>1)</sup> Eine genaue Beschreibung der Torsionswaage befindet sich bei Kamp, S. 413.

<sup>2)</sup> Andere Darstellungsmethoden, die den Vorgang der allmählich immer kleiner werdenden Transpirationsraten noch besser zeigen sollen, z. B. die Beziehung jeder einzelnen Transpirationsrate auf die erste, haben nicht zu einem brauchbaren Ergebnis geführt.

## 3. Der Verlauf der Entquellungskurve

Bei den Meeresalgen ist die Geschwindigkeit der Transpiration wie bei Flechten [vgl. Stocker (1927)] außer von der Dicke des Thallus und der Beschaffenheit der Membran nur von den äußeren Bedingungen abhängig. Wenn dieselben sich während des Versuchs nicht ändern, so zeigt die Transpirationskurve, oder, was dasselbe ist, die Entquellungskurve, einen charakteristischen, gleichmäßigen Verlauf. Diese Kurven sind Hyperbeln, die dadurch zustande kommen, daß jede Transpirationsrate kleiner ist als die vorhergehende. Dieses ist auch leicht verständlich, da es im Bereich des Thallus keine verschließbaren Spaltöffnungen oder sonstige Einrichtungen zur Herabsetzung der Transpiration gibt. Im Gegensatz dazu zeigen abgeschnittene Blätter von Landpflanzen einen mehr oder weniger unregelmäßigen Verlauf der Transpirationskurve. Bei ihnen

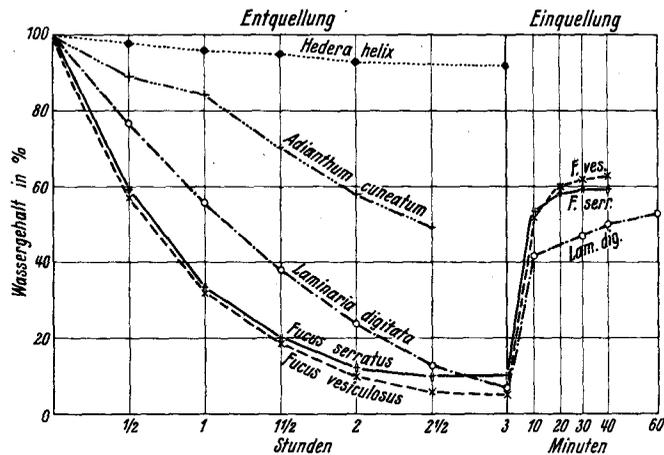


Fig. 1. Vergleichende Entquellung verschiedener ökologischer Typen. Ordinate: Wassergehalt in % des maximalen Wassergehalts. Abszisse: Zeiten fortschreitender Entquellung und Einquellung. Temp. 20 Grad. Diffuses Licht. Die Meeresalgen stammten aus der Kieler Außenförde. Sie wurden im Dezember gesammelt und im Laboratorium in Seewasser kultiviert. Die Landpflanzen wurden kurz vor Versuchsbeginn gepflückt.

existiert die Möglichkeit einer Regulation, einer Einschränkung der Transpiration durch Verschuß der Spaltöffnungen des abgeschnittenen Blattes. Letzteres ist an den Kurven zu sehen, die dann nach einiger Zeit einen Knick aufweisen. (Vgl. z. B. die Kurve von *Vitis vinifera* in Fig. 2.)

Einen Vergleich der Entquellungskurve von Braunalgen mit einem Efeu-blatt als Typus eines xeromorphen Hartlaubblattes und einem *Adiantum*-Wedel als Typus eines hygromorphen Blattes zeigt Fig. 1. Die Algen haben eine ganz gleichmäßige Entquellungskurve, während *Adiantum* eine unregelmäßige Entquellungskurve zeigt. Außerdem ist die Kurve bei den Algen sehr viel steiler, was einmal dadurch zustande kommt, daß sie sich in dem Moment, wo sie aus dem Wasser herausgenommen werden, im Zustand maximaler Wasser-

sättigung befinden, und andererseits dadurch, daß sie dieses Wasser sehr schnell an die Luft abgeben. Besonders groß ist der Unterschied zu dem Efeublatt, das nach drei Stunden kaum Wasser verloren hat, während die Algen schon lufttrocken sind. *Adiantum cuneatum* nimmt eine Mittelstellung zwischen Efeu und den Algen ein, wie von einem derartig zarten Blatt zu erwarten war. Es entspricht etwa einem Schwimmblatt von *Polygonum amphibium* (Fig. 2), das sehr schön die Mittelstellung zwischen einem submersen Blatt und dem Blatt einer Landpflanze zeigt. *Potamogeton lucens* gehört zu einem Typus, der an der Luft sehr schnell austrocknet, und ebenso wie die Algen eine gleichmäßige

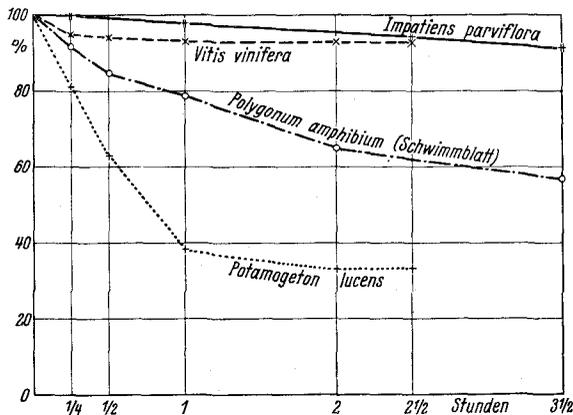


Fig. 2. Vergleichende Entquellung von Blättern von Land- und Wasserpflanzen. Ordinate: Gewicht der Blätter in % des Frischgewichts. Abszisse: Zeiten fortschreitender Entquellung. Temp. 23 Grad. Diffuses Licht. Luftfeuchtigkeit ca. 70 %. Die Blätter wurden kurz vor Versuchsbeginn in der Nähe des Versuchsraumes gesammelt.

Entquellungskurve von der typischen Hyperbelform besitzt. Auch hier ist also die Entquellung ein rein physikalischer Vorgang, dessen Intensität lediglich vom Wassersättigungsdefizit der Luft, also von den äußeren Bedingungen abhängig ist.

Die Hyperbel geht nach einer gewissen Zeit allmählich in die Gerade über, wenn die transpirierende Pflanze in bezug auf ihren Dampfdruck mit der Außenluft in Ausgleich gekommen ist. Wenn Pringsheim (S. 253) angibt, daß die Kurve bei *Fucus* mit einem Knick in die Gerade übergeht, so beruht dies einmal darauf, daß dieser Übergang bei den *Fucus*-Arten viel plötzlicher ist als bei den anderen Meeresalgen, andererseits darauf, daß in der Nähe dieses Knicks zu wenig Werte ermittelt wurden. In diesem Punkte, d. h. in bezug auf den allmählichen Übergang in die Gerade, besteht nach den Untersuchungen von Mittmeyer kein Unterschied zwischen Landpflanzen und Submersen.

Die Unterschiede zweier Thalli derselben Art in bezug auf den Verlauf der Entquellungskurve sind, wenn man gleichmäßiges Material verwendet, sehr gering. Dies zeigt z. B. ein Vergleich verschiedener Stücke von *Ulva lactuca* aus demselben Thallus (Fig. 3). Neben der Gleichmäßigkeit des Verlaufs der Kurve, die schon von *Laminaria* her bekannt ist, fällt hier besonders die außerordentliche Geschwindigkeit der Entquellung auf, eine Folge der sehr dünnen Thalli. Bei der in meinem Arbeitsraum herrschenden Temperatur von 18—20 Grad und 55—60 % relativer Luftfeuchtigkeit waren die dünnen *Ulva*-Thalli nach  $\frac{1}{2}$ —1 Stunde lufttrocken, wobei sie nur noch 4—5 % ihres Wasser-

gehalts besaßen. *Fucus serratus* und *Fucus vesiculosus* brauchten unter denselben Bedingungen  $2\frac{1}{2}$  Stunden, um lufttrocken zu werden, und *Laminaria digitata* sogar  $3\frac{1}{2}$  Stunden. Fast genau so schnell wie *Ulva lactuca* verliert auch *Potamogeton lucens* alles Wasser und gehört damit zu dem gegen Wasserverlust am wenigsten geschützten Typ der Pflanzen, mit denen ich gearbeitet habe.

Nicht ganz so steil ist die Entquellungskurve von *Trichomanes radicans* (übrigens auch nicht so gleichmäßig), der unter denselben Bedingungen  $1\frac{1}{2}$  Stunden brauchte, um lufttrocken zu werden. Dann folgen *Fucus* und *Laminaria*, denen sich *Furcellaria* anschließt, und dann in weitem Abstand Typen wie *Adiantum cuneatum* und *Polygonum amphibium*.

So wie in Fig. 3 gleichmäßiges Material von *Ulva lactuca* eine fast identische Entquellungskurve ergibt, so kann auch die Kurve verschiedener Arten unter Umständen weitgehende Übereinstimmung zeigen (vgl. z. B. die Kurven von *Fucus serratus* und *Fucus vesiculosus* der Fig. 10). Eine solche Übereinstimmung zwischen den beiden *Fucus*-Arten fand auch Pringsheim (S. 248). Später fand er dann allerdings, daß *Fucus vesiculosus* etwas schneller austrocknete als *Fucus serratus*. Verschieden altes Material verhält sich natürlich etwas verschieden.

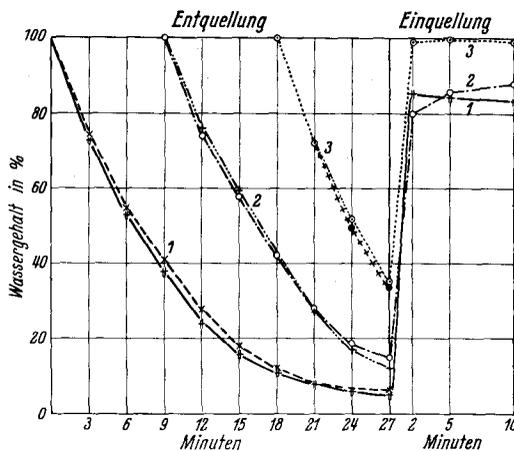


Fig. 3. Verschieden starke Entquellung von *Ulva lactuca*. Je zwei Thalli wurden gleichzeitig aus dem Wasser genommen. Bei der Einquellung sind Durchschnittswerte der beiden sich entsprechenden Thalli verwendet. Temp. 18 Grad. Diffuses Licht. Sonst wie Fig. 1.

#### 4. Die Veränderung der Oberfläche während der Entquellung und Einquellung

Während der Entquellung schrumpfen die Thalli in charakteristischer Weise, *Fucus* wird vom Rande her trocken und hart und krümmt sich im ganzen; *Ulva* schrumpft, indem sich lauter kleine Falten bilden; *Laminaria* zeigt eine ziemlich gleichmäßige Verkleinerung, ohne daß zunächst eine Krümmung eintritt. Diese Verkleinerung der Oberfläche, die offenbar dadurch zustande kommt, daß jede einzelne Zelle kleiner wird, wurde genauer untersucht. Die rechteckigen *Laminaria*-Stücke wurden unter durchsichtiges Papier gelegt, die Formen aufgezeichnet und ausgeschnitten, und dieses wurde bei jeder einzelnen Wägung wiederholt. Die Ergebnisse sind in der üblichen Weise auf die anfängliche Oberfläche bezogen worden. Aus Fig. 4 ist die Abnahme der Oberfläche zu ersehen. Sie zeigt grundsätzlich dasselbe Bild wie die Frischgewichts-

kurve, nur ist die Schrumpfung nicht so stark wie die Abnahme des Gewichts. Beim Einquellen dehnt sich auch die Oberfläche wieder aus, ohne aber die anfängliche Größe völlig wieder zu erreichen.

Vom Rande her tritt bei *Laminaria* eine Vergrünung ein, die sich bei starker Schädigung über den ganzen Thallus erstreckt. Die vergrüneten Zellen sind tot. Die Vergrünung ist schon im trockenen Zustand erkennbar, wird aber erst nach dem Einquellen deutlich. Der Rand hebt sich allmählich immer schärfer ab. Nach ein bis zwei Stunden ist er ganz scharf abgesetzt.

Bei *Fucus serratus* tritt eine ähnliche Randbildung ein, aber bei weitem nicht so deutlich und nicht so regelmäßig wie bei *Laminaria*. *Fucus vesiculosus*

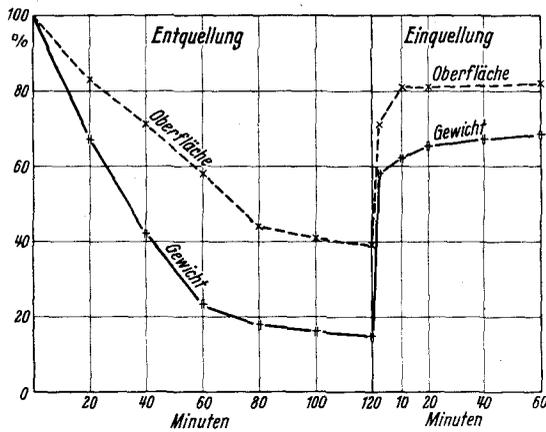


Fig. 4. Vergleich der Gewichtsabnahme und der Flächenverkleinerung von *Laminaria digitata* während der Entquellung und deren Zunahme beim Einquellen. Ordinate: Gewicht in % des Frischgewichts bzw. Oberfläche in % der ursprünglichen Oberfläche. Abszisse: Zeiten fortschreitender Entquellung und Einquellung. Temp. 19 Grad. Diffuses Licht. Über die Herkunft des Materials vgl. Fig. 1.

zeigt keine derartige Randbildung, selbst bei den extremsten Bedingungen, die ich angewendet habe (4 Tage Aufbewahrung im lufttrockenen Zustand bei 6—7 % des ursprünglichen Wassergehalts), waren noch keine toten Stellen im Thallus äußerlich erkennbar.

Bei *Ulva* sind die toten Stellen weiß. Auch hier gibt es bei geringer Schädigung eine deutliche Randbildung, bei stärkerer Schädigung treten aber auch in der Mitte schon weiße Flächen auf, wahrscheinlich von den dünneren Stellen des Thallus ausgehend.

Bei *Potamogeton lucens* sind die toten Zellen leicht an ihrer braunen Farbe und dem völlig schlaffen Aussehen erkennbar, aber erst etwa 6—8 Stunden nach dem Einquellen. Die Grenze zwischen totem und lebendem Gewebe verläuft dann entlang der Nervatur des Blattes. Bei starker Entquellung bleiben nur die Partien um die Mittelrippen lebend.

Ziemlich gut lassen sich die toten Teile bei *Trichomanes* unter dem Mikroskop erkennen, etwa 1—2 Tage nach dem Einquellen. Vorher muß man mit Hilfe der Plasmolyse prüfen, wenn man sehen will, welche Teile tot sind. Am ersten Tage nach dem Einquellen sind auch die toten Gewebeteile noch völlig straff und in der Farbe nicht oder kaum verändert. Über die Beziehung zwischen der Verkleinerung der lebenden Fläche und der Verringerung der Assimilation wird später die Rede sein.

### 5. Die Wasseraufnahme entquollener Pflanzen (Einquellung)

Bringt man die entquollenen Thalli wieder in Wasser zurück und bestimmt die Gewichtszunahme und damit die Menge des aufgenommenen Wassers, so findet man, daß in den ersten Minuten sehr viel Wasser aufgenommen wird, in den darauffolgenden immer weniger, bis ungefähr 80—90 % des ursprünglichen Wassergehalts wieder erreicht sind, je nach dem vorausgegangenen Entquellungsgrad. Die Einquellungskurve ist ebenso wie die Entquellungskurve eine Hyperbel, nur in der umgekehrten Richtung.

Je steiler die Entquellungskurve verläuft, um so steiler ist auch die Einquellungskurve, d. h. je schneller das Wasser abgegeben wird, um so schneller wird es auch wieder aufgenommen. Dieses Verhalten kann nicht überraschen, es ist ja z. B. bei *Ulva* nur eine Folge davon, daß der Thallus sehr dünn ist, d. h., daß ein großer Teil der Zellen oder vielleicht alle sofort mit dem Wasser in Berührung kommen. *Ulva lactuca*, die auf 15 % des Wassergehalts entquollen war, hatte nach 2 Minuten wieder das Anfangsgewicht; ein noch stärker (auf 5 % d. W.) entquollenes Stück erreichte in 2 Minuten 90 % des ursprünglichen Wassergehalts, um dann nicht weiter zu steigen. Wahrscheinlich wird schon in der ersten Minute fast alles Wasser aufgenommen, ich habe dieses aber mit der Methode des Abtrocknens mit Fließpapier nicht feststellen können, da dasselbe zu lange dauerte. Noch schneller geht die Wasseraufnahme bei den Flechten und Moosen vor sich. So findet Stocker (S. 458), daß lufttrockene Thalli der Flechten *Umbilicaria pustulata* und *Lobaria pulmonaria* schon nach 5 Sekunden die Hälfte des Wassers aufgenommen hatten [bezüglich der Moose vgl. Plantefol (1927)].

Wesentlich langsamer als bei *Ulva lactuca* geschieht die Wasseraufnahme bei *Fucus* und *Laminaria*, hier ist nach 3 Minuten etwa die Hälfte des Maximums erreicht (vgl. Fig. 4).

Die Abhängigkeit der Wasseraufnahme von der Temperatur des Wassers wurde bei *Fucus serratus* und *Laminaria* näher untersucht.

Die fast lufttrockenen Thalli wurden in Wasser von 10 bzw. 20° eingequollen. Bei beiden Arten zeigte sich das erwartete Ergebnis, eine schnellere Wasseraufnahme bei der höheren Temperatur, aber die Unterschiede sind verhältnismäßig gering. Nach 20 Minuten haben die bei höherer Temperatur eingequollenen Thalli einen ungefähr 5 % höheren Wassergehalt, nach einer Stunde sind bei *Fucus* die Unterschiede wieder ausgeglichen, bei *Laminaria* erst nach 1½ Stunden. Auffällig ist, daß *Laminaria* nur 65 % des Wassergehalts wieder erreicht, *Fucus* dagegen 80 %.

Ebenso wie niedrige Temperatur wirkt eine Erhöhung der Konzentration hemmend auf die Wasseraufnahme. Bei Einquellung lufttrockener Thalli von *Fucus serratus* und *Laminaria* in Seewasser von vierfacher Konzentration wird die Wasseraufnahme so erschwert, daß nach einer Stunde *Fucus* 7 %, *Laminaria* 3 % Wasser weniger aufgenommen hatte als der in normalem Seewasser eingequollene Vergleichsthallus.

## 2. Teil. Die Auswirkung vorausgegangener Entquellung auf Assimilation und Atmung nach erneuter Einquellung

Die bisher geschilderten Versuche über die Zeitphasen der Entquellung wurden lediglich angestellt, um die notwendigen Voraussetzungen für die Durchführung der eigentlichen Aufgabe zu schaffen. Diese betrifft nämlich die physiologische Auswirkung verschieden starker und verschieden langer, aber vorübergehender Entquellung bei den einzelnen Typen, d. h. die funktionelle Reaktion der lebenden Gewebe auf den Eingriff des Wasserentzuges nach Wiederherstellung der normalen Bedingungen. Der Vorführung der Vergleichsversuche und einzelner Reaktionstypen seien Bemerkungen zur Versuchsmethodik vorangestellt.

### I. Methodik der Assimilationsversuche

Die Bestimmung der Assimilation erfolgte mittels der Winklermethode, die für die meisten derartigen Untersuchungen angewandt worden ist und sehr genaue Werte liefert. Es wird zunächst der Sauerstoffgehalt des zum Versuch verwendeten Wassers in einer gleichzeitig entnommenen Vorprobe ermittelt, und aus der Differenz dieses Wertes mit dem Sauerstoffgehalt des Versuchswassers der von der Pflanze produzierte Sauerstoff berechnet. Die Titration erfolgte mit  $n/100$  Thiosulfat. Bei dieser Konzentration waren die erhaltenen Versuchsergebnisse zwar meistens noch ziemlich klein, da es darauf ankam, mit möglichst kurzen Expositionszeiten zu arbeiten, aber die Genauigkeit erwies sich als durchaus ausreichend.

Das für die Versuche verwendete Wasser wurde mindestens 24 Stunden vor Beginn des Versuchs hergerichtet, um eine gleichmäßige Verteilung des Sauerstoffs innerhalb des Wassers zu gewährleisten. Für die Meeresalgen wurde Seesalzlösung in der Ostsee-Konzentration von 1,7 % verwendet. Bei Süßwasserpflanzen sowie bei *Trichomanes radicans*, das sich für Assimilationsversuche mit der Winklermethode gut eignete, wurde abgestandenes Leitungswasser verwendet.

Anfangs wurden die Versuche bei Tageslicht ausgeführt. Es stellte sich aber bald heraus, daß bei trübem Wetter im Winter die Lichtmenge für kurze Versuchszeiten viel zu gering war, und daß oftmals überhaupt keine positiven Assimilationswerte erzielt werden konnten. Deshalb wurden die Versuche später ausschließlich bei künstlicher Beleuchtung durchgeführt, die auch den Vorteil einer immer wieder gleich starken Lichtquelle bot. Die Assimilationskammern wurden in Wasser gelegt, um eine gleichmäßige Temperatur zu gewährleisten. Die Lampe (300 Watt) hing direkt über der Wasseroberfläche und war etwa 10—12 cm von den Kammern entfernt. Das die Kammern umgebende Wasser konnte mittels fließenden Wassers leicht auf einer gewünschten Temperatur gehalten werden, so daß diese höchstens um 1—2 Grad schwankte, was für meine Zwecke vollkommen ausreichend war.

Einige Versuche wurden unter einer 1000 Watt-Lampe in etwa 50 cm Abstand ausgeführt, und bei ihnen sind Assimilationskammern von 250 ccm Inhalt verwendet worden. Im übrigen wurden zu den Versuchen Assimilationskammern von 150 ccm Inhalt verwendet. Allgemein wurden 100 ccm in ein Pyknometer-Kölbchen abgefüllt und zur Titration verwendet.

Um eine gleichmäßige Ausbreitung in der Kammer und damit eine gleichmäßige Belichtung zu erreichen, wurden die Pflanzen in einen Celluloidrahmen eingespannt. In den Anfangsversuchen ist dieses nicht durchgeführt worden, aber auch hier breiteten sich die Pflanzen in der Kammer so weit aus, daß die Versuchsergebnisse gesichert sind.

Die Stücke von *Laminaria* und *Uva*, die mit der Schere zugeschnitten werden mußten, wurden 1 bis 2 Tage vor Versuchsbeginn zurechtgeschnitten, damit keine Schleimbildung

oder sonstige störende Veränderungen an den Schnittflächen auftreten konnten. Die Blätter von *Potamogeton lucens* wurden ebenfalls 1 bis 2 Tage vorher von der Pflanze abgeschnitten und in Wasser aufbewahrt, damit die Wundstellen an den Stielen sich verstopfen konnten, und die sonst übliche Blasenbildung vermieden wurde. *Trichomanes* wurde ebenso behandelt wie *Potamogeton*. Die Fiederchen vertrugen die submerse Lebensweise ausgezeichnet und hielten sich dabei sogar monatelang, ohne Schaden zu nehmen.

Die Expositionszeit richtete sich nach den erhaltenen Werten und betrug im allgemeinen  $\frac{1}{2}$  Stunde bis 1 Stunde. Der erste Wert nach dem Wiedereinquellen, auf dessen genaue Erfassung es besonders ankam, wurde oft auf Grund einer noch kürzeren Expositionszeit bestimmt, doch sind wir nie unter  $\frac{1}{4}$  Stunde heruntergegangen, weil die beim Abfüllen der Kammern vergehende Zeit sonst einen zu großen Fehler bedeuten könnte.

Die Atmungsversuche wurden in derselben Weise durchgeführt, indem die Kammern mit einem schwarzen Tuch bedeckt wurden. Die Dauer der Atmungsversuche war entsprechend den dabei erhaltenen kleineren Werten etwas länger, meistens genügte eine Stunde, um brauchbare Werte zu erhalten.

Die bei der Titration erhaltenen Werte wurden in folgender Weise umgerechnet: Von den (meist 4) Versuchspflanzen wurden 3 auf verschiedenen Grad entquollen, gleichzeitig wieder in Wasser gebracht und sofort auf ihre Assimilationsleistung geprüft. Die vierte Pflanze diente als Kontrollpflanze, sie wurde nicht entquollen, im übrigen aber genau so behandelt wie die Versuchspflanzen. Zunächst wurden am Tage vor dem Entquellungsversuch alle 4 Pflanzen mehrmals gleichzeitig exponiert und auf diese Weise die Durchschnittsleistungen der Assimilation und Atmung der einzelnen Pflanzen ermittelt.

Die Leistung der Versuchspflanzen im Verhältnis zu ihrer Kontrollpflanze wird als Individualitätsfaktor bezeichnet und bei der Berechnung der endgültigen Werte zugrunde gelegt. Es hat sich nämlich herausgestellt, daß die Unterschiede in der Assimilation der einzelnen Pflanzen unter veränderten Bedingungen mit großer Konstanz erhalten bleiben, wie dies auch Walter (1929, S. 125) angibt. Jedenfalls ist die Beziehung auf eine Kontrollpflanze bedeutend richtiger als die Beziehung auf gleiche Oberfläche, denn es ist durchaus nicht gesagt, daß gleiche Flächen gleich assimilieren, sondern man findet im Gegenteil beträchtliche Unterschiede. Das angewendete Verfahren erfordert zwar, eine Kontrollpflanze bei sämtlichen Versuchen mit zu verwenden, und bedeutet somit eine erhebliche Mehrarbeit, ist aber um der angegebenen Vorteile willen fast immer durchgeführt worden. Dieses Verfahren, das Montfort bei seinen (noch nicht veröffentlichten) vergleichenden Entquellungsversuchen angewendet hat, hatte ursprünglich den Zweck, die Versuche im Freien bei dauernd wechselnden Lichtintensitäten durchführen zu können, ist aber bei den Versuchen mit konstanter Lichtquelle beibehalten worden. Denn wenn auch das Licht den wichtigsten Faktor bei der Assimilation darstellt, so können doch auch andere Faktoren, z. B. die Temperatur, vor allem aber innere rhythmische Schwankungen eine Rolle spielen (vgl. z. B. Drautz und Sagatz).

Wie die Berechnung der Werte mit Hilfe des Individualitätsfaktors geschah, ist aus Tabelle I zu ersehen. Die Berechnung der reinen Assimilation (Fig. 18) ist in der Weise erfolgt, daß bei der Entquellung zwei Pflanzen vollkommen gleich behandelt wurden, dann aber die eine im Licht, die andere im Dunkeln eingequollen wurde. Die Assimilationswerte der ersten Pflanze und die Atmungswerte der zweiten sind dann addiert.

## 2. Die physiologische Bedeutung der Entquellungsgeschwindigkeit

Wenn man zwei Thalli, z. B. von *Laminaria digitata* nebeneinander austrocknen läßt, so verlieren sie ihr Wasser ungefähr gleich schnell, und man kann Thalli, die gleich lange entquollen sind, als ungefähr gleich stark geschädigt betrachten. Anders ist es aber, wenn man verschiedene Arten miteinander vergleichen will, z. B. *Laminaria digitata* mit *Fucus*

*vesiculosus* (Fig. 1). In diesem Falle gibt *Fucus vesiculosus* unter den gleichen Bedingungen das Wasser schneller ab und ist deshalb nach einer bestimmten Zeit stärker entquollen als *Laminaria*. Ein Vergleich solcher unter gleichen Bedingungen gleich lange entquollenen Pflanzen ist zwar für die Beurteilung der ökologischen Verhältnisse wertvoll, aber für eine physiologische Analyse der Entquellungsresistenz nicht zu gebrauchen, da die einzelnen Arten in dem Moment, da die Entquellung unterbrochen wird, einen ganz verschiedenen Wassergehalt besitzen. Aus diesem Grunde wurde für jeden Vergleich der Entquellungsgrad, d. h. der bei Unterbrechung der Entquellung noch vorhandene Wassergehalt in % des maximalen Wassergehalts zugrunde gelegt<sup>1)</sup>.

Auf diese Weise war es mir möglich, sämtliche, d. h. auch die zu verschiedener Zeit ausgeführten Versuche, miteinander zu vergleichen, und die für die Gegenüberstellung der Resistenztypen notwendigen Zusammenstellungen durchzuführen. Für die Richtigkeit dieses Verfahrens muß allerdings folgende Voraussetzung erfüllt sein: Es muß für die Auswirkung eines bestimmten Wasserverlustes gleichgültig sein, in welcher Zeit derselbe erreicht worden ist, zum mindesten innerhalb der Grenzen, in der diese Zeit bei meinen Versuchen schwankte.

Um diese Frage zu klären, wurde eine Reihe von Versuchen mit den submersen Blättern von *Potamogeton lucens* durchgeführt, das mir im Sommer in großer Menge zur Verfügung stand. Die einzelnen Blätter wurden abgepflückt, einen Tag submers gehalten, danach zunächst in einer Vorprüfung auf ihre Assimilationsleistung untersucht und am andern Tag entquollen. Dabei wurden sie verschiedenen Bedingungen ausgesetzt, eines wurde direkt aus dem Wasser in die Luft gebracht, ein anderes erst in eine Kammer mit mittlerer Luftfeuchtigkeit, dann in die Luft usw. Auf diese Weise wurden die Blätter in verschiedener Zeit auf 40 % ihres ursprünglichen Wassergehalts entquollen. Dann wurden sie auf ihre Assimilationsleistung geprüft. Dabei kam es mir weniger auf die Assimilationsleistung im direkten Anschluß an die Einquellung an, als auf den Zustand nach mehreren Stunden oder am andern Tag. Auch genügte die Beleuchtungseinrichtung noch nicht, um Versuche in sehr kurzen Zeiten durchzuführen.

Bei dieser Behandlung zeigte zwar das am langsamsten entquollene *Potamogeton*-Blatt die höchsten Assimilationswerte, aber die anderen Kurven liefen völlig durcheinander und zeigten keine Beziehung zu der Geschwindigkeit der vorausgegangenen Entquellung. Die Wiederholung des Versuchs bestätigte das Ergebnis. Um sicher zu sein, daß auch bei einer anderen Pflanze und bei anderen Entquellungsgraden die Geschwindigkeit der Entquellung keine Rolle spielt, wurde die Frage in einer Reihe weiterer Versuche mit *Ulva lactuca* nochmals geprüft, und zwar dergestalt, daß je vier Thalli in verschiedener Zeit auf gleichen Grad entquollen wurden. Bei schwacher Entquellung (auf 73 % des ursprünglichen Wassergehalts) verlaufen sämtliche Kurven ungefähr gleichmäßig, sie erreichen am zweiten Tag 80–90 % der anfänglichen Assimilationsleistung. Dabei war der angegebene Entquellungsgrad in ganz verschiedener Zeit erreicht worden, bei einem Thallus in 5 Minuten, bei einem anderen in 20 Minuten. Entquillt man *Ulva* stärker, auf 32 % des Wassergehalts, so erreicht die Assimilation nach dem Einquellen nur etwa 50 % der ursprünglichen Leistung. Dieser Zustand ist nach 8 Stunden erreicht und bleibt auch am andern Tage erhalten. Aber auch hier ist keine Abhängigkeit von der Entquellungsgeschwindigkeit festzustellen. Bei starker Entquellung auf 5 % des Wassergehalts sind die Thalli völlig ausgebleicht und erreichen keine positiven Assimilationsleistungen mehr.

<sup>1)</sup> Nachdem auf Grund von Vorversuchen festgestellt war, wie lange die Entquellung auf einen bestimmten Grad dauert, wurden die Pflanzen entsprechend lange vorher aus dem Wasser genommen. Diejenigen, die stärker entquollen werden sollten, bzw. die zur Erreichung des vorgesehenen Entquellungsgrades längere Zeit brauchten, gingen also entsprechend länger in der Luft, so daß die Entquellung bei allen gleichzeitig unterbrochen werden konnte.

Demnach ist in den untersuchten Fällen, bei *Potamogeton lucens* und *Ulva lactuca*, die Assimilationsleistung, die nach dem Einquellen wieder erreicht wird, d. h. also die durch die Entquellung hervorgerufene Schädigung, lediglich von dem Entquellungsgrad abhängig, dagegen nicht abhängig von der Entquellungsgeschwindigkeit. Damit ist die oben geforderte Voraussetzung für den Vergleich verschiedener Versuche erfüllt.

Tabelle 1

(Versuch 71 vom 5. 3. 36)

 Synchrone Entquellung von *Fucus serratus* und *Fucus vesiculosus*

Verw. Pfl.: *Fuc. serr.*: Oberflächenform aus Schilksee (Kieler Außenförde), 1—2 m unter der Wasseroberfläche.

*Fuc. ves.*: oberster Horizont, läuft bei jedem niedrigen Wasserstand trocken.

Erreichter Entquellungsgrad:

51, 39 und 27% des Frischgewichtes d. i.

40, 25 und 10% des Wassergehaltes.

## Entquellung

	Frischgewicht	Gewicht nach Stunden									
		1/4	1/2	3/4	1	1 1/4	1 1/2	2	2 1/2	3 3/4	4
<i>F. s.</i> 2	1340	1165	1000	860	752	683	—	—	—	—	—
„ 3	1470	1305	1125	965	840	725	640	572	—	—	—
„ 4	1520	—	1260	1050	900	772	675	585	515	—	416
<i>F. v.</i> 2	1660	1490	1280	1020	930	845	—	—	—	—	—
„ 3	1255	1063	915	805	687	600	538	487	—	—	—
„ 4	1410	1245	1020	901	752	652	580	518	462	385	—

## in % vom Frischgewicht

<i>F. s.</i> 2	100	87	75	64	56	51	—	—	—	—	—
„ 3	100	89	77	66	57	50	44	39	—	—	—
„ 4	100	—	83	69	59	51	44	38	34	—	27
<i>F. v.</i> 2	100	90	77	62	56	51	—	—	—	—	—
„ 3	100	85	73	64	55	48	43	39	—	—	—
„ 4	100	88	73	64	54	47	41	37	33	27	—

## in % des Wassergehalts

<i>F. s.</i> 2	100	84	69	55	46	40	—	—	—	—	—
„ 3	100	86	70	58	47	39	31	25	—	—	—
„ 4	100	—	79	62	49	40	31	23	18	—	10
<i>F. v.</i> 2	100	88	72	53	46	40	—	—	—	—	—
„ 3	100	81	67	55	44	36	30	25	—	—	—
„ 4	100	85	67	55	43	35	27	22	17	10	—

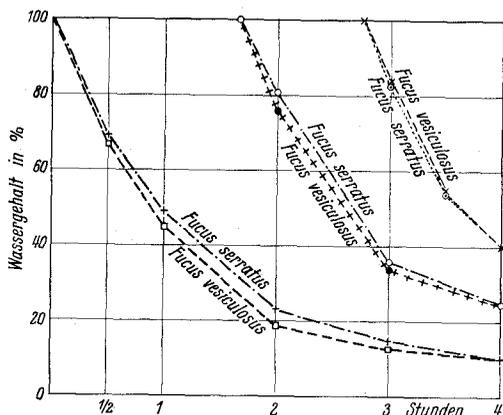


Fig. 5. Synchroner Entquellung von *Fucus serratus* und *Fucus vesiculosus*. Erklärung siehe Fig. 1. Temp. 18 Grad. Diffuses Licht. Relative Luftfeuchtigkeit 62 %. Die Algen stammen aus der Kieler Außenförde, *Fucus serratus* aus 1—2 m Wassertiefe, *Fucus vesiculosus* aus dem obersten Horizont, der bei jedem niedrigen Wasserstand trocken wird.

### Physiologische Prüfung

Lichtquelle: 300 Watt-Lampe, 12 cm Abstand, Wassertemperatur 10—11 Grad.

Expositionsdauer: meist  $\frac{1}{2}$  Stunde.

Inhalt der Kammer: 150 ccm.

Am 2. und 3. Tag Durchschnittswerte aus 2 Messungen.

Die Zahlen bedeuten Originalwerte (= ccm Thiosulfat mal 100) pro Stunde.

### Vorprobe (1 Tag vorher)

	<i>F. serratus</i>				<i>F. vesiculosus</i>			
	F 1	F 2	F 3	F 4	F 1	F 2	F 3	F 4
Assimilation . . . . .	832	992	1318	1214	886	1222	770	946
Assimilation . . . . .	1004	1056	1142	1056	1074	1348	894	1094
Atmung . . . . .	-164	-95	-187	-154	-180	-107	-96	-100
Indiv. f. Assimilation . . . .	100	112	139	123	100	131	85	104
Atmung . . . . .	100	58	114	94	100	59	53	55

### Leistung nach dem Einquellen

Vorheriger Entquellungsgrad in % des Wassergehalts:	Kontrolle				Kontrolle			
	40 %	25 %	10 %		40 %	25 %	10 %	
Lebende Fläche nach 3 Stunden:	—	80 %	61 %	35 %	keine Randbildung			

### Assimilation

Zeit nach der Einquellung								
$\frac{1}{4}$ Stunde . . . . .	976	356	176	-544	940	1080	—	276
1 Stunde . . . . .	1076	588	548	36	1190	1076	700	484
3 Stunden . . . . .	1083	885	597	225	900	1131	688	726
6 Stunden . . . . .	843	678	477	273	847	970	723	655
2. Tag . . . . .	986	766	732	406	964	1118	778	826
4. Tag . . . . .	788	570	502	276	845	1042	742	800

## Bezogen auf die Kontrollpflanzen

1/4 Stunde . . . . .	100	30	13	-45	100	88	49	27
1 Stunde . . . . .	100	49	37	3	100	75	75	42
3 Stunden . . . . .	100	74	40	17	100	98	90	78
6 Stunden . . . . .	100	73	41	30	100	87	100	75
2. Tag . . . . .	100	70	53	33	100	88	95	84
4. Tag . . . . .	100	66	46	28	100	104	103	92

## Atmung

1 Stunde . . . . .	-120	-111	-123	-138	-159	-162	-156	-159
4 Stunden . . . . .	-84	-71	-83	-64	-112	-96	-94	-110
7 Stunden . . . . .	-96	-92	-81	-48	-99	-81	-64	-75
2. Tag . . . . .	-118	-80	-76	-36	-94	-78	-60	-68

## Bezogen auf die Kontrollpflanze

1 Stunde . . . . .	100	160	90	123	100	172	185	187
4 Stunden . . . . .	100	146	87	81	100	152	158	178
7 Stunden . . . . .	100	112	64	52	100	128	118	142
2. Tag . . . . .	100	108	57	31	100	112	120	130

## 3. Zeitphasen der Wiedereinstellung der Assimilation und Atmung

## A. Assimilationsüberschuß

Unter Assimilation wird im folgenden stets der im Licht gemessene Überschuß der Assimilation über die Atmung verstanden, und diese Werte sind in der im methodischen Teil angegebenen Weise umgerechnet.

Alle von mir untersuchten Pflanzen zeigten direkt nach dem Wiedereinquellen eine starke Depression der Assimilation, die dann im Laufe einiger Stunden wieder überwunden wird. Je mehr Wasser die Pflanzen verloren hatten, um so mehr sind sie in ihrer Assimilationsleistung direkt nach dem Einquellen geschwächt, und um so mehr bleiben sie auch in der nach einigen Stunden wieder erreichten Assimilation hinter der früheren Leistung zurück. Mit Ausnahme von *Fucus vesiculosus* erreichte keine meiner Versuchspflanzen die normale Assimilation wieder, sobald sie mehr als 25 % ihres Wassergehalts verloren hatte. Dagegen wird nach 5—8 Stunden (bei *Trichomanes radicans* und *Potamogeton lucens* erst am anderen Tag) ein Maximum der Assimilation erreicht, das je nach dem Entquellungsgrad verschieden ist, sich dann aber im Laufe der nächsten Tage nicht wesentlich ändert. Der Entquellungsgrad ist für den Zeitpunkt, wann das Maximum erreicht wird, nicht maßgebend, sondern nur dafür, in welcher Höhe das Maximum und die ganze Kurve liegt.

Die Kurve der Assimilation zeigt also eine typische Erholung, eine allmähliche Überwindung des durch die Entquellung ausgeübten Einflusses, und zwar liegt der Hauptanstieg in der ersten Zeit nach dem Wiedereinquellen. Die Kurve bietet im Prinzip dasselbe Bild, wie die Kurve der Gewichtszunahme nach dem Einquellen (Fig. 3), nur sind die Zeiten der Wiedereinstellung viel größer. Während z. B. bei einer auf 30 % des Wassergehalts entquollenen *Ulva lactuca* nach 2 Minuten das Maximum erreicht ist, wird bei der Erholungskurve der Assimilation das Maximum erst nach 5 Stunden wieder erreicht.

*Laminaria digitata* und die beiden untersuchten *Fucus*-Arten, die beim Einquellen das Maximum der Gewichtszunahme nach 40—60 Minuten wieder erreicht haben (Fig. 1), also wesentlich später als *Ulva lactuca* (Fig. 3), stimmen in dem Zeitpunkt, wann sie das Maximum der Assimilation wieder erreichen (nach 5—8 Stunden) mit *Ulva* überein, und *Furcellara* verhält sich ebenso.

Der Vergleich der Erholungskurven nach vorausgegangener Entquellung deckt bei den einzelnen Arten sehr verschiedene Reaktionstypen auf. Wird die anfängliche Depression der Assimilation trotz starker Entquellung weitgehend überwunden, so hat man einen gegen Entquellung sehr resistenten Typ vor sich, während die weniger resistenten Typen bei gleichem Entquellungsgrad eine viel flachere Erholungskurve zeigen. Im folgenden sollen die Assimilationskurven der Versuchspflanzen einzeln beschrieben werden, wobei allerdings eine strenge Trennung mit Rücksicht auf die vergleichenden Versuche nicht immer möglich ist.

a) *Fucus vesiculosus* und *Fucus serratus*

Einen Vergleich eines sehr resistenten Typs (*Fucus vesiculosus*) mit einem weniger resistenten (*Fucus serratus*) zeigt Fig. 6. Hier sieht man deutlich die bedeutend höhere Resistenz des *Fucus vesiculosus*, bei ihm wird eine Entquellung auf 10% des Wassergehalts beinahe ohne Schädigung ertragen. Noch am gleichen Tage erreichte die Assimilationsleistung 80% der normalen Leistung und stieg in den nächsten Tagen noch etwas. Letzteres mag ein Ausnahme-

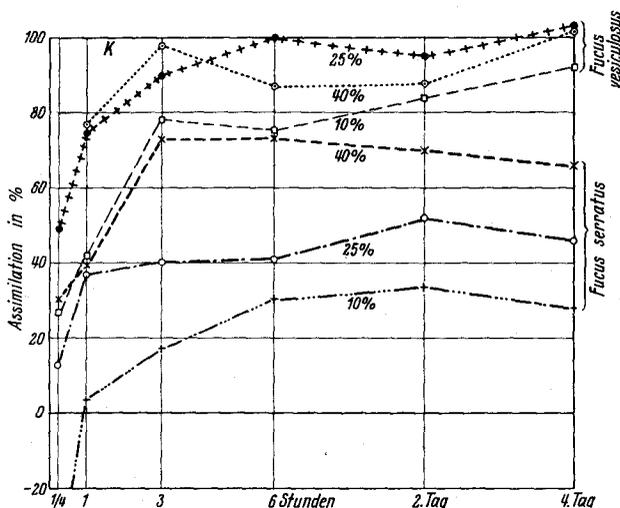


Fig. 6. Zeitphasen der Wiedereinstellung der Assimilation von *Fucus serratus* und *Fucus vesiculosus* in Abhängigkeit vom vorausgegangenen Entquellungsgrad. Ordinate: Gleichzeitige Assimilationsüberschüsse in % der Kontrollpflanze (K). Abszisse: Zeiten der Assimilationsmessung nach erfolgter Einquellung. Werte oberhalb der Null-Linie: O<sub>2</sub>-Abgabe. Werte unterhalb der Null-Linie: O<sub>2</sub>-Aufnahme. Die Zahlen bei den Kurven bedeuten den im entquollenen Zustand noch vorhandenen Wassergehalt in % des maximalen Wassergehaltes.

fall sein, sicher ist aber, daß eine Entquellung auf 10 % des Wassergehalts für *Fucus vesiculosus* ungefähr dasselbe bedeutet, wie eine solche von 40 % für *Fucus serratus*. Diese beiden Kurven stimmen wenigstens im Anfang ziemlich überein. Schwächere Entquellungsgrade werden von *Fucus vesiculosus* ohne weiteres überstanden, und nach 3—6 Stunden ist schon wieder die Anfangsleistung erreicht. Dagegen ist für *Fucus serratus* schon eine Entquellung auf 40 % des Wassergehalts ein starker Eingriff, noch stärkere Entquellung führt zu wesentlichen Herabsetzungen der Assimilationsleistung. Der auf 10 % des Wassergehalts entquollene *Fucus serratus* zeigt bei der ersten Assimilationsmessung ( $\frac{1}{4}$  Stunde nach dem Einquellen) einen ziemlich hohen negativen Wert, nach einer Stunde hat er den Kompensationspunkt erreicht, während *Fucus vesiculosus* bei gleich starker Entquellung noch keinen negativen Wert am Anfang hat, wenigstens nicht, wenn der Durchschnittswert für die erste  $\frac{1}{4}$  Stunde betrachtet wird.

Von *Fucus serratus* standen mir zwei Standortsformen zur Verfügung, die aus verschiedener Tiefe stammten und schon äußerlich leicht unterscheidbar

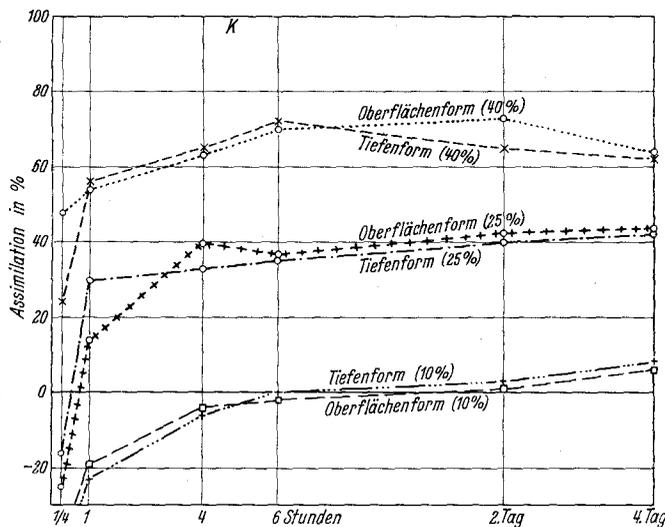


Fig. 7. Zeitphasen der Wiedereinstellung der Assimilation von *Fucus serratus* in Abhängigkeit vom vorausgegangenen Entquellungsgrad. Erklärung siehe Fig. 6. Die Algen stammen aus der Kieler Außenförde, die Oberflächenform aus 1—2 m Tiefe, die Tiefenform aus 8—10 m Tiefe.

waren. Einen Vergleich dieser beiden Formen, von denen die rein braun gefärbte aus 8—10 m Tiefe stammte, während die andere mit einem olivgrünen Farbton 1 m unter der Wasseroberfläche wächst und dort gelegentlich trocken laufen kann, zeigt Fig. 7. Als Entquellungsstufen wählte ich 40, 25 und 10 % des Wassergehalts, um nach Möglichkeit eine Stufe zu erfassen, bei der anfangs negative Assimilationsleistungen auftreten, die aber allmählich positiv werden. Dies ist auch sehr gut gelungen; sowohl der auf 40, als auch der auf 25 %

entquollene Thallus beginnen mit negativen Assimilationswerten. Die Resistenz ist wieder dieselbe, wie schon aus dem Vergleich mit *Fucus vesiculosus* bekannt. Interessant ist aber die außerordentlich gute Übereinstimmung der beiden Standortsformen, deren Kurven sehr nahe beieinander liegen und in einem Falle beinahe identisch sind. Daraus geht deutlich hervor, daß diese beiden Standortsformen dieselbe Entquellungsresistenz besitzen, obwohl sie aus verschiedener Höhenlage stammen.

b) *Laminaria digitata* und *Furcellaria fastigiata* (Fig. 8 u. 9)

Ähnlich wie *Fuc. serr.* verhält sich auch *Laminaria digitata*. Ein Vergleich beider (Fig. 11), wobei von *Fuc. serr.* eine Tiefenform verwendet wurde, die aus

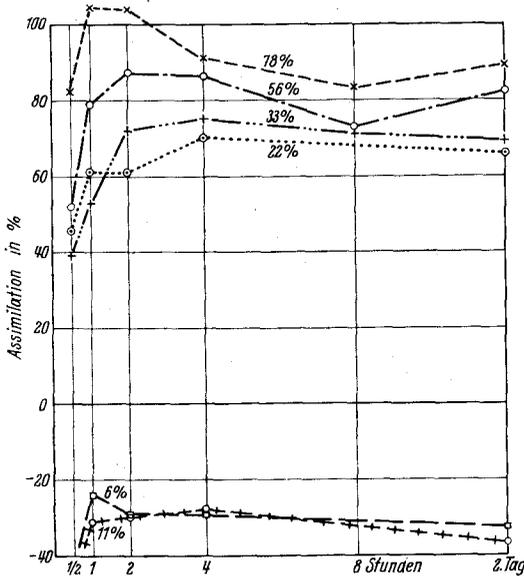


Fig. 8. Zeitphasen der Wiedereinstellung der Assimilation von *Laminaria digitata* in Abhängigkeit vom vorausgegangenen Entquellungsgrad. Erklärung siehe Fig. 6. Die Algen wurden im Februar in der Kieler Außenförde in einer Tiefe von 8—10 m gesammelt. Sie wurden in Seewasser aufbewahrt und mehrmals vom Schleim befreit. Bei Beginn des Versuchs waren sie sechs Tage in Kultur.

Zu demselben Typ, zu dem *Laminaria* und *Fucus serratus* gehören, und den man als halb resistenten Typus dem resistenten Typ (*Fucus vesiculosus*) gegenüberstellen kann, gehört auch die Rotalge *Furcellaria fastigiata*. Das untersuchte Material wuchs zwischen den Laminarien, also in einer Tiefe von etwa 8 m. Auch hier wird eine starke Entquellung (auf 7 % des Wassergehalts) nicht

derselben Tiefe stammt wie *Laminaria*, zeigt, daß beide ungefähr die gleiche Entquellungsresistenz besitzen. Bei beiden wird eine Entquellung auf 5 % des ursprünglichen Wassergehalts überhaupt nicht mehr vertragen, die Thalli sind eine Stunde nach dem Einquellen völlig vergrünt. Positive Assimilationsleistungen werden nicht mehr erzielt.

Solche toten Thalli „atmen“ noch tagelang, d. h. man erhält bei der Sauerstoffbestimmung immer kleine negative Werte. Es ist also noch Sauerstoff verbraucht worden. Selbst wenn man die Thalli mit heißem Wasser abgetötet hat, hört die Sauerstoffaufnahme nicht auf, und sie findet vor allem im Licht statt, im Dunkeln ist sie ganz gering. Es laufen hier irgendwelche rein chemische Prozesse ab, die vom Licht angeregt werden.

Eine Entquellung auf 30 % des Wassergehalts führt zu einer Erholungskurve, die sofort mit positiven Werten beginnt und deren Maximum etwa bei 50 % der normalen Assimilation liegt.

vertragen, bei einer mittleren Entquellung (auf 42 % des Wassergehalts) werden 50 % der normalen Assimilation wieder erreicht. Der Verlauf der Assimilationskurve selbst ist im Prinzip wieder derselbe wie bei den Braunalgen (vgl. Fig. 9).

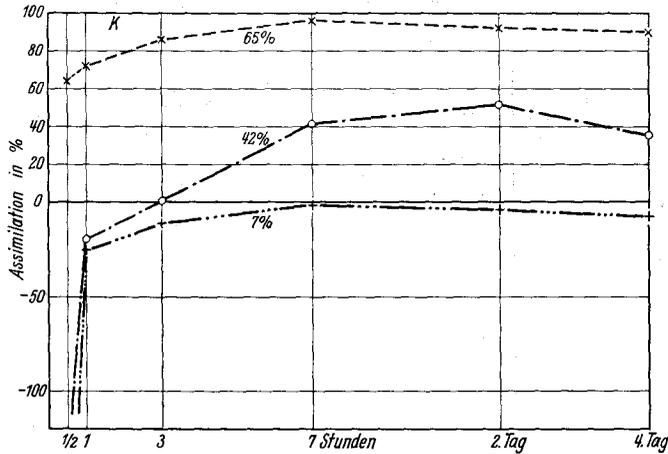


Fig. 9. Zeitphasen der Wiedereinstellung der Assimilation von *Furcellaria fastigiata* in Abhängigkeit vom vorausgegangenen Entquellungsgrad. Erklärung siehe Fig. 6.

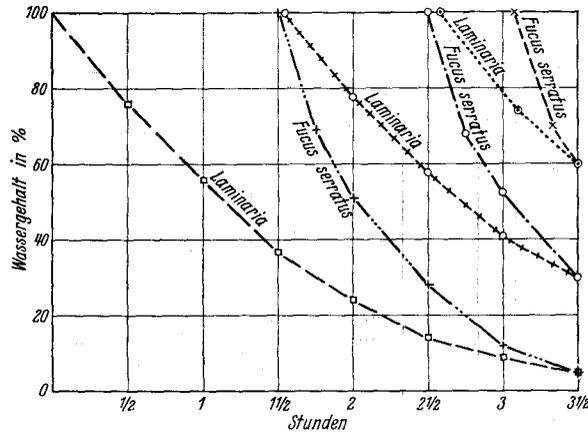


Fig. 10. Synchrone Entquellung von *Laminaria digitata* und *Fucus serratus* (Tiefenform). Erklärung siehe Fig. 1. Temp. 18 Grad. Diffuses Licht. Relative Luftfeuchtigkeit 65 %. Die Algen stammen aus der Kieler Außenförde aus 8—10 m Tiefe.

c) *Ulva lactuca* (Fig. 12)

*Ulva lactuca* verhält sich bei schwachen und mittleren Entquellungsgraden (bis zu 30 % des Wassergehalts) ähnlich wie *Fucus serratus* und *Laminaria*, aber doch etwas empfindlicher. Bei stärkerer Entquellung (auf 10 % des Wassergehalts) erhält man aber im Gegensatz zu *Laminaria* keine positiven Assimila-

tionswerte mehr. Im allgemeinen sind gerade die Erholungskurven von *Ulva lactuca* sehr gleichmäßig und für die ganze Erscheinung der allmählichen Wiederherstellung der normalen oder doch annähernd normalen Assimilation charakteristisch, so daß sie geradezu als ein Musterbeispiel dafür dienen können <sup>1)</sup>.

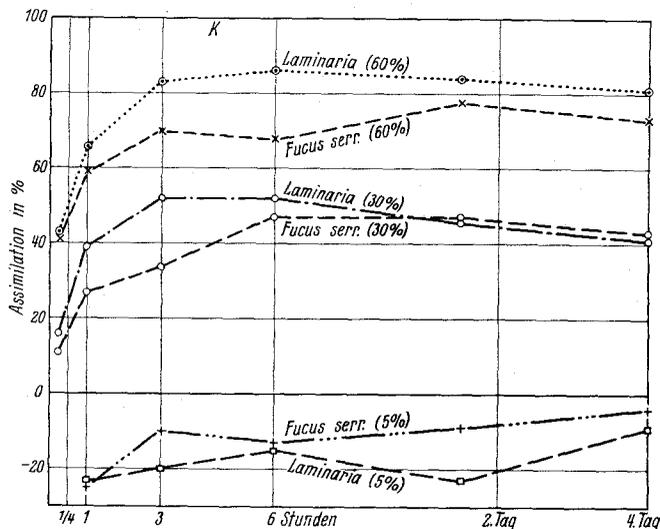


Fig. 11. Zeitphasen der Wiedereinstellung der Assimilation von *Laminaria digitata* und *Fucus serratus* in Abhängigkeit vom vorausgegangenen Entquellungsgrad. Erklärung siehe Fig. 6. Über die Herkunft der Pflanzen vgl. Fig. 10.

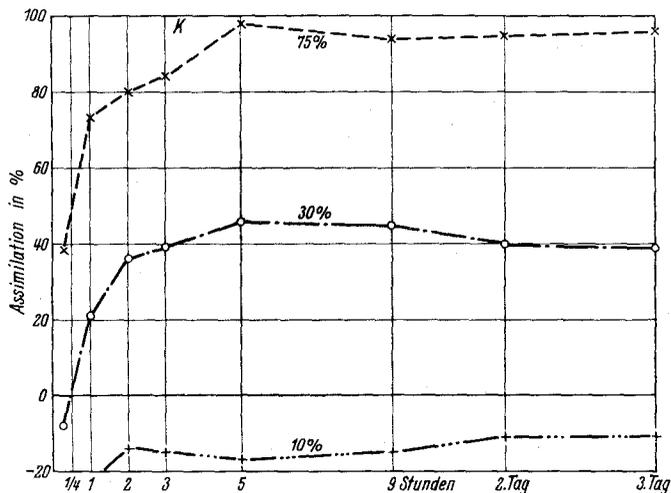


Fig. 12. Zeitphasen der Wiedereinstellung der Assimilation von *Ulva lactuca* in Abhängigkeit vom vorausgegangenen Entquellungsgrad. Erklärung siehe Fig. 6.

<sup>1)</sup> Das zeigt sehr deutlich ein Vergleich der Figuren 12 und 13. In beiden Fällen handelt es sich um ganz verschiedenes Material. Die Kurven der Fig. 12 stammen von Pflanzen,

Betrachtet man nochmals zum Vergleich die Entquellungskurven von *Ulva* und *Laminaria*, so sieht man, daß *Ulva* gegen den Wasserverlust selbst sehr viel weniger geschützt ist. Während *Ulva* bei 20° in einem geheizten Zimmer in 1/2 Stunde oder früher lufttrocken wird, braucht *Laminaria* dazu 3 bis 3 1/2 Stunden, also siebenmal so lange. Im Vergleich dazu ist der Unterschied in der Resistenz doch bedeutend kleiner. Man sieht an diesem Beispiel, wie das an Hand der Versuche mit *Fucus serratus* und *Fucus vesiculosus* später noch deutlicher gemacht werden soll, doch schon, daß es sich hier um zwei ganz verschiedene Dinge handelt.

d) *Trichomanes radicans*  
und *Potamogeton lucens* (Fig. 14)

Der Schattenfarn *Trichomanes radicans* gehört in bezug auf seine Entquellungsresistenz zum gleichen Typ wie *Ulva lactuca*, ist aber im ganzen wohl noch etwas empfind-

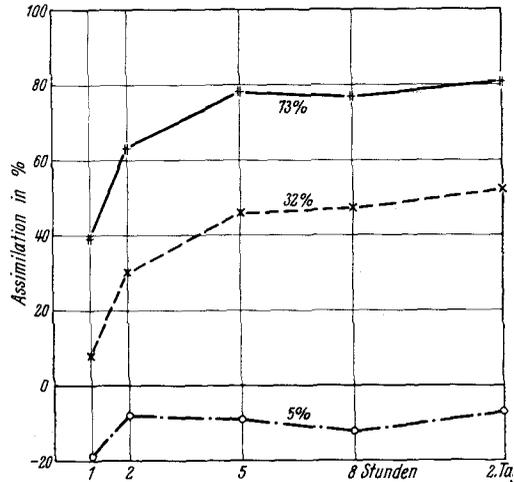
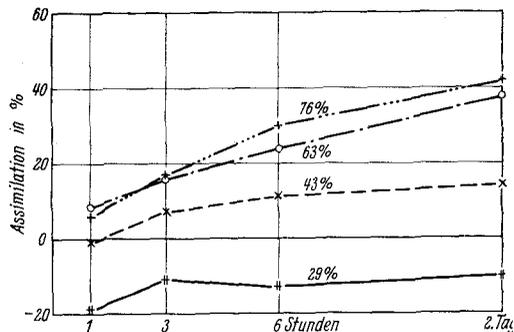


Fig. 13. Zeitphasen der Wiedereinstellung der Assimilation von *Ulva lactuca* in Abhängigkeit vom vorausgegangenen Entquellungsgrad. Erklärung siehe Fig. 6.

Fig. 14. Zeitphasen der Wiedereinstellung der Assimilation von *Potamogeton lucens* in Abhängigkeit vom vorausgegangenen Entquellungsgrad. Ordinate: Gleichzeitige Assimilationsüberschüsse in % der früheren Normalleistung. Abszisse: Zeiten der Assimilationsmessung nach erfolgter Einquellung. Sonst wie Fig. 6.



licher. Der Unterschied zeigt sich besonders bei den schwachen Entquellungsgraden und dürfte wohl mit der zerschlitzten Form des Blattes zusammenhängen, weshalb die Randpartien schon bei sehr geringem Wasserverlust absterben. Bei stärkerer Entquellung werden die Unterschiede ge-

die im Februar gesammelt und bei der Untersuchung 10 Tage in Seewasser kultiviert worden waren. Dagegen war das Material der Fig. 13 im Dezember gesammelt und befand sich bei der Untersuchung schon über zwei Monate in Kultur. Trotzdem zeigen beide in verschiedenen Entquellungsgraden fast völlige Übereinstimmung, nur die beiden schwach entquollenen Thalli verhalten sich etwas verschieden, indem der eine 80 %, der andere 95 % seiner normalen Assimilation wieder erreicht, was bei so verschiedenem Material natürlich nicht verwunderlich ist.

ringer, weil dann auch bei *Ulva* die Randbildung eintritt, und andererseits bei *Trichomanes* die Partien um die Mittelrippe infolge ihrer doppelten Zellschicht das Wasser fester zu halten vermögen. Derartige Überlegungen sollen aber nun keineswegs die verschiedene Entquellungsresistenz erklären, denn wie an Hand der Fig. 25 noch dargelegt wird, ist die Senkung der Assimilation nicht eine Folge der Verkleinerung der lebenden Fläche, sondern geht im wesentlichen auf Kosten der noch lebenden Zellen.

Eine weitere Besonderheit von *Trichomanes* und *Potamogeton* ist die Erscheinung, daß das Maximum der wieder erreichbaren Assimilation sich erst am andern Tage einstellt, während es in allen anderen Fällen schon 4—5 Stunden nach dem Einquellen erreicht wurde. Worauf diese Sonderstellung beruht, ist auf Grund meiner Versuche nicht festzustellen, und ich habe diese für meine Fragestellung nebensächliche Tatsache nicht weiter verfolgt.

Die empfindlichste, d. h. die gegen Entquellung am wenigsten resistente meiner Versuchspflanzen war *Potamogeton lucens*. Schon bei einer Entquellung auf 29 % des ursprünglichen Wassergehalts ist sie nach dem Einquellen nicht mehr imstande, positive Assimilationsleistungen zu erzielen, wie aus Fig. 5 zu ersehen ist. Schwächere Entquellung auf 60 oder sogar schon auf 75 % des ursprünglichen Wassergehalts, die z. B. von *Ulva lact.* noch fast ohne Schaden vertragen wird, bedeuten für *Potamogeton luc.* einen sehr starken Eingriff, durch den die Assimilationsleistung auf die Hälfte herabgesetzt wird.

#### Die verschiedenen Typen der Entquellungsresistenz

Um die Entquellungsresistenz meiner Versuchspflanzen gut miteinander vergleichen zu können, habe ich die nach dem Einquellen wieder erreichte Assimilation in Abhängigkeit vom Entquellungsgrad aus allen Versuchen zusammengestellt (vgl. Tab. 2). Zugrunde gelegt sind dabei die Assimilationswerte am Tage nach dem Entquellungsversuch, d. h. die maximale Assimilation, die

Tabelle 2

Assimilation in Abhängigkeit vom Entquellungsgrad

Maximale Assimilation nach dem Wiedereinquellen

(Meist nach 5—8 Stunden erreicht, bei *Trichomanes* am 2. Tag)

#### Zusammenstellung

Assimilation in % der Normalleistung

Entquellungsgrad in % d. Wassergehaltes	7	10	20	30	40	50	60	70	75
<i>Potamogeton lucens</i> . .	—	—	—	—10	15	—	40	—	45
<i>Trichomanes radicans</i> .	—	—	—10	—	35	50	—	70	—
<i>Ulva lactuca</i> . . . . .	—	—	—5	28	—	55	—	—	90
<i>Laminaria dig.</i> . . . .	—10	15	—	50	—	—	85	—	—
<i>Fucus serratus</i> . . . .	—10	15	—	50	70	—	78	—	—
<i>Fucus vesiculosus</i> . . .	27	90	100	—	—	—	—	—	—

wieder erreicht wurde. In der Fig. 15 sind die Werte der Tabelle 2 als Kurven gezeichnet. Diese Figur zeigt deutlich die verschiedene Entquellungsresistenz meiner Versuchspflanzen, die man danach in mehrere Typen einteilen kann.

1. Wie aus der Fig. 15 ersichtlich, ist *Fucus vesiculosus* der bei weitem resistenste Typus meiner Versuchspflanzen. Ziemlich hohe Wasserverluste, bis zu 80% des gesamten Wassergehalts, können noch ohne Schaden ertragen werden, wenn der Thallus bald wieder eingequollen wird. Tatsächlich stammt dieser *Fucus* ja auch aus einem Horizont, wo er bei jedem niedrigen Wasserstand trocken läuft.

2. Der zweite Typus, der in bezug auf die Entquellungsresistenz eine Mittelstellung einnimmt, ist vertreten durch *Fucus serratus* und *Laminaria digitata*<sup>1)</sup>. Beide wurden als sublitorale Pflanzen verwendet, die am Standort in

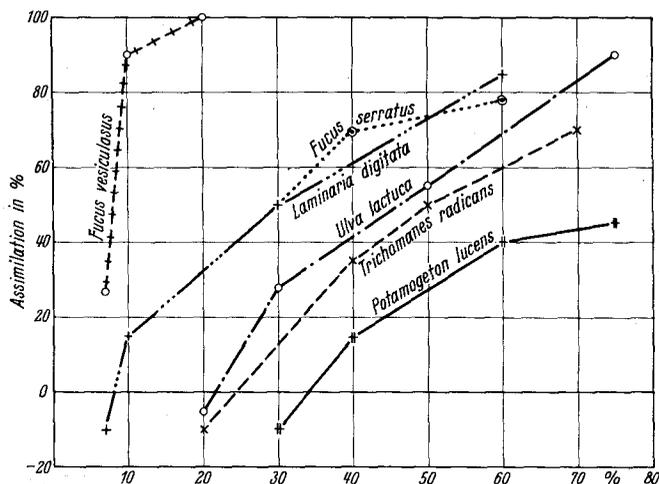


Fig. 15. Zusammenstellung der nach vorausgegangener Entquellung wieder erreichten maximalen Assimilation in Abhängigkeit vom Entquellungsgrad. Ordinate: Assimilationsüberschuß in % der normalen Leistung. Abszisse: Im entquollenen Zustand noch vorhandener Wassergehalt in % des maximalen Wassergehalts.

der Kieler Förde nie Gelegenheit haben, aus dem Wasser aufzutauchen und wirklich auszutrocknen. Die sogenannte Oberflächenform von *Fucus serratus*, die ich in meinen Versuchen benutzt habe, kann zwar ihrem Standort nach jährlich 2—3 mal für wenige Stunden an die Oberfläche kommen, aber aus der völligen Übereinstimmung mit der Tiefenform ist zu schließen, daß sie ihrem funktionellen Typus nach eine rein submerse Pflanze ist. Eine Beziehung zum Standort ist also zweifellos vorhanden.

3. Zu dem dritten Typus noch geringerer Resistenz gehören *Ulva lactuca* und *Trichomanes radicans*. Vergleicht man z. B. die Kurven der Entquellungsresistenz von *Ulva* und *Laminaria*, so sieht man deutlich, daß *Ulvä* einem viel

<sup>1)</sup> Hierher gehört auch *Furcellaria fastigiata*, von der ich aber nur wenig Messungen gemacht habe.

weniger resistenten Typ angehört. Besonders groß sind die Unterschiede im unteren Abschnitt der Kurve, d. h. also bei starken Entquellungsgraden. *Laminaria* vermag nach einer Entquellung auf 10 und manchmal sogar auf 7 % des Wassergehalts noch positive Assimilationsleistungen zu erreichen, während *Ulva* schon nach einer Entquellung auf 20 % keine positiven Werte mehr gibt. *Trichomanes radicans* stimmt mit *Ulva* in ähnlicher Weise überein, wie *Laminaria* mit *Fucus serratus*, wenn auch nicht ganz so gut. Auf alle Fälle kann man sie zusammenstellen.

4. Die Pflanze mit der geringsten Entquellungsresistenz unter meinen Versuchspflanzen war *Potamogeton lucens*. Die Sonderstellung erhellt aus der

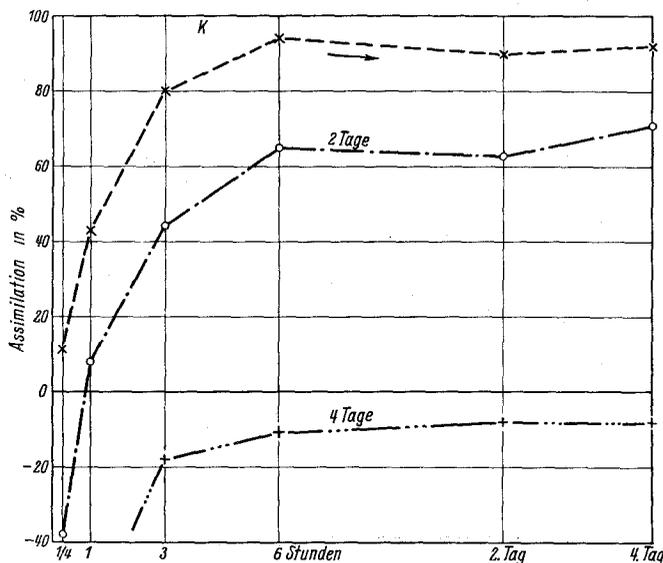


Fig. 16. Zeitphasen der Wiedereinstellung der Assimilation von *Fucus vesiculosus* in Abhängigkeit von der Dauer der vorausgegangenen Entquellung. Erklärung siehe Fig. 6. → bedeutet: Der Thallus erreichte eben den Wassergehalt von 10—12 %. Die Zahlen der übrigen Kurven bedeuten die Dauer des Verweilens bei diesem Wassergehalt. Über die Herkunft der Pflanzen vgl. Fig. 10.

Kurve, die nicht nur am tiefsten liegt, sondern auch stärker gekrümmt ist als die anderen. Es kommt darin zum Ausdruck, daß gerade die schwachen Entquellungsgrade schon eine tiefgehende Wirkung zeigen. Offenbar wird das Plasma der einzelnen Zellen schon bei geringen Wasserverlusten stark verändert, und die dadurch hervorgerufenen Schädigungen sind größtenteils irreversibel. Die höhere Pflanze, die sekundär zum Wasserleben zurückgekehrt ist, befindet sich also in dem Moment, wo sie aus dem Wasser herausragt, in einer noch ungünstigeren Lage als die submersen Algen<sup>1)</sup>. Während letztere nie Ein-

<sup>1)</sup> Dabei ist besonders auffällig, daß dies auch gegenüber Tiefsee-Algen gilt, die nie Gelegenheit haben, aus dem Wasser aufzutauchen, wie es meine Versuchspflanzen z. T. waren.

richtungen zur Einschaltung von Entquellungswiderständen besessen haben, dafür aber mehr oder weniger imstande sind, die Entquellung zu vertragen, besitzt die submerse höhere Pflanze weder die eine noch die andere Möglichkeit, die Entquellung zu überdauern.

#### Die Wirkung der zeitlichen Ausdehnung des lufttrockenen Zustandes

Der resistente Typ, *Fucus vesiculosus*, hatte unter den bisher angewandten extremsten Bedingungen, Entquellung auf 10—12 % des Wassergehalts, noch keine Schädigung erlitten. Um nun festzustellen, ob er sich unter noch extremeren Bedingungen ebenso verhält wie die anderen untersuchten Pflanzen, wurde er bei diesem Wassergehalt längere Zeit, bis zu 4 Tagen belassen und in einem anderen Versuch sogar im lufttrockenen Zustand (d. h. 6—7 % des Wassergeh.), bis zu 4 Tagen aufbewahrt. Je länger die Thalli im entquollenen Zustand aufbewahrt wurden, um so stärker waren sie geschädigt. Die Dauer des Verweilens im entquollenen Zustand wirkt sich also ebenso

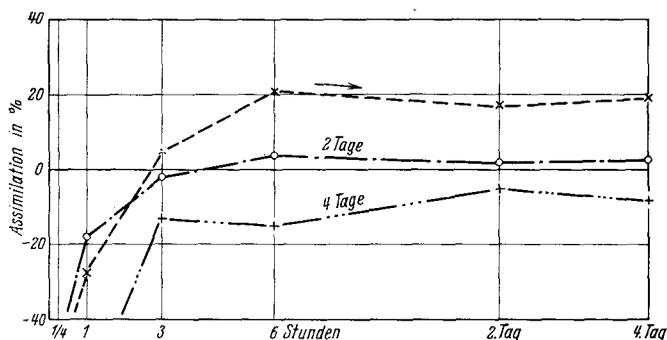


Fig. 17. Zeitphasen der Wiedereinstellung der Assimilation von *Fucus vesiculosus* in Abhängigkeit von der Dauer der vorausgegangenen Entquellung. Erklärung siehe Fig. 6. → bedeutet: Der Thallus erreichte eben den Wassergehalt von 6—7 % des maximalen Wassergehalts. Die Zahlen der übrigen Kurven bedeuten die Dauer des Verweilens bei diesem Wassergehalt. Über die Herkunft der Pflanzen vgl. Fig. 10.

aus wie die Verstärkung des Entquellungsgrades. Der Thallus, der 2 Tage lang einen Wassergehalt von 10—12 % besaß, erreichte 65 % seiner normalen Assimilationsleistung wieder, der in diesem Zustand 4 Tage aufbewahrte Thallus war stark geschädigt und erreichte keine positiven Assimilationswerte mehr (Fig. 16).

Bei einer Entquellung auf 6—7 % des Wassergehalts ist schon der sofort wieder eingequollene Thallus so stark geschädigt, daß er nur 20 % der Assimilationsleistung wieder erreicht, und länger entquollene Lappen sind entsprechend stärker geschädigt (Fig. 17).

Die bei *Laminaria* und *Fucus serratus* zu beobachtende Vergrünung des Randes tritt bei *Fucus vesiculosus* nicht ein.

### B. Reine Assimilation

Die Kurven der reinen Assimilation (Fig. 18) zeigen meist einen ähnlichen Verlauf wie die Assimilationskurven, d. h. die anfängliche Depression der Assimilation ist nicht nur durch eine Steigerung der Atmung vorgetäuscht, sondern es ist wirklich die Assimilationsfunktion herabgesetzt. Bei *Fuc. ves.* beträgt z. B. die reine Assimilation nach einer Entquellung auf 10 bis 12 % des Wassergehalts im Anfang 20 bis 30 % der normalen Leistung, um dann rasch anzusteigen auf 95 % bei dem sofort wieder eingequollenen Thallus, auf 70 % bei dem zwei Tage im entquollenen Zustand aufbewahrten Thallus. Der vier Tage aufbewahrte Thallus zeigt eine unregelmäßige, absinkende Kurve der reinen Assimilation<sup>1)</sup>.

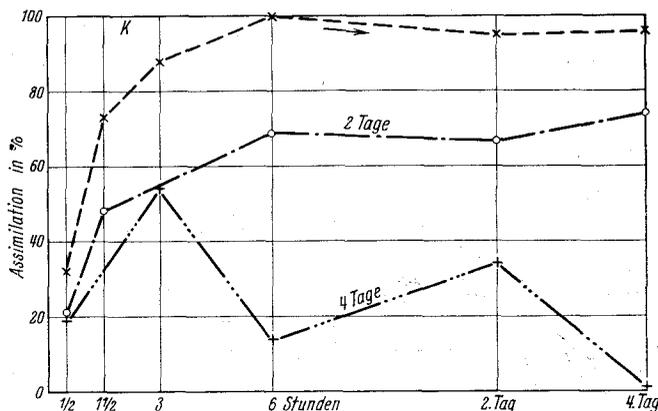


Fig. 18. Zeitphasen der Wiedereinstellung der reinen Assimilation von *Fucus vesiculosus* in Abhängigkeit von der Dauer der vorausgegangenen Entquellung. Ordinate: Reine Assimilation in % der Kontrollpflanze (K). Abszisse: Zeiten der Assimilationsmessung nach erfolgter Einquellung. Sonst wie Fig. 16.

Bei *Laminaria dig.* zeigen die Kurven der reinen Assimilation einen weniger regelmäßigen Verlauf als bei *Fucus*. Der Grund hierfür ist in den ziemlich großen Atmungsschwankungen zu suchen, die das Bild stören. Der anfängliche Anstieg ist deutlich zu sehen, in einem Fall steigt die Kurve sogar über die Normalleistung, aber nachdem (1—2 Stunden nach dem Einquellen) ein Maximum erreicht ist, sinkt die Leistung zunächst wieder ab, um dann in derselben Höhe weiter zu verlaufen wie die Assimilationskurve.

### C. Atmung

In der ersten Zeit nach dem Einquellen zeigt die Atmung eine Steigerung, die zuerst sehr schnell und dann langsamer absinkt. Das Kurvenbild entspricht

<sup>1)</sup> Die Kurve der reinen Assimilation ist nicht immer eine Erholungskurve, besonders nicht bei starken Entquellungsgraden. (Über die Berechnung der reinen Assimilation vgl. den methodischen Teil.)

dem einer sehr steilen Entquellungskurve, so wie die Kurve der Assimilation einer sehr flachen Einquellungskurve entspricht (Fig. 20).

Die anfängliche Atmungssteigerung ist um so größer, je stärker die Pflanze entquollen war und außerdem ganz wesentlich bei den einzelnen Arten verschieden. Am stärksten ist sie bei den *Fucus*-Arten, im Vergleich dazu gering bei *Laminaria dig.* Einen solchen Vergleich zeigt Fig. 19. Bei *Fuc. serr.* beträgt die Atmung nach einer Entquellung auf 30 % des Wassergehalts in

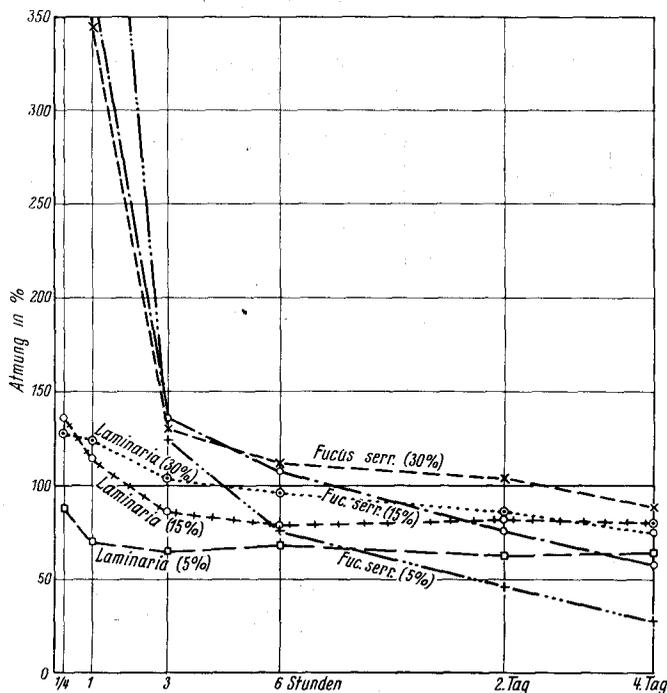


Fig. 19. Zeitphasen der Wiedereinstellung der Atmung von *Fucus serratus* und *Laminaria digitata* in Abhängigkeit vom vorausgegangenen Entquellungsgrad. Ordinate: Gleichzeitige Atmungen ( $O_2$ -Aufnahme) in % der Kontrollpflanze (K). Abszisse: Zeiten der Atmungsmessung nach erfolgter Einquellung. Sonst wie Fig. 6.

Die Algen stammen von der Kieler Außenförde aus 8–10 m Tiefe.

der ersten Viertelstunde das Sechsfache, nach einer Entquellung auf 5 % des Wassergehalts scheinbar sogar das Zwölffache<sup>1)</sup> der normalen Atmung. Schon nach einer Stunde sind diese großen Atmungssteigerungen auf die Hälfte abgesunken,

<sup>1)</sup> Bei den *Fucus*-Arten sind die Atmungssteigerungen sehr viel größer als bei allen anderen Versuchspflanzen. Wenn solche hohe Atmungswerte gemessen wurden, so waren sie stets begleitet von einer Braunfärbung des Wassers, die von herausdiffundierten Stoffen stammte. Es ist nicht ausgeschlossen, daß hier Vergiftungserscheinungen durch diese Stoffe oder auch methodische Fehler an den abnorm hohen Atmungswerten Schuld tragen.

und nach 3 Stunden sind sie wieder ungefähr normal. Die am stärksten entquollene Pflanze atmet nach 3 Stunden sogar weniger als ihrer normalen Leistung entspricht, und in der folgenden Zeit wird auch die normale Leistung nicht wieder erreicht. Demgegenüber hat *Laminaria* nur eine sehr geringe Atmungssteigerung aufzuweisen, und zwar am Anfang, die nur 140 % der normalen Atmung im höchsten Falle beträgt. Die Kurve, die mit der höchsten Atmung beginnt (Entquellungsgrad: 15 % des Wassergehalts), sinkt auch am raschesten ab und liegt bereits nach einer Stunde unter der Kurve der schwächer entquollenen Pflanze.

Die am stärksten entquollene Pflanze hat bei *Laminaria* keine Atmungssteigerung in der ersten Viertelstunde aufzuweisen. Man kann sich vorstellen,

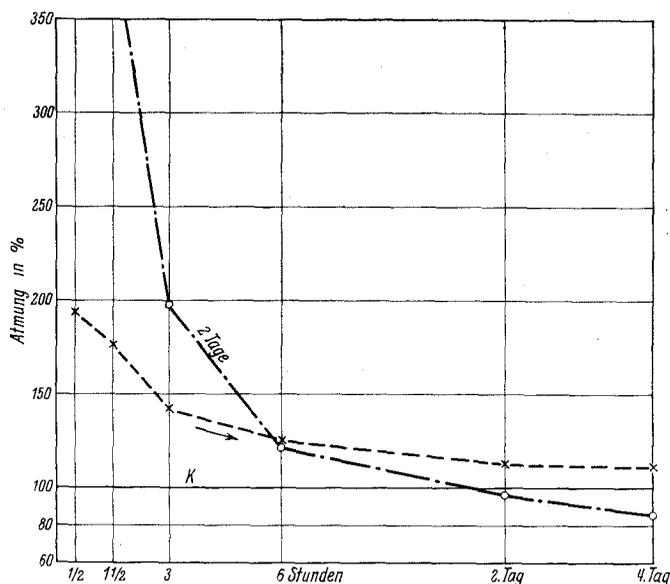


Fig. 20. Zeitphasen der Wiedereinstellung der Atmung von *Fucus vesiculosus* in Abhängigkeit von der Dauer der vorausgegangenen Entquellung. Ordinate und Abszisse wie Fig. 19. Sonst wie Fig. 16.

daß auch hier in der ersten Zeit eine Atmungssteigerung stattgefunden hat, die aber bereits nach so kurzer Zeit wieder abgesunken ist, daß ich sie mit meiner Messung nach einer Viertelstunde nicht mehr erfaßt habe.

Bei *Fuc. ves.* treten die ganz großen Atmungssteigerungen erst nach einer längeren Aufbewahrung im entquollenen Zustand ein, wie schon auf Grund der Assimilationskurven zu erwarten war.

Diese Atmungssteigerung ist durchaus nicht für die Braunalgen<sup>1)</sup> charakteristisch, sondern eine allgemeine Erscheinung. Die Atmungswerte, die ich bei *Potamogeton lucens* und *Trichomanes radicans* erhielt, waren ziemlich klein und daher methodisch nicht völlig gesichert. Ich habe auf eine Messung verzichtet,

<sup>1)</sup> Siehe Anmerkung 1 auf S. 523.

da ich die Zeit nicht kurz genug wählen konnte, um die anfänglichen Atmungssteigerungen zu erfassen. Es liegt aber sicher hier dieselbe Erscheinung vor<sup>1)</sup>.

Bei *Ulva lact.* verhält es sich ebenso wie bei *Laminaria*. Die auf 30 % des Wassergehalts entquollene Pflanze zeigt eine Steigerung der Atmung auf 140 % der normalen Atmung. Der auf 10 % des Wassergehalts entquollene Thallus hat bei der ersten Messung seine Atmungssteigerung schon überwunden. Man sieht aber an dem raschen Abfall der Kurve, daß auch hier dieselbe Erscheinung vorliegt.

#### 4. Der Anteil des abgestorbenen Gewebes an der Senkung der Assimilation

An den Stellen der stärksten Verdunstung, also vom Rande her, sterben die Zellen während der Entquellung ab, und dieses ist schon äußerlich zu erkennen, besonders auffällig bei *Laminaria* an der Vergrünung des Randes, aber auch bei *Fucus*, *Ulva* usw. Daß diese Randpartien wirklich tot sind, ist nicht nur an der Schlawheit dieser Teile ohne weiteres zu erkennen, sondern läßt sich auch leicht experimentell prüfen, indem man solche völlig vergrüneten Stücke von *Laminaria* oder völlig ausgebleichte Stücke von *Ulva* auf ihre Assimilation prüft. In solchem Falle erhält man stets negative Assimilationswerte.

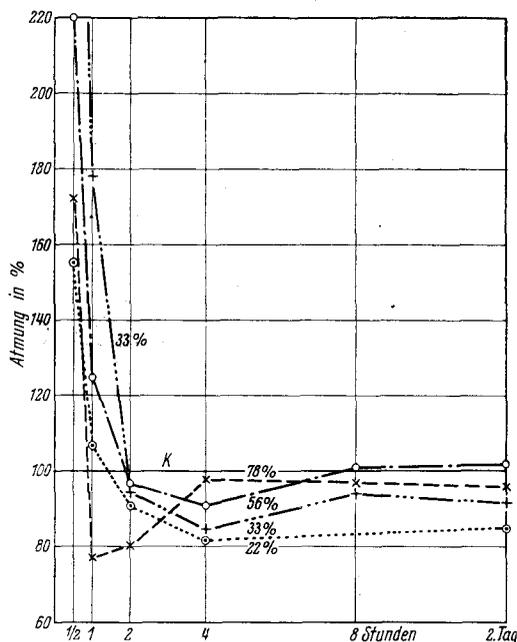


Fig. 21. Zeitphasen der Wiedereinstellung der Atmung von *Laminaria digitata* in Abhängigkeit vom vorausgegangenen Entquellungsgrad. Ordinate und Abszisse wie Fig. 19. Sonst wie Fig. 6.

#### *Laminaria digitata* und *Fucus serratus*

Es galt nun die Frage zu klären, ob zwischen dieser Verkleinerung der Fläche und der Herabsetzung der Assimilation eine Beziehung besteht dergestalt, daß letztere als Folge der ersteren angesehen werden muß. Wie aus der Fig. 22 ersichtlich, ist bei einer auf 30 % des ursprünglichen Wassergehalts entquollenen *Laminaria digitata* die Randbildung noch in den ersten Anfängen.

<sup>1)</sup> Walter (1930) findet bei *Elodea canadensis* nach vorausgegangener Entquellung keine solche Atmungssteigerung. Wahrscheinlich waren die von ihm angewendeten Entquellungsgrade zu gering. Es kann aber auch sein, daß die Atmungssteigerungen nur nach Entquellung in der Luft eintreten, während Walter die Entquellung durch Plasmolyse herbeigeführt hat.

Erst bei einer Entquellung auf 15 % des Wassergehaltes nimmt die abgestorbene Fläche einen größeren Teil der Gesamtfläche ein, nämlich etwa 40 %. Demgegenüber sinkt die Assimilationsleistung schon bei erheblich geringeren Entquellungsgraden um einen ziemlich großen Betrag. Schon bei einer Entquellung auf 60 % des Wassergehaltes ist die Assimilation nicht mehr normal, und bei einem Entquellungsgrad von 30 %, der noch keine

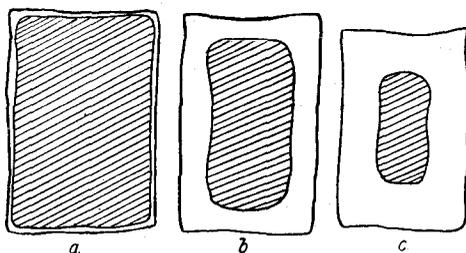


Fig. 22. Randbildung und Assimilationsleistung bei *Laminaria digitata* in Abhängigkeit vom Entquellungsgrad. Die schraffierten Teile in der Mitte sind noch lebend und normal braun gefärbt. Über die Herkunft der Pflanzen vgl. Fig. 8.

	a	b	c
Wassergehalt im entquollenen Zustand . . .	30 %	15 %	10 %
Maximale Assimilation nach dem Einquellen	50 %	25 %	15 %
Anteil der noch lebenden Fläche . . . . .	95 %	60 %	30 %

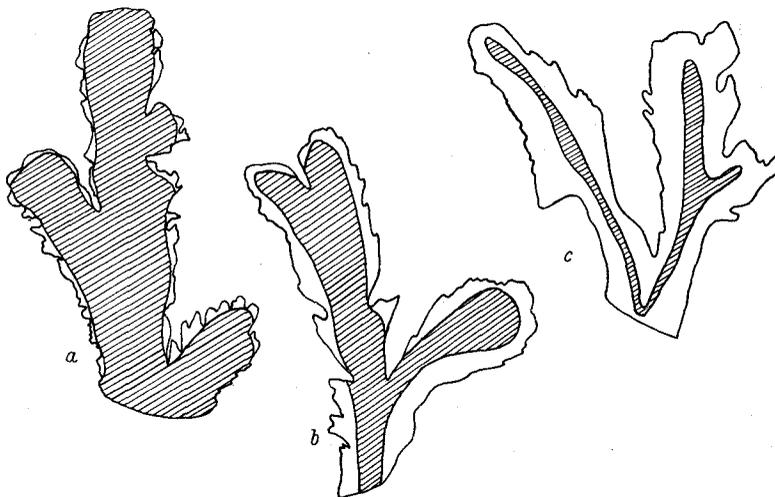


Fig. 23. Randbildung und Assimilationsleistung bei *Fucus serratus* in Abhängigkeit vom Entquellungsgrad. Die schraffierten Teile in der Mitte sind noch lebend und normal braun gefärbt. Über die Herkunft der Pflanzen vgl. Fig. 10.

	a	b	c
Wassergehalt im entquollenen Zustand . . .	40 %	25 %	10 %
Maximale Assimilation nach dem Einquellen	65 %	42 %	13 %
Anteil der noch lebenden Fläche . . . . .	95 %	65 %	20 %

wesentlichere Verkleinerung der lebenden Fläche hervorruft, ist die Assimilation auf die Hälfte des normalen Betrages gesunken. Ähnlich, wenn auch nicht ganz so extrem, liegen die Dinge bei *Fucus serratus* (Fig. 23). Bei einem Entquellungsgrad auf 40 % des ursprünglichen Wassergehaltes ist die lebende Fläche erst um 5 % verkleinert, während die Assimilation um 30 % herabgesetzt ist. Ganz entsprechend verhält sich auch *Ulva lactuca*.

Um dieses anschaulich darzustellen, habe ich in der Fig. 24 den Anteil der lebenden Fläche in Abhängigkeit vom Entquellungsgrad dargestellt. Vergleicht man die hier erhaltenen Kurven mit denen der Assimilation in Fig. 15, so ergeben sich ganz deutlich Unterschiede im Verlauf der entsprechenden Kurven, die doch übereinstimmern müßten, wenn zwischen der Verkleinerung der assimilierenden Fläche und der Herabsetzung der Assimilation eine Propor-

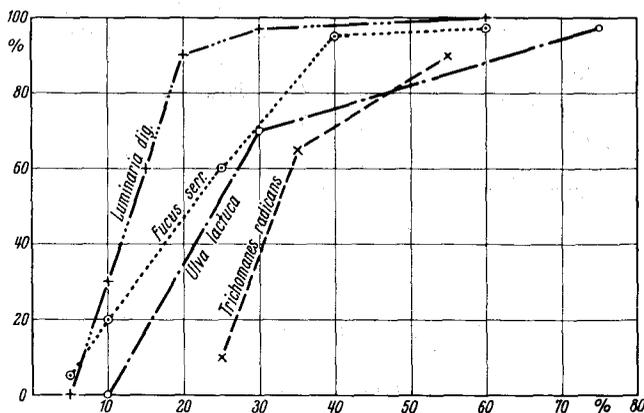


Fig. 24. Beziehung zwischen der noch lebenden Fläche und dem Grade der vorausgegangenen Entquellung. Ordinate: Noch lebende Fläche in % der ursprünglichen Fläche. Abszisse: Im entquollenen Zustand noch vorhandener Wassergehalt in % des maximalen Wassergehaltes.

tionalität bestehen würde. Besonders groß sind die Unterschiede bei den beiden Kurven von *Laminaria digitata*, weniger deutlich bei den anderen daraufhin geprüften Pflanzen *Fucus serratus*, *Ulva lactuca* und *Trichomanes radicans*.

Da bei dieser Art der Darstellung das Bild immer noch nicht augenfällig ist, habe ich nochmals den Anteil der lebenden Fläche und die Verringerung der Assimilation in einer besonderen Kurve zusammengestellt (Fig. 25). Zum Teil mußten hierzu allerdings Werte verwendet werden, die nicht gemessen sind, sondern die ich aus den beiden Kurven der Assimilation (Fig. 15) und der Größe der lebenden Fläche (Fig. 24) interpoliert habe. Diese Werte sind aber bei der Stetigkeit der Kurven ohne weiteres als richtig anzunehmen.

Wäre die Verringerung der Assimilation direkt proportional der Verkleinerung der lebenden Fläche, so müssen die Kurven eine direkte geradlinige Verbindung der Nullpunkte mit der oberen rechten Ecke der Figur darstellen,

wie die ausgezogene Linie es angibt. In Wirklichkeit weichen die Kurven ganz erheblich von dieser Linie ab, und zwar, wie man sehr schön sieht, ganz besonders am Anfang. Am ausgeprägtesten ist dies bei *Laminaria*, weniger deutlich bei *Fucus serratus*, obwohl gerade hier die Zähne infolge der bei ihnen großen Oberfläche schnell alles Wasser verlieren und schon bei relativ geringen Entquellungsgraden (60 % des Wassergehaltes<sup>1)</sup>) absterben, während bei einer

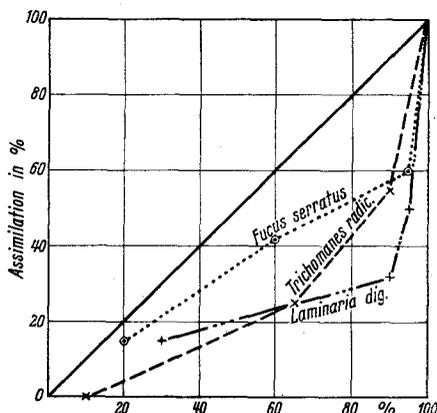


Fig. 25. Beziehung zwischen lebender Fläche und wieder erreichter Assimilationsleistung entquollener Pflanzen nach erneuter Einquellung. Ordinate: Assimilationsüberschuß in % der normalen Leistung. Abszisse: Noch lebende Fläche in % der ursprünglichen Fläche. Die ausgezogene Linie bedeutet die theoretische Assimilation bei Proportionalität zwischen Verkleinerung der Fläche und Verringerung der Assimilation.

entsprechenden *Laminaria* noch keine Randbildung stattgefunden hat. Hierbei ist nochmals zu betonen, worauf hingewiesen wurde, daß die Randbildung bei *Laminaria* nicht etwa eine Folge des Zurechtschneidens ist, sondern daß die natürlichen Ränder sich genau so verhalten wie die Schnittränder.

#### *Ulva lactuca*

Bei *Ulva lactuca* ist die Randbildung nicht immer regelmäßig. Es treten oft ausgebleichte einzelne Stellen im Thallus auf, und ich habe nicht genug Untersuchungen mit *Ulva* gemacht, um die so entstandenen Fehler durch Berechnung von Durchschnittswerten ausgleichen zu können. Es zeigt sich aber auch hier wieder dasselbe Bild wie bei *Laminaria*. Der Unterschied zwischen Verkleinerung der Fläche und Verringerung der Assimilation ist besonders bei schwachen Entquellungsgraden ausgeprägt. Dann kommt ein Bereich, in dem die lebende Fläche schneller abnimmt als die Assimilation, so daß bei starker Entquellung tatsächlich beides übereinstimmt.

#### *Trichomanes radicans*

*Trichomanes radicans* zeigt die Erscheinung der Randbildung ebenfalls sehr gut, aber bei der Kleinheit der Fiederchen und bei den geringen Farbunterschieden zwischen totem und lebendem Gewebe kann man die Größe des lebenden Teiles nicht ohne Verwendung des Mikroskopes erkennen. Da die Fiedern mit Ausnahme der Partie um die Mittelrippe nur aus einer Zellschicht bestehen, kann man die Zellen sehr gut erkennen und braucht keine Schnitte

<sup>1)</sup> bezogen auf den Wassergehalt des Gesamthallus.

zu machen. Zwei bis drei Tage nach dem Einquellen der auf etwa 50 % ihres normalen Wassergehaltes entquollenen Fiedern sieht man unter dem Mikroskop sehr genau die Grenze von totem und lebendem Gewebe an der verschiedenen Färbung beider. Das tote Gewebe ist vollkommen braun geworden. Manchmal sind einzelne tote Zellen in das lebende Gewebe eingestreut und umgekehrt, natürlich nur in der Nähe der Grenze. Die Fiedern sterben ebenso wie die Thalli der Algen vom Rande her ab. Betrachtet man in dieser Weise mehrere Enden der Fiedern, die sich natürlich alle etwas verschieden verhalten, so kann man durch genaues Aufzeichnen, Ausschneiden und Wiegen den durchschnittlichen Anteil der noch lebenden Fläche ungefähr ermitteln. Das Ergebnis ist in der Kurve zu sehen (Fig. 24), die im Prinzip wieder dasselbe zeigt wie die der Meeresalgen.

Bei *Trichomanes radicans* kann man 2—3 Tage nach dem Einquellen die toten Zellen von den lebenden an der Farbe unterscheiden. Will man schon am ersten Tage nach dem Einquellen wissen, wieviel Zellen noch leben, so muß man dies an ihrer Fähigkeit zur Plasmolyse feststellen. Sowohl in Rohrzucker als in Kalisalpetert tritt die Plasmolyse bei Verwendung einer 1 molaren Lösung nach einer halben Stunde ein. Alle Zellen, die kurz nach dem Einquellen plasmolysiert werden können, sind auch am anderen Tage noch lebend. Trotzdem ist die Assimilation nicht nur direkt nach dem Einquellen, sondern auch noch den ganzen ersten Tag wesentlich stärker geschwächt, als dem Anteil der toten Fläche entspricht.

Dieses ist sehr wichtig, weil für viele ähnliche Untersuchungen, z. B. von Iljin, die Plasmolyse als Kriterium des Lebenszustandes benutzt worden ist. Zweifellos sind die Zellen, soweit sie noch Plasmolyse zeigen, noch am Leben, und man kann aus der Zahl der lebenden Zellen sich ungefähr ein Bild machen, wie ein vorausgegangener Eingriff auf die Pflanze gewirkt hat. Aber man muß sich darüber klar sein, daß man auf diese Weise kein vollständiges Bild vom Lebenszustand erhält. Gerade bei verhältnismäßig schwachen Eingriffen wird man überhaupt noch keine toten Zellen finden und daraus den Schluß ziehen, daß dieser Eingriff noch keine Wirkung gehabt habe. In Wirklichkeit kann aber trotzdem, wie aus der Prüfung der Assimilation hervorgeht, eine ziemlich starke Schädigung eingetreten sein. Die Assimilationsmessung ist also ein bedeutend feineres Kriterium des Lebenszustandes als die bloße Auszählung der toten Zellen auf Grund ihrer Plasmolysierbarkeit. Wo die Assimilationsmessung angewendet werden kann, d. h. wenn man mit genügend großen Flächen arbeitet und mit genügend starken Lichtquellen, ist sie auf alle Fälle vorzuziehen. Erst bei sehr starken Eingriffen, bei denen nahezu alle Zellen sterben, stimmt das Ergebnis der Assimilationsmessung mit dem der Zellenausählung ungefähr überein.

##### 5. Die funktionelle Wirkung einer Verzögerung der Einquellung

Die toten Zellen waren bei *Trichomanes* zum Teil schon an ihrem veränderten Aussehen erkennbar. Sie unterscheiden sich von den lebenden dadurch, daß die Chloroplasten miteinander verklebt sind und überhaupt keine einheitliche

Form mehr erkennen lassen. Offenbar ist das Protoplasma mechanisch zerdrückt und diese Zerstörung erfolgt bereits während des Austrocknens, wie man deutlich erkennen kann.

Sobald die Zelle eine gewisse Menge ihres Wassers verloren hat, werden Protoplasma nebst Chloroplasten an den Rand geschoben, und hier wird der Protoplast offenbar von den in der Mitte zusammenfallenden Zellwänden zerdrückt. Daß während des Austrocknens die Oberseite und Unterseite der Zelle sich einander stark nähern, konnte man an Pilzfäden erkennen, die sich auf den Blättern befanden. Diese lagen anfangs eben, am ausgetrockneten Blatt dagegen zeigten sie Einkrümmungen, die jedesmal in der Mitte der darunter befindlichen Zelle lagen, während die Teile in der Nähe der Radialwände sich noch in derselben Höhe befanden wie zu Anfang, was man bei verschieden hoher Einstellung des Mikroskops sehen konnte. Bald nachdem durch diese Annäherung der Zellwände die Chloroplasten

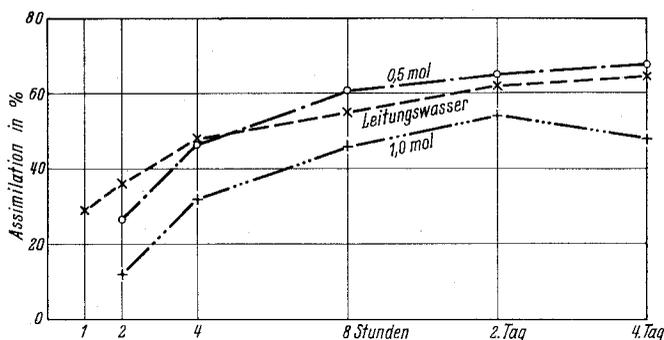


Fig. 26. Zeitphasen der Wiedereinstellung der Assimilation entquollener Fiedern von *Trichomanes radicans* bei Einquellung in Rohrzuckerlösung gegenüber Leitungswasser. Ordinate und Abszisse wie Fig. 6. Im entquollenen Zustand waren noch 55 % des gesamten Wassergehalts vorhanden.

Die Zahlen bei den Kurven bedeuten die Konzentration der zum Einquellen verwendeten Lösung.

an den Rand gedrückt waren, zeigten sie das oben geschilderte veränderte Aussehen, und es konnten auch einzelne Plasmastücke erkannt werden. Wenn die Zelle wieder Wasser aufnimmt, so weichen die Zellwände rasch wieder auseinander, die Pflanze wird straff, und die Chloroplasten werden zum Teil wieder nach der Mitte zurückgeschoben.

Die Ursache für die Schädigung ist nach Iljin (1934) in einer mechanischen Zerdrückung des Protoplasmas durch den osmotischen Druck des Zellsaftes zu suchen. Wenn diese Theorie Allgemeingültigkeit besitzt, was von Renner (S. 239) bestritten wird, so mußte bei einem Zusatz von Rohrzucker zu dem Wasser, in welchem die entquollene Pflanze wieder eingequollen wird, keine schädigende Wirkung festzustellen sein. Ich habe dieses zu erreichen versucht durch Einquellung in einer  $\frac{1}{2}$  molaren bzw. 1 molaren Rohrzuckerlösung zweier auf gleichen Grad (55 % des Wassergehaltes) entquollenen *Trichomanes*-Fiederchen. Ein drittes gleich stark entquollenes Fiederchen wurde in Wasser eingequollen und ein viertes als Kontrolle überhaupt nicht entquollen. Alle wurden auf ihre Assimilation im Anschluß an die Einquellung geprüft.

Nachdem der gewünschte Entquellungsgrad erreicht war, wurden zwei Fiedern in eine 1 bzw.  $\frac{1}{2}$  Molar-Lösung von Rohrzucker gebracht. Die Konzentration wurde langsam erniedrig dergestalt, daß beide nach  $\frac{3}{4}$  Stunde in Wasser gebracht wurden. Dann wurde der Rohrzucker gründlich ausgewaschen und in der üblichen Weise die Assimilation bestimmt und mit derjenigen der Kontrollpflanze verglichen. Das Ergebnis, das in Fig. 26 zu sehen ist, läßt keine Beziehung zwischen der Assimilation (also der durch die Einquellung hervorgerufenen Schädigung) und der Konzentration des Einquellungswassers erkennen. Die in Wasser eingequollene Pflanze liegt in ihrer Assimilation zwischen den beiden anderen. Die in der 1 molaren Rohrzuckerlösung eingequollene Pflanze erreicht ungefähr 10 % der Assimilation weniger als die beiden anderen, aber bei ziemlich kleinen Werten kann aus dem einen Versuch noch nicht auf eine Schädigung durch den Rohrzucker geschlossen werden. Dieses ist um so weniger berechtigt, als bei der Wiederholung des ganzen Ver-

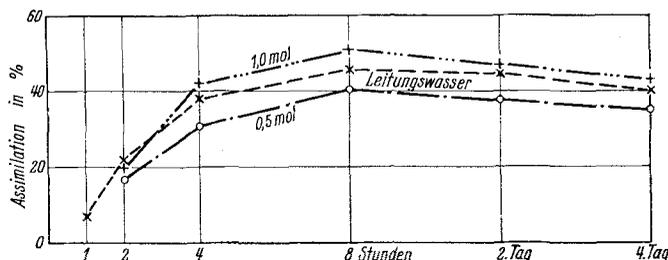


Fig. 27. Zeitphasen der Wiedereinstellung der Assimilation entquellener Fiedern von *Trichomanes radicans* bei Einquellung in Rohrzuckerlösung gegenüber Leitungswasser. Ordinate und Abszisse wie Fig. 6. Im entquollenen Zustand waren noch 35 % des gesamten Wassergehalts vorhanden. Die Zahlen bei den Kurven bedeuten die Konzentration der zum Einquellen verwendeten Lösung.

suchs mit stärkerem Entquellungsgrad (35 % des Wassergehalts) eine solche Sonderstellung der in Rohrzucker eingequollenen Pflanze nicht zu beobachten war. Die Kurven liegen noch dichter beieinander. Die Unterschiede sind nicht größer, als sie bei gleicher Behandlung aller Versuchspflanzen auch sein würden. Das Maximum der Assimilation nach Entquellung auf 35 % des Wassergehalts liegt bei etwa 45 % der normalen Assimilation (vgl. Fig. 27).

Es scheint demnach bei *Trichomanes radicans* nicht möglich zu sein, durch Verwendung eines Osmotikums beim Einquellen die schädigende Wirkung der vorausgegangenen Entquellung zu vermeiden. Sie tritt also, wie schon auf Grund der mikroskopischen Beobachtung zu erwarten war, offenbar nicht erst beim Einquellen ein, sondern schon während der Entquellung. Es blieb also nur noch zu prüfen, ob eine Verlangsamung der Entquellung die schädigende Wirkung auszuschalten oder herabzusetzen vermag. Nimmt man die Fiedern bei Ansetzen des Entquellungsversuchs nicht direkt aus dem Wasser heraus in die Luft, sondern setzt dem Wasser Rohrzucker zu, dessen Konzentration allmählich gesteigert wird, so werden die Zellen allmählich plasmo-lysiert.

Solche Fiedern sind aber, wenn sie aus der Lösung herausgenommen werden, später bei der Wiedereinquellung funktionell nicht besser daran als die nicht vorher plasmolysierten. Sobald nur noch etwa 30 % des ursprünglichen Wassergehalts vorhanden sind, treten die oben geschilderten Veränderungen ein, ohne Rücksicht darauf, ob die Zellen vorher plasmolysiert werden oder nicht. Weder durch eine Verlangsamung der Entquellung, noch durch eine Verlangsamung der Einquellung können die *Trichomanes*-Fiedern vor der schädlichen Wirkung der Entquellung geschützt werden. Diese ist also nur von dem erreichten Entquellungsgrad abhängig und von der Dauer der Einwirkung der Entquellung.

Die Schädigung tritt wenigstens bei *Trichomanes* offenbar schon während der Entquellung ein. Dieses steht im Widerspruch zu der von Iljin (1930) eingehend begründeten Theorie, wonach die Schädigung nicht eine direkte Folge der Entquellung ist, sondern erst während des Wiedereinquellens einsetzt.

### Schlußbetrachtung

Offenbar beruht bei meinen Versuchspflanzen<sup>1)</sup> die schädliche Wirkung der Entquellung nicht auf einer mechanischen Zerstörung des Protoplasmas, sondern auf irreversiblen chemischen Veränderungen, als Folge des hohen Wasserverlustes. Dafür spricht vor allem die schädliche Wirkung des längeren Verweilens in einem bestimmten Entquellungszustande. Aus diesem Grunde kann die hier behandelte Entquellungsresistenz nicht ohne weiteres mit dem von Iljin aufgestellten Begriff der „Austrocknungsresistenz“ identifiziert werden (1930, S. 383).

Iljin unterscheidet die Begriffe „Austrocknungsresistenz“ und „Dürre-resistenz“, und diese beiden Begriffe stimmen im großen und ganzen mit den von mir gebrauchten Begriffen, Entquellungsresistenz und Entquellungswiderstand, überein, indem die „Dürre-resistenz“ eine auf Entquellungswiderständen beruhende Fähigkeit zum Ertragen von Trockenzeiten darstellt, die „Austrocknungsresistenz“ aber die innere Resistenz des Plasmas betrifft. Der Unterschied zwischen der „Austrocknungsresistenz“ von Iljins Landpflanzen und der Entquellungsresistenz unserer Litoralalgen besteht nun aber darin, daß bei ersteren die Resistenz auf mechanischen Ursachen (vor allem der Zellgröße) beruht, bei letzteren aber zweifellos auf chemischen Eigenschaften des Plasmas.

Diese Art der Entquellungsresistenz, die Fähigkeit zum Ertragen hoher Wasserverluste, ist offensichtlich eine gerade bei gewissen Submersen der obersten Horizonte verbreitete Erscheinung, aber zwischen den einzelnen Typen bestehen doch noch große Unterschiede. Diese Unterschiede können auch zwischen solchen Pflanzen bestehen, die den gleichen Verlauf der

<sup>1)</sup> Bei *Trichomanes* liegt vielleicht ein Sonderfall vor, der mit der Beschaffenheit des einschichtigen Blattes zusammenhängen mag; wahrscheinlich geht auch hier der mechanischen Zerstörung eine irreversible Änderung des Plasmas voran. Dies erkennt man an der Assimilationssenkung der bei geringer Entquellung noch nicht ganz abgetöteten Pflanzen.

physikalischen Entquellungskurve zeigen, d. h. die an der Luft das Wasser gleich schnell verlieren. Das geht ganz deutlich aus der Gegenüberstellung von *Fucus serratus* und *Fucus vesiculosus* hervor (Fig. 5 und 6). Beide verlieren in einer bestimmten Zeit gleich viel Wasser, aber die funktionelle Auswirkung dieses Wasserverlustes ist bei den beiden Arten sehr verschieden.

Es ist daher völlig verfehlt, ohne Kenntnis der funktionellen Entquellungsresistenz aus dem Verlauf der physikalischen Entquellungskurve ökologische Schlüsse ziehen zu wollen, wie dies z. B. von Pringsheim (1923) versucht wird. Daß dieses geschehen konnte, liegt an der Übertragung der Verhältnisse bei Landpflanzen auf die Submersen, die nicht immer mit der genügenden Kritik vorgenommen wurde. Während ein großer Teil der Landpflanzen sich durch Herabsetzung der Transpiration, d. h. durch Einschaltung von Entquellungswiderständen gegen zu hohe Wasserverluste schützt, haben manche Submerse (und allerdings auch manche Landpflanzen) eine außerordentliche Fähigkeit im Ertragen hoher Wasserverluste, die die Einschaltung von Entquellungswiderständen überflüssig macht.

#### Kurzer Überblick und Zusammenfassung der Ergebnisse

Um die Wirkung vorübergehenden Wasserverlustes auf submerse Wasserpflanzen zu studieren, werden vergleichende Entquellungsversuche mit Meeresalgen, submersen Phanerogamen und dem Schattenfarn *Trichomanes radicans* angestellt. Die in bestimmter Zeit auf bestimmten Wassergehalt entquollenen Gewebe werden zur Aufdeckung ihrer physiologischen Entquellungsresistenz nach erneuter Einquellung auf die Geschwindigkeit der Photosynthese wie auch der Atmung geprüft. Verlauf und Höhenlage der Zeitkurven für Assimilation und Atmung nach Wiederherstellung der maximalen Wassersättigung im Vergleich zu nicht entquollenen Kontrollpflanzen werden als Maßstäbe für die Abstufung der Resistenz benutzt. Die wichtigsten Ergebnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen.

1. Die Assimilationsleistung verläuft nach der Wiedereinquellung in Zeitphasen. Ausmaß und Dauer der anfänglichen Depressionsphase werden bei ein und demselben Typus vom früheren Entquellungsgrad bestimmt.

2. Die Zeitphasen der Atmung verlaufen entgegengesetzt. Eine in ihrer Höhe durch das Ausmaß der vorausgegangenen Entquellung bestimmte Stimulationsphase, die sofort mit der Einquellung einsetzt, wird von einer Ausgleichsphase abgelöst.

3. Der gegensätzliche Verlauf der Atmungskurve erklärt zwar zum Teil die Erholungskurve des Assimilationsüberschusses, doch zeigt auch die reine Assimilation meist eine mehr oder minder erfolgreiche Überwindung einer anfänglichen Depression der Photosynthese.

4. Ein Vergleich der synchronen Entquellungskurven mit den Zeitphasen der funktionellen Auswirkung vorübergehender „Trockenlegung“ zeigt, daß resistente Typen durchaus nicht gegen raschen Wasserverlust geschützt zu sein

brauchen. Die bisher für Gezeitenpflanzen übliche Beurteilung der Resistenz aus dem alleinigen Vergleich der Zeitkurven des Wasserverlustes führt zu falschen Vorstellungen.

5. Beim Vergleich einzelner Reaktionstypen hängt der Grad der Reversibilität, d. h. der Überwindung der anfänglichen Leistungsdepression, nur begrenzt von Ausmaß und Zeitdauer der Entquellung ab, er wird vielmehr in hohem Maß von der Abstufung einer physiologischen Resistenz des Protoplasmas bestimmt.

6. In dieser Reihe einer abgestuften Widerstandsfähigkeit gegen vorübergehenden Wasserverlust stellt von den untersuchten Pflanzen litoraler *Fucus vesiculosus* den ausgesprochensten Resistenztypus dar, *Laminaria digitata* und *Fucus serratus* aus gleicher Meerestiefe (Sublitoral) stehen in der Mitte, während *Ulva lactuca* und *Trichomanes radicans* sehr empfindlich sind und *Potamogeton lucens* die geringste Resistenz besitzt.

7. Nachträglich vom Lande in das Wasser eingewanderte höhere Pflanzen ertragen Wasserverluste noch schlechter als rasch transpirierende Meeresalgen.

8. Nach Versuchen mit *Trichomanes radicans* erfolgt die Schädigung der Zellen im Gegensatz zu den von Iljin untersuchten Typen wahrscheinlich schon während des Austrocknens und kann infolgedessen auch durch osmotische Verzögerung der Wasseraufnahme beim Einquellen nicht behoben werden.

9. Da die Fähigkeit zur Plasmolyse oder andere zellphysiologische Kriterien nur die Lebendigkeit des Zellenleibes als solche oder gewisse physikalisch-chemische Zustände des Cytoplasmas und der Plastiden kundgeben, ist die Aufdeckung der Resistenztypen und ihrer feineren Abstufung auf die funktionellen Auswirkungen jener plasmatischen Zustände angewiesen. Die Methode einer dynamischen Beurteilung des Resistenzverhaltens nach der Reversibilität der anfänglichen Leistungsdepression ist also der bisher vorwiegend benutzten statischen Prüfung einer einfachen Feststellung des Prozentsatzes der am Leben gebliebenen Zellen überlegen.

Die dieser Abhandlung zugrunde liegenden Versuche wurden in den Jahren 1935 und 1936 im Botanischen Institut der Universität Halle ausgeführt. Die Anregung zu der Arbeit stammt von Herrn Prof. Montfort, dem ich hiermit für das rege Interesse an der Arbeit sowie für die vielseitige Unterstützung meinen besten Dank aussprechen möchte.

Halle, im Februar 1937.

#### Angeführte Literatur

- Drautz, Über die Wirkung äußerer und innerer Faktoren der Kohlensäureassimilation. Jahrb. f. wiss. Bot. **82**, 1935.
- v. Faber-Schimper, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1935.
- Iljin, W. S., Die Ursachen der Resistenz von Pflanzenzellen gegen Austrocknen. Protoplasma **10**, 1930.
- , Kann das Protoplasma durch den osmotischen Druck des Zellsaftes zerdrückt werden? Protoplasma **20**, 1934.

- Isaac, W. E., Preliminary Study of the Water Loss of *Laminaria digitata* During Intertidal Exposure. *Annals of Botany* **49**, 1935.
- , Some observations and Experiments on the Drought Resist. of *Pelvetia canaliculata*. *Annals of Botany* **44**, 1933.
- Kamp, H., Untersuchungen über Kutikularbau und kutikuläre Transpiration von Blättern. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **72**, 1930.
- Maximow, The plant in relation to water. London 1929.
- Mittmeyer, G., Studien über die Abhängigkeit der Transpiration verschiedener Blatttypen vom Licht und Sättigungsdefizit der Luft. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **74**, 1931.
- Plantefol, Etude biologique de *Hypnum triquetrum*. *Ann. sc. nat. Bot.*, 10. sér. **9**, 1927.
- Pringsheim, G., Über die Transpiration von *Fucus*. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **62**, 1923.
- Renner, O., Zur Kenntnis des Wasserhaushalts javanischer Kleinpflanzen. *Planta* **18**, 1932.
- Sagatz, Vergleichende Untersuchungen der Assimilationsleistung bei Süßwasser-Algen und *Vaucheria* aus einer Solquelle in abgestuften Salzlösungen. *Beitr. z. Biol. d. Pfl.* **19**, 1931.
- Stocker, Physiologische und ökologische Untersuchungen an Laub- und Strauchflechten. *Flora* **121**, 1927.
- Walter, H., Die Anpassungen der Pflanzen an Wassermangel. *Naturw. und Landw.* Heft 9, 1926.
- , Plasmaquellung und Assimilation. *Protoplasma* **6**, 1929.
- Seybold, Die physikalische Komponente der pflanzlichen Transpiration. Berlin 1929.
- , Die pflanzliche Transpiration. I. Ergebnisse der Biologie, **5**, 1929.
- , Zur Klärung des Begriffes Transpirationswiderstand. *Planta* **21**, 1933.
-