

Aus dem Botanischen Institut der Universität Marburg a. d. Lahn.

ZELL- UND STOFFWECHSELPHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN DER WURZEL VON LEMNA MINOR L. UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG VON KALIUM- UND KALZIUMMANGEL*.

Von

ANDRÉ PIRSON und FRANZ SEIDEL.

Mit 12 Textabbildungen.

(Eingegangen am 28. Februar 1950.)

I. Einleitung.

Unsere Vorstellungen von der physiologischen Funktion derjenigen Elemente, die nicht als fixe Komponenten in die lebende Substanz eingebaut werden, sondern in Form ihrer Ionen zu den Plasmabestandteilen in eine stöchiometrisch nicht faßbare Beziehung treten, sind weitgehend von Erfahrungen an Modellkolloiden bestimmt. Es gilt dies vor allem für die Kationen des Kaliums und Kalziums, denen man gewöhnlich die Aufgabe zuschreibt, in antagonistischem Sinne einen für sämtliche Zellfunktionen optimalen Zustand der Plasmakolloide sicherzustellen. Für eine solche Allgemeinfunktion von Ionen sprechen auch eine Reihe unmittelbar protoplasmatischer Beobachtungen. Für Pflanzenzellen führt man oft die Untersuchungen von CHOLODNY und SANKEWITSCH an und bedient sich dabei gern der eindrucksvollen Darstellungen von antagonistischen Wirkungen der Kalium- und Kalzium-Ionen auf die Plasmolyseform. Im neueren Schrifttum findet man Ionenwirkungen ähnlicher Art von TAKAMINE (1940) beschrieben, und besonders augenfällige antagonistische Effekte der Kalium- und Kalziumionen hat HÖFLER bei seinen Studien zur Kappenplasmolyse aufgezeigt. Derartige Beobachtungen haben dazu Anlaß gegeben, daß oftmals protoplasmatische Größen, etwa Quellungszustand, Hydratationsgrad oder Permeabilität, wie man sie mit den konventionellen Methoden der Zellphysiologie zu fassen sucht, bei auftretenden Änderungen im Zellgeschehen als die Primärfaktoren und etwa nachweisbare Ionenwirkungen außerhalb dieses methodisch bestimmten Bereiches als Sekundärererscheinungen angesehen werden, die sich zwangsläufig an die allgemein plasmatischen Effekte anschließen. So werden etwa Reaktionen des Stoffwechsels auf eine veränderte Ionenbilanz als unspezifische Folgeglieder in eine von den genannten plasmatischen

* Im Auszug vorgetragen auf der Botanikertagung Kassel 1949.

Primärvorgängen ausgehende Kausalkette eingeordnet (vgl. z. B. SCHMALFUSS 1948, S. 157).

Erfahrungen, die wir bei der Untersuchung von Ionenwirkungen auf Photosynthese und Atmung von einzelligen Algen gesammelt haben (PIRSON 1937, 1939), veranlaßten uns, die Grundlagen näher zu prüfen, die für die erwähnte kausalanalytische Bewertung protoplasmatischer und stoffwechselphysiologischer Ionenwirkungen gegeben sind. Dabei erschien uns der Umstand wichtig, daß die protoplasmatischen Erfahrungen mit Ioneneffekten sich meist auf Versuche beziehen, bei denen normale Zellen mit mehr oder weniger vollständiger Ionengarnitur einer zusätzlichen, oft sogar hypertonen Salzgabe ausgesetzt waren. Entsprechende Experimente an Mangelzellen, wie wir sie z. B. für Stoffwechsellmessungen verwendeten, sind spärlicher (KALCHHOFER, SCHMIDT, DIWALD und STOCKER) und ihre Ergebnisse nicht gerade von befriedigender Eindeutigkeit, obwohl sie zum Teil im gleichen Sinne gedeutet worden sind, wie die vorher bekannten Wirkungen eines entsprechenden Ionenüberschusses. Für tierische Zellen liegen präzisere Angaben über die Wirkungen eines kurzfristig erzeugten Ionendefizits vor (GROSSFELD), die freilich bei der andersartigen Zellorganisation nicht leicht hin verallgemeinert werden können.

In der vorliegenden Arbeit wird versucht, an einem geeignet erscheinenden Einzelobjekt, der Wurzel von *Lemna minor* L., zum Zwecke einer verfeinerten Analyse von Ionenwirkungen eine Reihe von physiologischen Größen unter Normal- und Mangelbedingungen vergleichend und weitestmöglich simultan zu verfolgen. Wir beschränkten uns dabei zunächst auf Kalium- und Kalziummangel. Die beobachteten Größen sind: Plasmolysezeit, Harnstoffpermeabilität, osmotischer Wert, Wachstumsgeschwindigkeit und respiratorischer Sauerstoffverbrauch. Einleitend werden die Erfahrungen erweitert, die bisher hinsichtlich der Abhängigkeit dieser Größen vom Alter eines normal ernährten Materials vorliegen. Sie sind unentbehrlich bei der Auswertung von Befunden an Mangelzellen.

II. Versuchsmaterial und Methodik.

Bei der vorliegenden Fragestellung hat das Versuchsobjekt folgenden Forderungen zu genügen:

1. Eignung für protoplasmatische Beobachtung an ungeschädigten Einzelzellen.
2. Möglichkeit der Anzucht in genau definierter Nährlösung.
3. Reproduzierbarkeit der Mangelsymptome.
4. Durchführbarkeit von Stoffwechsellmessungen.

Diese Voraussetzungen sind wohl nur bei wenigen Objekten gleichermaßen erfüllt. Einzellige Grünalgen scheiden z. B. wegen der nur be-

scheidenen Möglichkeiten protoplasmatischer Untersuchungen von vornherein aus. Nach längeren Vorversuchen wählten wir als vergleichsweise am besten geeignet die Wurzeln der Wasserlinse *Lemna minor*.

Jeder Trieb von *Lemna minor* besitzt bekanntlich nur eine Wurzel. Sie trägt an Stelle einer Kalyptra die sog. Wurzeltasche, die gegebenenfalls leicht abzustreifen ist. Es handelt sich um ein raschwüchsiges Organ begrenzter Wachstums- und Lebensdauer (Endlänge unter Normalbedingungen etwa 50 bis 60 mm). Bei den weiteren großen Unterschieden zwischen den eigentlichen Wurzeln der höheren Pflanzen und denen von *Lemna minor* (keine Wurzelhaare, Seitenwurzeln und Leitelemente) verbieten sich Schlüsse von unseren Befunden auf das physiologische Verhalten von Wurzeln im allgemeinen. Das hier einschlägige Schrifttum haben wir daher im vorliegenden Zusammenhang weitgehend außer Betracht gelassen. Eine wesentliche Funktion bei der Stoffaufnahme ist für die *Lemna*-Wurzel nicht nachgewiesen. Man wird sie als Anhangsgebilde ansehen dürfen, dem vielleicht eine gewisse Rolle als statisches Organ zufällt (LUDWIG). In einer *Lemna*-Population erfolgt die Wurzelbildung an den zugehörigen Trieben ziemlich kontinuierlich, da sich zwischen die Schübe der Achseltriebe erster Ordnung jeweils mehrere „Beispresse“ mit ihren Wurzeln einschalten.

Über protoplasmatische Eigenschaften der *Lemna*-Wurzeln liegen bereits Angaben von STRUGGER und MARKLUND vor. Besonders ersterer hat auf den ausgeprägten Gradienten der Plasmolyseform von der Wachstums- zur Dauerzone hingewiesen, während die Versuchsdaten von MARKLUND erkennen lassen, daß die physiologische Zonierung nicht genügend berücksichtigt wurde.

Eine Kultur von Lemnaceen ist zum Zwecke ernährungsphysiologischer Untersuchungen schon vielfach unternommen worden. Hier sind besonders die Arbeiten von ASHBY und Mitarbeitern, H. L. WHITE, E. F. HOPKINS und STEINBERG zu nennen. Nach dem Vorgang von HOPKINS kultivierten wir steril, weil dabei — von der stets unerwünschten Infektion durch Bakterien und Algen abgesehen — auch ein gelegentlicher Zusatz von Glukose zur Nährlösung möglich ist. Eine Ausgangskultur wurde durch Kaltsterilisation von *Lemna*-Pflänzchen mit Sublimatalkohol erhalten (sterile Regeneration aus einem überlebenden Vegetationspunkt). Das gesamte Versuchsmaterial gehört einem Klon an (Stamm St). Eine Blütenbildung in den Kulturen wurde nie beobachtet trotz gelegentlich ausgeführter diesbezüglicher Versuche mit veränderten Nährlösungen. Für andere ernährungsphysiologische Zwecke haben wir nach demselben Verfahren Reinkulturen von *Lemna trisulca*, *Spirodela polyrrhiza*, *Wolffia arrhiza* und *Ricciocarpus natans* gewonnen.

ASHBY, WANGERMANN und WINTER haben neuerdings mitgeteilt, daß die Achseltriebe mit abnehmender Ordnungszahl eine geringere Oberfläche und verkürzte Lebensdauer aufweisen. Ein Trieb („Beisproß“) höherer Ordnung bildet weniger Tochtertriebe als ein solcher niederer Ordnung und sollte daher als Ausgangspflänzchen für eine Kultur weniger geeignet sein. Wir konnten einen derartig starken Vitalitätsabfall der Tochtertriebe eines Pflänzchens nicht beobachten, vielleicht nur deshalb, weil das Material unseres Versuchsklons je Pflänzchen beiderseits 5—6, d. h. insgesamt 10—12 Tochtertriebe abgliederte gegenüber insgesamt nur 5 bei dem Klon II der englischen Autoren. Ein etwa vorhandener Abfall der Leistungsfähigkeit würde sich daher in unserem Material auf eine größere Anzahl von Folgetrieben verteilen. Die von uns zum „Impfen“ verwendeten jungen

Stammkulturen enthielten nur Pflänzchen von optimaler Triebgröße. Obwohl unsere Impfpflänzchen kaum sämtlich die gleiche Ordnungszahl besaßen, lieferten Parallelaufzuchten doch stets annähernd gleiche Endtrockengewichte. Impfpflänzchen aus alten Kulturen oder aus Mangellösungen zeigten dagegen in Normallösung zunächst erheblich verminderte Substanzproduktion und wurden daher für die Versuchsaufzuchten nie verwendet (vgl. S. 441). Ob dieser allmählich reversible Vitalitätsabfall der alten Triebe und Mangelpflänzchen sich auf eine mit Wachstoffsdefizienz verbundene Alterungserscheinung im Meristem zurückführen läßt, wie es die englischen Autoren in ihrem Fall für wahrscheinlich halten, bedarf einer genauen Untersuchung.

Die Normalnährlösung hatte folgende Zusammensetzung: KNO_3 0,4 g; KH_2PO_4 0,2 g; $\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$ 0,3 g; CaCl_2 0,61 g; $\text{FeSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$ 5 mg; $\text{MnCl}_2 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$ 0,3 mg; H_3BO_3 ¹ 0,5 mg; H_2O 1000 g. Kalium- und Kalziummangelkulturen wurden meist bei partiellem bzw. vollständigem osmotischen Ersatz dieser Ionen unter Erhaltung der Gesamtionenkonzentration angezogen. Eine schädliche Spezialwirkung des hierbei mehrfach verwendeten Natriumions haben wir im gegebenen Konzentrationsbereich nicht beobachtet.

Für die Erzielung gleichmäßigen Wachstums ist eine Be„impfung“ der Kulturkolben mit gleichaltem Material Voraussetzung. Es wurde stets ein junger, frisch abgegliederter Trieb verwendet, der als Altersmarke eine etwa 15—20 mm lange Wurzel trug. Daraus entwickelte sich unter den gewählten Normalbedingungen (*kontinuierliches* Anzuchtlicht von etwa 1200 Lux, Temperatur 22—24°) auf einer Lösungsoberfläche von etwa 50 cm² (Erlenmeyer- oder Standkolben 250—300 cm³, Lösungsmenge 100 cm³), in 20 Tagen eine geschlossene *Lemna*-Decke. Ältere Kulturen wurden nicht benutzt.

Soweit nicht anders angegeben, wurden die Wurzeln der Normal- und Mangelkulturen bei einer Länge von 15 ± 3 mm untersucht. Die aufeinanderfolgenden Wurzeln entwickeln sich in den Mangelnährlösungen unter extremeren Bedingungen, so daß sich durch Entnahme von gleichlangen Wurzeln aus verschiedenen alten Kulturen genau abgestufte Mangelgrade gewinnen lassen. Vom Einsetzen einer Wachstumshemmung an haben natürlich die Mangelwurzeln ein längeres individuelles Lebensalter als gleichlange Normalwurzeln.

Plasmolysezeit. Bei der recht klar ausgeprägten physiologischen Zonierung der *Lemna*-Wurzel kann man eine einigermaßen *quantitative* Festlegung des plasmatischen Gradienten versuchen. Aus diesem Grunde haben wir die Angabe der Plasmolysezeit im Sinne von F. WEBER einer den subjektiven Einflüssen noch stärker unterworfenen Beschreibung der Plasmolyseform vorgezogen. Es ist dies insofern berechtigt, als in der

¹ Mangan- und Borzusatz ist unbedingt notwendig; das Trockengewicht einer Anzahl von Manganmangelkulturen betrug $14,9 \pm 1,9$ mg, von Bormangelkulturen $27,4 \pm 1,3$ mg gegenüber $39,6 \pm 2,8$ mg der entsprechenden Normalparallelen.

Lemna-Wurzel extrem lange Plasmolysezeiten nicht vorkommen, und der Eintritt völliger Abrundung relativ genau angegeben werden kann. Wir haben uns im übrigen immer wieder davon überzeugt, daß an unserem Objekt eine erhebliche Diskrepanz bei der Bewertung des Plasmolyseverlaufs nach Form oder Zeit nicht auftrat. Hinsichtlich der Verlässlichkeit der Plasmolysezeit als relatives Maß von Plasma-viskosität, bzw. Hydratation sind Einwände möglich, welche bei den einzelnen Versuchsobjekten verschieden stark ins Gewicht fallen [vgl. z. B. BORRIS, RUGE (2)]. Daß dieselben für die *Lemna*-Wurzel nicht von größerer Bedeutung sein dürften, soll an anderer Stelle näher ausgeführt werden. Auf das im vorliegenden Falle wohl schwerstwiegende Bedenken, Unterschiede der Plasmolysezeit könnten auf verschiedenen Hypertoniegraden des Plasmolytikums gegenüber Zellen mit ungleicher Zellsaftkonzentration beruhen, wird auf S. 438 eingegangen.

Als Plasmolytikum kam bei der gegebenen Fragestellung im allgemeinen nur Glukose in Betracht und zwar in einem Konzentrationsbereich um 0,4 mol. Beobachtet wurde nicht die hinfallige und kleinzellige Wurzelepidermis, sondern die dritte Zellage. Diffusionsschwierigkeiten für das Plasmolytikum sind auffallend gering (Plasmolyseeintritt in der Dauerzone spätestens 30 sec, in Zellen der Wurzelspitze im Extremfall 2 min nach Einlegen). Wichtig ist die mikroskopische Beobachtung der Wurzeln in reichlicher Flüssigkeitsmenge. Sie wurde daher in mindestens 5 cm³ Lösung (abgedecktes Schälchen, auf Objektträger aufgekittet) an der basal fixierten Wurzel mit einer Wasserimmersion (Leitz $\frac{1}{7}$ W) vorgenommen.

Harnstoffpermeabilität. Gegen die Heranziehung dieser Größe als plasmatisches Kennzeichen bestehen bekanntlich ernste Bedenken, da extra- und intrazelluläre Einflüsse nichtplasmatischer Natur die Harnstoffaufnahme stark verändern können und Harnstoff selbst die Permeabilität wesentlich beeinflussen kann (s. besonders BOGEN, DRAWERT). Auf Grund unserer Erfahrungen schließen auch wir uns diesen Bedenken an, halten uns jedoch für berechtigt, mit der gebotenen Vorsicht auch auf die Veränderungen der Harnstoffpermeabilität unter den vorliegenden Versuchsbedingungen hinzuweisen. Da eine gleichzeitige plasmometrische Messung vieler Zellen über die ganze Wurzellänge hinweg technisch unmöglich ist, haben wir uns auf die Registrierung der Deplasmolysezeiten in 0,4 Mol Harnstoff beschränken müssen. Die Anwendung der Totalmethode erschien geboten, weil Glukose die Harnstoffpermeabilität bedeutend herabsetzt, wie dies von SCHMIDT (1) und KREUZ schon für andere hochpermeable Objekte beschrieben worden ist. Eine Anpassung der verwendeten Harnstoffkonzentration an den osmotischen Gradienten der Wurzel war nicht durchführbar; der Ausgangsplasmolysegrad in den einzelnen Wurzelzonen war daher

etwas verschieden. Die Unterschiede in der Harnstoffpermeabilität sind jedoch sehr groß im Vergleich zu denen des osmotischen Wertes bzw. Plasmolysegrades, so daß der Fehler in den Deplasmolysezeitangaben tragbar erscheint. Die angegebenen Werte haben immerhin nur orientierenden Charakter.

In einigen Versuchen wurde auch die Glycerinpermeabilität geprüft. Schon MARKLUND teilt mit, daß sie für *Lemna* erheblich unter der Harnstoffpermeabilität liegt, was wir bestätigen können. Eine generelle Einbeziehung in unsere Versuche war nicht möglich, da besonders Mangelwurzeln sehr empfindlich gegen Glycerin sind. Auch auf die wünschenswerte Bestimmung der Wasserpermeabilität mußten wir verzichten, da dieselbe unter allen Versuchsbedingungen in der *Lemna*-Wurzel zu groß ist, um feinere Abstufungen erkennen zu lassen.

Osmotischer Wert. Die osmotischen Werte der Wurzelzellen wurden durchwegs plasmometrisch mit Glukose als Plasmolytikum bestimmt.

Wachstumsgeschwindigkeit. Zur Messung mit dem Horizontalmikroskop wurden die Pflänzchen in Reagenzgläser aus Jenaer oder Quarzglas übertragen. Belichtung, Temperatur und Ernährungsbedingungen während der Meßperiode waren dieselben wie bei den zugehörigen Parallelkulturen in der Anzucht.

Respiratorischer Sauerstoffverbrauch. Die Stoffwechselfmessungen haben wir zunächst auf die Bestimmung des respiratorischen Sauerstoffverbrauches beschränkt. Eine Messung der Photosynthese ist grundsätzlich möglich, da die Wurzeln Chloroplasten führen. Der Chloroplastengehalt ist jedoch nicht konstant, weshalb wir zunächst nur orientierende Versuche angestellt haben, die hier nicht wiedergegeben werden sollen. Das Verhalten der Photosynthese haben wir für eine spätere Untersuchung zurückgestellt. Die erforderlichen Angaben über methodische Einzelheiten sind in Abschnitt IV, E gemacht.

III. Plasmatische Gradienten und osmotischer Wert von Normalwurzeln.

Grundlage für eine Beurteilung von Mangelzuständen ist die genaue Kenntnis der entsprechenden Verhältnisse in einer normal ernährten Wurzel. Wir haben daher Plasmolysezeit, osmotischen Wert und Harnstoffpermeabilität an Normalwurzeln der Standardlänge 15 mm bestimmt. Der wünschenswerte Vergleich an derselben Wurzel ist aus methodischen Gründen nur bei den beiden ersteren Größen möglich. Zur genauen Kennzeichnung der Wachstumszone wurden an den beobachteten Wurzeln zugleich Messungen der Zelllänge vorgenommen. Da die Länge der Einzelzellen etwas differiert, wurde eine größere Anzahl von Zelllängen gemittelt; die Mittelwerte liefern eine Kurve, innerhalb deren das Ende der Streckungszone deutlich markiert ist. Die Dauerzellen haben nach der Wurzelbasis zu stets eine geringere Länge, weil bei den erstgebildeten Zellen der *Lemna*-Wurzel das Streckungswachstum eher

zum Stillstand kommt. Die Streuung der Einzellängen ist in der Basalzzone oft erheblich. Ein Vergleich unserer Daten mit den umfassenderen Messungen von BURSTRÖM (1941) an Weizenwurzeln ist wegen der morphologischen und physiologischen Unterschiede des Materials nur beschränkt möglich.

Der ausgeprägte Gradient der *Plasmolysezeit* ist in Abb. 1, 3 und 7 für eine größere Zahl von Teilstrecken dargestellt. In vereinfachter Form (Apikalwert, Maximalwert, Basalwert) findet man denselben für Normalwurzeln auch in den Darstellungen der Abb. 8. Die längste Plasmolysezeit wird an Zellen beobachtet, die bereits als ausgewachsen zu

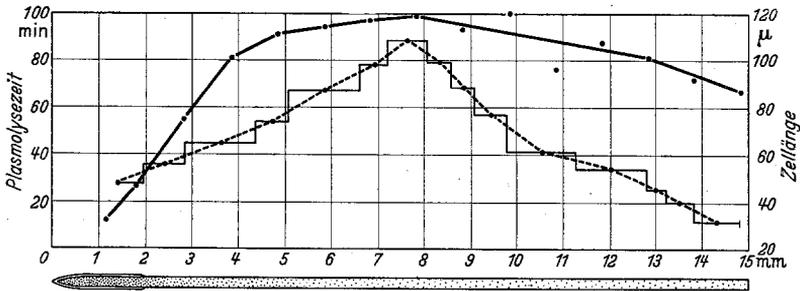


Abb. 1. Plasmolysezeitgradient in der Wurzel von *Lemna minor*. Die diskontinuierliche Darstellung (Treppenkurve) erläutert das Meßverfahren, bei dem die Wurzel laufend von der Spitze zur Basis verschoben werden mußte, um die beiderseits erfolgende Abrundung zu erfassen. Diese war jeweils um die durch die Stufenbreite gekennzeichnete Wurzelstrecke vorgerückt. Wurzel an der Basis fixiert, Verschiebung durch Kreuztisch. Objektiv: Wasserimmersion Leitz $\frac{1}{2}$ W. Die Meßpunkte der Zelllängen geben die Mittelwerte von 15 Zellen der vermessenen Wurzelzone wieder.

bezeichnen sind. Wir haben diese Feststellung immer wieder machen können. Meist liegt das Plasmolysezeitmaximum bei der Normalwurzel 5—8 mm von der Wurzelspitze entfernt.

Die verbreitete Auffassung, daß das Zytoplasma ein Viskositätsmaximum innerhalb der Streckungszone — ja sogar an deren Beginn — besitzt, geht in erster Linie auf STRUGGERS Angaben zurück. Besonders anschaulich wird sie durch Abbildungen von Zellen aus *Helianthus*-Hypokotylen demonstriert (STRUGGER 1934, S. 422). Die hieraus von STRUGGER gezogenen Schlüsse hinsichtlich des Mechanismus des Streckungswachstums sind verschiedentlich angegriffen und auch nicht aufrechterhalten worden (vgl. besonders BORRIS). Es liegt nicht im Rahmen der vorliegenden Arbeit, diesen Fragenkreis näher zu behandeln. Immerhin sei bemerkt, daß es auch nach unseren Beobachtungen nicht angängig erscheint, der erhöhten Plasmaviskosität generell einen der ersten Plätze in einer das Streckungswachstum auslösenden und steuernden Kausalkette zuzuweisen. Unsere Beobachtungen ergänzen von anderer Seite her die durch RUGE (1) getroffene Feststellung, daß die Plasmolysezeitänderung beim Streckungswachstum (Wirkung von Indolylessigsäure) der Zellverlängerung zeitlich nachfolgt. Von der *Lemna*-Wurzel bildet STRUGGER (S. 417) auffällenderweise 2 nahezu gleichgroße Zellen aus „Streckungs- und Dauerzone“ mit konträren Plasmolyseformen ab. Ein Vergleich seiner und unserer Messungen ist erschwert durch die Verschiedenheit von Plasmolytikum

und untersuchter Zellschicht (daß es sich bei STRUGGER um Epidermiszellen handelt, scheint auf einem Irrtum zu beruhen); ferner ist bei STRUGGER das Alter der benutzten Wurzeln und die Länge der Zellen nicht vermerkt.

Die Plasmolysezeit-Höchstwerte unterliegen bei Normalwurzeln gleicher Anzuchtbedingungen nicht unbeträchtlichen jahreszeitlichen Schwankungen. Im Frühjahr fanden wir am Material aus 5—12 Tage alten Kulturen stets Maxima im Bereich von 70—100 min und im Zusammenhang damit ausgeprägtere Gradienten als im Herbst, wo die längste Plasmolysezeit um 50 min lag (vgl. dazu Abb. 8, sowie Tabelle 4 und 5). Jahresperiodisch beeinflußt sind wahrscheinlich auch andere Plasmaeigenschaften, sowie Stoffwechselfprozesse und im Zusammenhang damit auch die Wachstumsgeschwindigkeit [vgl. H. L. WHITE (4)].

Das Vorliegen einer osmotischen Zonierung (s. S. 440) macht die Prüfung der Frage erforderlich, ob bei Untersuchung einer ganzen Wurzel im gleichen Plasmolytikum der verschiedene Hypertoniegrad desselben im Sinne der Beobachtungen von EL DERRY und PRUD'-HOMME VAN REINE jr. die Plasmolysezeit verändert, möglicherweise in so starkem Maße, daß die Unterschiede in der Plasmolysezeit allein von diesem Faktor bestimmt sind, ein plasmatischer Gradient also nur vorgetäuscht sein könnte. Es wurde daher eine große Zahl von Normalwurzeln gleichen Alters in Stücke zerlegt, welche jeweils die Spitzenzone, die Hauptstreckungszone bis zum Beginn der Dauerzone und die ältere Dauerzone umfaßten. Diese wurden nun getrennt mit Glukose plasmolysiert, deren Konzentration den Unterschieden im osmotischen Wert weitestmöglich angepaßt war, so daß im Durchschnitt mit gleicher Hypertonie gerechnet werden konnte (Tabelle 1). Auch bei diesem Vorgehen blieben die Differenzen in der Plasmolysezeit denen von unzerlegten Wurzeln ähnlich, so daß der zunächst naheliegende Einwand in der Hauptsache entkräftet ist [vgl. auch FISCHER (1)].

Bei allen untersuchten Normalwurzeln weist die *Deplasmolysezeit in 0,4 Mol Harnstoff* ein Maximum auf, dessen relative Schärfe durch die im Vergleich zur Plasmolysezeitbestimmung größere Meßgenauigkeit bedingt ist. Das entsprechende Minimum der Harnstoffpermeabilität

Tabelle 1. *Plasmolysezeitunterschiede in getrennten Zonen der Lemna-Wurzel bei angepaßtem Hypertoniegrade des Plasmolytikums.* (Verteilung auf 2 Versuchstage aus versuchstechnischen Gründen.)

Wurzelzone	Osmotischer Wert Mol	Glukose Mol	Plasmolysezeit min	Kulturalter Tage
Spitze	0,29	0,48	20 ± 1	9
Streckungszone. . .	0,21	0,40	41 ± 4	9
Streckungszone. . .	0,21	0,40	32 ± 3	12
Basis	0,24	0,43	11,5 ± 1,5	12

liegt wiederum genau am Ende der Streckungszone, also dort, wo im Plasmolytikum Glukose die Abrundung des Protoplasten am langsamsten erfolgt (Abb. 2). Harnstoffpermeabilität und Plasmolysezeit in Glukose müssen natürlich an verschiedenen Wurzeln gemessen werden, so daß der direkte Nachweis der Koinzidenz des Maximums der Plasmolysezeit mit dem Minimum der Harnstoffpermeabilität nicht geführt werden kann. In Harnstoff selbst runden sich die am wenigsten permeablen Zellen zwar auch stets zuletzt ab; doch hat diese Beobachtung nur beschränkten Wert im Hinblick auf die abrundende Wirkung des in die Zelle eindringenden Harnstoffes.



Abb. 2. Gradient der Harnstoffpermeabilität (Deplasmolysezeit in 0,4 Mo Harnstoff) in der *Lemna*-Wurzel. (Erläuterung der Treppenkurve vgl. Abb. 1.)

Verschiedentlich haben wir beobachtet, daß es im Bereich der Dauerzone nach der Wurzelbasis zu wieder zu einem Abfall der Harnstoffpermeabilität kommt, besonders bei Wurzeln aus älteren Kulturen und aus Mangelanzuchten (vgl. z. B. Abb. 9). Eine sekundäre Erniedrigung der Harnstoffpermeabilität beschreibt auch MARKLUND für *Helodea* und wir können unsererseits entsprechende Erfahrungen an *Hydrodictyon* (unveröffentlicht) hinzufügen (vgl. auch REUTER). WEBER (3) bringt eine ähnliche Beobachtung an *Spirogyra* mit einer Wiederanregung der Teilungsfähigkeit in Zusammenhang, eine Erklärung, die für unseren Fall auszuschließen ist. In der *Lemna*-Wurzel liegt wahrscheinlich eine spezifische Hemmung der Harnstoffaufnahme durch intrazelluläre Einflüsse vor, besonders bei der allmählich erfolgenden Annäherung an einen prämortalen Zustand. Allerdings waren die in Frage kommenden Zellen noch durchaus intakt.

Der osmotische Wert zeigt ebenfalls einen deutlichen Gradienten (Abb. 3). Sein Minimum liegt recht genau dort, wo die Zellen ihre Maximallänge erreicht haben, d. h. am Ende der Streckungszone. Diese Feststellung entspricht den Erfahrungen anderer Autoren [z. B. RUGE (1)]. Eine stärkere Anatonose im Bereich der Streckungszone, die das Auftreten eines osmotischen Gradienten ganz unterdrücken kann

(BURSTRÖM: Beobachtungen an optimal ernährten Weizenwurzeln), trat bei *Lemna*-Wurzeln gewöhnlich selbst dann nicht auf, wenn das Kulturmedium 0,5% Glukose enthielt. In solchen Fällen war die Zellsaftkonzentration gegenüber dem Material aus Kontrollen mit zuckerfreier Lösung um den Betrag erhöht, welcher der Steigerung der Lösungskonzentration durch den Zuckerzusatz entsprach; ein osmotischer Gradient war auch dann deutlich nachweisbar (vgl. Tabelle 2). Doch muß erwähnt werden, daß in unserem großen Versuchsmaterial als seltene Ausnahmen Wurzeln vorkamen, denen der osmotische Gradient fast fehlte.

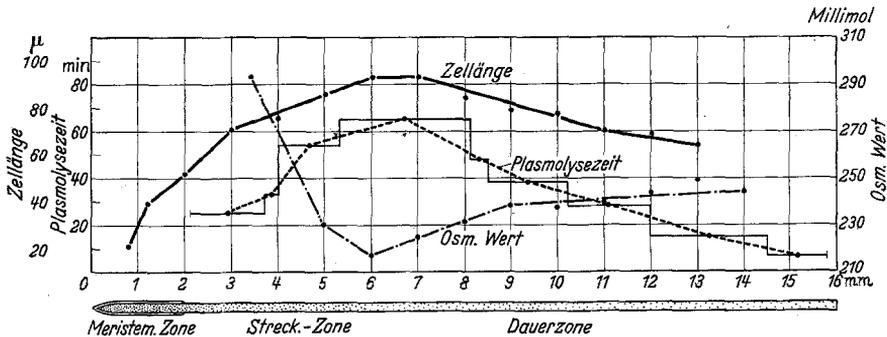


Abb. 3. Vergleich der Gradienten von Plasmolysezeit und osmotischem Wert, sowie Zelllänge in der Wurzel von *Lemna minor*. (Alle Werte sind an derselben Wurzel gewonnen.) Die Meßpunkte der osmotischen Werte geben die Mittelwerte von je 10 Zellen wieder. Die Unterschiede zwischen den verbundenen Meßpunkten sind statistisch gesichert.

Tabelle 2. Vergleich der osmotischen Werte von *Lemna*-Wurzeln bei Kultur mit und ohne Glukosezusatz (mMol).

	Spitze 1,5–2,5 mm	Minimum zwischen 4 u. 8 mm	Basis 12–15 mm	Zahl der Wurzeln
Wurzeln ohne Glukose . .	251 ± 2	227 ± 6	248 ± 3	10
Wurzeln mit Glukose (0,5% = 27,7 mMol) . .	281 ± 7	253 ± 4	275 ± 3	9
Zunahme des osmotischen Wertes	30	26	27	

Die Koinzidenz des Plasmolysezeitmaximums und des Minimums des osmotischen Wertes gestattet keinen generellen Schluß auf einen Kausalzusammenhang zwischen diesen beiden Größen; wie später eingehend belegt, ist die Plasmolysezeit in anderen Fällen durchaus nicht von der Zellsaftkonzentration abhängig.

Der osmotische Wert der Wurzelzellen wird durch Verdunklung rasch verändert. Innerhalb von 4 Std sank er in abgetrennten Wurzeln von 238 ± 4 mMol auf 203 ± 4 mMol. Der weitere Abfall ist gering; selbst nach 100 Std Verdunklung, d. h. nicht lange vor beginnendem

Absterben der Wurzeln, wurde der Wert von 190 mMol nicht unterschritten. Bei Wurzeln, die in Kontakt mit den übrigen Teilen verblieben waren, trat ein etwas geringerer Abfall der Werte ein. Diese Daten sind im Hinblick auf den Einfluß der Verdunklung auf Plasmolysezeit und respiratorischen O_2 -Verbrauch von gewissem Interesse; sie zeigen an, daß die gelösten Stoffe im Zellsaft nur zu einem kleinen Teil aus veratembarem organischen Material bestehen.

IV. Kalium- und Kalziummangel.

A. Wachstumsverlauf und Zellgrößen.

1. Normale Wurzeln.

Die mit dem Horizontalmikroskop verfolgte Wurzelverlängerung von 1 auf 30 oder 35 mm ist, wie aus Abb. 4—6 hervorgeht, bei Normalwurzeln abhängig vom Alter der Kultur. Die Untersuchung des Einflusses von Mangelbedingungen setzt also in jeder Phase die Kenntnis des Verhaltens der vollernährten Kontrollen voraus. Die Ursache dieser Verlangsamung bei Normalwurzeln ist bei der reichlichen Salzzufuhr nicht in einer Nährstoffverarmung zu suchen. Die älteren *Lemna*-Pflänzchen waren frei von allen sichtbaren Mangelsymptomen, die sonst bei *Lemna* sehr schnell deutlich werden, die erforderlichen Spurenelemente waren sicher in ausreichender Menge vorhanden. ASHBY und Mitarbeiter (1928) haben bei *Lemna*-Kulturen bereits diese Wachstumsverlangsamung als einen „Überfüllungseffekt“ beschrieben, der auch durch Wechsel der Nährlösung nicht behoben werden kann. Eine Wirkung der p_H -Wertsteigerung von 4,8 auf 6,0 in der nitrathaltigen Nährlösung dürfte daher auch nicht in Betracht kommen. Die starke Wachstumshemmung, welche OLSEN (1935) bei *Spirodela polyrrhiza* in $KSCl_3$ -Lösung schon bei p_H 6 feststellt, ist bei *Lemna minor* nicht zu beobachten. Wieweit unter unseren Versuchsbedingungen eine Depression der Lebensfunktionen unter der Wirkung zelleigener Ausscheidungsstoffe vorliegt, wie sie nach PRATT bei *Chlorella* und nach v. DENFFER bei Diatomeen vorkommen, bedarf noch genauerer Prüfung. Von einem mehrfachen Wechsel der Nährlösung haben wir abgesehen, weil wir besonderen Wert auf Sterilhaltung der Kulturen legten.

Es sei an dieser Stelle vermerkt, daß *Lemna*-Pflänzchen aus überalterten Kulturen oder nach bestimmten Schädigungen beim Übertragen in frische Nährlösung einer längeren Nachwirkung unterliegen; die eingetretene Störung der Entwicklungsgeschwindigkeit fanden wir manchmal erst nach mehrfacher Passage wieder hergestellt. Bei 20—30 Tage alten Kulturen trat diese eigentümliche Erscheinung jedoch noch nicht ein (vgl. S. 434).

2. Kaliumangelwurzeln.

Bei völligem Ersatz des Kaliums durch Natrium erfolgt vor dem 8. Tag bis zur Standardlänge von 15 mm noch keine Wachstumshemmung,

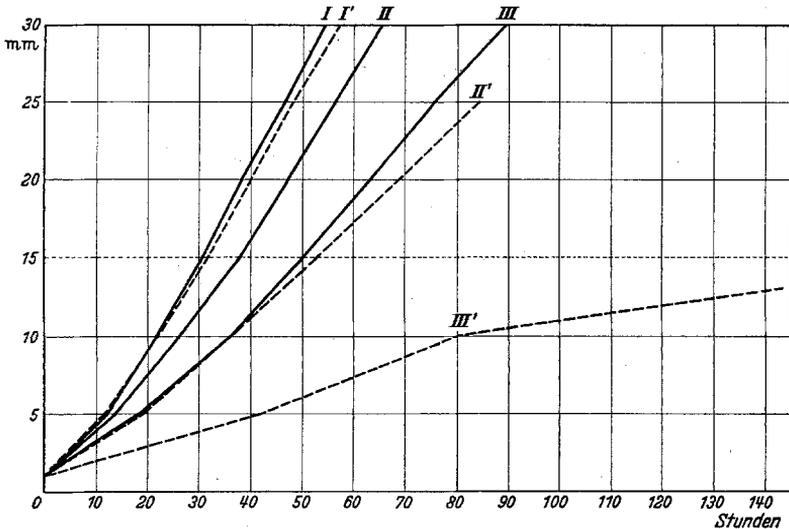


Abb. 4. Wachstumsgeschwindigkeit der *Lemna*-Wurzeln bei Kalimangel (K 0). Beginn der Messung bei 1 mm Wurzellänge. Jede Kurve gibt den Durchschnitt von 10 vermessenen Wurzeln wieder, Messungen der Wurzeln 3mal täglich. I, II, III Normalkontrollen; I', II', III' Kalimangelkulturen; I—I' 6—8 Tage nach Kulturansatz; II—II' 8—11 Tage nach Kulturansatz; III 11—15 Tage; III' 11—17 Tage.

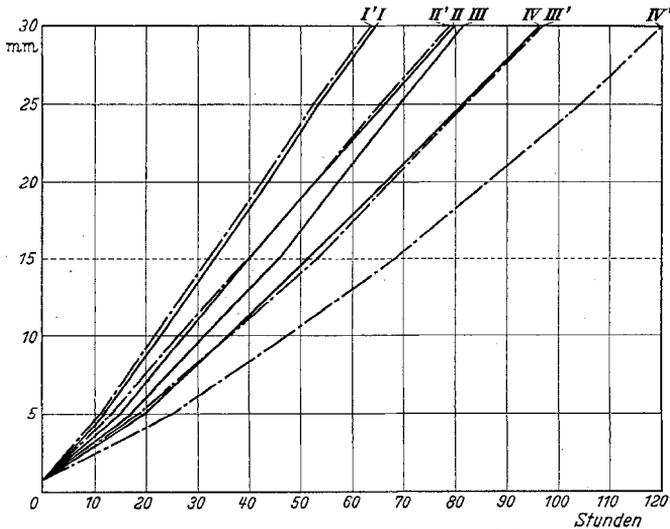


Abb. 5. Wachstumsgeschwindigkeit der *Lemna*-Wurzeln bei geringen Kaliumgaben (K/200). Methodik vgl. Abb. 4. I—IV Normalkontrollen; I'—IV' Kaliummangel (K/200); I—I' 6—9 Tage nach Kulturansatz; II—II' 12—16 Tage nach Kulturansatz; III 17—21 Tage; IV 22—26 Tage; III' 17—21 Tage; IV' 22—27 Tage.

weil das Impfpflänzchen zunächst noch eben ausreichende Kalimengen hergibt (Abb. 4). Für den späteren Mangelzustand ist ein rapider Abbruch der Wachstumsfähigkeit charakteristisch, so daß in einer sog.

K 0-Kultur die Wurzellänge von 15 mm nur sehr langsam erreicht wird. Bei geringem Anfangsgehalt an Kali (K/200-Kultur) in der durch Abb. 5 wiedergegebenen Meßreihe beginnt die Hemmung erst mit dem 17. Kulturtag. Das Einsetzen der Kalimangelhemmung variiert im übrigen infolge der periodisch bestimmten Wachstumsgeschwindigkeit stark mit der Jahreszeit. Bei Abb. 4—6 handelt es sich um Spätsommer- und Herbstmaterial mit relativ spät auftretenden Mangelsymptomen. Früh-

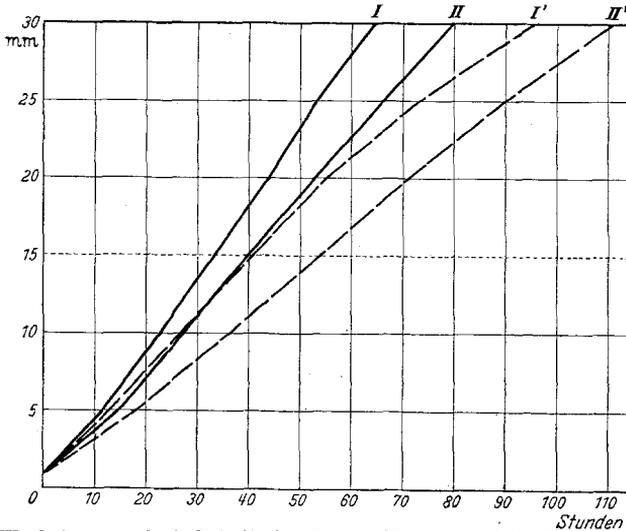


Abb. 6. Wachstumsgeschwindigkeit der *Lemna*-Wurzeln bei Calciummangel (Ca/75).
Methodik vgl. Abb. 3.
I, II Normalkontrollen; I'—II' Kalziummangel; I 6—9 Tage nach Kulturansatz;
I' 6—10 Tage nach Kulturansatz; II 14—17 Tage nach Kulturansatz; II' 14—18 Tage
nach Kulturansatz;

jahrmaterial reagiert erheblich rascher; der grundsätzliche Verlauf des Wachstums von Normal- und Mangelkulturen ist jedoch derselbe wie bei den in den Abbildungen dargestellten Beispielen. Die Hemmung des Wachstums der schwimmenden Triebe fällt mit der Wurzelhemmung stets zusammen, soweit sich dies dem Augenschein nach beurteilen läßt.

Die allerersten in der Kalimangelkultur gebildeten Wurzeln wachsen regelmäßig etwas schneller als Normalwurzeln gleichen Alters. Dies kommt auch in Abb. 5 (I, I' und II, II') zum Ausdruck. Diese anfängliche Förderung wird jedoch bald von der Hemmung abgelöst; sie ist viel geringer als die starke und andauernde Förderung des Wurzelwachstums, welche in anderen Mangelkulturen, besonders bei Phosphormangel, beobachtet wird.

3. Kalziummangelwurzeln.

Völliges Weglassen von Kalzium aus der Nährlösung verhindert die Wurzelbildung (wie auch die Weiterentwicklung der Schwimmtriebe) gänzlich. Das Wurzelwachstum setzt offenbar einen Schwellenwert

an Kalziumionen in der Nährlösung voraus, der von dem Ausgangspflänzchen nicht zur Verfügung gestellt werden kann. Bei Ca/75 bis Ca/100-Kulturen (Ersatz durch Kalium oder Natrium) setzt frühzeitig eine mäßige und lange Zeit ungefähr gleichbleibende Hemmung des Wachstums ein (Abb. 6). Erst in einem sehr späten Zustand, den wir nicht in die Untersuchung einbezogen haben, wird die Wachstumshemmung der Wurzeln unter Auftreten stärkerer Verkrümmungen erheblich. Ein völlig gleichartiger Wachstumsverlauf ist somit bei Kalzium- und Kaliummangel auch durch Veränderung in der Dosierung der Mangelionen nicht herbeizuführen. Sprosse und Wurzeln werden auch hier gleichzeitig von der Wachstumshemmung betroffen.

4. Zellgrößen.

Tabelle 3 enthält die durchschnittlichen Maximalzelllängen zweier Kulturaltersstufen unter Normal- und Mangelbedingungen¹. Es handelt sich um Mittelwerte von je 15 Zellen in 10 Wurzeln (150 Einzelmessungen je angegebenem Wert). 7 Tage nach Kulturbeginn besteht bei Kalziummangel bereits eine Differenz. Später sind trotz des Unterschiedes im zeitlichen Wachstumsverlauf der Wurzeln die Kalium- und Kalziummangelzellen nahezu gleichermaßen verkleinert.

Tabelle 3. Größte Zelllängen (μ) bei Normal-, Kalimangel- und Kalziummangelwurzeln.

	Kulturalter 7 Tage		Kulturalter 15 Tage	
	Zelllänge	Maximum der Zelllänge in mm von der Spitze	Zelllänge	Maximum der Zelllänge in mm von der Spitze
Normal	87,0 \pm 3,9	6,5 — 7,0	82,0 \pm 1,9	6,5 — 7,0
K0	90,7 \pm 2,9	6,0 — 6,5	53,0 \pm 2,0	4,5 — 5,0
Ca/75	73,7 \pm 2,4	4,0 — 4,5	59,2 \pm 1,7	3,5 — 4,0

B. Plasmolysezeit.

Wegen der starken Abhängigkeit der Plasmolysezeit (und Plasmolyseform) vom Alter der Zellen innerhalb der *Lemna*-Wurzel muß ein sorgfältiger Vergleich zwischen gleichzeitig herangewachsenen Normal- und Mangelwurzeln unter Berücksichtigung ihrer jeweiligen Gradienten durchgeführt werden. Wir haben daher in Normal- und Kalimangelösungen (K/200 und K 0) gebildeten Wurzeln aus gleichhalten Kulturen bei möglichst genau 15 mm Länge die Plasmolysezeit im Verlaufe einer Kultur in Abständen von ein bis mehreren Tagen gemessen und die Ergebnisse einer solchen Versuchsreihe in der Kurvenschar der Abb. 7 dargestellt. Die Ermittlung der Einzelkurve erfolgte in gleicher Weise wie bei der Untersuchung des Normalgradienten (Abb. 1 und 3).

¹ Es sei nochmals ausdrücklich betont, daß jeweils nur die frischgebildeten Wurzeln von 15 mm Länge verglichen wurden.

Um die verhältnismäßig große Streuung anzudeuten, mit der man bei solchen Messungen zu rechnen hat, haben wir in die erste Serie (5-Tage-Kultur) *zwei* Normalwurzeln aus dem gleichen Kulturgefäß aufgenommen. Trotz dieser Streuung zeigt Abb. 7, daß eine Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums nach der Wurzelspitze zu und eine Gradientenverflachung eintritt. Wurzeln mit starkem Kalimangel ($K/0$) gehen denen mit geringerem Kalimangel ($K/200$) in dieser Hinsicht voran. Zum Schluß ist ein Maximum in den Mangelwurzeln oberhalb der Wurzeltasche kaum mehr wahrnehmbar, sondern nur ein flacher Abfall der Plasmolysezeit nach der Basis zu. Wir haben in diesen Fällen das Gewebe unter der Wurzeltasche nicht ausgemessen, da die Kleinheit der Zellen die Beobachtungsgenauigkeit zu sehr beeinträchtigt. In *keinem einzigen Fall* ist eine *Erhöhung* der Plasmolysezeit, die man etwa bei dem durch Kalimangel herbeigeführten relativen Kalziumüberschuß nach Erfahrungen anderer Autoren erwarten könnte, auch nur angedeutet. Für starken Kalimangel stimmt das Einsetzen der Wachstumshemmung (vgl. Abb. 4) mit dem Beginn der Gradientenverschiebung und -verflachung überein. In der $K/200$ -Kultur scheint beim Vergleich mit Abb. 5 der Plasmolysezeiteffekt der Wachstumshemmung voranzugehen. Tatsächlich setzt aber auch in diesem Falle (es handelt sich um Frühjahrsmaterial!) die Wachstumshemmung mit der Gradientenverschiebung gleichzeitig ein (10—11 Tage nach Kulturansatz). Grundsätzlich ist die Gradientenveränderung ein Ausdruck für die Verlangsamung des gesamten Wachstums, d. h. für die Verkürzung der wachsenden Zone und somit kein eigentlich spezifisches Kalimangelkennzeichen. Bei der erheblichen Streuung, die sich besonders aus der geringen Meßgenauigkeit der Plasmolysezeit ergibt (eine Verbesserung derselben in der von SCHMIDT, DIWALD und STOCKER gehandhabten methodischen Modifikation ist bei unserem Objekt praktisch nicht durchführbar), kann aus der Kurvenschar *einer* Versuchsreihe noch kein sicherer Schluß gezogen werden. Wir haben daher für eine größere Zahl von Wurzeln — und zwar zunächst aus Material von Frühjahrskulturen — die Plasmolysezeiten an der Wurzelspitze (am Ende der Wurzeltasche), die Maximalzeiten und die Zeiten an der Basis im Bereich von 12—15 mm Wurzellänge gemittelt und in einem „Dreiwertediagramm“ zusammengestellt. In Abb. 8 sind enthalten: Normalwurzeln und Kalimangelwurzeln zweier Mangelgrade aus Kulturen geringeren und höheren Alters (I und II); die Werte der Serien I und II sind nur unter sich vergleichbar, weil auch die Normalwurzeln eine Gradientenverschiebung mit zunehmendem Kulturalter durchmachen, die offenbar der in Abb. 4—6 aufgezeigten Wachstumsverlangsamung entspricht.

In Abb. 8 sind auch die Plasmolysezeit-Durchschnittswerte für die uns aus dem Frühjahrsmaterial zur Verfügung stehenden Kalzium-

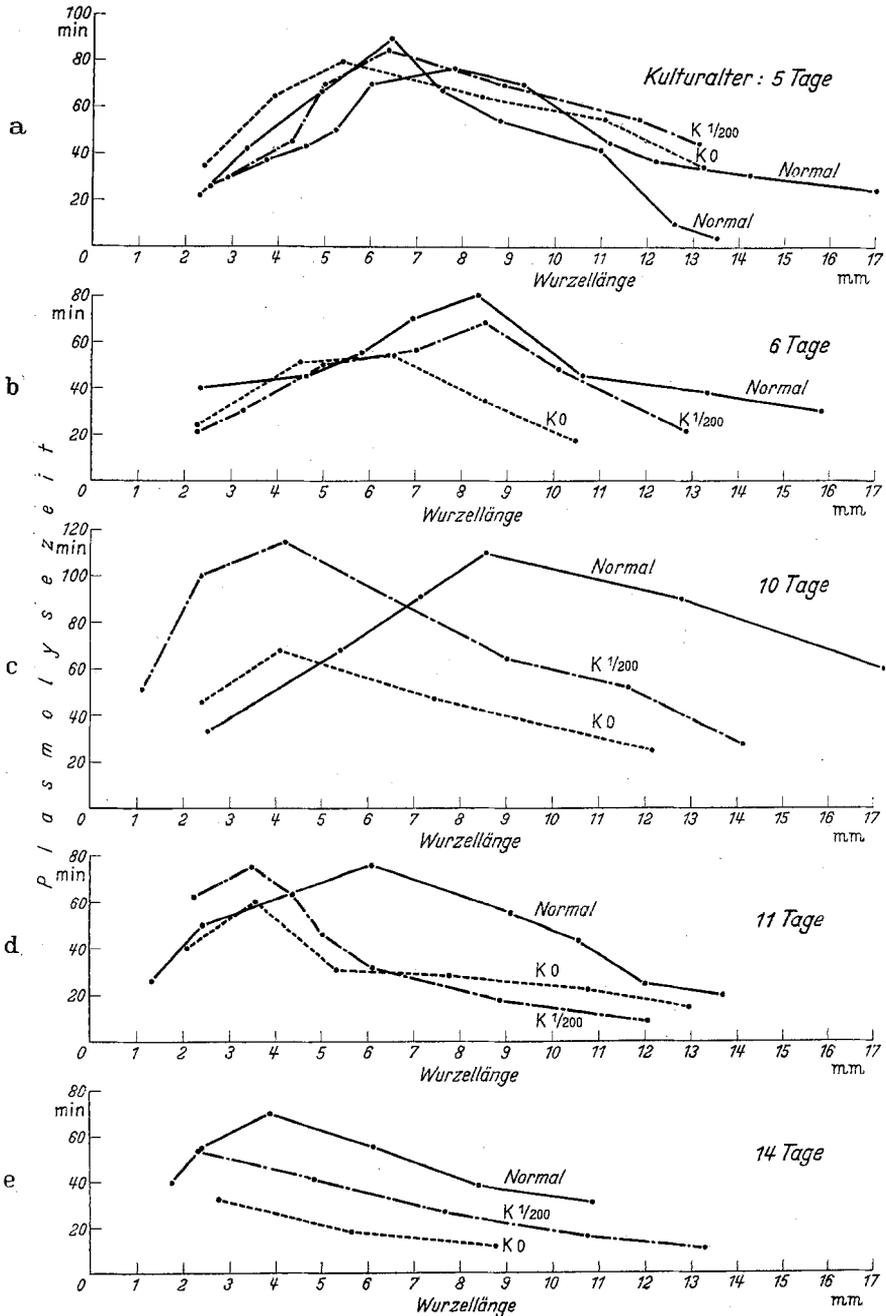


Abb. 7a—e. Gradienten der Plasmolysezeit in Normal- und Kalimangelwurzeln verschiedenen Kulturalters (Mangelgrades). Der Übersichtlichkeit halber sind nur die Mittelwerte der Treppenkurven (vgl. Abb. 1 und 3) angegeben.

mangelwurzeln (Ca/75) aufgenommen (Id). Es zeigt sich eine deutliche Verschiebung des Gradienten *im gleichen Sinne* wie bei Kalimangel, jedoch quantitativ etwas ausgeprägter, was dem frühzeitigeren Einsetzen der Wachstumshemmung (Abb. 6) bei Kalziummangel durchaus entspricht. Wir können also auch hier *kein* Anzeichen für eine *spezifische* Plasmolysezeiterniedrigung durch den Kalziummangel (bzw. relativen Kaliüberschuß) nachweisen. Da man sich aus Abb. 8 allein von der Signifikanz der Unterschiede kein Bild machen kann, sind in Tabelle 4 die zugehörigen Werte mit ihren mittleren Fehlern angegeben. Unter

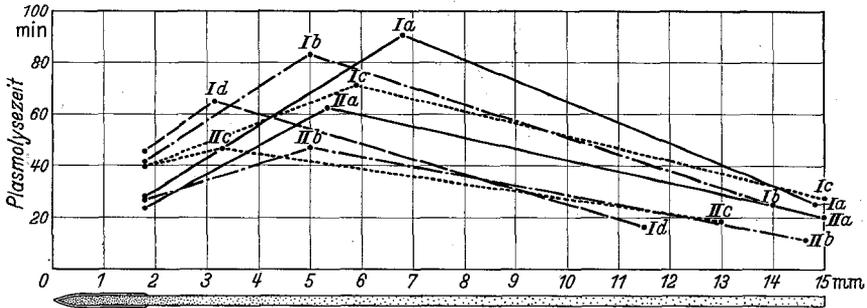


Abb. 8. Mittelwerte der Plasmolysezeiten an der Wurzelspitze, im Maximum und in der Nähe der Wurzelbasis in Normal-, Kalimangel- und Kalziummangelwurzeln für Frühjahrsanzuchten.

Ia, b, d Kulturalter 5—12 Tage; Ic 5—9 Tage; IIa, b Kulturalter 13—15 Tage; IIc 10—14 Tage; a Normalkultur; b K/200-Kultur; c K 0-Kultur; d Ca/75-Kultur (vgl. auch Tabelle 4).

Zugrundelegung des dreifachen mittleren Fehlers sind die als gesichert anzusehenden Differenzen anschließend zusammenfassend aufgeführt. Einige der nicht gesicherten Differenzen dürften sich an Hand eines noch umfangreicheren Versuchsmaterials wahrscheinlich ebenfalls als reell erweisen lassen. — Tabelle 5 enthält die Werte, die uns aus Messungen an Herbstkulturen zur Verfügung standen. Die Trennung von den Frühjahrswerten ist deshalb notwendig, weil schon die Normalwurzeln des jahreszeitlich verschiedenen Materials erhebliche Differenzen im Wachstum und protoplasmatischen Verhalten zeigen. Tabelle 5 ergänzt ferner die vorherigen Angaben durch ein umfangreicheres Material hinsichtlich des Verhaltens von Kalziummangelwurzeln. Es bestätigt sich, daß bei Kalium- und Kalziummangel eine gleichsinnige, wenn auch quantitativ nicht völlig identische Verschiebung der Wurzelgradienten stattfindet, die im wesentlichen mit der Wachstumshemmung konform verläuft. Lediglich ein Wertepaar der Tabelle 4 (Vergleich Id/Ia, Basiszellen) könnte eine spezifische Erniedrigung der Plasmolysezeit bei Kalziummangel andeuten. Auf eine graphische Darstellung der Werte der Tabelle 5 wurde im Hinblick auf die grundsätzliche Übereinstimmung von Frühjahrs- und Herbstmaterial verzichtet.

Tabelle 4. *Plasmolysezeitgradienten bei Kali- und Kalziummangel in Abhängigkeit vom Kulturalter (vgl. Abb. 8). Plasmolysezeit in Minuten.*

Frühjahrsmaterial	Kulturalter Tage	Spitze (2 mm)	Maximum (Lage ver- schieden)	Basis (12 bis 15 mm)	Lage des Plas- molysezeit- maximums in Millimeter von der Spitze	Zahl der ver- messenen Wurzeln
Normal Ia	5—12	28 ± 2	90 ± 4	25 ± 3	6,8 ± 0,4	20
Kalimangel schwach (K/200) Ib	5—12 kaum Wachstums- hemmung	41 ± 6	83 ± 6	24 ± 3	5,0 ± 0,6	13
Kalimangel stark (K ₀) Ic	5—9 Wachstums- hemmung	40 ± 6	71 ± 6	27 ± 2	5,9 ± 0,5	8
Kalziummangel (Ca/100) Id	5—12 Wachstums- hemmung	46 ± 5	65 ± 4	16 ± 2	3,1 ± 0,2	21
Normal IIa	13—15	23 ± 1	62 ± 4	19 ± 2	5,3 ± 0,4	26
Kalimangel schwach IIb	13—15 Wachstums- hemmung	27 ± 4	47 ± 5	11 ± 2	5,0 ± 0,7	9
Kalimangel stark IIc	10—14 starke Wachstums- hemmung	40 ± 5	46 ± 6	18 ± 3	3,3 ± 0,4	6

Liste der signifikanten Unterschiede:

1. *Normalwurzeln.* IIa/Ia: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums nach der Spitze. Erniedrigung der Plasmolysezeit in Maximum (und Spitze).

2. *Kalimangelwurzel.* Ib/Ia: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums nach der Spitze. — Ic/Ia: Erniedrigung des Plasmolysezeitmaximums. — IIb/IIa: Erniedrigung der Plasmolysezeit in Basis und Maximum. — IIc/IIa: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums spitzenwärts (dadurch Erhöhung der Plasmolysezeit in der Spitze).

3. *Kalziummangelwurzeln.* Id/Ia: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums spitzenwärts (dadurch Erhöhung der Plasmolysezeit in der Spitze).

4. *Gradient innerhalb der Wurzeln:* Plasmolysezeitdifferenz Spitze-Maximum überall (außer IIc). Plasmolysezeitdifferenz Maximum-Basis überall.

Da mit der Möglichkeit zu rechnen war, daß das zarte Zytoplasma der *Lemna*-Wurzelzellen bezüglich seiner Plasmolysezeit eine durch den Altersgradienten begrenzte und besonders geringe Reaktionsbreite besitzt, haben wir beiläufig versucht, die Plasmolysezeit experimentell auf andere Weise zu verändern als durch verschiedene Nährsalzdosierung. In Tabelle 6 ist ein Versuch wiedergegeben, der eine starke Verringerung der Plasmolysezeit nach Verdunkeln erkennen läßt. Dieser Effekt ist weitgehend reversibel, ja man erhält nach Wiederbelichtung der Wurzeln innerhalb der apikalen Zone sogar extrem hohe Werte für das Plasmolysezeitmaximum; eine Erhöhung der Plasmolysezeit über

Tabelle 5. *Plasmolysezeitgradienten bei Kali- und Kalziummangel in Abhängigkeit vom Kulturalter. Plasmolysezeit in Minuten.*

Herbstmaterial	Kulturalter Tage	Spitze (2 mm)	Maximum (Lage ver- schieden)	Basis (12 bis 15 mm)	Lage des Plas- molysezeit- Maximums in Millimetern von der Spitze	Zahl der ver- messenen Wurzeln
Normal I'a	6—9	20 ± 2	49 ± 3	24 ± 2	11,0 ± 0,6	8
Kalimangel (K 0) I'b	6—8 kaum Wachstums- hemmung	19 ± 1	44 ± 6	32 ± 3	8,7 ± 0,6	6
Kalziummangel (Ca/75) I'c	6—9 geringe Wachstums- hemmung	15 ± 2	31 ± 2	20 ± 4	5,5 ± 0,7	6
Normal II'a	11—15	24 ± 2	56 ± 3	15 ± 3	7,1 ± 0,3	8
Kalimangel (K 0) II'b	9—15 starke Wachstums- hemmung	20 ± 2	26 ± 2	7 ± 1	3,6 ± 0,7	11
Kalziummangel (Ca/75) II'c	11—15 mäßige Wachstums- hemmung	20 ± 2	31 ± 2	15 ± 1	5,0 ± 0,5	6

Signifikante Unterschiede:

1. *Normalwurzeln.* II a/I a: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums spitzenwärts. — I a/Ia: (Tabellen 4 und 5) Maximum der Plasmolysezeit im Herbstmaterial erniedrigt und basalwärts verschoben.

2. *Kalimangelwurzeln.* I'b/I'a: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums spitzenwärts. — II b/II a: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums spitzenwärts. Erniedrigung der Plasmolysezeit in Maximum und Basis.

3. *Kalziummangelwurzeln.* I c/I a: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums spitzenwärts. Erniedrigung der Plasmolysezeit in Maximum (und Spitze). — II'c/II a: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums spitzenwärts. Erniedrigung des Plasmolysezeitmaximums.

4. *Gradient innerhalb der Wurzeln:* Plasmolysezeitdifferenz Spitze - Maximum überall (II'b knapp). Plasmolysezeitdifferenz Maximum-Basis überall (außer I b).

Tabelle 6. *Wirkung von Verdunklung und Belichtung auf die Plasmolysezeit (in min).*

Entfernung von der Spitze	1,5 mm	2,6 mm	7,4 mm	10,2 mm	13,7 mm
Wurzeln aus dauerbelichteten Kulturen	23 ± 1	41 ± 6	88 ± 6	48 ± 5	17 ± 2
Nach Verdunklung (16 Std)	45 ± 6	37 ± 4	12 ± 1,5	7 ± 0,8	4 ± 0,3
Nach Wieder- belichtung (12 Std)	84 ± 27	(bei 3,6 mm) 214 ± 29	66 ± 10	32 ± 6	13 ± 3

den Normalwert hinaus ist also in dem Zytoplasma von *Lemna* grundsätzlich durchaus möglich. Die in Tabelle 6 dargestellten Effekte erfordern eine eingehendere Bearbeitung. Sie passen zu entsprechenden Beobachtungen von F. WEBER (2) an Mesophyllzellen von *Ranunculus ficaria*. Ob die im Zusammenhang mit Atmung und Photosynthese auftretenden intrazellulären bzw. intraplasmatischen p_H -Wertsänderungen an ihrem Zustandekommen beteiligt sind, ist nach den Befunden von STÄLFELT an *Helodea* keineswegs sicher. Wir führen diese Versuche hier nur an, um zu zeigen, daß einer *Erhöhung* der Plasmolysezeit über den Normalwert hinaus durch Faktoren mineralischer Ernährung an

Tabelle 7. *Plasmolysezeit (min) in normalen Lemna-Wurzeln (Herbstmaterial) bei verschiedenem Plasmolytikum (isotonisch). (Plasmolytikum mit Nährlösung ohne P und Fe angesetzt.)*

	Spitze (2 mm)	Maximum (5,5—7mm)	Basis (13—15 mm)
Glukose (0,4 Mol)	28 ± 1	55 ± 4	19 ± 1
KCl (0,24 Mol)	27 ± 1	59 ± 4	11,5 ± 1,5
CaCl ₂ (0,18 Mol)	34 ± 3	106 ± 3	30 ± 4

sich keine plasmatischen Schranken aufgelegt sind. Bei der aufgezeigten Abhängigkeit der Plasmolysezeit von Belichtung bzw. Verdunklung liegt der Vorteil oder gar die Notwendigkeit kontinuierlicher Anzuchtbeleuchtung für unsere Zwecke auf der Hand, da bei Belichtungswechsel mit einer schwer kontrollierbaren zusätzlichen Veränderung der Meßwerte zu rechnen wäre.

Eine starke Veränderung der Plasmakonsistenz über und unter ihrem Normalzustand erhält man an den Wurzelzellen von *Lemna* auch bei Plasmolyse mit Einsalzlösungen. Es entspricht den Erfahrungen zahlreicher Autoren, daß die Protoplasten in einer hypertonen Kaliumchloridlösung unter Verquellung, in CaCl₂-Lösung unter dem Anschein einer Entquellung meist rasch absterben. Löst man diese Salze in verdünntem Nährmedium (ohne Phosphat und Eisen), so wird die schädliche Wirkung weitgehend kompensiert. Die Kalziumwirkung äußert sich dann (besonders in der Streckungszone) in einer erheblichen *Verlängerung* der Plasmolysezeit. Die entsprechenden Werte enthält Tabelle 7. Es ergibt sich daraus mit besonderer Deutlichkeit der grundsätzliche Unterschied zwischen den Verhältnissen bei zusätzlicher Einsalzdosierung und bei einseitigem Ionenentzug; Kaliummangelzellen sind z. B. völlig unvergleichbar mit Normalzellen im Kalziumüberschuß.

Für eine spezifische Wirkung des Nährsalzmangels würde eine kurzfristige Reversibilität der beobachteten Plasmolysezeiterniedrigung sprechen. Unsere diesbezüglichen Versuche haben keinerlei Anzeichen dafür ergeben, so daß wir auf die Wiedergabe entsprechender Protokolle verzichten können. Im Unterschied zu dem Verdunklungseffekt (Tabelle 6) ist die Erniedrigung der Plasmolysezeit bei Kalzium- und

Kaliummangel ebensowenig rückgängig zu machen, wie die auch im Zuge des Alterns und der Wachstumshemmung normaler Zellen auftretende Plasmolysezeitverringering.

C. Harnstoffpermeabilität.

In ähnlicher Weise wie die Plasmolysezeit in Glukose wurde die Deplasmolysezeit in 0,4 Mol Harnstoff (Totalmethode der Harnstoffpermeabilitätsbestimmung) unter Berücksichtigung von Kulturalter und Längsgradienten bestimmt. Gegenüber der Plasmolysezeitmethode in der hier anwendbaren Form hat die Bestimmung der Harnstoffpermeabilität den Vorteil größerer Meßgenauigkeit. Man erhält daher schon aus der Kurvenschar der Abb. 9 einen recht eindeutigen Eindruck der vorliegenden Verhältnisse. Die obersten Kurven entstammen einer 8tägigen Kultur, in der nur bei Kalziumwurzeln das Wachstum leicht gebremst abläuft; hier ist noch kein deutlicher Unterschied zwischen den 3 Parallelen wahrzunehmen. Wenn die Wachstumshemmung deutlich wird, verschiebt sich das Minimum der Harnstoffpermeabilität unter starker Verflachung des Gradienten spitzenwärts und zwar bei Kalium- und Kalziummangel in nahezu *gleicher Weise*. Die Verhältnisse entsprechen qualitativ ganz denen, die für die Plasmolysezeit gelten. Auch die Normalwurzeln zeigen die enge Beziehung zwischen der Wachstumsgeschwindigkeit und dem Gradienten der Harnstoffpermeabilität. In älteren Kulturen gebildete Normalwurzeln und noch mehr die Mangelwurzeln enthalten daher im Durchschnitt für Harnstoff erheblich stärker permeable Zellen.

Eine beträchtliche *Divergenz* im Verhalten von Plasmolysezeit und Harnstoffpermeabilität kommt im basalen Wurzelbereich zum Vorschein. Dort beobachteten wir häufig, aber nicht regelmäßig, eine manchmal abrupte Erniedrigung der Harnstoffpermeabilität, deren Ursache sich nicht ohne weiteres analysieren läßt. Wie schon auf S. 439 erwähnt, könnten p_H -Wertsänderungen in den alten Zellen vielleicht diesen Effekt bewirken. Eine Beziehung desselben zum Mangelzustand läßt sich weder aus Abb. 9 noch aus unseren sonstigen Versuchsdaten ableiten. Die letztgenannte Erscheinung macht die Aufstellung eines Dreiwertediagramms nach dem Muster der Abb. 8 unmöglich. Wir haben daher in Tabelle 8 unser Versuchsmaterial derart ausgewertet, daß wir den Deplasmolysezeitwert an der Spitze, den jeweiligen Maximalwert (Permeabilitätsminimum) und den basalen Tiefstwert unabhängig von dessen Lage innerhalb der Dauerzone zusammengestellt haben. Das gleichsinnige Verhalten von Kalium- und Kalziummangelwurzeln ist durch die statistische Auswertung im wesentlichen gesichert. Es sei vermerkt, daß die Harnstoffkonzentration in diesen Versuchen den durchschnittlichen osmotischen Werten der verschiedenen Wurzeln angeglichen war.

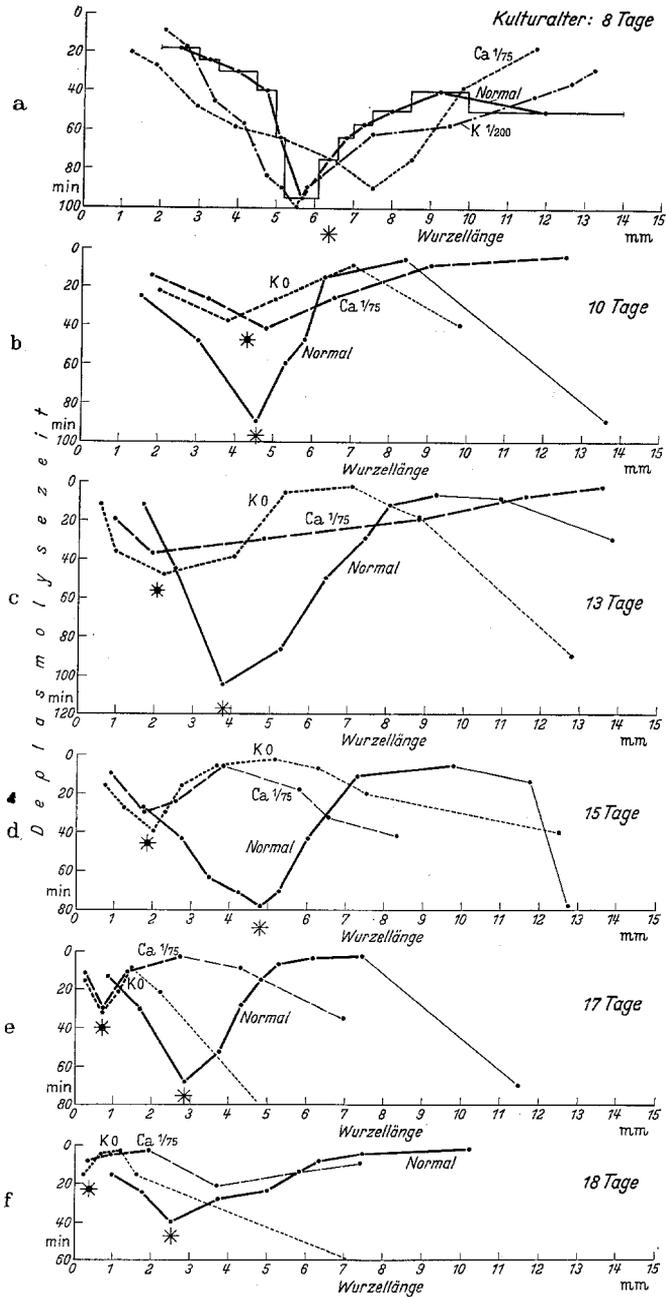


Abb. 9 a—f. Gradienten der Harnstoffpermeabilität in Normal-, Kalimangel- und Kalziummangelwurzeln verschiedenen Kulturalters (Mangelgrades). Messungen an Einzelwurzeln wie bei den Versuchen der Abb. 7; Minima der Harnstoffpermeabilität für Normal- und Mangelwurzeln durch Sterne hervorgehoben.

Tabelle 8. *Deplasmolysezeit in Harnstoff in Normal-, Kalimangel- und Kalziummangelwurzeln.*

Material von April—August	Kultur- alter Tage	Spitze (1,5 bis 2 mm)	Maximum = Permeabilitäts- minimum (Lage verschieden)	Basaler Tiefstwert (Lage verschieden)	Lage des Maximums in Millimetern von der Spitze	Zahl der Wurzeln
Normal (0,4 Mol Harnstoff)	10—18	15 ± 1	56 ± 5	6,2 ± 1,1	4,0 ± 0,4	25
Kalimangel (K 0) (0,38 mol Harnstoff)	10—18	15 ± 2	32 ± 3	4,3 ± 0,6	1,9 ± 0,3	16
Kalziummangel(Ca/75) (0,41 Mol Harnstoff)	13—18	12 ± 2	18 ± 3	3,5 ± 0,5	1,4 ± 0,2	14

D. Osmotischer Wert.

Wir untersuchten in kurzen Zeitabständen plasmometrisch den osmotischen Wert an mehreren Normal- und Kalimangelwurzeln, und zwar zunächst in der Dauerzone, da dort in erster Linie Unterschiede zu erwarten waren, die nicht von einem Gradienten herrühren. Nach Abb. 10 ist bei *mäßigem* Kalidefizit (Ausgangskonzentration K/200) und einem im Laufe der Kultur zunehmenden Mangelgrade eine *Abnahme* des osmotischen Wertes evident. Diese beginnt schon recht frühzeitig, jedenfalls lange *bevor* die Wachstumshemmung einsetzt, die im vorliegenden Fall um den 14. Tag bemerkbar wurde (Wintermaterial). Schon vor diesem Termin wird bereits der Maximalwert der Konzentrationsdifferenz erreicht und in der Folge, d. h. während des Einsetzens der Wachstumshemmung, ungefähr beibehalten. Die in Abb. 10 verzeichnete Zunahme des osmotischen Wertes mit dem Alter der Kultur, aus der die Wurzeln jeweils entnommen waren, haben wir mehrfach, aber nicht immer gefunden. In Tabelle 9 sind die Basiswerte bei drei

Tabelle 9. *Osmotischer Wert bei Kali- und Kalziummangel (mMol). Dauerzone. In jeder Wurzel wurden 30 Zellen gemessen.*

	Kulturalter in Tagen			Zahl der Wurzeln
	7—8	11—12	15—16	
Normalwurzeln	246 ± 1	239 ± 2	239 ± 2	je 10 (300 Zellen)
Kalimangelwurzeln (K 0), K durch Na ersetzt	227 ± 2	214 ± 4	236 ± 2	je 10
Kalziummangelwurzeln (Ca/75), Ca durch K ersetzt	264 ± 4	271 ± 2	246 ± 5	je 6
Kalziummangelwurzeln (Ca/100), Ca durch Na ersetzt	281 ± 4	289 ± 3	266 ± 5	je 6

Wachstumshemmung bei K 0 ab 9. Tag; Wachstumshemmung bei Kalziummangel ab 5.—6. Tag; Wachstumsverlauf vgl. Abb. 4 und 6.

verschiedenen Kulturaltersstufen für *starken* Kalimangel (K_0 , Herbstmaterial) angegeben. Im Unterschied zur vorher aufgeführten Mangelkultur ($K/200$) hat sich in diesem Falle die Differenz zu den Normalkontrollen in den Wurzeln aus der ältesten Kultur (von der Wurzelspitze abgesehen) ausgeglichen. Dabei spielt wohl mit, daß die Kaliummangelwurzeln in diesem Zustand kaum mehr wachsen (vgl. Abb. 4) und ihre Zellen nicht mehr die Normallänge erreichen (vgl. Tabelle 3). Tabelle 9 zeigt weiterhin, daß in *Kalziummangelwurzeln* ($Ca/75$) bei geringer Wachstumshemmung (vgl. Abb. 6) in den beiden jüngeren Kulturen eine sehr deutliche *Steigerung* des osmotischen Wertes über

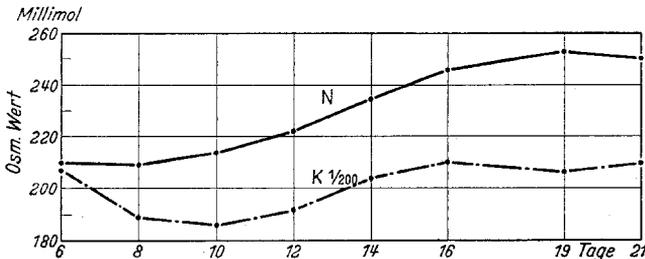


Abb. 10. Erniedrigung des osmotischen Wertes in der Dauerzone von Kaliummangelwurzeln. Die Meßpunkte stellen die Mittelwerte von je 2—3 Wurzeln (60—100 Zellen) dar.

den der Normalwurzeln hinaus stattgefunden hat. Die Wirkung des Kalziummangels ist noch ausgeprägter in der $Ca/100$ -Kultur, in der wir das fehlende Kalzium nicht durch Kalium, sondern durch Natrium ersetzt hatten. Damit wurde beiläufig sichergestellt, daß die Steigerung der Zellsaftkonzentration bei Kalziummangel nicht etwa durch die zusätzlich hohe Dosierung des als Ersatz gegebenen leicht permeierenden Kaliumions hervorgerufen ist. Die unterschiedliche Wirkung des Kalium- und Kalziummangels wird erhärtet durch die Werte der Tabelle 10, in der im Hinblick auf die osmotische Zonierung der Wurzel (vgl. Abschnitt III) entsprechend den in den Abschnitten IV B und IV C gegebenen Dreiwertedarstellungen das Verhalten der Spitzen-, Minimum- und Basiszone verzeichnet ist. Die Position des Minimums ist je nach Kulturalter bzw. Wachstumsgeschwindigkeit veränderlich. In Basis- und Minimumwerten ist der Kalziummangeleffekt überall deutlich ausgebildet, in der Spitze jedoch, vor allem zu Beginn, weniger deutlich bzw. nicht vorhanden. Die Kaliwirkung verschwindet in der Extremstufe (15—16-Tagekultur) aus Basis und Minimumzone und rückt zur Spitze vor.

Überträgt man Kaliummangelwurzeln in Normallösung, so steigt in der Dauerzone der osmotische Wert wieder an. In belichteten K_0 -Wurzeln vom Ausgangswert $196 \pm 4,8$ mMol (Normalkontrolle $241 \pm 4,2$ mMol) fanden wir 12 Std nach Übertragung Werte um 230, nach 36 Std $235 \pm 4,8$ mMol. Auf eine entsprechende Herabsetzung des osmotischen Wertes in Kalziummangelwurzeln haben wir bisher nicht geprüft.

Tabelle 10. *Osmotische Werte (mMol) bei Kalium- und Kalziummangel in Abhängigkeit vom Kulturalter* (verschiedene Mangelgrade). In jeder Wurzel wurden 60 bis 120 Zellen vermessen.

	Spitze (2 mm)	Minimum (Lage variabel)	Basis (12—16 mm)	Zahl der Wurzeln
Kulturalter 7—8 Tage				
Normal	289 ± 5	243 ± 3	247 ± 1	je 10
Kalimangel (K 0)	268 ± 3	219 ± 2	227 ± 2	je 10
Kalziummangel (Ca/100)	279 ± 3	269 ± 4	281 ± 4	je 8
Kulturalter 11—12 Tage				
Normal	266 ± 4	233 ± 2	239 ± 2	je 10
Kalimangel	263 ± 5	202 ± 3	214 ± 4	je 9
Kalziummangel	279 ± 5	272 ± 5	289 ± 3	je 5
Kulturalter 15—16 Tage				
Normal	272 ± 5	222 ± 3	239 ± 2	je 10
Kalimangel	242 ± 6	222 ± 3	236 ± 2	je 10
Kalziummangel	282 ± 4	244 ± 3	266 ± 5	je 6

Da Daten über die genaue Zusammensetzung des Zellsaftes fehlen — der nur begrenzte Abfall bei Verdunklung (vgl. Abschnitt III, S. 440) spricht lediglich für einen ziemlich großen Anteil mineralischer Komponenten — ist eine eingehendere Deutung der vorliegenden Messungen nicht möglich. Wir beschränken uns daher auf die zunächst wesentliche, wenngleich nur deskriptive Feststellung, daß sich der osmotische Wert bei Kalium- und Kalziummangel mit einer Erniedrigung bzw. Erhöhung eindeutig *gegensinnig* verhält und ein *frühzeitig* auftretendes Mangelkennzeichen abgibt, besonders innerhalb der Dauerzone.

E. Respiratorischer Sauerstoffverbrauch.

Der Sauerstoffverbrauch der *Lemna*-Wurzeln wurde in einfachster Form manometrisch gemessen, und zwar unter Verwendung von etwa 50 Wurzeln je Manometergefäß. Die Atmungskohlensäure wurde dabei durch KOH absorbiert. Auf die Wiedergabe von Einzelheiten der manometrischen Methodik kann verzichtet werden. Bei der Auswertung der Messungen ist zu berücksichtigen, daß der O₂-Verbrauch keine konstante und leicht reproduzierbare Größe darstellt. Er hängt unter konstanten Außenbedingungen ab: 1. von der Versuchsdauer (zeitlicher Abfall bei Verdunklung in An- und Abwesenheit zusätzlicher Glukose), 2. vom Alter der Kultur, der die jungen Wurzeln für die Messung entnommen wurden (geringer zeitlicher Abfall), 3. von jahresperiodischen Einflüssen, die im Zusammenhang mit der periodisch bestimmten Wachstumsgeschwindigkeit stehen. Die periodischen Unterschiede der Atmung sind nicht durch Kohlenhydratzufuhr zu beheben; sie treten auch in Kulturen mit Glukosezusatz auf.

Wir beabsichtigen in anderem Zusammenhang auf das periodische Verhalten der so einfach organisierten *Lemna*, auf das schon H. L. WHITE (4) hingewiesen hat, näher einzugehen. — Auch bei den Atmungsversuchen wurden möglichst Wurzeln von 15 mm Länge verwendet. Um genügend Material für einen größeren Versuchsansatz zu erhalten (es waren dazu bis zu 800 Wurzeln erforderlich), mußte der Längenbereich zum Teil auf 10—22 mm erweitert werden. Bezogen wurde auf das Trockengewicht, wobei zwecks genauerer Wägung die Wurzeln der Parallelversuche vereinigt wurden. Nicht unwesentlich ist der Hinweis darauf, daß eine Beeinflussung der Atmung durch die Bewegung der flottierenden Wurzeln in den geschüttelten Manometergefäßen nicht in Betracht kommt. Kontrollversuche, bei denen das Schütteln nur kurz vor der jeweiligen Ablesung vorgenommen wurde, zeigten keine Abweichung. Ein Schüttel-effekt im Sinne von KAHL ist somit nicht vorhanden.

Wie aus Tabelle 11 ersichtlich, steigert 1% Glukose den Sauerstoffverbrauch. Da alle Wurzeln steril angezogen waren, handelt es sich dabei nicht um einen durch Bakterien hervorgerufenen Effekt. Ein solcher machte sich in glukosehaltiger Lösung frühestens 30 Std nach Ansetzen der Atmungsversuche, das nicht unter Beibehaltung steriler Bedingungen erfolgen konnte, in einem rasch zunehmendem O_2 -Verbrauch bemerkbar. Die Versuche wurden daher nie so lange ausgedehnt. Nach Versuchsabschluß ergab die mikroskopische Kontrolle keinerlei Anzeichen für eine Schädigung des Materials durch die Versuchsbehandlung. Die Steigerung des O_2 -Verbrauches durch Glukose ähnelt der von EMERSON gefundenen und von MYERS als oxydative Assimilation charakterisierten Zusatzatmung von Chlorella. Da sie rasch eintritt, bevor Glukose in merklichem Maße permeiert sein dürfte, ist zu vermuten, daß es sich um einen Oxydationsvorgang an der Zelloberfläche handelt. Ein Kohlenhydratdefizit in den *Lemna*-Wurzeln ist wohl nicht die alleinige Ursache für die Steigerung der O_2 -Aufnahme durch Glukose, da eine solche nicht nur durch Kohlenhydratzufuhr bewirkt wird (s. unten); außerdem ist Stärke leicht nachweisbar. Wir haben in unseren Versuchen Vergleiche mit Glukosezusatz deshalb angestellt, um die Bedingungen für einen hohen O_2 -Verbrauch möglichst zu begünstigen.

Die Ergebnisse vergleichender Messungen an Normal-, Kalimangel- und Kalziummangelwurzeln aus einer Versuchsserie (August-September) sind in Tabelle 11 zusammengefaßt. Die Kalimangelwurzeln aus den 9 Tage alten Kulturen zeigen noch keine Wachstumshemmung und damit auch noch keine Unterschiede in Plasmolysezeit und Harnstoffpermeabilität im Vergleich zu den Normalkontrollen, der osmotische Wert ist zu diesem Zeitpunkt in Mitte und Basis bereits deutlich erniedrigt (vgl. Tabelle 9 und 10). Bei Kalziummangel hat in diesem Zeitpunkt die Wachstumshemmung bereits begonnen und der osmotische Wert ist erhöht. Sechs Tage später, zur Zeit der zweiten Messung des Sauerstoffverbrauches, ist die Wachstumshemmung besonders bei den Kalimangelwurzeln schon recht erheblich. Die (unspezifischen) plasmatischen Mangelsymptome und die Steigerung des osmotischen Wertes

Tabelle 11. *Respiratorischer Sauerstoffverbrauch durch Kalium- und Kalziummangelwurzeln von Lemna minor.*

Die Zahlenwerte bedeuten mm³ O₂ je 10 mg Trockengewicht und 5 Std Gesamtversuchszeit 4 × 5 = 20 Std. Δ % = Unterschied in Prozenten gegenüber den zugehörigen Normalkontrollen. Wachstumsdauer (WD) in Stunden für die zur Verlängerung von 2 auf 10 mm benötigte Zeit. Weitere Erklärung s. Text.

		Δ %		Δ %		Δ %		Δ %
Kulturalter 9 Tage								
Normal (WD = 22)	32,5		22,1		18,0		15,9	
Normal + Glukose 1 %	36,9		28,9		27,0		26,8	
Kalimangel (K 0) (WD = 22)	35,3	+9	24,8	+12	24,6 ↓ 20,0	+37 +11	23,4 20,0	+46 +26
Kalimangel + 1 % Glukose	41,6	+13	41,6	+25	37,5 ↓ 25,4	+39 -6	32,5 24,7	+21 -8
Kalziummangel (Ca/75) (WD = 27)	30,6	-6	22,7	-2	24,6 ↓ 17,2	+47 -4	24,6 16,2	+55 +2
Kalziummangel + 1 % Glukose	35,5	-4	29,5	+2	32,1 ↓ 25,9	+20 -4	28,5 18,4	+6 -33
Kulturalter 15 Tage								
Normal (WD = 28)	18,7		12,6		12,2		7,1	
Normal + 1 % Glukose	23,2		17,3		18,4		12,7	
Kalimangel (K 0) (WD = 80)	39,9	+114	25,4	+101	26,6 ↓ 25,5	+118 +109	17,6 12,8	+150 +80
Kalimangel + 1 % Glukose	41,1	+77	30,7	+78	31,8 ↓ 29,8	+73 +62	22,8 19,5	+80 +53
Kalziummangel (Ca/75) (WD = 37)	32,7	+75	20,9	+66	18,5 ↓ 19,0	+52 +56	11,9 10,5	+68 +48
Kalziummangel + 1 % Glukose	35,5	+53	31,6	+82	29,5 ↓ 31,2	+60 +70	19,6 20,5	+54 +62

bei Kalziummangel sind deutlich ausgeprägt; bei Kalimangel ist die Erniedrigung des osmotischen Wertes nur mehr in der Spitze festzustellen. Es sei betont, daß für die vorliegende Versuchsserie die Wachstumsgeschwindigkeiten simultan bestimmt wurden, um den jeweiligen Mangelgrad so genau wie möglich festzulegen.

Bei *beginnendem* Kalimangel (Kulturalter 9 Tage) ist eine geringe Steigerung des O₂-Verbrauches wahrnehmbar, die durch Zuckerezufuhr verstärkt wird und mit zunehmender Versuchsdauer deutlicher hervortritt. Dieser letztere Effekt ist ein relativer Anstieg infolge Verminderung des bei den Normalwurzeln ausgeprägteren zeitlichen Abfalls. Das Verhalten der Kalziummangelwurzeln ist zunächst nicht eindeutig, in den ersten Stunden ist mit und ohne Glukosezusatz eine schwache Hemmung angedeutet, die wohl innerhalb der Fehlergrenzen liegt. Der zeitliche Abfall der Atmung wird wie im Falle des Kalimangels in An- und Abwesenheit von zusätzlicher Glukose hintangehalten.

Bei stärkeren Mangelbedingungen (Kulturalter 15 Tage) ist bei Kalium- und Kalziummangel der O_2 -Verbrauch sehr deutlich erhöht und zwar bereits bei Versuchsbeginn. Es liegt somit eine für beide Mangeltypen gleichsinnige Absolutsteigerung vor, zu deren Auslösung es keines Kohlenhydratzusatzes bedarf. Der Anstieg bei Gegenwart von Glukose ist sogar etwas geringer. Die gleichsinnige Steigerung des O_2 -Verbrauches bleibt auch über eine längere Versuchszeit erhalten,

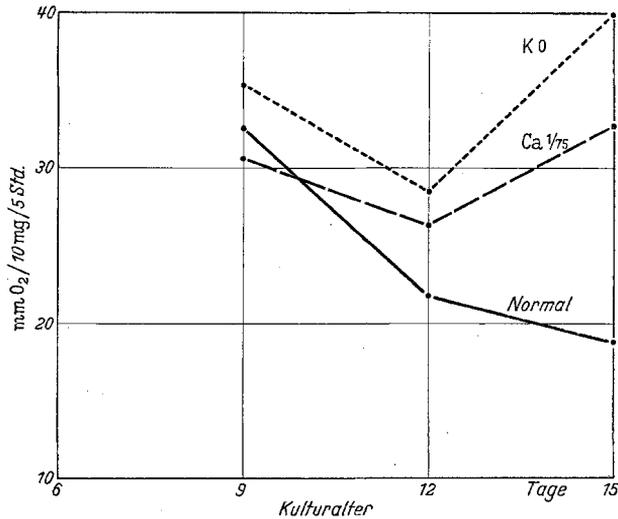


Abb. 11. Respiratorischer Sauerstoffverbrauch von Normal-, Kaliummangel- und Kalziummangelwurzeln aus verschiedenen alten Kulturen (zunehmende Mangelgrade). Versuchszeit 5 Std., Temperatur $20^\circ C$, Wachstumssthemmung bei K 0 ab 10. Tag, bei Ca/75 ab 5.—6. Tag.

woran die Hemmung des zeitlichen Abfalls einen vergleichsweise geringeren Anteil hat als im Falle der jüngeren Kulturen.

Es interessierten uns im Zusammenhang mit den beobachteten Mangelwirkungen noch 2 Spezialfragen:

1. Die *Reversibilität* der beobachteten Steigerung des O_2 -Verbrauchs mit besonderem Hinblick auf unsere früheren Befunde an *Chlorella*, nach denen sich die bei Mangelzellen aufgefundenen ersten Stoffwechselfekte zum Teil als kurzfristig reversibel erwiesen hatten (PIRSON). Die Reversibilitätsprüfung wird bei *Lemma* freilich mehr noch als bei *Chlorella* dadurch erschwert, daß eine zeitliche Verzögerung etwa zu erwartender Effekte durch eine begrenzend geringe Permeabilität für das zuzuführende Mangelion nicht auszuschließen ist. Wir haben in der Versuchsreihe der Tabelle 11 an den durch Pfeile gekennzeichneten Zeitpunkten das jeweils fehlende Kalium oder Kalzium als Chlorid zu-

gegeben. Obwohl uns hierzu noch kein größeres Versuchsmaterial zur Verfügung steht, können wir doch eine im Bereich der Meßgenauigkeit als spontan zu bezeichnende Normalisierung beobachten, die zum Teil zur vollständigen Beseitigung des vorher bestehenden Mangelverhaltens führt. Bei ausgeprägtem Kalimangel ist eine Reversibilität noch bemerkbar, wenn hier auch eine partielle Fixierung des Mangelzustandes stattgefunden zu haben scheint; starker Kalziummangel führt zu einer irreversiblen Erhöhung des O₂-Verbrauches.

2. Der *genaue Zeitpunkt des Einsetzens* der Atmungssteigerung im Vergleich zu anderen Mangelsymptomen. Diese Frage läßt sich nur bei Kalimangel behandeln, weil nur hier die Wachstumsgeschwindigkeit zunächst unverändert bleibt. Um sicher in diesem Frühstadium zu arbeiten, haben wir Wurzeln aus einer Kultur mit geringem Kalizusatz (K/200) nach 12 Tagen Kulturdauer gesondert untersucht und zwar zu verschiedenen Jahreszeiten. Bei diesem Anfangskaligehalt ist wenigstens in dem Wintermaterial eine Wachstumshemmung mit Sicherheit auszuschließen. Tabelle 12 läßt noch besser als der Versuch mit K0-Material (Tabelle 11) die frühzeitige Steigerung des O₂-Verbrauches bei beginnendem Kalimangel erkennen; auch hier ist der Effekt bei Glukosezusatz deutlicher.

Tabelle 12. *Respiratorischer O₂-Verbrauch von Lemna-Wurzeln bei geringen Kaligaben (K/200). Mangelstadium vor Beginn der Wachstumshemmung.*
O₂-Verbrauch in mm³ O₂ je 10 mg Trockengewicht und 5 Std.

	Kulturdauer 12 Tage 24. 1. 49		Kulturdauer 12 Tage 4. 6. 49	
Normalwurzeln	22,5		31,8	
Normalwurzeln + 1% Glukose	23,7		36,1	
Kalimangelwurzeln (K/200)	26,4	+ 18	33,3	+ 5
Kalimangelwurzeln (K/200) + 1% Glukose	31,0	+ 31	45,0	+ 24

An dieser Stelle ist die Möglichkeit zu erörtern, daß die beobachtete Gaswechselsteigerung etwa durch Änderung der Bezugsgröße, d. h. durch Trockengewichtsabnahme vorgetäuscht ist. Daran ist vor allem bei den geringen Ausschlägen im Mangelbeginn zu denken. Das wichtigste Argument gegen diese Deutung bildet die Reversibilität der Effekte, die wir zunächst gerade im Hinblick auf die Bezugsgrößenfrage geprüft haben. Eine Abnahme des Trockengewichts bei beginnendem Kalimangel ist auch insofern unwahrscheinlich, als WHITE (1) für *Lemna* umgekehrt eine Trockengewichtszunahme als Kalimangelkennzeichen beschreibt, welche in erster Linie auf Stärkeanreicherung beruht. Qualitativ (Jodprobe) zeigen auch unsere Wurzeln eine Tendenz zur Stärkevermehrung bei zunehmendem Kalimangel, wengleich der Effekt nicht so ausgeprägt ist, wie von WHITE für die Schwimmtriebe angegeben. Bei Kalziummangel lassen sich mikroskopisch ebenfalls keine Anzeichen für eine Substanzabnahme finden. Hier würde die Erhöhung des osmotischen Wertes eher für eine Tendenz

zur Trockengewichtszunahme sprechen¹. — Starke Steigerungen des O₂-Verbrauchs in der Größenordnung von 100% dürften sicher reell sein, weil eine entsprechende Trockengewichtsabnahme in den durchaus intakten Mangelwurzeln kaum vorstellbar ist. Eine andere Frage betrifft die etwaige Veränderung des respiratorischen Quotienten; wenn diese auch nur unter Extrembedingungen akut werden dürfte, ist doch hierzu eine weitere Untersuchung erforderlich.

Abb. 11 zeigt das gleichsinnige Atmungsverhalten der Mangelwurzeln aus drei verschiedenen alten Kulturen, d. h. bei zunehmenden Mangelgraden und nur 5stündiger Versuchsdauer ohne Glukosezusatz. Die geringe Überlegenheit der Normalwurzeln gegenüber den Kalziummangelwurzeln bei der jüngsten Kultur halten wir nicht für gesichert. (Erhöhung des Trockengewichtes bei beginnendem Ca-Mangel, vgl. ¹.)

Die genaue Bestimmung eines Atmungsgradienten innerhalb der *Lemna*-Wurzel scheiterte an der Unmöglichkeit, genügend einheitliches Material der einzelnen Wachstumszonen für die manometrische Messung in kurzer Zeit zusammenzubringen. Ein solcher Versuch wäre zudem in der Auswertbarkeit sehr

Tabelle 13. *Respiratorischer Sauerstoffverbrauch von Lemna-Wurzeln in Wachstums- und Dauerzone* (mm³ O₂ je 10 mg Trockengewicht in 5 Std).

Spitze (bis 6 mm)	35,4
Basis (6—15 mm)	24,4
Wurzeln unzerteilt	33,9
Spitze + Basis	29,7

beschränkt sowohl durch den Einfluß von Wundeffekten beim Zerlegen der Wurzel in zahlreiche Einzelabschnitte als auch wiederum durch die Schwierigkeit eine geeignete Bezugsgröße zu finden. Das Trockengewicht ist bekanntlich hierfür kaum geeignet; eher könnte man den Eiweiß-N wählen, obwohl auch dagegen natürlich Einwendungen zu machen sind. Daß junge Gewebe eine höhere Atmung aufweisen als ältere, wird sicherlich zu Recht allgemein angenommen. Wie weit zwischen der meristematischen und der Streckungszone Differenzen bestehen, ist jedoch erheblich schwerer zu beurteilen.

Wir haben zur Orientierung den Sauerstoffverbrauch von Spitzen- und Basispartien 15 mm langer *Lemna*-Normalwurzeln gemessen. Auf Trockengewicht bezogen ergeben sich die Werte der Tabelle 13. Die Spitzenpartien sind bis 6 mm lang, enthalten also noch den Bereich der

¹ Anmerkung bei der Korrektur: Nachträglich ausgeführte Trockengewichtsbestimmungen ergaben für 1 m Wurzellänge folgende Werte in mg:

	Kulturalter 8 Tage (durchschnittliche Wurzellänge jeweils 15 mm)	Kulturalter 15 Tage (durchschnittliche Wurzellänge 12 mm)
Normal	1,36	1,50
K 0	1,35	1,40
Ca/75	1,45	1,60

Die Anfangssteigerungen des O₂-Verbrauchs sind somit tatsächlich nicht durch Bezugsgrößenverringerng vorgetäuscht.

Streckungszone, die Basisstücke dagegen die Dauerzone. Der erhöhte O₂-Verbrauch der wachsenden Partien dürfte hier reell und wohl nicht einfach durch die vergleichsweise geringere Beteiligung von Ballastsubstanzen am Trockengewicht (Zellwände usw.) vorgetäuscht sein. Zum Vergleich seien einige entsprechende Messungen an Blättchen von *Helodea densa* wiedergegeben, die uns aus bisher unveröffentlichtem Versuchsmaterial vorliegen (Tabelle 14).

V. Besprechung der Ergebnisse.

Die Wahl eines Versuchsobjektes mit so ausgeprägter physiologischer Zonierung, wie sie in der *Lemna*-Wurzel gegeben ist, scheint die Untersuchung der Symptome des Mineralsalzmannels zunächst unnötig zu erschweren. Ein Pflanzenmaterial mit homogenen Zell- oder Gewebepartien, welches zugleich alle für die vorgesehene vergleichende Untersuchung zu fordernden Voraussetzungen in der eingangs erwähnten Kombination erfüllt, haben wir jedoch bisher nicht gefunden. Das Vorhandensein eines Altersgradienten bietet auf der anderen Seite die Möglichkeit, die Mangelerscheinungen mit den im Verlauf des Alterns normaler Zellen auftretenden Effekten in Vergleich zu setzen. In diesem Sinne haben wir die bei Kalimangel, Kalziummangel und im Altersverlaufe beobachteten Symptome des allgemein plasmatischen Bereiches, des osmotischen Wertes und des O₂-Verbrauches als eines stoffwechselphysiologischen Faktors so zusammengestellt, wie sie sich auf den ersten Blick darbieten. Unter „alternd“ sind dabei solche Zellen verstanden, die nach Abschluß des Streckungswachstums, also in einem noch voll vitalen Zustand und weit entfernt von prämortalen Erscheinungen, die angegebenen Kennzeichen in zunehmendem Maße entwickeln (Tab. 15).

Tabelle 14. *Respiratorischer O₂-Verbrauch in Blättchen von Helodea densa.* (mm³ O₂ je 10 mg Trockengewicht in 5 Std.)

1. Ganze Blättchen in verschiedenem Abstand vom Vegetationspunkt.	
0—1 cm (nur oben grün)	128
1—2 cm (Basis farblos)	89
2½—3½ cm	45
11—14 cm	50
2. Junge Blättchen (1 cm unter dem Vegetationspunkte) zerteilt.	
Untere Abschnitte (farblos)	105
Obere Abschnitte (hellgrün)	60
Unzerteilte Blättchen	90

Tabelle 15.

	Kaliummangel	Kalziummangel	Alternde Zellen
Plasmolysezeit in Glukose	verkürzt	verkürzt	verkürzt
Deplasmolysezeit in Harnstoff	verkürzt	verkürzt	verkürzt
Osmotischer Wert	erniedrigt	erhöht	erhöht
Respiratorischer O ₂ -Verbrauch	erhöht	erhöht	erniedrigt

Eine einzelne positive oder negative Korrelation zweier Faktoren gestattet für sich allein betrachtet natürlich keinen Schluß auf etwa bestehende Kausalzusammenhänge. Bei Koinzidenz der betreffenden Größen unter verschiedensten Bedingungen erhöht sich die Wahrscheinlichkeit einer zwangsläufigen Abhängigkeit. Wesentlich ist ferner die Berücksichtigung des zeitlichen Auftretens der Symptome, d. h. die Betrachtung der verschiedenen Alters- und Mangelstufen, auf die obenstehende Zusammenstellung zunächst keinen Bezug nimmt.

Wir betrachten unter diesen Gesichtspunkten zunächst die plasmatischen Faktoren. Die Plasmolysezeit in Glukose glauben wir bei unserem Objekt mit einiger Sicherheit als ein relatives Maß für die Viskosität und weiterhin wohl auch im Sinne von KESSLER und RUHLAND, sowie PAECH, STOCKER und Mitarbeitern, ferner H. FISCHER für den Hydratationsgrad von Zytoplasmakomponenten, insbesondere den Eiweißanteil, ansehen zu dürfen. Der zytoplasmatische Wandbelag der *Lemna*-Zellen ist — wenigstens außerhalb des meristematischen Bereiches — so zart, daß ein wesentlich verschiedenes Verhalten von Binnenplasma und Randzone sich kaum bemerkbar machen dürfte und wohl außer Betracht gelassen werden kann. — Der Schluß von KALCHHOFER, daß bei ihren Versuchsobjekten (*Helodea*, *Tradescantia*, *Vicia Faba*) Kalimangel die Plasmaviskosität erhöhe, Kalziummangel dagegen herabsetze, trifft für die *Lemna*-Wurzel nicht zu. Für ein gegensinniges Verhalten beider Ionen im Mangelbereich ergeben sich keine Anhaltspunkte. Es sei dazu bemerkt, daß auch KALCHHOFER im Falle des Kaliummangels eine Erhöhung der Plasmolysezeit über den Normalwert hinaus nicht festgestellt hat. Kritisch zu betrachten ist nun vor allem die Frage der Spezifität der gleichsinnigen plasmatischen Mangelsymptome bei Kalium- und Kalziumdefizit. Hier ist besonders wichtig die Tatsache, daß eine Plasmolysezeitveränderung nicht nachweisbar ist, solange das Wurzelwachstum noch normal verläuft. Im gleichen Sinne, wie an Normalwurzeln unter verschiedenen Umständen (Alter der Kultur, jahresperiodische Einflüsse) eine Verlangsamung des Wachstums stattfindet und im Zusammenhang damit eine Verschiebung des plasmatischen Gradienten in Richtung der Wurzelspitze und eine Nivellierung der Plasmolysezeitdifferenzen, wird auch mit Einsetzen der Wachstumshemmung durch Kali- und Kalziummangel der Gradient beeinflusst. Die Plasmolysezeitmessung ist immerhin genügend genau, um sogar die etwas eher beginnende Wachstumshemmung durch Kalziummangel aufzuzeigen (vgl. Abb. 8). Es ergibt sich, daß infolge dieser unterschiedlichen Gradientenverschiebung und -verflachung beim Vergleich von Zellen aus demselben Wurzelbereich falsche Schlüsse bezüglich verschiedenartiger Ionenwirkungen vorkommen können. Die Punkte A, B und C dreier Wurzeln im beistehenden Schema (vgl. Abb. 8) würden

auch für *Lemna* genau das Bild ergeben, das sich KALCHHOFER von einer spezifischen Wirkung des Kalium- und Kalziummangels macht. Sie sind jedoch nichts anderes als Kennpunkte einer *verschieden weit fortgeschrittenen gleichartigen plasmatischen Veränderung, die rein deskriptiv mit verschiedenem Alterszustand charakterisiert werden kann*. Wenn somit Kalzium- und Kaliummangelzellen nichts anderes zeigen als frühzeitige Alterserscheinungen (erniedrigte Viskosität, vermindertes Wasserbindungsvermögen), so ist man nicht berechtigt, von spezifischen Ioneneffekten zu sprechen, die man als Ausgangspunkt einer Kausalkette von Mangelercheinungen einsetzen könnte. Daß das offenbar sekundäre Mangelsymptom einer Viskositätserniedrigung mit dem entsprechenden

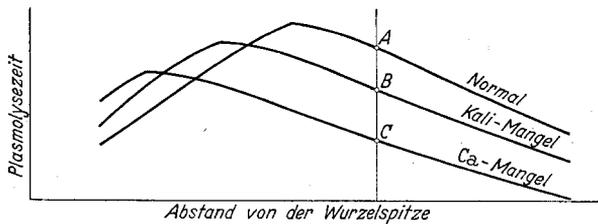


Abb. 12. Plasmolysezeitgradient bei Normal- und Mangelwurzeln (schematisch.)

Altersfaktor normaler Zellen wesensgleich ist, wird im Falle des Kaliummangels auch dadurch nahegelegt, daß eine rückläufige Erhöhung der Plasmolysezeit in den Mangelzellen durch Kaliumzusatz kurzfristig nicht herbeigeführt werden konnte.

Eine andere Frage ist, welche Primärvorgänge — der mikroskopischen Beobachtung unzugänglich — den eigentlichen Anlaß zu der Verringerung der Wachstumsgeschwindigkeit geben. Man kann sich vorstellen, daß dieselbe bei Kalzium- und Kaliummangel auf verschiedenen Wegen zustande kommt, etwa durch gegensinnig verlaufende Änderungen an Spezialstrukturen, die zu der apparenten Viskosität des Gesamtplasmas in keiner kausalen Beziehung stehen. Ist einmal der Mechanismus der Wachstumshemmung „angestoßen“, so könnte er auf „vorgeschriebenem“ Wege das protoplasmatische Erscheinungsbild frühzeitigen Alters unabhängig davon herbeiführen, ob der primär auslösende Faktor Kalzium- oder Kaliummangel gewesen ist. Eine einfache Deutung dieser Art wäre mit der Annahme gegeben, daß eine unter Umständen gegensinnige Primärwirkung nur an Kernstrukturen ansetzt und die Wachstumsverlangsamung zunächst in einer Teilungshemmung und Meristemverkürzung besteht (die auch tatsächlich beobachtet wird, vgl. Tabelle 3). Diese Frage bedarf einer genauer detaillierten Untersuchung.

H. FISCHER hat kürzlich im Zusammenhang mit der protoplasmatischen Untersuchung alternder Zellen und Gewebe Angaben über die Plasmolyseformveränderung beim Altern normal ernährter Objekte veröffentlicht. Unsere Ergebnisse stimmen mit den diesbezüglichen Befunden im

wesentlichen überein. Orientierende Versuche über das Verhalten der Plasmolyseform in der *Lemna*-Wurzel bei Kalimangel führen auch FISCHER zur Auffassung, daß hier nichts anderes als ein verfrühtes Altern vorliege. Daß bei Kalimangel und Altern mehr als eine äußerliche Koinzidenz des plasmatischen Verhaltens vorliegt, schließt FISCHER aus seinen Analysendaten, die für verschiedene Versuchsobjekte (Wasser- und Landpflanzen) mit zunehmendem Organalter ein Absinken des Quotienten K:Ca (relativer Kaliumschwund) erkennen lassen. Dies steht mit den Ansichten anderer Autoren in Einklang. So nehmen SCHMIDT, DIWALD und STOCKER an, daß die auch von ihnen beobachtete Viskositätserniedrigung bei Kalimangel (Getreidepflanzen) ebenso wie eine Steigerung derselben bei Stickstoffmangel in engem Zusammenhang mit einem Abfall bzw. Anstieg dieses Ionenquotienten steht. Das von uns beobachtete gleichsinnige Verhalten von Kalium- und Kalziummangelwurzeln paßt freilich nicht in dieses Bild. Auch wenn wir die Zusammensetzung des Zellsaftes und die Ionenverteilung im Plasma nicht kennen, dürfen wir wohl mit Sicherheit ausschließen, daß die Kalziummangelsymptome durch einen relativen Kalziumüberschuß hervorgerufen sind. Der hohe osmotische Wert der Kalziummangelwurzeln, die ja notwendigerweise bei relativ hohem Kaliumgehalt angezogen sind, spricht eher für ein besonders hohes Verhältnis K:Ca. Der mit der Wachstumshemmung verbundene Ablauf des protoplasmatischen Alterns wird dadurch offenbar in keiner Weise beeinflusst. — FISCHER hat bereits auf die Unstimmigkeit hingewiesen, die sich beim Vergleich der durch starken Kaliüberschuß bewirkten Tendenz zur konvexen Plasmolyseform und der auf relativen Kalziumüberschuß zurückgeführten Konvexplasmolyse alternder Zellen ergibt. Auf Grund unserer Beobachtung an Kalziummangelzellen sind wir geneigt, die generelle Bedeutung des Quotienten K:Ca für die Plasmaviskosität noch zurückhaltender zu beurteilen, als es FISCHER selbst in seiner zweiten Mitteilung tut.

Ohne hier in eine ausführliche Diskussion über die Ursachen des Alterns pflanzlicher Zellen eintreten zu wollen, wie sie unter gründlicher Auswertung des Schrifttums besonders von PAECH und H. FISCHER (2) geführt wird, möchten wir doch beiläufig die Kritik unterstreichen, die FISCHER hinsichtlich der von ihm durchgeführten analytischen Erfassung des Gesamtbestandes an Kalium- und Kalziumionen und deren Wert für die kausalanalytische Deutung plasmatischer Effekte äußert. Die Voraussetzung, daß ein aus Aschenanalysen ermitteltes Ionenverhältnis auf Grund einfacher Gleichgewichtsbeziehungen in vivo den Ionenbestand am Wirkungsort, d. h. an den maßgeblichen Plasmastrukturen, wiedergibt, dürfte selten erfüllt sein. So kann eine Kalziumspeicherung in der Membran oder auch eine adsorptive Bindung des Kaliums in der Zellwand (HOLM-JENSEN und Mitarbeiter) die Verhältnisse komplizieren. Kalium ist nach OLSEN (1948) in Blättern auch an Plasmabestandteile relativ fest gebunden, wenn auch durch Kalziumionen verdrängbar. — Beim Eintreten von Mangelbedingungen im Außenmedium könnte das Plasma gegenüber der Vakuole die Fähigkeit selektiver Adsorption betätigen; der Zellsaft

wäre dann als Ionenreservoir zu betrachten, welcher dem Plasma auch unter Mangelbedingungen eine Zeitlang noch zur Aufrechterhaltung eines notwendigen Minimalbestandes an Ionen verhelfen könnte. Aschenanalysen werden solchen Verhältnissen natürlich nicht gerecht. Andererseits bringt der Verzicht auf Analysendaten eine erhöhte Unsicherheit in der Bewertung von Mangelzuständen mit sich.

Beziehen wir die *Harnstoffpermeabilität* in die Betrachtung ein, so ist zunächst deren weitgehende Parallelität zum Verhalten der Plasmolysezeit in Normal- und Mangelwurzeln hervorzuheben. Im Bereich der jüngeren Wurzelpartien scheinen beide Größen von demselben plasmatischen Faktor gleichsinnig bestimmt zu sein. Auch die Harnstoffpermeabilität läßt bei fortschreitendem Kali- und Kalziummangel nichts anderes erkennen, als die mit der Wachstumshemmung konform verlaufende Vorverlegung eines in den Normalwurzeln beobachteten Alterssymptoms. Eine Reversibilitätsprüfung haben wir in diesem Fall nicht vorgenommen. Wie vorsichtig man übrigens in der Verwendung der Harnstoffpermeabilität als Plasmakennzeichen sein muß — ein Gesichtspunkt, der ja vornehmlich durch die Untersuchungen von BOGEN (1 u. 2) und DRAWERT bereits zur Genüge dargetan worden ist — erkennt man daraus, daß in älteren Wurzelpartien verschiedentlich die Harnstoffaufnahme weitgehend blockiert ist, ohne daß sich eine entsprechende Parallelveränderung im Verhalten der Plasmolysezeit erkennen ließe. Beide Größen können sich somit am gleichen Objekt parallel und divergent verändern.

Daß der *osmotische Wert* bei Kalimangel erniedrigt, bei Kalziummangel erhöht ist, kann nach genauem Vergleich mit der osmotischen Alterszonierung als jeweils gesichertes Mangelsymptom bewertet werden. Wir befinden uns hier wiederum nicht mit KALCHHOFFER in Übereinstimmung, die keine bemerkenswerten Differenzen im osmotischen Wert registriert. Eine Erniedrigung der Zellsaftkonzentration bei Kalimangel haben dagegen auch SCHMIDT, DIWALD und STOCKER gefunden. — Für sich allein betrachtet, entspricht das Verhalten des osmotischen Wertes durchaus den Erwartungen, soweit man solche in Unkenntnis der Zellsaftzusammensetzung äußern darf. Da offenbar die mineralischen Bestandteile stark überwiegen und bei Mangelbeginn starke Konzentrationsveränderungen gelöster organischer Komponenten noch nicht wahrscheinlich sind, ist die Annahme naheliegend, daß niedriger Kaligehalt im Außenmedium und entsprechend hoher relativer Kalziumgehalt die Aufnahme von Ionen (besonders von Kalium) herabsetzt, während dieselbe im reziproken Falle gefördert wird. Dabei braucht keine gegenläufige Veränderung der Salzpermeabilität des Plasmas durch das Außenmedium mitzuspielen, obwohl eine solche natürlich beteiligt sein kann. — Die gegensinnigen osmotischen Symptome sind die ersten, welche die Mangelwurzeln von den Normalkontrollen sicher zu unterscheiden gestatten. Daraus zu schließen, daß die Wachstumshemmung unter

Mangelbedingungen in dem Augenblick einsetzt, wo die Zellsaftkonzentration die oberste bzw. unterste Grenze einer zuträglichen Spanne erreicht hat, ist schon deshalb unmöglich, weil die Konzentrationsverschiebung in den ausgewachsenen Zellen beginnt und sich zur Zeit des Einsetzens der Wachstumshemmung in der Spitzenzone noch kaum ausgebildet hat. — Die plasmatischen Verhältnisse sind vom osmotischen Wert des Zellsaftes innerhalb des hier in Frage kommenden Bereiches weitgehend unabhängig. Dies äußert sich besonders darin, daß sich die Plasmolysezeit *unbeeinflußt von der divergierenden Zellsaftkonzentration* bei Kali- und Kalziummangel gleichsinnig verhält. Konzentrationsunterschiede im Bereich von 200—280 mMol sind offenbar nicht in der Lage, in die unter Mangelbedingungen eintretenden (sekundären) Veränderungen der Plasmahydratation auf osmotischem Wege einzugreifen [vgl. dazu H. SCHMIDT (2)]. Daß ein verschiedener Hypertoniegrad des Plasmolytikums Glukose in dem durch die osmotische Längszonierung gegebenen Konzentrationsbereich die Plasmolysezeit nicht merklich beeinflusst, zeigt auf andere Weise die Unempfindlichkeit der Wasserbindung im Plasma der *Lemna*-Wurzelzellen gegenüber mäßigen Konzentrationsdifferenzen im umgebenden Lösungsbereich (vgl. S. 438).

Für die generelle Charakterisierung der Kali- und Calciummangelwurzeln als frühzeitig „alternde“ Organe ergeben sich Schwierigkeiten, wenn man ihr *respiratorisches* Verhalten in Betracht zieht. Daß ausgewachsene Zellen, solange sie sich noch nicht einem prämortalen Zustand nähern, eine geringere Atmung aufweisen als die Zellen der Wachstumszone, dürfte erwiesen sein (Literatur hierzu bei KOSTYTSCHEW und NEUBAUER) und wird auch durch unsere Messungen bestätigt, wiewohl dieselben wegen der unsicheren Bezugsgröße quantitativ nicht befriedigen können. Die Hemmung des O₂-Verbrauches ist in den alternden Zellen begleitet von einer Abnahme der Plasmolysezeit, die gewöhnlich als Hydratationsverminderung gedeutet wird. Ein entsprechend konformes Verhalten von O₂-Verbrauch und Plasmolysezeit beobachtet man auch beim Vergleich von Normalwurzeln aus jungen und alten Kulturen und von Frühjahrs- und Herbstmaterial. Ebenso nimmt bei vielstündigem Verdunkeln der O₂-Verbrauch normaler Wurzeln unabhängig von der Kohlenhydratversorgung ebenso ab wie die Plasmolysezeit (Vergleich von Tabelle 6 und 11). Legen diese Fälle eine kausale Verknüpfung von erniedrigter relativer Viskosität (Abnahme der Hydratation) mit Verringerung der Atmungsintensität nahe, so stellt andererseits zunehmender Kalium- und Kalziummangel einen Zustand her, bei dem die mit der Wachstumshemmung eintretende Viskositätserniedrigung von einer *Steigerung* des Sauerstoffverbrauches begleitet ist. Dabei setzt die Reaktion des Atmungsmechanismus bei Kalimangel bereits vor der Plasmolysezeitverkürzung (Wachstumshemmung) ein,

während er bei Kalziummangel erst später anzusprechen scheint. Unsere Befunde liefern also einen experimentellen Hinweis darauf, daß die für die Atmungsintensität verantwortlichen *Spezialstrukturen* durch Faktoren der Mineralsalzernährung *unabhängig* vom allgemein plasmatischen Verhalten verändert werden können. Wenn überhaupt beim Altern von normal ernährten *Lemna*-Wurzeln eine enge Verbindung zwischen den durch Methoden der Protoplasmatik erfaßbaren Plasma-größen und der Atmungsintensität besteht, so wird dieselbe unter den Bedingungen des einsetzenden Kalium- und Kalziummangels jedenfalls gelöst. Dehnt man die Beurteilung des Alterszustandes über den Bereich allgemein plasmatischer Faktoren auf das Gesamtverhalten der Zelle aus, dann ist man nicht berechtigt, die Mangelwurzeln als „alt“ zu bezeichnen. Die Atmung der Mangelwurzeln trägt im „alten“ Plasma eher „junge“ Züge! — Die Beeinflussung der für die Atmung (und eventuell auch andere Stoffwechselvorgänge) maßgeblichen Feinstrukturen, die der Messung mit den üblichen plasmatischen Methoden nicht zugänglich sind, führt bei Kalium- und Kalziummangel nicht zu gegensinnigen, sondern gleichgerichteten Effekten. Will man die Ursachen solcher Stoffwechseländerungen erörtern, so wird man den Augenmerk besonders auf die Wirkungen beider Ionen bei einzelnen Fermentvorgängen richten. Neuerdings haben z. B. BUCHANAN und Mitarbeiter gefunden, daß die Glykogensynthese in Leberschnitten ein Optimum beim molaren Verhältnis $K:Ca = 14,5:1$ aufweist. Die Verlangsamung des Vorganges bei Veränderung der Ca^{++} - oder K^{+} -Gabe kann auf einer gegensinnigen Veränderung wirksamer Oberflächen beruhen, obwohl kein zwingender Grund zu einer solchen Annahme gegeben ist. Entsprechendes gilt für die gleichsinnige Atmungsbeeinflussung in *Lemna* bei Kalium- und Kalziummangel. Auch hier mag der normale Atmungsverlauf an ein bestimmtes $K:Ca$ -Verhältnis im Bereich der maßgeblichen Strukturen gebunden sein; jede Verschiebung dieses Verhältnisses würde dann in diesem Falle eine Steigerung der Atmung über den Normalbetrag hervorrufen. Ob dafür eine beiderseits vom Normalverhältnis eintretende subvisible Strukturveränderung (z. B. Hydratationsbeeinflussung) gleicher oder gegensätzlicher Art verantwortlich zu machen wäre, muß vorerst offen bleiben.

Ein teleologischer Seitenblick mag eine Zweckmäßigkeit der durch den Ionenmangel ausgelösten Atmungssteigerung plausibel machen. Die erhöhte respiratorische Leistung könnte dazu dienen, die größere Konzentrationsarbeit bei der Ionenanreicherung aus dem Mangelmedium zu ermöglichen.

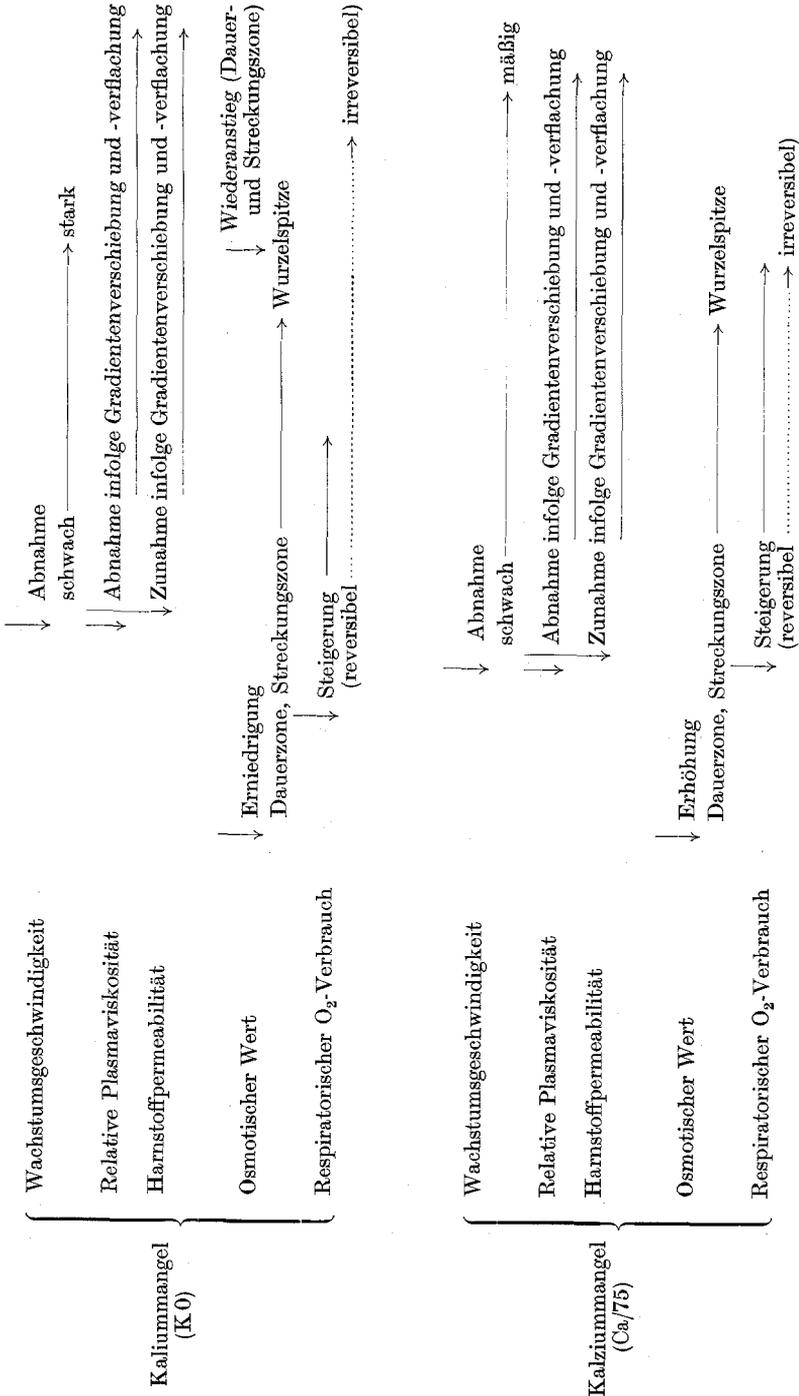
Eine Steigerung der Atmung bei Kalimangel ist schon verschiedentlich festgestellt worden (z. B. GREGORY und RICHARDS, RICHARDS, SUGAWARA). H. L. WHITE hat bei der Bearbeitung der Stoffbilanz von *Lemna* unter Kalimangelbedingungen unter anderem auch die Möglichkeit einer Atmungssteigerung erwogen. Bei der von PIRSON (1, 2)

beschriebenen Steigerung der Atmung von *Chlorella* scheint es sich um dasselbe Symptom zu handeln, wiewohl die Befunde an einzelligen Algen nur mit Vorsicht auf höhere Pflanzen zu übertragen sind. Bei *Lemna* und *Chlorella* besteht im Zustand beginnenden Kalimangels Reversibilität des Mangel-effektes. Ein Vergleich von Kalziummangel bei *Chlorella* und *Lemna* läßt sich wegen des außerordentlich niedrigen Kalziumbedarfes der ersteren (STEGMANN) nicht anstellen.

WHITE (3) betrachtet das Wachstum der *Lemna*-Wurzel allgemein als Indikator für stoffwechselphysiologische Mangelsymptome innerhalb der Schwimmtriebe, insbesondere für eine Verschiebung in der Kohlenstoff-Stickstoffbilanz. Man könnte daraus schließen, daß die Mangelercheinungen in der Wurzel nur indirekt auf dem Wege über die Triebe zustande kommen, die Mangelwurzeln also trotz unmittelbaren Kontakts mit der Nährlösung keine spezifischen Defekte entwickeln. Eine so extreme Vorstellung ist jedoch kaum zutreffend. Wie der osmotische Wert und das respiratorische Verhalten zeigen, sind Mangelwurzeln durchaus nicht mit gehemmten Normalwurzeln zu identifizieren. Daß der Kalium- und Kalziummangel seinen Ausgang nimmt von Veränderungen stoffwechselphysiologischer Größen, bzw. von den für diese Vorgänge maßgeblichen Strukturelementen (also insbesondere von Atmung und Photosynthese), halten wir auch unsererseits für wahrscheinlich; doch sei betont, daß solche Primäreffekte auch in der Wurzel selbst auftreten müssen, wenn dieselbe, wie unter unseren Kulturbedingungen, mit einer großen Chloroplastenzahl und erheblichem Assimilationsüberschuß über eine eigene Kohlenhydratbilanz verfügt. Wir haben auch bisher keinen Anhaltspunkt dafür gefunden, daß die Mangelsymptome in Trieben und Wurzeln verschieden sind; bei der Interferenz von Mangel- und Alterserscheinungen sind die Verhältnisse in der Wurzel jedoch viel übersichtlicher, weshalb wir uns nach längeren Vorversuchen zunächst auf dieselbe beschränkt haben. Wir beabsichtigen in anderem Zusammenhang näher auf die Korrelation Wurzel-, „Sproß“ bei *Lemna* unter Normal- und Mangelbedingungen näher einzugehen.

Die verbreitete Auffassung, die physiologische Rolle der Kalium- und Kalziumionen sei durch Formulierungen wie „quellende“ und „entquellende“ Wirkung u. dgl. hinreichend gekennzeichnet, verkennt durchaus die Problematik dieser Ionenwirkungen. Das Ergebnis einseitiger Ionenzufuhr oder gar eines Ionenentzuges läßt sich bei dem komplizierten System des Protoplasmas mit seinen vielen Spezialstrukturen bisher keinesfalls voraussagen. Treten doch schon an einfachen Modellen oft unerwartete Effekte auf, z. B. die Quellung von Gelatine in Lösungen von Kalziumchlorid (FREY-WYSSLING, S. 101). Man hat unter anderem zu berücksichtigen, daß der verschiedenen Valenz von K^+ und Ca^{++} , die für die entladende Wirkung der Ionen maßgeblich ist, ein großer Unterschied in der Hydratation der beiden Ionen gegenübersteht; bei K^+ kommen im Relativmaß auf ein Ion 0,9, bei Ca^{++} dagegen 22 Wassermoleküle, der verschiedene Radius der hydratisierten Ionen wird durch die Relativzahlen 1,88 bzw. 4,78 ausgedrückt¹. Gegensinnige Wirkungen eines einseitigen Kalium- und

¹ Herrn Prof. FREY-WYSSLING danken wir für die freundliche Mitteilung dieser Daten.



Kalziumentzuges auf mikroskopische oder submikroskopische Strukturelemente sind also keineswegs von vornherein zu erwarten. — Auf der anderen Seite ist bei *Lemna* das Auftreten antagonistisch-gegenseitiger Effekte auch im Mangelbereich zu beobachten. Daß völliger Kalziummangel in der Nährlösung die Wurzelbildung überhaupt verhindert, dürfte auf dem Fehlen eines geeigneten Gegenfaktors gegenüber dem relativ überschüssigen Kaliumion beruhen. Magnesium kann hier offenbar nicht für Kalzium eintreten, wie es nach MEVIUS bei manchen Wurzeln der Fall ist. — Im Bereich hypertonischer Salzgabe wirken Kalzium und Kalium in bekannter Weise durchaus antagonistisch auf das *Lemna*-Plasma ein (vgl. Tabelle 7).

Die weitgehende Selbständigkeit protoplasmatischer und zellphysiologischer Einzelgrößen, die sich aus unseren bisherigen Experimenten ergeben hat, läßt den Versuch einer kausalen Zuordnung der beobachteten Erscheinungen wenig aussichtsreich erscheinen. Bestrebungen gleicher Art können bei anderen Versuchsobjekten erfolgreicher sein; wir denken dabei besonders an plasmareiche Zelltypen mit einem größeren Ionenbestand. Auf jeden Fall ist bei der Aufstellung zellphysiologischer Kausalketten strengste experimentelle Kritik geboten. — Schließlich erscheint der Hinweis darauf angebracht, daß es sich bei unserem Versuchsobjekt um Mangelerscheinungen handelt, die während der Ausbildung der Versuchsobjekte im Mangelmedium zustande kommen. Im Falle des Auftretens von Mangelsymptomen an fertig ausgebildeten langlebigen Organen (z. B. Blättern von Kulturpflanzen) wird man vielleicht andere Maßstäbe anzulegen haben.

Umstehend ist der Versuch gemacht, die Mangelwirkungen, die wir an der Lemnawurzel unter den angegebenen Bedingungen des Kalium- und Kalziummangels bisher beobachtet haben, in relativer zeitlicher Folge darzustellen.

Zusammenfassung.

1. Die ausgeprägte physiologische Zonierung von normal ernährten und unter kontrollierten Bedingungen angezogenen Wurzeln von *Lemna minor* wurde vermessen. Am Ende der Streckungszone liegt ein Plasmolysezeitmaximum, sowie ein Minimum der Harnstoffpermeabilität und des osmotischen Wertes.

2. Kaliummangel führt im Zusammenhang mit Wachstumshemmung zu einer Verschiebung und Verflachung des Gradienten von Plasmolysezeit und Harnstoffpermeabilität. Daraus folgt eine unspezifische Erniedrigung beider Größen. Bei Kalziummangel wird grundsätzlich das gleiche Verhalten beobachtet.

3. Der osmotische Wert sinkt bei beginnendem Kaliummangel und steigt bei Einsetzen von Kalziummangel.

4. Der respiratorische Sauerstoffverbrauch ist bei Kalimangel und Kalziummangel erhöht.

5. Die zeitliche Aufeinanderfolge der Mangelsymptome wurde untersucht.

6. Die bei den Untersuchungen von Einsalzwirkungen auf Normalzellen gewonnenen Erfahrungen können nicht zur Beurteilung des Verhaltens entsprechender Mangelzustände herangezogen werden.

7. Die Möglichkeit kausaler Verknüpfung der bei Kalzium- und Kaliummangel beobachteten plasmatischen, osmotischen und stoffwechselfysiologischen Größen wird erörtert.

8. Die untersuchten zell- und stoffwechselfysiologischen Faktoren haben sich am vorliegenden Versuchsobjekt unter bestimmten Bedingungen als weitgehend unabhängige Variable erwiesen.

Literatur.

- ASHBY, E., B. D. BOLAS and F. Y. HENDERSON: (1) The interaction of factors in the growth of *Lemna*. I. Methods and technique. *Ann. of Bot.* **42**, 771 (1928). — ASHBY, E. E., WANGERMAN and E. J. WINTER: (2) Studies in the morphogenesis of leaves III. Preliminary observations on vegetative growth in *Lemna minor*. *New Phytologist* **48**, 374 (1949). — BOGEN, H. J.: (1) Über die Ursachen der Unterschiede in der „spezifischen“ Harnstoffpermeabilität. (Vorläufige Mitteilung.) *Planta* (Berl.) **27**, 611 (1937). — (2) Untersuchungen zu den „spezifischen Permeabilitätsreihen“ HÖFLERS. *Planta* (Berl.) **28**, 535 (1938). — BORRIS, H.: Plasmolyseform und Streckungswachstum. *Jb. Bot.* **86**, 784 (1938). — BUCHANAN, J. B., A. B. HASTINGS and F. B. NESBETT: The effect of the ionic environment on the synthesis of glycogen from glucose in rat liver slices. *J. of biol. Chem* **180** (1949). — BURSTRÖM, H.: (1) Die osmotischen Verhältnisse während des Streckungswachstums der Wurzel. *Ann. Landw. Hochsch. Schweden* **10**, 1 (1942). — (2) On formative effects of carbohydrates on root growth. *Botaniska Notiser* **1941**, 310. — CHOLODNY, N., u. E. SANKEWITSCH: Plasmolyseform und Ionenwirkung. *Protoplasma* (Berl.) **20**, 57 (1934). — DENFFER, D. v.: Über einen Wachstumshemmstoff in alternden Diatomeenkulturen. *Biol. Zbl.* **67**, 7 (1948). — EL DERRY, H.: Plasmolyseform- und Plasmolysezeitstudien. *Protoplasma* (Berl.) **8**, 1 (1930). — DRAWERT, H.: Zur Frage der Stoffaufnahme durch die lebende pflanzliche Zelle. IV. Der Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration des Zellsaftes und des Außenmediums auf die Harnstoffaufnahme. *Planta* (Berl.) **35**, 579 (1948). — EMERSON, R.: The effect of certain respiratory inhibitors on the respiration of *Chlorella*. *J. gen. Physiol.* **10**, 469 (1927). — FISCHER, H.: (1) Plasmolyseform und Mineralsalzgehalt in alternden Blättern. I. Untersuchungen an *Helodea* und *Fontinalis*. *Planta* (Berl.) **35**, 513 (1948). — (2) Plasmolyseform und Mineralsalzgehalt in alternden Blättern. II. Untersuchungen an Land- und Schwimmpflanzen. *Planta* (Berl.) **37**, 244 (1949). — FREY-WYSSLING, A.: Submicroscopic morphology of protoplasm and its derivatives. New York 1948. — GREGORY, F. G., and F. J. RICHARDS: Physiological studies in plant nutrition. I. The effect of manurial deficiency on the respiration and assimilation rate in barley. *Ann. of Bot.* **43**, 119 (1929). — GROSSFELD, H.: Osmotischer Druck, Elektrolyte und Gewebezellen. *Protoplasma* (Berl.) **26**, 497 (1936). — HÖFLER, K.:

- (1) Kappenplasmolyse und Ionenantagonismus. *Protoplasma* (Berl.) **33**, 545 (1939). — (2) Salzquellung des Protoplasmas und Ionenantagonismus. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **58**, 292 (1940). — HOLM-JENSEN, I., A. KROGH and V. WARTIOVAARA: Some experiments on the exchange of potassium and sodium between single cells of Characeae and the bathing fluid. *Acta bot. Fennica* **36**, 1 (1944). — HOPKINS, E. F.: Manganese as an essential element for green plants. *Cornell Univ. Exp. Stat. Mem.* No 151. 1934. — KAHL, H.: Über den Einfluß von Schüttelbewegungen auf Struktur und Funktion des pflanzlichen Plasmas. *Diss. Darmstadt* 1944 (zit. nach O. STOCKER). — KALCHHOFER, Z.: Protoplasmazustand nährsalzmangelkranker Pflanzen. *Protoplasma* (Berl.) **26**, 249 (1936). — KESSLER, W., u. R. RUHLAND: Weitere Untersuchungen über die inneren Ursachen der Kälteresistenz. *Planta* (Berl.) **28**, 159 (1938). — KOSTYTSCHEW, S.: *Lehrbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. I. Berlin 1926. — KREUZ, J.: Der Einfluß von Kalzium- und Kaliumsalzen auf die Permeabilität des Protoplasmas für Harnstoff und Glycerin. *Österr. Bot. Z.* **90**, 1 (1941). — LUDWIG, F.: Lemnaceae. In *KIRCHNER-LOEW-SCHROETER*, Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. II/3. Stuttgart 1934. — MARKLUND, F.: Vergleichende Permeabilitätsstudien an pflanzlichen Protoplasten. *Acta bot. Fennica* **18**, 1 (1936). — MEVIUS, W.: Kalziumion und Wurzelwachstum. *Jb. Bot.* **66**, 183 (1927). — MYERS, J.: Oxidative assimilation in relation to photosynthesis in *Chlorella*. *J. gen. Physiol.* **30**, 217 (1947). — NEUBAUER, H. F.: *Tabulae biologicae* Bd. XIV, S. 146 ff. 1937. — OLSEN, C.: (1) Iron absorption and chlorosis in green plants. *C. r. Trav. Labor. Carlsberg* **21**, No 3 (1935). — (2) Adsorptively Bound Potassium in beech leaf cells. *Physiologia plantarum* **1**, 136 (1948). — PAECH, K.: (1) Ursache und Verlauf des Alterns bei Pflanzen. *I. Z. Altersforsch.* **2**, 183 (1940a). — (2) Veränderungen des Plasmas während des Alterns pflanzlicher Zellen. *Planta* (Berl.) **31**, 295 (1940b). — PIRSON, A.: (1) Ernährungs- und stoffwechselphysiologische Untersuchungen an *Fontinalis* und *Chlorella*. *Z. Bot.* **31**, 193 (1937). — (2) Über die Wirkung von Alkaliionen auf Wachstum und Stoffwechsel von *Chlorella*. *Planta* (Berl.) **29**, 231 (1939). — PRATT, R.: Studies on *Chlorella vulgaris*. IX. Influence on growth of *Chlorella* of continous removal of chlroline from culture solution. *Amer. J. Bot.* **31**, 418 (1944). — PRUDHOMME VAN REINE jr., W. J.: Versuche über die Konsistenz des Protoplasmas. *Rec. Trav. bot. néerl.* **22**, 467 (1935). — REUTER, L.: Protoplasmatik vergilbender Blätter. *Protoplasma* (Berl.) **27**, 270 (1937). — RICHARDS, F. J.: Physiological studies in plant nutrition. I. The effect of manurial deficiency on the respiration in leaves of barley. *Ann. of Bot.* **46**, 367 (1932). — RUGE, U.: (1) Untersuchungen über den Einfluß des Heteroauxins auf das Streckungswachstum des Hypokotyls von *Helianthus annuus*. *Z. Bot.* **31**, 1 (1937). — (2) Kritische zell- und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an den Blattzähnen von *Helodea densa*. *Flora (Jena)* **134**, 311 (1940). — SCHMALFUSS, K.: *Pflanzenernährung und Bodenkunde*. Stuttgart 1948. — SCHMIDT, H.: (1) Plasmolyse und Permeabilität. *Jb. Bot.* **83**, 470 (1936). — (2) Plasmazustand und Wasserhaushalt bei *Lamium maculatum*. *Protoplasma* (Berl.) **33**, 25 (1938). — SCHMIDT, H., K. DIWALD u. O. STOCKER: Plasmatische Untersuchungen an dürreempfindlichen und dürreresistenten Sorten landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. *Planta* (Berl.) **31**, 559 (1940). — STÄLFELT, M. G.: The influence of light upon the viscosity of protoplasm. *Ark. Bot. (schwed.)* **A 33**, 1 (1946). — STEGMANN, G.: Die Bedeutung der Spurenelemente für *Chlorella*. *Z. Bot.* **35**, 385 (1940). — STEINBERG, R.: Use of *Lemna* for nutrition studies on green plants. *J. agricult. Res.* **62**, 423 (1941). — STOCKER, O.: Beiträge zu einer Theorie der Dürreresistenz. *Planta* (Berl.) **35**, 445 (1948). — STRUGGER, S.: Beiträge zur Physiologie des Wachstums. I. Zur protoplasmatisch-physiologischen Kausalanalyse des Streckungswachstums. *Jb. Bot.* **79**, 406 (1934). — SUGAWARA, T.: The influence of potassium on the respiration, enzyme activity, and ascorbic acid

content in potato tubers. J. Sci. Soil a. Manure (Tokyo) **15**, 153 (1941). — TAKAMINE, N.: On the plasmolysis form in *Allium cepa* with special reference to the influence of potassium ion upon it. Cytologia **10**, 302 (1940). — WEBER, F.: (1) Plasmolysezeitmethode. Protoplasma (Berl.) **5**, 622 (1929). — (2) Plasmolysezeit und Lichtwirkung. Protoplasma (Berl.) **7**, 256 (1929). — (3) Harnstoffpermeabilität ungleich alter Spirogyrazellen. Protoplasma (Berl.) **12**, 129 (1931). — WHITE, H. L.: (1) The interaction of factors in the growth of *Lemna*. VII. The effect of potassium on growth and multiplication. Ann. of Bot. **50**, 175 (1936). — (2) IX. Further observations on the effect of light intensity on growth and multiplication. Ann. of Bot. **50**, 827 (1936). — (3) XIII. The interactions of potassium and light intensity in relation to root length. Ann. of Bot. N. S. **2**, 911 (1938). — (4) XIV. The interaction of potassium and light intensity in relation to growth and assimilation. Ann. of Bot. N. S. **3**, 619 (1939).

Prof. Dr. ANDRÉ PIRSON, Marburg a. d. Lahn, Botanisches Institut.
