

Beziehungen zwischen Atmung und Turgorregulation von *Chaetomorpha linum*

In Abhängigkeit von Salzgehaltsänderungen und spezifischen Ionenwirkungen

Von Hanswerner Kessler

Biologische Anstalt Helgoland

(Mit 3 Abbildungen)

1. Einleitung

Über den Gasstoffwechsel von Meeresalgen liegen bis heute erst verhältnismäßig wenige Untersuchungen vor (Literatur vgl. HOFFMANN 1929, MONTFORT 1935, BLINKS 1951, WHITTINGHAM 1960), die sich jedoch sämtlich in Problemstellung und Methodik von den in dieser Arbeit beschriebenen Versuchen unterscheiden.

Erst in jüngster Zeit haben BERGQUIST (1959) und EPPLEY (1960b) sich zum Studium spezifischer Ionenwirkungen auf die Atmung von Meeresalgen der Warburg-Methode bedient, ohne jedoch die Vorgänge der Turgorregulation in ihre Untersuchungen einzubeziehen.

Die ersten Beobachtungen und Untersuchungen über diesen Regulationsprozeß, der den Zellturgor ihres Objektes unabhängig von der Konzentration des Außenmediums stets auf annähernd gleicher Höhe hielt, wurden von DREVS (1896) und BUCHHEIM (1915) an der Meeresalge *Chaetomorpha linum* (Müller) Kützing durchgeführt.

Diese Alge aus der Gezeitenzone ist im deutschen Küstengebiet weitverbreitet und kommt besonders in der Umgebung des Lister Königshafens (Insel Sylt) häufig vor. In manchen Jahren tritt sie dort während der Sommermonate in großen Massen auf und bedeckt dann in zopfartig zusammengedrehten Strängen zur Ebbezeit weite Wattflächen. An diesen exponierten Standorten ist sie starken Temperatur- und Salzgehaltsschwankungen ausgesetzt (Auslösung durch Regengüsse, Eindunstung beim Trockenliegen, besonders an sonnigen Tagen). Zum Studium der Turgorregulation bei wechselndem Salzgehalt ist sie daher, nicht zuletzt auch wegen ihrer morphologischen Besonderheiten (monosiphone Fäden aus relativ großen, schon mit bloßem Auge erkennbaren Zellen), geradezu prädestiniert. Wegen dieser Vorzüge habe ich in jüngster Zeit den Vorgang der Turgorregulation durch mikrokryosko-

pische Bestimmung der Gefrierpunktserniedrigung des Zellsaftes an diesem Objekt studiert (KESSELER 1958, 1959).

Die Resultate dieser Untersuchungen wie auch die an anderen Objekten gewonnenen Ergebnisse chemischer Zellsaftanalysen (BLINKS & JACQUES 1930, BROOKS 1930, COLLANDER 1930, 1936, 1939, HOAGLAND & DAVIS 1923, HÖBER 1928, MEYER 1891), nicht zuletzt aber auch die von SCOTT & HAYWARD 1953, 1954, 1955) mitgeteilten Daten und die Befunde EPPLEYS (1958 a, b, 1959, 1960 a) führten zu der Erkenntnis, daß die von DREVS entwickelte Modellvorstellung zur Erklärung des Vorganges der Turgorregulation nicht länger vertretbar sei.

Seine „Osmometertheorie“, welche die Konstanz des Turgors einer bestimmten Menge im Zellsaft gelöster, nicht permeierfähiger Substanz zuschreibt, während für die Salze des Seewassers volle Permeabilität der Plasmagrenzschichten angenommen wird, steht im Widerspruch zu den Ergebnissen der genannten Autoren und ist auch nicht mit meinen Beobachtungen über spezifische Ionenwirkungen auf den Ablauf der Turgorregulation in Einklang zu bringen. Auf diesen Umstand habe ich bereits in der oben zitierten Veröffentlichung hingewiesen, wenngleich ich auf Grund der mikrokryoskopischen Untersuchungsergebnisse noch keine endgültige Antwort auf die Frage nach den bei der Turgorregulation ablaufenden Vorgängen geben konnte. Das Studium dieser Prozesse mußte weiteren Untersuchungen mit anderen methodischen Hilfsmitteln vorbehalten bleiben.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich zunächst mit der energetischen Seite des Problems. Es wird darin versucht, die während der Turgorregulation auftretenden Atmungsänderungen zum Ablauf des Regulationsgeschehens in Beziehung zu setzen und mit den dabei beobachteten Ionenverschiebungen zwischen Zelle und Außenmedium (noch nicht veröffentlichte Ergebnisse) in Zusammenhang zu bringen.

2. Material und Methodik

Das für die Untersuchungen verwandte Material stammte aus dem Lister Königshafen (Insel Sylt). Es wurde, soweit es nicht sofort aufgearbeitet werden konnte, in Glasaquarien bzw. Polyäthylenschalen mit filtriertem Seewasser von ca. 30‰ Salzgehalt aufbewahrt. Die für die letzten 3 Versuche (Abb. 2 und 3) verwandten Algen waren etwa 3 Wochen lang in strömendem, filtriertem Seewasser von ca. 30‰ bei einer täglich vierzehnstündigen Beleuchtung von etwa 3000 Lux (Leuchtstofflampen) kultiviert worden. Vorher waren sie durch vierzehntägige Aufbewahrung im Kühlraum des Instituts bei + 2°C und Dunkelheit „vernalisiert“ worden. Diese Vorbehandlung führte zu einer Intensivierung der Atmung und des Streckungswachstums.

Für die Versuche wurden frisch grüne, gesund aussehende Fäden verwandt. Sie wurden in Stücke von ungefähr 1 cm Länge zerschnitten, gut mit Seewasser gewaschen und dann 24 Stunden lang in Seewasser von ca. 30‰ stehen gelassen, um den traumatischen Reiz abklingen zu lassen. Wie HOFFMANN (1929) nämlich fand, genügt dieser Zeitraum in den meisten Fällen, da „... die Atmungsgrößen sich oft vom zweiten Tage für einige Zeit konstant halten und erst dann allmählich absinken“ (p. 227). Die unmittelbar nach dem Sammeln, Säubern und Zerteilen der Algen gemessenen Werte liegen dagegen im allgemeinen wesentlich höher.

Am folgenden Tage wurden die Algen, wenn sich das Ausgangsmedium der Warburg-Ansätze in seiner Zusammensetzung von dem Kulturmedium unterschied, für mindestens 24 Stunden zur Anpassung in eine Polystrolschale mit dem entsprechenden Versuchsmedium überführt. Die für einen Versuch benötigten Materialportionen wurden sodann mit Hilfe einer Torsionswaage unter Wasser abgewogen (jeweils 20 mg Tauchgewicht), um jegliche Störung des osmotischen Gleichgewichtes durch Eindunstung auszuschließen. Nach kurzem Absaugen des anhaftenden Wassers durch feuchtes Filtrierpapier wurden sie in die vorbereiteten Warburg-Kölbchen übertragen.

Für alle in dieser Arbeit beschriebenen Versuche wurden Kölbchen der Firma BRAUN-Messungen mit je zwei im Schliff drehbaren Seitenbirnen verwendet. Durch einfaches Umdrehen derselben konnten so die jeweiligen Lösungen mit einem Minimum an Zeitaufwand zugegeben werden, ohne die Gefäße aus dem temperierten Bad entfernen zu müssen.

Alle Gefäße wurden zunächst 30 Minuten bei geöffneten Hähnen mit einer Frequenz von 100 Schwingungen/Minute und einer Amplitude von 5 cm geschüttelt. Nach Schließung der Hähne wurde die Atmung 4 Stunden lang registriert, um eine Anpassung des Materials an die neuen Bedingungen zu gewährleisten. Erst nach Ablauf dieser Zeit wurde der Inhalt der Seitenbirnen bei geöffneten Hähnen zugegeben, noch einmal 10 Minuten lang geschüttelt, und dann nach Schließung der Hähne die Atmungswerte zunächst alle 30 Minuten, später in größeren Zeitabständen abgelesen. Die gemessenen Werte wurden jeweils auf eine Stunde umgerechnet und in ein Zeit-Prozent-Diagramm eingetragen. Als 100%-Wert wurde der Mittelwert der letzten beiden Messungen vor der Zugabe gewählt. Die aufgetragenen Werte sind die Mittelwerte von je 5 Ansätzen. Bei jedem Versuch wurden außerdem 2 Blindwerte bestimmt. Alle beschriebenen Versuche wurden bei 25° C und schwachem Rotlicht von 20 Lux (Lichtquelle zentral über der runden Wanne des Warburg-Apparates, Fabrikat BRAUN-Messungen V 85) durchgeführt.

Die Art der einzelnen Ansätze ist aus den jeweiligen Versuchsbeschreibungen zu entnehmen. Hierbei bedeuten:

HR	=	Hauptraum des Warburg-Kölbchens
ZG	=	Zentralgefäß
SB	=	Seitenbirnen
TG	=	Tauchgewicht
KSW	=	künstliches Seewasser
SW	=	natürliches Seewasser

Nähere Einzelheiten über die Warburg-Methode sind aus der Spezialliteratur zu ersehen (vgl. UMBREIT, BURRIS, STAUFFER 1957).

3. Ergebnisse

A. Beobachtungen über Atmungs- und Gewichtsänderungen von Versuchsmaterial bei unverändertem Salzgehalt

Die „Normalatmung“ von *Ch. linum* ist je nach Jahreszeit und Entwicklungszustand des Materials sehr unterschiedlich. Ähnliche Beobachtungen, wenn auch nicht am gleichen Objekt, wurden bereits von anderen Autoren mitgeteilt. HOFFMANN (1929), der mit *Enteromorpha*-, *Fucus*-, *Porphyra*- und *Laminaria*-

Arten experimentierte, schreibt dazu: „Für vergleichende Untersuchungen kann nicht genug betont werden, wie außerordentlich verschiedene Atmungswerte selbst bei Individuen gleicher Spezies zu finden sind. Das wird in erster Linie seine Ursache in inneren Faktoren haben, die bei den zu den Versuchen verwendeten Exemplaren trotz äußeren Anscheins selten ganz die gleichen sein werden. Vor allem wird hier Alter und Entwicklungsstadium eine Rolle spielen“ (p. 226). Unter Berücksichtigung der neueren Literatur kommt auch WHITTINGHAM (1960, p. 448) zu dem Schluß: „With algae cultivated in the laboratory the respiratory activity is markedly dependent on the level of reserves and shows wide variation according to the cultural conditions.“

Nach Ansicht dieses Autors sind also in erster Linie die von den ökologischen Verhältnissen mehr oder weniger abweichenden Kulturbedingungen für die unterschiedlichen Ergebnisse verantwortlich zu machen. Diese Auffassung kann ich auf Grund eigener Erfahrungen bestätigen. Bei dem von mir bei Zimmertemperatur aufbewahrten Material war während der ersten Wochen nach dem Einbringen ein starkes Absinken der Atmungswerte um etwa 100% festzustellen, wie die in der nachfolgenden Tabelle zusammengestellten Ergebnisse erkennen lassen.

Tabelle 1
Atmung von *Ch. linum* in Abhängigkeit von der Hälterungszeit

Datum der Untersuchung	Hälterungszeit	Atmung ($\mu\text{l O}_2/100 \text{ mg TG}$)
27. 2. 61	3 $\frac{1}{2}$ Monate	87
23. 3. 61	4 $\frac{1}{2}$ Monate	77
24. 4. 61	5 $\frac{1}{2}$ Monate	88
15. 5. 61	1 Woche	238
25. 5. 61	2 $\frac{1}{2}$ Wochen	187
29. 5. 61	3 Wochen	162
31. 5. 61	3 $\frac{1}{2}$ Wochen	130
27. 6. 61	6 Wochen	108

HOFFMANN (1929, p. 247) fand bei seinen Untersuchungen ebenfalls „... , daß mit zunehmender Aufenthaltsdauer im Zimmer die Atmungsintensität der Untersuchungsobjekte allmählich abnimmt“. Dieser während längerer Zeit sich vollziehende, mehr oder weniger stetige Atmungsabfall dürfte der Ausdruck einer langfristigen Adaptation des Protoplasmas an die neuen Umweltbedingungen sein, wie sie von MONTFORT (1931, 1935) in seinen aufschlußreichen Untersuchungen über Fragen nach den Zeitphasen funktioneller Salz- und Temperatureinstellungen von Meeresalgen erstmalig nachgewiesen wurde.

Bei frischem Frühjahrs- wie auch bei „vernalisiertem“ Kulturmaterial war, wie bereits erwähnt, zunächst eine starke Stimulierung des Streckungswachstums zu beobachten. Die Anregung des Wachstums steht offensichtlich mit der Atmungssteigerung in ursächlichem Zusammenhang. Ähnliches hat auch bereits HOFFMANN (1929, p. 226) beobachtet. „Für *Laminaria digitata* fand ich folgende Atmungswerte, ausgedrückt in mg. O₂ für 5 Stunden und 1 g Frischgewicht:

Januar	0,17—0,18	August	0,23
März	0,22—0,23	November	0,12—0,14

Mit dem Beginn neuen Wachstums im Frühjahr setzt auch erhöhte Atmungs-tätigkeit ein.“ Seine Werte wurden allerdings sämtlich an frischem Material

bestimmt, bei dem der Atmungsabfall offenbar erst mit dem Ende der Vegetationsperiode eintritt.

Außer den bereits mitgeteilten Beobachtungen über Atmungs- und Wachstumsänderungen scheint mir in diesem Zusammenhang die während der Zimmerkultur festgestellte Verschiebung des Verhältnisses Trockengewicht : Frischgewicht erwähnenswert zu sein. Die Werte sind in der folgenden Tabelle 2 zusammengestellt. Sie lassen erkennen, daß lebhaftes Streckungswachstum eine sprunghafte Abnahme dieser Gewichtsrelation zur Folge hat.

Tabelle 2

Änderung des Verhältnisses Trockengewicht : Frischgewicht von *Chaetomorpha linum* bei Aufbewahrung in stagnierendem Seewasser von ca. 30 ‰

Datum der Untersuchung	m	fm	n	Aufenthalt im Laboratorium
12. 9. 1960	0,135	/	1	Frischmaterial
8. 11. 1960	0,185	$\pm 1,5 \times 10^{-2}$	6	2 Monate
6. 1. 1961	0,224	$\pm 0,85 \times 10^{-2}$	9	4 Monate
29. 5. 1961	0,122	$\pm 0,4 \times 10^{-2}$	9	11 Tage
8. 6. 1961	0,097	$\pm 0,2 \times 10^{-2}$	9	3 Wochen
23. 6. 1961	0,139	$\pm 0,35 \times 10^{-2}$	9	6 Wochen
17. 9. 1961	0,160	$\pm 0,18 \times 10^{-2}$	12	4 Monate
27. 11. 1961	0,156	$\pm 0,15 \times 10^{-2}$	10	14 Tage

Bedeutung der Symbole: m = Mittelwert des Verhältnisses Trockengewicht : Frischgewicht

fm = mittlerer Fehler des Mittelwertes

n = Anzahl der untersuchten Proben

Die mitgeteilten Beobachtungen über Atmungs-, Wachstums- und Gewichtsänderungen von *Chaetomorpha linum* lassen sich widerspruchsfrei wie folgt erklären: Bei Freilandmaterial ist während der Vegetationszeit die Stoffwechselaktivität und damit auch die Atmung, bedingt durch das mannigfaltige, wechselvolle Reizklima des Biotops verhältnismäßig hoch. Unter den relativ konstanten Kulturbedingungen geht jedoch dieser stoffwechselphysiologisch aktive Zustand durch Anpassung an das reizarme Kulturmilieu allmählich in eine stationäre Phase über, in welcher die biologische Aktivität herabgesetzt ist. Die durch die Photosynthese erzeugte organische Substanz wird daher, anstatt im Stoffwechsel umgebaut bzw. veratmet zu werden, weitgehend in Form von Speicherprodukten festgelegt, was einen relativen Anstieg des Trockengewichtes zur Folge hat.

B. Verlauf der Atmung nach Änderung des Salzgehaltes

a) Erhöhung des Salzgehaltes um 30 ‰ (von 5 ‰ auf 35 ‰)

Versuchsansatz: HR = 20 mg Algen (TG)

1 ml SW, 5 ‰

ZG = 0,2 ml NaOH, 10 ‰

SB = 2 × 1 ml KSW, 50 ‰

Wie der Kurvenverlauf der Abb. 1 zeigt, findet unmittelbar nach Erhöhung des Salzgehaltes um 30 ‰ zunächst eine intensive Stimulierung der Atmung statt, die im vorliegenden Falle eine Atmungssteigerung von 90 ‰

bewirkte. Der Mittelwert von 10 unter etwas veränderten Bedingungen durchgeführten Versuchen zu je 5 Ansätzen betrug $75\% \pm 3,5\%$. In allen Fällen war der Steigerungsbetrag in 2 bis 3 Stunden wieder auf die Hälfte abgesunken. Dieser Zeitraum deckt sich sehr gut mit der auf mikrokryoskopischem Wege ermittelten Halbwertszeit der Turgorregulation von *Ch. linum* (vgl. KESSELER 1959, p. 58). Der inverse Kurvenverlauf beider Vorgänge — während die Atmung nach plötzlicher Stimulation auf einen näherungsweise konstanten Wert absinkt, steigt der Turgor wieder auf seinen Normalwert an — die beide etwa die gleiche Halbwertszeit haben, zeigt, daß zwischen Zellatmung und Turgorregulation ein energetischer Zusammenhang besteht.

b) Erniedrigung des Salzgehaltes um 30‰ (von 50‰ auf 20‰)

Versuchsansatz: HR = 20 mg Algen (TG)
 1 ml KSW, 50‰
 ZG = 0,2 ml NaOH, 10 %
 SB = 2×1 ml SW, 5‰

Aus der graphischen Darstellung der Versuchsergebnisse (Abb. 2) ist zu ersehen, daß auch unter diesen Bedingungen zunächst eine Atmungssteigerung, allerdings nur um ca. 30% , erfolgt, obgleich in diesem Falle das osmotische Potential des Zellsaftes erniedrigt werden muß, um den normalen Turgor wiederherzustellen. Demnach müssen sich auch bei der negativen Turgorregulation atmungsabhängige Prozesse abspielen. Welche Interpretationsmöglichkeiten sich dafür ergeben, soll später im Zusammenhang mit den übrigen Ergebnissen und den Befunden anderer Autoren diskutiert werden.

C. Spezifische Ionenwirkungen des Kaliums und des Kalziums auf den bei der positiven Turgorregulation beobachteten Atmungsverlauf

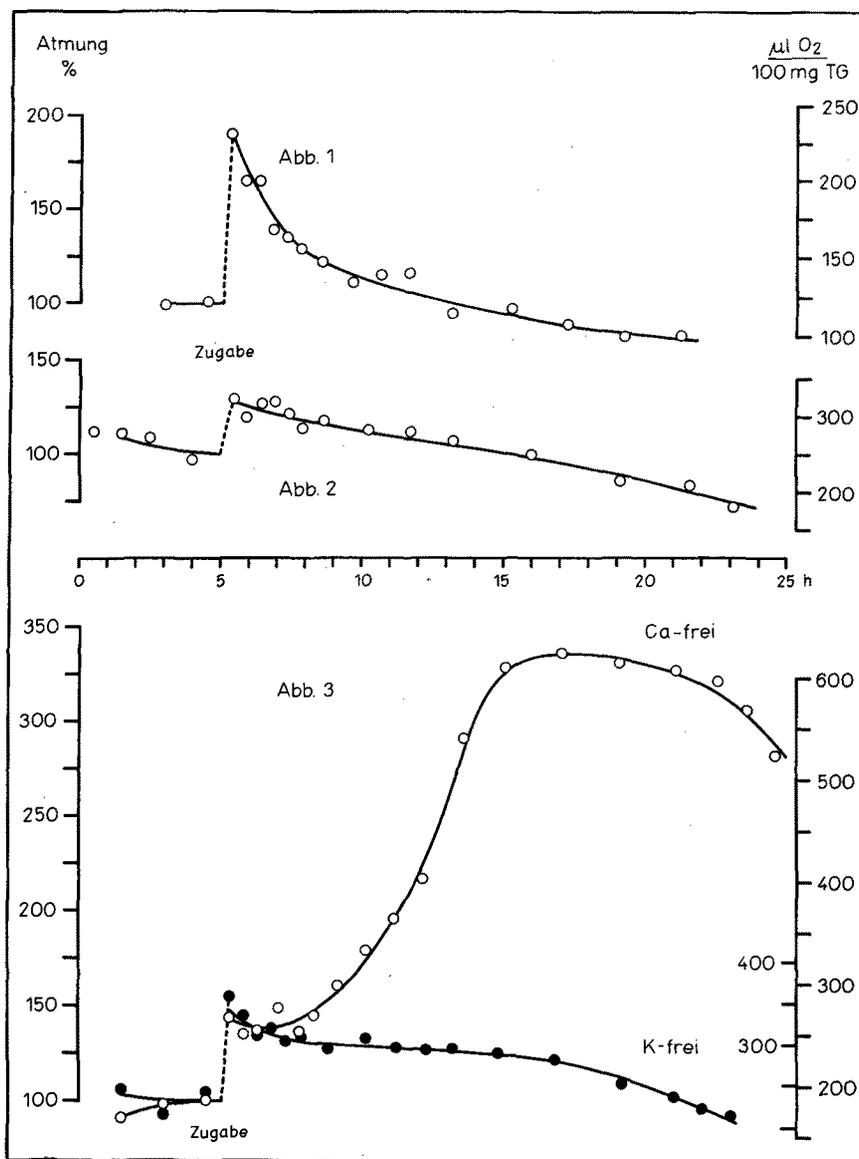
a) Erhöhung des Salzgehaltes im K'-freien Außenmedium um 30‰ (von 5‰ auf 35‰)

Versuchsansatz: HR = 20 mg Algen (TG)
 1 ml KSW, 5‰ , ohne K'
 ZG = 0,2 ml NaOH, 10 %
 SB = 2×1 ml KSW, 50‰ , ohne K'

Die Ergebnisse dieser Versuchsserie fielen leider nicht so einheitlich aus, wie es zur widerspruchsfreien Deutung der Wirkung des Kaliums auf den Ablauf der positiven Turgorregulation wünschenswert gewesen wäre. In allen Fällen war aber nach Erhöhung des Salzgehaltes um 30‰ zunächst eine Steigerung der Atmung um 40 bis 60% festzustellen, die in 10 von 15 Versuchen über mehr als 10 Stunden hinweg aufrechterhalten wurde, um erst dann langsam abzusinken. In 2 Fällen konnte während der Versuchszeit von 24 Stunden überhaupt kein Atmungsabfall registriert werden, während in 3 Versuchen der Abfall kontinuierlich nach Erreichen des Maximums erfolgte. Der in den meisten Fällen beobachtete Kurvenverlauf ist in Abb. 3 wiedergegeben und

soll im nächsten Abschnitt als Ausgangsbasis für die Diskussion der Ergebnisse dienen.

Die nicht voll befriedigende Übereinstimmung der Ergebnisse dieser Versuchsreihe ist offenbar auf das nicht ganz glückliche Verhältnis von Materialmenge zu Flüssigkeitsmenge im Hauptraum der Warburgkölbchen zurückzu-



Änderung der Atmung von *Chaetomorpha linum*

Abb. 1. Nach Erhöhung des Salzgehaltes im Außenmedium um 30 ‰ (von 5 ‰ auf 35 ‰ durch Zugabe künstlichen Seewassers von 50 ‰) — Abb. 2. Nach Erniedrigung des Salzgehaltes im Außenmedium um 30 ‰ (von 50 ‰ auf 20 ‰ durch Zugabe verdünnten Seewassers von 5 ‰) — Abb. 3. Nach Erhöhung des Salzgehaltes im K⁺- bzw. Ca²⁺-freien Außenmedium um 30 ‰ (von 5 ‰ auf 35 ‰ durch Zugabe K⁺- bzw. Ca²⁺-freien künstlichen Seewassers von 50 ‰)

Nähere Einzelheiten im Text

führen. Dieses Verhältnis war jedoch durch die Größe der Gefäße festgelegt. Da nämlich der Zellsaft von *Ch. linum* aus Seewasser von 5‰ Kalium in einer Konzentration von etwa 0,45 Mol/l (noch nicht veröffentlichte Ergebnisse) enthält, während die K⁺-Konzentration in normalem Seewasser von 30‰ nur ca. 0,01 Mol/l beträgt, ist es wahrscheinlich, daß die Zellen während der Dauer eines Versuches Kalium in einer Menge an die K⁺-freie Außenlösung abgeben, welche die ursprünglichen Versuchsbedingungen in nicht zu vernachlässigender Weise verändert. Durch solche Vorgänge müssen dann natürlich auch die Atmungswerte merklich beeinflußt werden. Mit einer neu entwickelten Atmungsapparatur, die hier z. Z. erprobt wird, werden sich durch Ausschluß solcher Fehlermöglichkeiten in Zukunft hoffentlich eindeutiger Resultate erzielen lassen.

b) Erhöhung des Salzgehaltes im Ca⁺⁺-freien Außenmedium um 30‰ (von 5‰ auf 35‰)

Versuchsansatz: HR = 20 mg Algen (TG)
 1 ml KSW, 5‰, ohne Ca⁺⁺
 ZG = 0,2 ml NaOH, 10%
 SB = 2 × 1 ml KSW, 50‰, ohne Ca⁺⁺

Die Darstellung der Ergebnisse in Abb. 3 zeigt zunächst die bereits bekannte Stimulierung der Atmung nach Änderung des Salzgehaltes im Außenmedium, die unter anderen Bedingungen zur Regulation des Turgors und zur Wiederherstellung der normalen Plasmastruktur geführt haben würde. In Ermangelung des Kalziums, auf dessen Unentbehrlichkeit für die Stabilisierung der Zellwände, den Quellungsstatus der Plasmakolloide und die Permeabilitätseigenschaften des Plasmalemmas bereits von anderen Autoren hingewiesen wurde (BOGEN 1948; FISCHER 1956; HÖFLER 1939; LUNDEGARDH 1946; UMRATH 1956), kommt es jedoch zu schweren Störungen lebenswichtiger Funktionen der Zelle. Die daraufhin einsetzende abnorme Steigerung der Atmung kann als Ausdruck einer verstärkten Restitutionsaktivität des Protoplasmas aufgefaßt werden. Welche Interpretationsmöglichkeiten sich dafür im einzelnen anbieten, soll im folgenden Abschnitt diskutiert werden.

4. Diskussion der Ergebnisse

Über die kurzfristig stimulierende Wirkung erhöhter Seewasserkonzentrationen auf die Atmung von Meeresalgen hat bereits HOFFMANN (1929) berichtet. Bei seinem Objekt (*Laminaria digitata*) bewirkte eine Salzgehaltssteigerung von 15‰ (18,03 auf 33,27) in fünf Stunden pro Gramm Frischgewicht eine um etwa 95% höhere O₂-Absorption (0,36 mg) gegenüber dem Ausgangswert (0,19 mg). In neuerer Zeit beobachtete BERGQUIST (1958) ähnliches an der Fucacee *Hormosira banksii*. Sowohl durch Erhöhung der Konzentration des Außenmediums als auch nach Ersatz der Blasenflüssigkeit durch konzentrierteres Seewasser ließ sich eine vorübergehende Atmungssteigerung erzielen. Eine Stimulation der Atmung war auch festzustellen, wenn bei Luftexposition während der Ebbezeit die Konzentration der Blasenflüssigkeit durch Eindunstung zunahm.

Nachdem schon BLINKS (1951, p. 273) auf die Zusammenhänge zwischen osmotischer Resistenz von *Ualonia* und der Verfügbarkeit von genügend Ka-

lium in der Außenlösung hingewiesen hatte, vermutete auch BERGQUIST, daß der atmungstimulierende Effekt erhöhter Seewasserkonzentrationen einer spezifischen Kationenwirkung des Kaliums zugeschrieben werden könnte. Dieser Schluß lag um so näher, als schon durch die eingangs zitierten chemischen Zellsaftanalysen älteren Datums zweifelsfrei festgestellt worden war, daß in den Vakuolen aller untersuchten Objekte hauptsächlich KCl gespeichert wird. In der Tat konnte BERGQUIST (1959) in Versuchen mit Kationenaustauschern, die nur K⁺ an die Außenlösung abgaben, eine Steigerung der Atmung von *Hormosira banksii* nachweisen, obgleich dabei keine Änderung der Konzentration des Außenmediums stattfand. Allerdings war der Stimulationseffekt wesentlich geringer, als nach direkter Erhöhung des K-Gehaltes ohne die Vermittlung von Austauschern. Mit der H⁺-Form und Na⁺-Form des Austauschers wurden keine Atmungsänderungen erzielt.

Eine spezifische Ionenwirkung des Kaliums auf die Atmung von *Porphyra perforata* konnte auch EPPLEY (1958) nachweisen. Durch Erhöhung der K⁺-Konzentration im Außenmedium um 0,01 m — dieser Wert entspricht etwa dem Kaliumgehalt eines natürlichen Seewassers von 30‰ — wurde die Atmung seines Objektes um etwa 40% gesteigert. Im Gegensatz zu den Befunden BERGQUISTS trat dieser Effekt allerdings erst ein, nachdem sich das Material 24 Stunden lang in K⁺-freiem Seewasser befunden hatte. Dieser Unterschied mag jedoch durch die Verschiedenartigkeit der Objekte bedingt sein.

Unter Berücksichtigung dieser Ergebnisse kann wohl zu Recht gefolgert werden, daß auch die bei der positiven Turgorregulation von *Ch. linum* beobachtete Atmungssteigerung in der Hauptsache einer spezifischen Wirkung des Kaliums zuzuschreiben ist, zumal durch die bereits erwähnten chemisch-analytischen Untersuchungen nachgewiesen werden konnte, daß die hierbei erfolgende Erhöhung des osmotischen Potentials des Zellsaftes fast ausschließlich auf einer selektiven Speicherung von KCl beruht. Der beobachtete Atmungsanstieg dürfte daher zum größten Teil zur Bereitstellung desjenigen Energiebetrages dienen, der für die Speicherung der K⁺- und Cl⁻-Ionen entgegen ihrem Konzentrationsgefälle erforderlich ist. Da andererseits das Natrium nur zu etwa 15% seiner Außenkonzentration in *Chaetomorpha*-Zellen aus 30‰-Seewasser nachweisbar ist, muß auch die ständige Entfernung dieses, in Richtung seines Konzentrationsgefälles unablässig in die Zelle eindringenden Ions Energie verbrauchen. Die Existenz solcher gegenläufigen Ionen-Transportmechanismen, wie auch deren Abhängigkeit von der Zellatmung wurde ja bereits von SCOTT und HAYWARD (1953, 1954, 1955) an *Ulva* und *Uvalonia* nachgewiesen und in jüngster Zeit auch von EPPLEY (1958 a, b, 1959, 1960) für *Porphyra perforata* bestätigt.

Demgegenüber muß bei der negativen Turgorregulation nach Erniedrigung des Salzgehaltes im Außenmedium noch Energie frei werden. Durch chemische Analyse der Außenlösung läßt sich nämlich zeigen, daß die hierbei stattfindende Herabsetzung des osmotischen Potentials des Zellsaftes in der Hauptsache auf einer Abgabe von KCl beruht, von dessen starker Speicherung im Zellsaft bereits die Rede war. Die Abgabe dieses Salzes erfolgt also in Richtung eines steilen Konzentrationsgefälles und stellt somit einen freiwillig verlaufenden, exothermen Prozeß dar, bei dem noch Energie gewonnen wird.

Wenn trotzdem auch bei der negativen Turgorregulation noch eine vorübergehende Steigerung der Atmung — allerdings nur um 25—30% des

Ausgangswertes — beobachtet wurde, so kann die Erklärung dafür nur in einer Quellungsänderung der protoplasmatischen Feinstruktur gesucht werden. Bei der erwiesenermaßen hohen Wasserpermeabilität des Protoplasmas (HÖFLER 1931) muß nämlich die durch Konzentrationserniedrigung des Außenmediums bedingte Aktivitätserhöhung der Wassermoleküle zwangsläufig zu einer Quellungs Zunahme des Zytoplasmas führen. Daß solche Quellungsänderungen ganz allgemein den gesamten Stoffwechsel und damit auch die Atmung pflanzlicher Organismen merkbar beeinflussen können, ist eine von vielen Autoren bestätigte Tatsache (vgl. MOTHEs 1956, STILES 1956, STOCKER 1956). Auch die Meeresalgen machen in dieser Beziehung keine Ausnahme. Sie verhalten sich, je nach ihrem ökologischen Vorkommen, gegenüber Auslösung allerdings recht unterschiedlich. So fand HOFFMANN (1929) bei Tiefenformen eine starke Stimulation der Atmung, während Gezeitenalgen von der Erniedrigung des Salzgehaltes kaum betroffen wurden. In Übereinstimmung mit diesen Befunden stellte MONTFORT (1931) bei seinem „Depressionstypus“ eine sofortige Abnahme des Stoffgewinns infolge starker Atmungssteigerung fest. *Ch. linum* gehört nach seiner Klassifizierung zusammen mit *Enteromorpha* zum „resistenten Typ“ ohne ökologisch bedeutsame Depression im Süßwasser (p. 62). Auch in diesen Fällen dürften, wie auch HOFFMANN annimmt, quellungsbedingte Änderungen im Wassergehalt der untersuchten Algen für das unterschiedliche Verhalten verantwortlich zu machen sein.

In früheren Untersuchungen konnte gezeigt werden, daß ungeachtet der bei positiver Turgorregulation beobachteten starken K⁺-Speicherung auch im K⁺-freien Medium nach Erhöhung des Salzgehaltes um 30‰ noch eine Regulation des Turgors, allerdings nur auf etwa 30‰ des Normalwertes, erfolgt. Nach ca. 20 Stunden begann der Turgor, wohl infolge einer Schädigung des Materials durch die abnormen Versuchsbedingungen, wieder abzusinken (vgl. KESSELER 1959, Tafel 9, Abb. 2). Die vorübergehende Turgorregulation kann demnach nur dem Eindringen anderer Ionen, vornehmlich wohl des Natriums, zugeschrieben werden. Das geringere Ausmaß der Na⁺-Aufnahme wäre dann auf den höheren Permeationswiderstand der wesentlich größeren Natrium-Ionen zurückzuführen. Auch EPPLEY (1958 b) beobachtete bei *Porphyra perforata* eine Zunahme des Natriumgehaltes in K⁺-freiem Seewasser, während in Gegenwart von Kalium der Na⁺-Gehalt weit unter dem des Außenmediums blieb.

Da nun das Natrium unter den hier realisierten Versuchsbedingungen in Richtung seines Konzentrationsgefälles ($\text{Na}_{\text{außen}} : \text{Na}_{\text{innen}} \approx 10 : 1$) in die Zelle eindringt, kann dieser Vorgang ohne Energiezufuhr verlaufen. Der beobachtete Atmungsanstieg muß daher eine andere Ursache haben. Da die Erhöhung der Konzentration des Außenmediums zu einer Entquellung des Protoplasmas führen muß und deshalb eher einen negativen Effekt auf die Atmung haben als eine Stimulation derselben verursachen dürfte, kommt als auslösender Faktor für die beobachtete Steigerung der Atmung nur noch die aktive Speicherung des Chlorids in Betracht.

Zwar ist auch die Cl⁻-Konzentration nach Erhöhung des Salzgehaltes von 5‰ auf 35‰ im Außenmedium immer noch etwas höher als innerhalb der Zellen ($\text{Cl}'_{\text{außen}} : \text{Cl}'_{\text{innen}} \approx 1 : 0,8$). Trotzdem dürfte aber auch unter diesen Bedingungen die Cl⁻-Speicherung ein aktiver Vorgang sein. Nach der von LUNDEGARDH (1933) auf Grund seiner Untersuchungsergebnisse an Weizenwurzeln aufgestellten und später (LUNDEGARDH 1955) weiter ausgebauten

Anionenatmungstheorie sind nämlich die amphoteren Eiweißkolloide unter physiologischen Bedingungen vorwiegend sauer dissoziiert und deshalb Träger negativer Ladungen. Die ebenfalls negativ geladenen Anionen können daher nur unter Energieaufwand durch diese Potentialbarriere befördert werden. Da jedoch in jedem Falle die Elektroneutralität unter allen Umständen gewahrt bleiben muß, können die Kationen, für welche die negative Ladung der Eiweißkolloide kein Hindernis darstellt, immer nur zusammen mit einem Anion in die Zelle eindringen. In der Tat konnte durch meine noch unveröffentlichten chemisch-analytischen Untersuchungen eine strenge Parallelität zwischen K^+ - und Cl^- -Abgabe bzw. Speicherung festgestellt werden. Die vorübergehende Atmungsstimulation nach Erhöhung des Salzgehaltes im K^+ -freien Medium dürfte daher auf eine aktive Cl^- -Aufnahme zurückzuführen sein, die von einer passiven Natriumdifusion begleitet wird. In Anwesenheit von Kalium wird dagegen das Natrium durch einen Vorgang, bei dem das K^+ -Ion offenbar als Cofaktor wirkt, aktiv aus der Zelle entfernt. Zur Bestätigung dieser Auffassung bedarf es jedoch noch eingehenderer Untersuchungen, zumal die Ergebnisse nicht ganz einheitlich waren.

Demgegenüber macht die Interpretation der abnorm hohen Atmung im kalziumfreien Medium nach Erhöhung des Salzgehaltes um 30 ‰ die wenigsten Schwierigkeiten. Bereits früher konnte gezeigt werden, daß eine normale Turgorregulation unter diesen Bedingungen nicht mehr stattfindet (KESSELER 1959). Sogar im isotonischen künstlichen Seewasser verlieren die Zellen innerhalb von ca. 3 Tagen völlig ihren Turgor unter gleichzeitiger Abgabe von Kalium an das Außenmedium. Die gleiche Beobachtung machte auch EPPLEY (1960), obgleich es sich bei seinem Untersuchungsobjekt (*Porphyra perforata*) um eine Rotalge, allerdings auch um eine Form aus der Gezeitenzone, handelte.

Von besonderer Bedeutung ist nun die Tatsache, daß die Turgorabnahme von *Ch. linum* im Ca^{++} -freien Medium mit einer starken, im Endstadium schon ohne optische Hilfsmittel sichtbaren Verquellung der Zellwände einhergeht. Daraus muß gefolgert werden, daß dem Kalzium eine besondere Funktion für die Stabilisierung der Zellwandstrukturen zukommt. Da im destillierten, durch geringen Bicarbonatzusatz auf p_H 8 gepufferten Wasser keine Verquellung erfolgt, muß weiterhin geschlossen werden, daß die Lockerung der Zellwandstruktur auf einem Austausch des Membrankalziums gegen andere Kationen beruht, die nicht im gleichen Maße strukturaffin und zur Bildung wahrer, undissoziierter Salze befähigt sind (vgl. NETTER 1951, p. 109).

Für das Atmungsverhalten von *Ch. linum* im kalziumfreien Medium ergibt sich demnach folgendes Bild: Nach Steigerung des Salzgehaltes um 30 ‰ wird zunächst das atmungsabhängige Turgorregulationssystem in der üblichen Weise aktiviert, die Atmung also stimuliert. Gleichzeitig werden durch verstärkten Austausch des Zellwand- und womöglich auch des im Protoplasma gebundenen Kalziums gegen andere, stärker hydratisierte Kationen die Elastizitätseigenschaften der Zellwände sowie die Quellung des Zytoplasmas und die Permeabilität seiner Grenzlamellen verändert (vgl. auch BAUMEISTER 1958, BOGEN 1948, FISCHER 1956, HÖFLER 1939, METZNER 1958, UMRATH 1956). Dadurch werden die Zellwände in zunehmendem Maße plastisch, so daß sie dem während des Turgorregulationsprozesses sich entwickelnden Binnendruck nicht mehr standzuhalten vermögen. Es kommt daher zu einer Dehnung der Zellwände, wodurch der Turgor langsam wieder absinkt.

Die Änderung der Permeabilitätseigenschaften im Ca -freien Medium gibt

sich, wie bereits erwähnt, in einem nachweisbaren Verlust von Kalium seitens der Zellen zu erkennen. Dadurch wird das osmotische Potential des Zellsaftes erniedrigt und im Zusammenhang damit der Turgor weiter gesenkt. Daß Kalziummangel auch bei Wurzeln eine permeabilitätserhöhende Wirkung hat, wurde bereits von MEVIUS (1927) erkannt.

Alle diese, im Endeffekt eine Aufhebung des Turgors bewirkenden Vorgänge müssen nun für sich allein schon eine Steigerung der Atmung durch Aktivierung des Turgorregulationssystems herbeiführen. Außerdem dürften aber auch die Quellungsänderungen im Protoplasma und die dadurch verursachten Störungen seiner submikroskopischen Feinstruktur zu energiebedürftigen Restitutionsvorgängen führen, die zu der beobachteten abnormen Atmungssteigerung beitragen.

In Ermangelung des Kalziums können jedoch diese im Anfangsstadium sicher noch reversiblen Störungen nicht wieder rückgängig gemacht werden, so daß es schließlich zu letalen Schädigungen der Zellen kommt. Die nach Versuchsende erfolgte Rückübertragung des Materials in natürliches Seewasser von 30‰ zeigte denn auch, daß nur etwa 5% aller Zellen die Versuchsbedingungen überlebt hatten. Damit findet auch der nach etwa 12stündiger Versuchsdauer (seit Erhöhung des Salzgehaltes) beobachtete Atmungsabfall eine befriedigende Erklärung.

5. Zusammenfassung

1. In orientierenden Untersuchungen über die Atmung von *Chaetomorpha linum* in normalem Seewasser von 30‰ wurde festgestellt, daß deren Intensität weitgehend von den Kulturbedingungen und der Kulturdauer abhängt. Frisches Material zeigt dabei eine um etwa 100% höhere Atmung als längere Zeit gehälterte Algen. Mit der Atmungsabnahme geht eine Zunahme des Verhältnisses Trockengewicht : Frischgewicht Hand in Hand.
2. Erhöhung des Salzgehaltes im Normalmedium um 30‰ (von 5‰ auf 35‰) führt zu einer starken, kurzfristigen Stimulierung der Atmung (im Mittel um ca. 75%), die offenbar dazu dient, den Energiebedarf für die nachweislich mit der positiven Turgorregulation einhergehende selektive Speicherung von KCl zu decken und das gleichzeitig in Richtung seines Konzentrationsgefälles in die Zelle eindringende Natrium wieder aus der Zelle zu entfernen.
3. Erniedrigung des Salzgehaltes um 30‰ (von 50‰ auf 20‰) führt ebenfalls zu einem vorübergehenden Atmungsanstieg, allerdings nur um ca. 30%, der auf reversible Quellungsänderungen im Protoplasma und die in ihrem Gefolge ablaufenden Restitutionsvorgänge zur Wiederherstellung seiner normalen Feinstruktur zurückgeführt wird.
4. Im K-freien Außenmedium findet nach Erhöhung des Salzgehaltes um 30‰ eine langanhaltende Atmungssteigerung um 30% mit einem Anfangsmaximum von etwa 50% statt. Dabei wird der Turgor, wie bereits früher gezeigt werden konnte, vorübergehend auf ca. 30% seines Normalwertes reguliert. Die Atmungsenergie dürfte dabei vornehmlich der aktiven Speicherung von Cl⁻ dienen, während das Natrium, das gemäß den Befunden anderer Autoren in Anwesenheit von K⁺ ständig wieder aus der Zelle entfernt wird, unter diesen Bedingungen in Richtung seines Konzentrationsgefälles passiv in die Zelle gelangen kann. Die während der Ver-

suchsdauer infolge der unnatürlichen Belastungen des Materials auftretenden Schädigungen führen schließlich zu einem Nachlassen der Atmung und im Zusammenhang damit zu dem früher beobachteten Turgorverlust.

5. Im Ca^{2+} -freien Außenmedium bewirkt eine Salzgehaltserhöhung um 30‰ eine abnorme Stimulierung der Atmung. Die Zellwände zeigen unter diesen Bedingungen starke Verquellung und später destruktive Veränderungen. Da letztere in destilliertem, durch schwachen Bicarbonatzusatz auf pH 8 gepuffertem Wasser ausbleiben, kann in Übereinstimmung mit Befunden anderer Autoren geschlossen werden, daß die Beeinträchtigung der Zellwandstruktur die Folge eines Ionenaustausches ist, bei welchem das membranstabilisierende Kalzium durch andere Kationen ersetzt wird. Die Verminderung der Zellwandelastizität führt dabei zwangsläufig zu einer Dehnung der Zellen und damit zu einem Turgorverlust.

Das Fehlen des Kalziums in der Außenlösung wirkt sich weiterhin in einer Permeabilitätserhöhung der Plasmagrenzschichten aus. Dadurch kommt es zu einer nachweisbaren Kaliumabgabe seitens der Zellen, die ebenfalls einen Turgorschwund zur Folge hat. Demgemäß müssen alle diese Vorgänge eine Aktivierung des atmungsabhängigen Turgorregulationssystems, d. h. also eine Stimulierung der Atmung bewirken. Außerdem mögen auch Quellungsänderungen der Plasmakolloide sowie energieabhängige Restitutionsprozesse am Zustandekommen der abnormen Atmungssteigerung beteiligt sein. Der am Ende der Versuche beobachtete Atmungsabfall kann auf die starken Schädigungen des Materials durch die extremen physiologischen Belastungen zurückgeführt werden.

6. Literaturnachweis

- Baumeister, W., 1958: Hauptnährstoffe. Handb. d. Pflanzenphys. **IV**, 482—557, Springer, Berlin.
- Bergquist, P. L., 1958: Evidence for separate mechanisms of sodium and potassium regulation in *Hormosira banksii*. *Physiol. Plant.* **11**, 760—770.
- 1959: The effect of cations and anions on the respiration rate of the brown alga *Hormosira banksii*. *Physiol. Plant.* **12**, 30—36.
- Blinks, L. R., and A. G. Jacques, 1930: The cell sap of *Halicystis*. *Journ. Gen. Physiol.* **13**, 727—733.
- Blinks, L. R., Manual of Phycology, Chapt. 14, pp. 236—291: Physiology and Biochemistry of Algae. The Chron. Bot. Comp., Walth., Mass., USA.
- Bogen, H. J., 1948: Untersuchungen über Hitzetod und Hitzeresistenz pflanzlicher Protoplaste. *Planta (Berl.)* **36**, 298—340.
- Brooks, S. C., 1930: Composition of the cell sap of *Halicystis ovalis* (Lyng.) Aresch. *Proc. Soc. Exp. Biol. & Med.* **27**, 409—412.
- Buchheim, A., 1915: Der Einfluß des Außenmediums auf den Turgordruck einiger Algen. *Mitt. d. Naturf. Ges. i. Bern*, 70—113.
- Collander, R., 1930: Permeabilitätsstudien an *Chara ceratophylla*. I. Die normale Zusammensetzung des Zellsaftes. *Acta Bot. Fenn.* **6**, 1—20.
- 1936: Der Zellsaft der Charazeen. *Protoplasma* **25**, 201—210.
- 1939: Permeabilitätsstudien an Charazeen. III. Die Aufnahme und Abgabe von Kationen. *Protoplasma* **33**, 215—257.
- Dreves, P., 1896: Die Regulation des osmotischen Druckes in Meeresalgen bei Schwankungen des Salzgehaltes im Außenmedium. *Arch. d. Vereins d. Freunde d. Naturgesch. i. Mecklenbg.* **49**, 91—135.
- Eppley, R. W., 1958 a: Sodium exclusion and potassium retention by the red marine alga, *Porphyra perforata*. *Journ. Gen. Physiol.* **41**, 901—911.
- 1958 b: Potassium-dependent sodium extrusion by cells of *Porphyra perforata*, a red marine alga. *Journ. Gen. Physiol.* **42**, 281—288.

- 1959: Potassium accumulation and sodium efflux by *Porphyra perforata* tissues in lithium and magnesium sea water. Journ. Gen. Physiol. **43**, 29—38.
- 1960 a: Cation regulation and survival of the red alga, *Porphyra perforata*, in diluted and concentrated sea water. Biol. Bull. **118**, 55—65.
- 1960 b: Respiratory responses to cations in a red alga and their relationships to ion transport. Plant Physiol. **35**, 637—644.
- Fischer, H., 1956: Ionenwirkungen. Handb. d. Pflanzenphys. **II**, 706—746. Springer, Berlin.
- Hoagland, D. R., and A. R. Davis, 1923: The composition of the cell-sap of the plant in relation to the absorption of ions. Journ. Gen. Physiol. **5**, 629—646.
- Höber, R., und J. Höber, 1928: Beobachtungen über die Zusammensetzung des Zellsaftes von *Uvalonia macrophysa*. Pflügers Archiv **219**, 260—272.
- Höfler, K., 1931: Plasmolyseverlauf und Wasserpermeabilität. Protoplasma **12**, 546—479.
- 1939: Kappenplasmolyse und Ionenantagonismus. Protoplasma **33**, 545—578.
- Hoffmann, C., 1929: Die Atmung der Meeresalgen und ihre Beziehung zum Salzgehalt. Jahrb. f. wiss. Bot. **71**, 214—268.
- Kessler, H., 1958: Eine mikrokryoskopische Methode zur Bestimmung des Turgors von Meeresalgen. Kieler Meeresf. **14**, 23—41.
- 1959: Mikrokryoskopische Untersuchungen zur Turgorregulation von *Chaetomorpha linum*. Kieler Meeresf. **15**, 51—73.
- Lundegårdh, H., 1946: The growth of root hairs. Ark. f. Bot. (Stockh.) A **33**, 1—19.
- 1955: Mechanisms of absorption, transport, accumulation and secretion of ions. Ann. Rev. of Plant Physiol. **6**, 1—24.
- und H. Burström, 1933 a: Untersuchungen über die Salzaufnahme der Pflanzen. III. Quantitative Beziehungen zwischen Atmung und Anionenaufnahme. Biochem. Ztschr. **261**, 335—351.
- — 1933 b: Atmung und Ionenaufnahme. Planta (Berl.) **18**, 683—699.
- Metzner, H., 1958: Mineralsalze und Kolloidzustand; Ionenantagonismus. Handb. d. Pflanzenphys. **IV**, 307—333, Springer, Berlin.
- Mevius, W., 1927: Calcium-Ion und Wurzelwachstum. Jb. wiss. Bot. **66**, 183—253.
- Meyer, A., 1891: Notitz über die Zusammensetzung des Zellsaftes von *Uvalonia utricularis*. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **9**, 77—79.
- Montfort, C., 1931: Assimilation und Stoffgewinn der Meeresalgen bei Aussüßung und Rückversalzung. — I. Phasen der Giftwirkung und die Frage der Reversibilität. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **49**, 49—66. — II. Typen der funktionellen Salzeinstellung. Ibid. 59—66.
- 1935: Zeitphasen der Temperatureinstellung und jahreszeitliche Umstellungen bei Meeresalgen. Ibid. **53**, 651—674.
- Mothes, K., 1956: Der Einfluß des Wasserzustandes auf Fermentprozesse und Stoffumsatz. Handb. d. Pflanzenphys. **III**, 656—664. Springer, Berlin.
- Netter, H., 1951: Biologische Physikochemie. Akad. Verlagsges. Athenaion, Potsdam.
- Scott, G. T., and H. R. Hayward, 1953: Metabolic factors influencing the sodium and potassium distribution in *Ulva lactuca*. Journ. Gen. Physiol. **36**, 695—671.
- 1954: Evidence for the presence of separate mechanisms regulating potassium and sodium distribution in *Ulva lactuca*. Ibid. **37**, 601—620.
- — 1955: Sodium and potassium regulation in *Ulva lactuca* and *Uvalonia macrophysa*. In: Electrolytes in Biological Systems. Ed.: A. M. Shanes, Amer. Physiol. Soc., Washington, D. C.
- Stiles, W., 1956: Water content and respiration. Handb. d. Pflanzenphysiol. **III**, 652—654, Springer, Berlin.
- Stocker, O., 1956: Wassermangel und Zellaktivität. Handb. d. Pflanzenphys. **II**, 639 bis 654, Springer, Berlin.
- Umbreit, W. W., R. H. Burris, J. F. Stauffer, 1957: Manometric techniques. Burgess Publ. Minneapolis.
- Umrath, K., 1956: Über Plasmalemmabildung nach plasmolytischen Versuchen. Protoplasma **46**, 762—767.
- Whittingham, C. P., 1960: Respiration of algae. Handb. d. Pflanzenphys. **XII/2**, 447 bis 454, Springer, Berlin.