Über Ionenaufnahme.

Von

E. Pantanelli.

I. Einleitung.

Erscheinungen, welche nur auf einer ungleichen Ionenaufnahme beruhen können, sind bei der Salzaufnahme durch Pflanzenorgane längst bekannt. Die Wasser- und Sandkulturen zeigen alltäglich, daß mindestens drei solche Erscheinungen allgemein aufzutreten pflegen:

1. Aus der gebräuchlichen Knop-Pfefferschen Nährlösung nehmen die Wurzeln das Nitration schneller als K- und Ca-Ionen auf, so daß die Nährlösung bald alkalisch wird: später werden auch K und Ca absorbiert, wodurch eine neutrale oder auch schwach saure Reaktion wieder hergestellt wird. Liefert man $NaNO_3$ an Stelle von KNO_3, so tritt die Alkalibildung noch schärfer hervor; da das Na-Ion von den meisten Sandpflanzen nicht oder wenig absorbiert wird, so kann die Alkaleszenzsteigerung der Nährlösung bis zum Notleiden und Sterben der Pflanzen führen (Knop, 1862; Krüger, 1905—1910; Mazé, 1913—1914).

2. Bei Darbietung von anorganischen Ammonsalzen wird von den meisten Pflanzen das NH_4-Ion viel schneller als das Anion aufgenommen, wodurch eine so starke Ansäuerung der Nährlösung einsetzt, daß die Pflanzen bald eingehen, sofern man durch Kreidezusatz die befreite Schwefelsäure nicht bindet (Knop, 1860—1862; Rautenberg und Kühn, 1864; Mazé, 1899; Prjanischnikow, 1901—1912; Kossowitsch 1904; Schulow, 1904—1912; Nathansohn, 1904; Nagaoka, 1904; Söderbaum, 1905; Aso und Bahadur, 1907; Ehrenberg, 1908; Hall, Gimingham und Miller, 1908; Hutchinson und Miller, 1909—1911; Pantanelli und Severini, 1910—1911; Maschhaupt, 1911; Mazé, 1913—1914). Dieselben Erscheinungen treten bei Schimmelpilzkulturen auf (Nikitinsky, 1904; Cohn und Czapek, 1906; Ritter, 1914, u. a.

3. Aus löslichen Phosphaten werden HPO_4-Ionen bis zum völligen Verbrauch innerhalb einiger Stunden absorbiert, so daß zunächst das neutrale, dann das basische Phosphat zurückbleibt und stetiger Zusatz freier Phosphorsäure notwendig ist, um die nachteilige Wirkung der Alkaleszenz zu vermeiden (Knop, 1860). K-, Mg-, Ca- und Fe-Ionen werden dabei sehr langsam, Na meistens kaum aufgenommen. Darauf beruht die chlorotische Wirkung der löslichen Phosphate bei Wasserkulturen, die von der Crone durch Benutzung unlöslicher Phosphate zu vermeiden suchte; dadurch wird eigentlich nur eine Verzögerung der Phosphataufnahme erzielt, die Chlorose hängt aber nicht von der schnellen Aufnahme des Phosphatsalzes, wie meistens angenommen wurde, sondern vom Alkalischwerden der Lösung ab.

Diese Erscheinungen deuten schon auf eine ungleiche Ionenaufnahme hin; der Einwand von Ruhland (1909), daß „diese Angaben dringend einer Nachprüfung von modernen mikrobiologischen Gesichtspunkten aus bedürfen", kann nunmehr fallen, da die Versuche von Mazé (1899 und 1913—14), Kossowitsch (1904), Hutchinson und Miller (1910—11), Severini und mir (1910—11), Schulow (1912) und die Untersuchungen an Schimmelpilzen mit sterilen Kulturen ausgeführt wurden. Ich kann sogar hinzufügen, daß bei Reinkulturen die erwähnten Erscheinungen viel schärfer hervortreten, da sich entwickelnde Mikroorganismen das normale Wahlvermögen der Wurzeln bald störend beeinflussen.

Trotz der hohen Bedeutung dieser Tatsachen für die Zellphysiologie sind entsprechende Versuche nur von Nathansohn und Meurer, Sella und mir ausgeführt worden. Die erstgenannten Forscher brachten Scheiben aus knolligen Wurzeln von *Dahlia, Helianthus, Beta* und *Daucus* in reine Lösungen eines einzigen Salzes und bestimmten die Aufnahme der einzelnen Ionen durch chemische Analyse des Preßsaftes (Nathansohn, 1903) oder der Außenlösung (Nathansohn, 1904, Meurer, 1909). Die Wurzelscheiben nahmen dabei Kation und Anion in ungleicher Menge, und zwar bis zu einer Gleichgewichtskonzentration auf, die für beide Ionen ungemein stark abweichen konnte. Nathansohn war nach dieser Feststellung offenbar beängstigt, wie die Zelle gegen die elektrostatischen Anziehungskräfte so weit arbeiten könnte, und suchte eine Erklärung in der gleichzeitigen Ausscheidung anderweitiger Ionen aus der Zelle, wodurch das Neutralbleiben der Außenlösung unter allen Umständen, und zwar regulatorisch

gesichert werden dürfte. Meistens soll es sich um die Ausscheidung von Ca- und Mg-Ionen handeln.

Gegen diese Schlüsse sind von Ruhland (1908—09) Einwände erhoben worden. Er hält die Versuchsmethode von Nathansohn und Meurer für unzuverlässig, da 1. die Salzlösung nur äußerst langsam und graduell in das Innere der Wurzelscheiben gelangt; 2. ein unbekannter Bruchteil der Lösung in den Zwischenzellräumen verbleibt; 3. die Wurzelscheiben während des Versuches eine langsam anwachsende Schädigung erfahren.

Der erste Einwand ist für unsere Frage von geringem Interesse, da der Gesamt- und Mittelwert der Aufnahme durch das graduelle Eindringen nicht beeinflußt wird; es ist nur eine Frage der Versuchsdauer. Der zweite Einwand scheint mir wichtiger, obwohl er eigentlich nur den absoluten Wert des Gleichgewichtsquotienten zwischen Preßsaft und Außenlösung, nicht das Wesen der Tatsache trifft. Der dritte Einwand ist auch zu berücksichtigen; man kann sich nicht verhehlen, daß infolge der schweren Verwundung und des submersen Lebens eine Änderung der Zellpermeabilität eintreten könnte; allerdings dürfte es sich eher um eine Zunahme als um eine Herabsetzung der Permeabilität handeln, wie es von Nathansohn gefordert wird. Daß Zufluß fremder Elektrolyte oder nicht balancierter Lösungen breite Schwankungen der Permeabilität herbeiführen kann, wurde neuerdings von Osterhout (1912) gezeigt[1]). Diese Tatsache kann aber auch zugunsten der Nathansohnschen Auffassung verwertet werden.

Die massenhafte Einströmung von Salzen in den Versuchen Nathansohns und Meurers beweist auch, daß es sich kaum um eine bloße Verteilung zwischen Protoplasma resp. Zellsaft und Außenlösung vermittels einer semipermeablen Wand (Nathansohn, 1902—1905), wohl aber um Adsorptionserscheinungen handelte, woran die Zellkolloide einen hervorragenden Anteil hatten. Diese Möglichkeit ist später auch von Nathansohn zugegeben worden (1910, S. 113). Die Natur der Objekte und das Versuchsverfahren gestatten aber nicht einzusehen, in wie weit Adsorption an toten Flächen mitspielte.

---

1) Beobachtungen über Salzpermeabilität waren schon früher von van Ryssel-berghe (1899—1901), Vandervelde (1901), Pantanelli (1905), Raciborski (1905), Lepeschkin (1909), Fluri (1910) und Lundegårdh (1911) auf verschiedenem Wege gemacht worden.

Trotz der methodischen Unsicherheit behalten die Beobachtungen von Nathansohn und Meurer als Tatsachenmaterial ihren Wert bei. Der Einwand von Ruhland, die Ca- und Mg-Abgabe sei lediglich eine von der Salzaufnahme unabhängige Folge der Beschädigung der Zelle, richtet sich eigentlich nur gegen die Beobachtung Nathansohns, daß die Zelle durch regulatorische Ionenabgabe die neutrale Reaktion der Außenlösung zu gewähren sorgt. Gegen eine ungleiche Ionenaufnahme bringt Ruhland keine eigene Beobachtung, denn der einzige nach dem Meurerschen Verfahren ausgeführte Versuch von Ruhland (1909, S. 753) bestätigt die Möglichkeit einer ungleichen Ionenaufnahme.

Auch die Möglichkeit von chemischen Umsetzungen zwischen dargebotenen und absorbierten Ionen spricht gegen eine ungleiche Ionenpenetration nicht; so lange keine Fällung entsteht und die Dissoziation nicht sehr weit zurückgeht, kann man von einer Umsetzung zwischen nebeneinander freien Ionen nicht reden.

Neuerdings spricht sich auch Osterhout (1912) für die Möglichkeit einer ungleichen Ionenaufnahme aus; er führt aber keine eigene Beobachtung an.

Schon 1909 haben Sella und ich ungleiche Absorption von Kation und Anion an Kürbiskeimlingen festgestellt. Normal absorbierende Organe eignen sich zu solchen Versuchen viel besser als Gewebestücke, wie auch die Kulturversuche von Severini und mir (1910—1911) gezeigt haben. Es wurde dabei konstatiert, daß schnell eindringende Ionen um so rascher aufgenommen werden, je stärker dissoziiert das entsprechende Salz ist; ferner, daß Ammoniumionen um so weniger schädigen, als das Verhältnis der Ammon- und Anionaufnahme sich der Einheit nähert, da die Ansäuerungsgefahr verringert wird. Das gleiche gilt für KNO_3, $NaNO_3$ und Ammoniumtartrat, deren Lösungen infolge ungleicher Ionenaufnahme bald alkalisch werden.

Seitdem haben Colin und de Rufz de Lavison (1910) die Aufnahme beider Ionen aus $CaCl_2$ und $BaCl_2$, Plate (1914) aus Mangansalzen verfolgt; dabei wurden beide Ionen im gleichen Verhältnis aufgenommen. Da aber diese Versuche, wie auch meine früheren, zu lange dauerten, so sind sie im Lichte meiner neueren Erfahrungen für unsere Frage nicht brauchbar.

Überhaupt bedurfte die ganze Frage der Ionenaufnahme einer erneuten Prüfung mit chemischen Methoden an geeigneten Objekten, wie sie wohl nur unter normal absorbierenden Organen zu

finden sind. In vorliegender Arbeit ist eine gedrängte Übersicht meiner Untersuchungen gegeben; für nähere Angaben über die Ausführung der Versuche, Methoden und Literatur muß ich auf die ausführlichere Darstellung in italienischer Sprache hinweisen.

II. Unabhängigkeit der Aufnahme von Kation und Anion.

Bei diesen Versuchen ging ich von der Vorstellung aus, daß ein Wahlvermögen nur bei ganz normalen Organen zu beobachten ist, während ein sehr mäßiger Zusatz von Anaestheticis das Wahlvermögen transitorisch, d. h. ohne irreversible Störung der mittleren (statischen, normalen, regulierten) Permeabilitätsverhältnisse des Plasmas, aufheben dürfte. Daß dieser Ausgangspunkt nicht unkorrekt war, ist neuerdings von Beobachtungen amerikanischer Forscher erwiesen: Osterhout (1913) fand, daß verdünnte Anaesthetica die elektrolytische Leitfähigkeit der Gewebe verringern; da die Erscheinung bei sorgfältigem Arbeiten reversibel ist, so sieht Osterhout mit Recht darin eine typische Narkosewirkung, während die bei längerer Wirkungsdauer oder höherer Konzentration einsetzende, irreversible Zunahme der Permeabilität auf einer von der Giftwirkung des Narcoticums bedingten, heillosen Schädigung beruhen dürfte. Höber (1907), Lepeschkin (1911) und Lillie (1911—1913) führen die Herabsetzung der Permeabilität für Salze und Farbstoffe bei der Einwirkung von Narcoticis auf die Ansammlung von Lipoiden in der Plasmahaut zurück; darauf beruht wahrscheinlich auch die von Kisch (1913) beobachtete Abnahme des Sauerstoffverbrauches bei der Narkose. Weitere Erfahrungen bezüglich eines Antagonismus zwischen Anaestheticis und Salzen verdankt man Hibbard (1913) und Krehan (1914).

Bei meinen Versuchen wurde jedes Salz unter sonst gleichen Bedingungen ohne und mit einem genau bestimmten Zusatz (0,05 %) von Chloralhydrat dargeboten.

Wird das eine Ion bei der Aufnahme bevorzugt, so läßt sich das Wahlvermögen der Zelle bei diesem Vorgange auch durch Vergleichung von Salzen nachweisen, welche ein Ion gemeinsam haben, während das andere Ion einmal ein willkommenes, das andere Mal ein nicht begehrtes ist. Darum wurden meine Versuche meistens mit solchen Salzpaaren an demselben Material gleichzeitig ausgeführt.

Die Objekte wurden derart gewählt, daß bei ihnen die wählerische Absorption von Ionen aus der Außenwelt zu einer der

normalen und ständig geübten Funktionen gehörte und eine strenge Bewachung ihres Zustandes in jedem Augenblick möglich war. Man ließ sie nur kurze Zeit in den Salzlösungen verweilen, um sekundäre Stoffwechselvorgänge möglichst auszuschalten.

Von der Verwendung reiner, unbalancierter Lösungen in destilliertem Wasser wurde Abstand genommen; Na-, K-, Li- und Mg-Salze wurden in kalkhaltigem Leitungswasser, die Salze der übrigen Kationen in Regenwasser gelöst: für Meeresalgen wurden die mit Regenwasser hergestellten Salzlösungen im Verhältnis von 1 : 10 dem Seewasser zugesetzt. Wir werden später sehen, inwieweit die Anwendung unbalancierter Lösungen die Resultate beeinflussen kann.

Die Lösungen wurden vor und nach Berührung mit dem Versuchsobjekt chemisch analysiert (Verfahren von Nathansohn [1904], Meurer, Sella und mir). Osterhout (1913) traut der quantitativen chemischen Methode nicht, da Adsorptionserscheinungen (in der Zellwand?) täuschen können, im Grunde ein von Ruhland bereits erhobener Einwand. Diese Fehlerquelle kann nur das absolute, nicht das relative Ergebnis beeinflussen, solange man nicht mit Hansteen-Cranner (1912—1914) annimmt, daß auch die Zellwand infolge eines Fettsäuregehaltes eigene selektive Permeabilität besitzt. In diesem Falle, da die Zellwand leblos ist, hätten wir, etwa wie bei der toten Samenhülle des Getreidekornes nach Brown (1909) und Schröder (1911), mit statischen Eigenschaften der Zellwand zu tun, welche vom physiologisch gelenkten Wahlvermögen des Plasmas nicht schwer zu trennen wären; ohnehin zeigen die plasmolytischen Erfahrungen aller Forscher, zuletzt von Lundegårdh (1911), daß für die meisten Salze die Zellwand der Absorptionszellen völlig permeabel ist[1]).

Die in der äußerst dünnen Zellwand der Absorptionsorgane zurückgehaltene Ionenmenge kommt nicht in Betracht; an eine Injektion der Interzellularräume mit Salzlösung ist bei unserer Versuchsanordnung nicht zu denken.

Übrigens muß man bei der Bestimmung einzelner Ionen die chemische Methode unbedingt benutzen; die von Osterhout bevorzugte, in der Tat sehr elegante und bequeme elektrische Messung zeigt nur die Summe der Ionenvariationen an.

---

1) Bei den Membranen der Torfmoose haben Baumann und Gully (zit. nach Czapek, 1913, S. 48) eine ungleiche Adsorption von Kationen und Anionen beobachtet.

Keiner unter meinen Vorgängern hat die Variationen des Volumens der Außenflüssigkeit berücksichtigt, obwohl ich bereits vor zehn Jahren (1905) gezeigt habe, daß die Wasseraufnahme durch normaltätige Wurzeln von der Salzaufnahme völlig unabhängig ist; später ist diese Beobachtung von Hansteen (1910), Pouget und Chouchak (1910 bis 1912), Schreiner und Skinner (1910), Lundegårdh (1911) und Hasselbring (1914) auf verschiedenem Wege bestätigt worden. Auch bei der Versuchsanordnung von Nathansohn[1]) und Meurer sind Veränderungen des Volumens der Außenlösung zu erwarten, welche die Aufstellung einer Bilanz der Aufnahme auf Grund der Analyse der Außenflüssigkeit illusorisch machen können.

Bei den hier zu berichtenden Versuchen wird die Wasseraufnahme oder -abgabe absichtlich verschwiegen, weil die betreffenden Erfahrungen in anderem Zusammenhang zu besprechen sein werden. Um diese Fehlerquelle auszuschalten, wurde die Außenflüssigkeit am Ende jedes Versuches auf das ursprüngliche Volumen mit destilliertem Wasser zurückgebracht, wenn sie verringert war; hatte dagegen eine Wasserausscheidung stattgefunden, so wurde die entsprechende Verdünnung bei der Analysenberechnung berücksichtigt.

Die Salzlösungen wurden durch wiederholte Analyse auf die angegebene Konzentration (Anzahl Mol im Liter) eingestellt.

Die Bestimmung der einzelnen Ionen erfolgte nach den üblichen Methoden: K wurde als Chloroplatinat bestimmt, Na aus der Differenz berechnet, Li als Li_3PO_4 (in Abwesenheit von Mg und Ca) gefällt, NH_4 durch Destillation mit 0,01 Mol NaOH gewonnen, Ca als Oxalat, Ba als Sulfat, Mg als $MgNH_4PO_4 \cdot 6$ aq, Zn, Mn, Fe, Cu, As als Sulfide, Al als Phosphat abgeschieden, Cl, Br, J und CN mit $AgNO_3$ titriert, NO_3 durch Überführung in NO nach der Schulze-Wagnerschen Methode gewonnen, HPO_4 mit Magnesiamixtur, Weinsäure mit Bleiessig, Oxalsäure mit $CaCl_2$ gefällt. Jede Lösung wurde vor und nach dem Versuche analysiert. Bei der ungeheuren Anzahl von Bestimmungen wurde ich von meiner Frau Enrica eifrig unterstützt.

a) Versuche mit Süßwasserpflanzen.

Ich benutzte eine submers lebende *Elodea canadensis*, und eine oberflächlich schwimmende Wasserpflanze, *Azolla caroliniana*. Die erstere dürfte gelöste Stoffe durch ihre Gesamtoberfläche, besonders bei jüngeren Sprossen, aufnehmen (vgl. Snell, 1907), die letztere besitzt zahlreiche Wurzeln, welche, wie das Verhalten zu Farbstoffen zeigt, die Hauptrolle bei der Aufnahme spielen.

Von *Azolla* wurden soviel Pflänzchen auf die Lösung sorgfältig gelegt, als es der Raum der benutzten Doppelschale mit 250 ccm Flüssigkeit gestattete; von *Elodea* wurden je 10 g frische, 5 cm lange Sproßspitzen mit vernarbter Schnittwunde in 250 ccm Lösung getaucht. Der Versuch dauerte in jedem Falle 2 Stunden. Um Raum zu ersparen, führe ich nur die Ergebnisse der Versuche mit *Azolla* an. *Elodea* wurde nur in Lösungen von $CaCl_2$, $BaCl_2$, K_2SO_4 und $(NH_4)SO_4$ geprüft, da die Gegenwart der Luftkanäle im Stengel die absoluten Angaben unsicher machen konnte. Die Resultate deckten sich übrigens mit den von *Azolla* bis auf einige Einzelheiten.

Es werden hier, wie bei den folgenden Objekten, nur Versuche mit gleichen oder sehr nahen Konzentrationen angeführt (Tab. I).

---

1) Bei einigen Versuchen an *Codium* (1902) hat Nathansohn die Wasseraufnahme berücksichtigt.

Tabelle I.

Azolla caroliniana. 250 ccm. 2 Stunden. Temp.: 16—18°.

Salz	Konzentration Mol.: Liter	Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	0,05 % Chloralhydrat			Äquivalentverhältnis
		Kation	Anion		Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	
					Kation	Anion		
$CaCl_2$ . .	0,05	0,26	0	—	0,27	0	—	0,5
$BaCl_2$ . .	0,05	0	0	—	0,039	0,34	0,12	0,5
KNO_3 . .	0,05	1,89	0,91	2,07	1,25	0,4	3,14	1
$Al(NO_3)_3$.	0,0125	0,16	0,23	0,7	0,38	0,18	1,28	0,33
K_2SO_4 . .	0,025	2,67	2,5	1.07	2,17	2,81	0,77	2
$(NH_4)_2SO_4$	0,025	0.17	2.28	0,075	0,11	2,30	0,048	2
$MgSO_4$.	0,025	3,58	2.48	1.45	3,94	2,38	1,65	1
$ZnSO_4$.	0,025	0,76	0.61	1,25	0,16	0,73	0,22	1
$MnSO_4$.	0,025	0,49	0,48	1,02	0,67	0,51	1,32	1
$FeSO_4$.	0,025	0,30	0,44	0,68	0,44	0,44	0,93	1
$Al_2(SO_4)_3$.	0,0125	0,95	0,062	15,3	0,71	0,23	3,09	0,66

b) Versuche mit Keimpflanzen.

Zu diesen Versuchen wurden zylindrische, halbliterige, innerlich gut glasierte Steingutgefäße mit seitlichen Handgriffen benutzt. Solche Gefäße gestatten eine ständige Beobachtung der Wurzeln nicht, sind aber viel bequemer als Glasgefäße, da eine Umhüllung vermieden, der Transport bequemer und ein eventuelles Überspritzen der Nährlösung besser überwacht wird; außerdem wird die Glasur von Salzlösungen kaum angegriffen, während aus Glasgefäßen das Übertreten von Alkali in Berührung mit Ammonsalzen u. a. unvermeidlich ist.

Der Deckel jedes Gefäßes war ebenfalls aus glasiertem Steingut, besaß einen 5 ccm tief übergreifenden Rand, und paßte zu jedem Gefäß in der Breite ziemlich genau, so daß ein Verlust durch Verdunstung ausgeschlossen war, wie Kontrollversuche zeigten. Der Deckel war von 13, mit einem 2 cm hervorragenden, 1 cm breiten Tubulus versehenen Löchern durchbohrt; in jedem Gefäß wurden 12 Keimpflanzen gezüchtet. Der frei bleibende Tubulus diente während der Kultur zur Einfüllung der Nährlösung oder zum Einblasen von Luft, während des Absorptionsversuches war er verkorkt. Nachdem die Keimlinge in der Kultur mit $^1/_{10}$ Pfefferscher Nährlösung ein reiches Wurzelsystem entwickelt hatten, wurde der Deckel samt Pflanzen aufgehoben, in einem Bassin auf langsam fließendes Leitungswasser vorsichtig gehalten und nach 2 Minuten auf das die Versuchslösung enthaltende Gefäß übergestülpt.

Als Versuchsobjekte dienten Keimpflanzen von Gartenbohne, Lupine, Kichererbse und Feldbohne. Nur die Tabellen der beiden letzten Pflanzen sind hier beigefügt (Tab. II und III), da mit Gartenbohnen und Lupinen nur einige Salze geprüft wurden. In Tulpengefäßen mit 300 ccm Leitungswasser gezüchtete Speisezwiebeln ergaben bei Übertragung in verschiedene Salzlösungen im wesentlichen dieselben Resultate wie die erwähnten Keimpflanzen.

Beim Arbeiten mit Wurzeln muß man ihre trotz Einhaltung möglichst gleicher Kulturbedingungen oft ungleiche Entwicklung berücksichtigen; um diese Fehlerquelle möglichst auszuschalten, bestimmte ich das Trockengewicht der Wurzeln am Ende des Versuches und führte die Absorptionswerte für je 100 ccm Außenlösung auf 100 mg Wurzeltrockensubstanz zurück. Unter den erwähnten Kulturbedingungen erhält man bei den genannten Pflanzen in 30 Tagen ein Wurzeltrockengewicht von etwas mehr als 0,5 g pro 500 ccm Nährlösung, was die Umrechnung besser rechtfertigt.

Tabelle II.

Cicer arietinum. 500 ccm. 8 Stunden. Temp.: 15—17°.
30-tägige Keimpflanzen.
Werte für 100 mg Wurzeltrockengewicht in 100 ccm.

Salz	Konzentration Mol.: Liter	Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	0,05 % Chloralhydrat – Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	Äquivalentverhältnis
		Kation	Anion		Kation	Anion		
KCl . .	0,025	0,35	0,23	1,54	0,22	0,34	0,64	1
KBr . .	0,025	0,23	0	—	0,074	0,026	2,85	1
KJ . . .	0,025	0,74	0,60	1,23	0,77	0,67	1,15	1
KCN . .	0,025	0,6	0,84	0,71	0,3	0,53	0,57	1
$CaCl_2$ . .	0,025	0,025	0,14	0,18	0,40	0,45	0,89	0,5
$BaCl_2$ . .	0,025	0,29	0,8	0,36	0,81	0,81	1,00	0,5
KNO_3 . .	0,025	2,74	1,95	1,43	2,74	1,5	1,82	1
NH_4NO_3 .	0,025	0	1,4	—	0,41	0,58	0,79	1
$Mg(NO_3)_2$.	0,025	0,99	1,72	0,58	0,82	1,39	0,59	0,5
$Ba(NO_3)_2$.	0,025	0,16	1,92	0,083	0,36	1,44	0,25	0,5
$Al(NO_3)_3$.	0,0125	0,68	2,31	0,29	0,65	1,80	0,36	0,33
K_2SO_4 . .	0,025	1,82	0,51	3,58	1,79	0,59	3,01	2
$MgSO_4$.	0,025	1,57	0,43	3,66	1,35	0,52	2,65	1
$ZnSO_4$ . .	0,0125	0,64	0,45	1,42	0,46	0,23	2,0	1
$MnSO_4$.	0,0125	0,11	0,36	0,31	0,19	0,26	0,72	1
$FeSO_4$ . .	0,0125	0,31	0,43	0,72	0,23	0,26	0,88	1
$CuSO_4$ . .	0,0125	0,35	0,52	0,67	0,24	0,41	0,59	1
$Al_2(SO_4)_3$.	0,0125	0,38	0,80	0,48	0,26	0,78	0,33	0,66
KH_2PO_4 .	0,025	0,38	0,34	1,12	0,25	0,27	0,93	1
K_2HPO_4 .	0,025	0,29	0,61	0,48	0,16	0,38	0,42	2
K_2HAsO_4 .	0,025	0,60	0	—	0,43	0,076	5,73	2
$(NH_4)_2HPO_4$	0,025	0	1,56	—	0,81	1,07	0,76	2

Ein schwieriger Punkt war, hier wie bei den übrigen Objekten, die mittlere Versuchsdauer festzustellen. Versuche über die zeitliche Aufnahme hatten gezeigt, daß manche Ionen ungeheuer rasch in die Zelle eindringen, andere etwas langsamer, daß aber die Penetrationsschnelligkeit von der Konzentration stark beeinflußt wird. Um die mittlere Erscheinung herauszugreifen, wurden bei den hier zu berichtenden Versuchen ungefähr

die gleichen niederen Konzentrationen gewählt und die Versuchsdauer auf 8 Stunden fixiert, da eine maximale Ionenaufnahme gegen Ende dieser Zeit meistens erreicht wird, bei manchen Ionen schon zum zweiten Mal nach der Berührung der Wurzeln, wie es später zu erörtern sein wird.

Tabelle III.

Vicia Faba. 500 ccm. 8 Stunden. Temp.: 15—17°.
30-tägige Keimpflanzen.
Werte für 100 mg Wurzeltrockengewicht in 100 ccm.

Salz	Konzentration Mol.-Liter	Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	0,05 % Chlorathydrat			Äquivalentverhältnis
					Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	
		Kation	Anion		Kation	Anion		
$CaCl_2$ . . .	0,025	0,18	1,62	0.11	0,26	0,75	0,35	0,5
$BaCl_2$ . . .	0,025	0,53	2,5	0,29	0,99	1,16	0,85	0,5
KNO_3 . . .	0,025	1,43	1,26	1.13	1,05	0,96	1,09	1
NH_4NO_3 . .	0,025	0	1,14	0	0,25	0,41	0,61	1
$Ca(NO_3)_2$ . .	0,025	0,13	2,21	0,06	0,48	2,02	0,24	0,5
$Ba(NO_3)_2$ . .	0,025	0,18	0,87	0,21	0,54	0,2	2,7	0,5
$Mg(NO_3)_2$.	0,025	2,68	4,11	0,65	2,15	3,6	0,39	0,5
$Al(NO_3)_2$ . .	0,0125	0,64	2,69	0,24	0,43	2,2	0,19	0,33
$MgSO_4$ . .	0,025	1,88	0,11	17,74	0,5	0,41	1,22	1
$ZnSO_4$ . . .	0,0125	0,50	0,5	1,0	0,52	0,59	0,88	1
KH_2PO_4 . .	0,025	0,58	3,37	0,17	0,51	2,88	0,18	1
K_2HPO_4 . .	0,025	0,88	2,53	0,35	0,87	2,56	0,34	2
$(NH_4)_2HPO_4$.	0,025	0,45	2,51	0,18	0,95	2,64	0,36	2
$(NH_4)_2HAsO_4$	0,025	0,63	0,79	0,80	1,77	0,81	2,19	2

c) Versuche mit Hefezellen.

Untersuchungen über Aufnahme einiger Salze bei Hefezellen sind von Paine (1911) angestellt worden, der aber das Verhalten der einzelnen Ionen nicht verfolgt hat, so daß seine Beobachtungen unsere Frage nicht berühren; schon früher hatten Swellengrebel (1905) und ich (1905—1906) die starke Permeabilität der Hefezellen für verschiedene anorganische Salze festgestellt[1]).

Um ein homogenes Material zu benutzen, züchtete ich Weinhefe der Rasse *Barbéra* in je 1 l Nährlösung unter Durchlüftung (Methodik bei Pantanelli, 1905); nach 4 Tagen

1) Nach Herzog und Betzel (1910) handelt es sich bei der Aufnahme von $CHCl_3$ und $HgCl_2$ in Hefezellen um eine typische Adsorption, während Formaldehyd eine irreversible chemische Bindung eingeht.

war die Gärung bei 25° vorüber, worauf die Satzhefe nach Entfernung der klaren Flüssigkeit und Zusatz von Leitungswasser wiederholt abgeschleudert wurde. Die Zellen waren dann reich an Protoplasma und Glykogen; jede Kultur lieferte etwa 10 g frische Hefe, die auf 40 ccm mit Regenwasser gebracht und je 20 ccm des Breies mit 20 ccm der betreffenden Salzlösung mit oder ohne Chloralhydrat gemischt wurde.

Der Kontakt dauerte 10 Minuten unter kräftigem Schütteln, worauf das Ganze auf ein trockenes, gewogenes Hartfilter von Schleicher und Schüll gegossen wurde. Damit war eine ziemlich befriedigende, rasche Trennung der Hefezellen von der Lösung und die Ermittlung des Hefetrockengewichtes bezweckt.

Der Zustand der Zellen wurde vor und nach dem Versuch durch Plasmolyse mit $CaCl_2$ (Pantanelli, 1905) und Behandlung mit nichtvitalen Farbstoffen kontrolliert.

In der Tabelle IV sind die Konzentrationen des fertigen Gemisches angegeben.

Tabelle IV.

Weinhefe *Barbéra*. 10 Minuten. Temp.: 14—16°.

Salz	Konzentration Mol.-Liter	Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	0,05 % Chloralhydrat			Äquivalentverhältnis
					Absorbierse mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	
		Kation	Anion		Kation	Anion		
KCl . . .	0,25	2,24	0,29	7,73	1,40	0,55	2,55	1
KBr . . .	0,05	0,44	0,06	7,46	0,084	0,12	0,7	1
KJ . . .	0,05	0,89	0	—	0,55	0,29	1,9	1
KCN . . .	0.05	0,20	0,25	0,8	0,095	0,16	0,59	1
$CaCl_2$ . . .	0,1	0,52	0,45	1,16	0,29	0,53	0,55	0,5
$BaCl_2$ . . .	0,1	0,29	0,1	2,9	0,77	0,40	1,93	0,5
KNO_3 . . .	0,25	2,04	1,8	1,13	1,01	1,12	0,90	1
$Ca(NO_3)_2$ . .	0,1	1,87	2,98	0,63	1,44	0,29	4,97	0,5
$Ba(NO_3)_2$ . .	0,1	0,81	2,0	0,41	1,01	0,19	5,32	0,5
$Mg(NO_3)_2$ . .	0,05	0	1,52	—	0,68	0,67	1,01	0,5
$Zn(NO_3)_2$ . .	0.05	1,05	1,18	0,89	3,09	1,04	2,97	0,5
$Cu(NO_3)_2$ . .	0,025	0	0,086	—	0,2	0	—	0,5
K_2SO_4 . .	0,1	1,02	1,17	0,87	0	0,72	—	2
$MnSO_4$ . .	0,05	0,67	0,17	3,94	0	1,23	—	1
$FeSO_4$ . .	0,05	0,34	0,32	1,06	0	1,31	—	1
$CuSO_4$ . .	0,025	0	1,0	—	0,5	0,093	5,38	1
$Al_2(SO_4)_3$ . .	0,05	0,87	1,26	0,69	3,03	1,40	2,16	0,66
K_2HPO_4 . .	0,25	5,7	3,49	1,63	5,9	3,46	1,70	2
K_2HAsO_4 . .	0,1	2,27	1,61	1,41	1,61	1,80	0,89	2
$(NH_4)_2HPO_4$.	0,25	3.88	2,77	1,4	2,12	2,56	0,82	2
$(NH_4)_2HAsO_4$	0,1	1,47	0	—	0,51	0,74	0,69	2
$(NH_4)_2$ tart. .	0,25	2,17	0,52	4,17	0,42	0,13	3,23	2
$(NH_4)_2$ oxal. .	0,05	1,16	0,053	21,9	0,11	0,52	0,21	2

d) Versuche mit Meeresalgen.

Zahlreiche Versuche über Aufnahme von $NaNO_3$ wurden von Nathansohn (1901—1902) an *Codium tomentosum* angestellt; er kam dabei im wesentlichen zum Ergebnis, daß die Aufnahme der NO_3-Ionen zunächst sehr schnell, dann immer langsamer fortschreitet und vor Erreichung des Diffusionsgleichgewichtes abgebrochen wird. Die Aufnahme der NO_3-Ionen zeigte sich von der der Na-Ionen ziemlich unabhängig; Nathansohn suchte diese Tatsache durch Austritt einer entsprechenden Menge Chlorionen aus der Alge zu erklären; auch SO_4-Ionen kamen aus *Codium* nach Übertragung in SO_4-freie Lösungen bis zu einem Drittel heraus. Leider war die Alge unglücklich gewählt, da sie große, mit der Umgebung frei kommunizierende Hohlräume besitzt (Jost). Außerdem wurden unbalancierte Lösungen benutzt, und es wurde über das Verhältnis der angewandten Alge zum Volumen der Außenlösung nichts gesagt. Übrigens hat Nathansohn in jener Arbeit die Möglichkeit einer gesonderten Ionenaufnahme nur flüchtig berücksichtigt.

Tabelle V.

Ulva Lactuca.

Salz	Konzentration Mol.-Liter	Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	0,05 % Chloralhydrat			Äquivalentverhältnis
					Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	
		Kation	Anion		Kation	Anion		
$CaCl_2$ . . .	0,025	3,29	2,79	1,18	2,74	3,78	0,72	0,5
$BaCl_2$* . .	0,025	0,54	1,61	0,34	1,29	2,79	0,46	0,5
KNO_3 . . .	0,05	2,24	2,22	1,01	2,12	2,07	1,02	1
NH_4NO_3 . .	0,05	0,63	1,88	0,34	0,44	1,52	0,29	1
$Ca(NO_2)_3$ . .	0,025	3,65	2,32	1,57	3,10	1,88	1,65	0,5
$Ba(NO_3)_2$* .	0,025	0	0,11	0	0,13	0,69	0,19	0,5
K_2SO_4 . .	0,025	1,48	0,18	8,22	0,58	0,11	5,27	2
$(NH_4)_2SO_4$.	0,025	0,25	0,51	0,49	0,38	0,29	1,31	2
$MgSO_4$ . .	0,025	5,19	0,73	7,11	4,06	0,26	15,62	1
$ZnSO_4$ . . .	0,025	0,75	0,38	1,97	0,82	0,18	4,56	1
KH_2PO_4 . .	0,025	1,0	0,69	1,45	0,87	0,67	1,30	1
$(NH_4)_2HPO_4$*	0,025	1,2	0,63	1,90	0,95	0,65	1,46	2
$(NH_4)_2$. tart. .	0,025	0,56	1,37	0,41	0,31	1,24	0,25	2
$(NH_4)_2$ oxal.*	0,025	0,25	0,18	1,39	0,19	0,58	0,33	2

Ich wählte Algen, die man aus dem Neapler Golfe mit Leichtigkeit rein, epiphytenarm und in beliebiger Menge beziehen kann: *Ulva Lactuca*, *Valonia utricularis*, *Cystosira amentacea*, *Dictyota dichotoma*, *Phyllophora nervosa*, *Gigartina acicularis*, *Cryptonemia Lomation*. Ausgezeichnet war für diese Versuche *Valonia utricularis*, die man nur vom September bis Februar in gutem Zustande aus den Grotten von Posillipo erhält. Die *macrophysa*-Form ist noch günstiger, es bietet aber große Schwierigkeit, diese in ausreichender Menge aus 50—90 m tiefen Korallbänken herauszudretschen, so daß ich nur wenige Versuche mit ihren 2—5 cm dicken Zellen ausführen konnte.

Für die zunächst zu berichtenden Versuche ließ man je 10 g frische, mit reinem Seewasser gut gereinigte Alge in 100 ccm Lösung 2 Stunden verweilen. Ich mußte eine mittlere Versuchsdauer einhalten, um vergleichbare Angaben zu gewinnen; diese Zeit war aber für einige Ionen zu lang, für andere zu kurz gewählt, wie wir im Kap. VII sehen werden. Außerdem geht die Ionenaufnahme bei *Valonia*, *Ulva* und *Dictyota* sehr schnell, bei den übrigen vielschichtigen Algen etwas langsamer vor sich.

Von *Ulva* kamen mehrere 8 cm lange, 4 cm breite, bereits vernarbte Streifen aus verschiedenen Individuen, von *Valonia* mehrere gleich große Blasen, von den übrigen Algen mehrere Sproßspitzen in jedes Versuchsgefäß; die erhaltenen Zahlen waren also Mittelwerte.

Das Seewasser des Neapler Golfes entspricht in osmotischer Hinsicht einer etwa 0,6 mol. Lösung, wenn man die Forchhammersche Analyse zugrunde legt (vgl. Bethe, 1908). Ich beobachtete aber, daß die meisten Meeresalgen bei der Übertragung in ein

Tabelle VI.

Valonia utricularis.

Salz	Konzentration Mol.-Liter	Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	0,05 % Chloralhydrat: Absorbierte mg-Ionen		0,05 % Chloralhydrat: Verhältnis Kation/Anion	Äquivalentverhältnis
		Kation	Anion		Kation	Anion		
$CaCl_2$ . . .	0,025	4,7	1,41	3,33	4,15	3,44	1,21	0,5
$BaCl_2$* . .	0,025	1,03	1,77	0,58	1,86	2,79	0,67	0,5
KNO_3 . . .	0,05	2,03	2,06	0,99	1,83	1,47	1,24	1
$LiNO_3$ . .	0,05	2,37	2,33	1,02	3,58	1,98	1,89	1
NH_4NO_3 . .	0.05	0,40	2,76	0,14	0,52	1,83	0,28	1
$Mg(NO_3)_2$ . .	0,025	2,14	2,30	0,93	1,30	1,65	0,79	0,5
$Ca(NO_3)_2$ . .	0,025	2,44	2,53	0,96	2,0	2,12	0,94	0,5
$Ba(NO_3)_2$ . .	0,025	1,26	2,32	0,54	1,28	1,66	0,77	0,5
K_2SO_4 . .	0,025	1,78	0,52	3,42	1,44	0,68	2,12	2
$(NH_4)_2SO_4$.	0,025	0	0,31	0	1,07	0,71	1,51	2
$MgSO_4$ . .	0,025	2,64	0,93	2,84	1,85	1,09	1,70	1
$ZnSO_4$ . .	0.025	1,78	0,28	6,36	1,74	1,94	0,90	1
KH_2PO_4 . .	0,025	0,97	1,55	0,63	0,96	1,41	0,68	1
$(NH_4)_2HPO_4$*	0,025	1,04	1,82	0,57	1,09	1,70	0,64	2
$(NH_4)_2$ tart. .	0,025	0,86	1,29	0,67	0,55	1,10	0,5	2
$(NH_4)_2$ oxal. .	0,025	0,44	0,14	3,01	0,43	0,60	0,72	2

dem Seewasser isosmotisches Gemisch leiden, während ihre Resistenz bedeutend erhöht wird, wenn man etwas schwächere Konzentrationen benutzt. Da NaCl im Seewasser vom Neapler Golfe zu 3,03 % vorkommt und die übrigen Salze nur 0,83 % ausmachen, so wählte ich als Konzentration der zuzusetzenden Salzlösung 0,5 Mol für univalente, 0,25 Mol für bivalente Salze; eine 0,5 Mol Kochsalzlösung enthält 2,925 %. Je 10 ccm der Salzlösung wurde mit 90 ccm Seewasser oder, wenn eine Fällung mit den Sulfat-, Karbonat oder Calciumionen des Seewassers entstehen konnte, mit 90 ccm 0,5 Mol NaCl vermischt; diese Gemische sind in den Tabellen mit einem Sternchen bezeichnet. Es wird also zunächst nur über Versuche mit balancierten Lösungen berichtet; die Versuche mit unbalancierten Lösungen werden später erörtert. *Cystosira amentacea* wurde nur in künstlichen Gemischen geprüft (Kap. III); die übrigen Algen verhielten sich wie *Ulva* und *Valonia*, wenn auch manche spezifische Eigenheiten bezüglich der Ionenauswahl zutage traten.

e) Übersicht.

1. Unter 130 Kombinationen von Pflanzen und Salzen wurde eine annähernd äquivalente Aufnahme beider Ionen nur in 13 Fällen beobachtet und zwar in:

KNO_3: *Ulva*, *Valonia*	$ZnSO_4$: *Vicia*
$LiNO_3$: *Valonia*	$MnSO_4$: *Azolla*
$Mg(NO_3)_2$: *Cicer*	$FeSO_4$ und $Al_2(SO_4)_3$: Hefezellen
$Ba(NO_3)_2$: *Valonia*	K_2HPO_4: *Lupinus*
$Al(NO_3)_3$: *Cicer*	$(NH_4)_2HPO_4$: *Ulva*.
K_2SO_4: *Gigartina*	

Sieben unter diesen Salzen lieferten giftige Ionen, zwei waren alkalisch, in beiden Fällen war eine Veränderung der Plasmadurchlässigkeit zu erwarten. Die übrigen drei Salze (KNO_3, $Mg(NO_3)_2$ und K_2SO_4) bestanden aus ernährungsphysiologisch wichtigen Ionen. Für diese Fälle könnte man an die Absorption undissoziierter Moleküle denken: da aber dieselben Salze von anderen Pflanzen oder in anderen Konzentrationen oder auch von denselben Pflanzen unter äußerlich gleichen Bedingungen bei anderen Versuchen eine recht ungleiche Ionenaufnahme ergaben, so könnte man die äquivalente Aufnahme beider Ionen als reinen Zufall betrachten; sie kommt durch die Realisierung verschiedener Bedingungen, wie Konzentration, Versuchsdauer, Bedarf einzelner Ionen, Beeinflussung der Permeabilität usw. zustande. Jedenfalls ist sie so selten, daß sie gegen die Annahme einer gesonderten Absorption beider Ionen kaum heranzuziehen ist.

2. Bald wurde das Kation, bald das Anion je nach ihrer Natur und Wirkung, nach dem spezifischen Wahlvermögen usw. in größerer Menge absorbiert.

K wurde aus den meisten Salzen stärker als das Anion aufgenommen; es kam aber auch das Gegenteil vor, so bei Feldbohnen aus KH_2PO_4 und K_2HPO_4, bei Kichererbsen aus K_2HPO_4, bei Hefezellen aus KCN, KNO_3 und K_2SO_4.

Li drang in *Valonia* gleich schnell wie NO_3 ein.

NH_4 wurde überhaupt nicht oder in viel geringerer Menge als das Anion von grünen Pflanzen und Meeresalgen absorbiert, doch fehlte es hier auch nicht an den Ausnahmen, wie das Verhalten des Phosphates und Arsenates bei Feldbohnen lehrt. Hefezellen nahmen NH_4 gern, jedoch weniger als HPO_4 auf.

Ca und Ba traten schneller als Cl, langsamer als NO_3 ein. Bei *Cicer* und *Vicia* wurde aber Cl stärker als Ca und Ba absorbiert.

Mg wurde von Hefezellen überhaupt nicht, sonst aber stärker als NO_3 und SO_4. Zn, Mn, Fe und Al bald mehr, bald weniger, Cu weniger als SO_4, Cu weniger, Zn mehr als NO_3 aufgenommen.

Unter den Anionen drang NO_3 in den meisten Fällen in größerer Menge als das Kation ein, besonders in Begleitung giftiger oder unwillkommener Ionen, bei Gegenwart von K oder Mg blieb es aber meistens zurück.

HPO_4 wurde immer mehr als das Anion (K, NH_4) aufgenommen; dagegen wanderte $HAsO_4$ in viel geringerem Maße als K oder NH_4 ein.

SO_4 trat bei Erdpflanzen und Meeresalgen in sehr geringer Menge, meistens viel weniger als das entsprechende Anion ein; bei Hefezellen kam aber das Gegenteil vor.

Cl wurde von *Elodea*, *Azolla*, *Allium*, *Phaseolus*, Hefezellen und Meeresalgen recht wenig und zwar viel weniger als Ca, Ba und K, von *Cicer*, *Vicia* und *Lupinus* aber stärker als Ca und Ba absorbiert.

Br und J drangen überhaupt nicht oder viel weniger als K in Hefezellen und *Cicer*-Keimlinge ein; CN wurde dagegen sehr wenig, aber immer mehr als K absorbiert.

Das Weinsäureanion trat bei Meeresalgen schneller, bei Hefezellen langsamer als NH_4 ein; das Oxalsäureanion drang nicht oder in sehr bescheidener Menge ein.

Interessant sind auch einige die absolute Aufnahme betreffende Beobachtungen, wie die reiche Absorption von Ca bei Meeresalgen, die beschränkte Absorption desselben Kations bei Leguminosen, die geringe Aufnahme von SO_4 und NH_4, das Nichteindringen in Hefezellen des von grünen Pflanzen gierig absorbierten Mg usw.

Natürlich gelten diese Beobachtungen vorläufig nur für die genannten Versuchsbedingungen[1]).

3. Mit Chloralhydrat schwach narkotisierte Pflanzen nahmen meistens weniger Kation als völlig tätige, wenn es sich um solche Kationen handelte, die in gleichartige, nicht narkotisierte Zellen eindringen. Für schwer permeierende Kationen galt aber oft das Gegenteil. Wir sind daher noch nicht imstande, die allgemeine Gültigkeit des von Höber (1907), Lillie, Osterhout und anderen Forschern aufgestellten Salzes zu erkennen, wonach Anaesthetica die Permeabilität für Elektrolyte verringern.

Der Widerspruch läßt sich möglicherweise dadurch erklären, daß die antagonistisch wirksame Konzentration des Narkotikums je nach der Ionennatur schwankt; für schädliche Kationen dürfte sie tiefer liegen als für unschädliche, weil die direkte Beobachtung lehrt, daß die toxischen Wirkungen von Kation und Anaestheticum sich oberhalb einer bestimmten Konzentration addieren. Da anderseits die toxische Konzentration je nach der Pflanzenart schwankt, so war eine gleichsinnige Beeinflussung giftiger Ionen durch Chloralhydrat bei meinen Versuchen kaum zu erwarten.

Eine Erklärung für die ungleiche Beeinflussung der Aufnahme seitens des Chloralhydrates würde sich auch aus der Berücksichtigung der hydrolytischen Spaltung der Schwermetallsalze ergeben (Kap. VIII).

Bei den angewandten Konzentrationen von Salz und Anaestheticum wurde die Aufnahme folgender Kationen in abnehmender Reihe von Chloralhydrat verringert:

$$K > Mg > Ca > NH_4 > Al > Zn > Fe > Mn,$$

während nach der Förderung der Aufnahme eine zweite Reihe aufzustellen wäre:

$$Ca < Mg < Li < NH_4 < Zn < Al < Mn < Fe < Ba < Cu.$$

Wir finden mehrere Kationen in beiden Reihen, da z. B. Mg von Hefezellen, Ca von *Cicer* und *Vicia*, NH_4 von den meisten grünen Pflanzen unter schwacher Narkose in beträchtlicherer Menge als unter normalen Bedingungen aufgenommen wurden. Die Hemmung, resp. Förderung durch Chloralhydrat wird übrigens auch von der Anionennatur beeinflußt.

---

1) Das Nichteindringen eines Iones bei der verfolgten Versuchsmethode schließt natürlich nicht aus, daß bei längerem Kontakt beträchtliche Mengen absorbiert werden können: Vgl. Kap. VII.

Dieselben Erscheinungen traten bei der Anionaufnahme auf; nach der Einwirkung des Chloralhydrates ließen sich die Anionen bei den angewandten Konzentrationen in folgende Reihen ordnen:

Hemmung der Aufnahme durch Chloralhydrat:

$$\text{tart.} > NO_3 > PO_4 > SO_4 > CN.$$

Förderung der Aufnahme durch Chloralhydrat:

$$SO_4 < Cl < Br < J < AsO_4 < \text{oxal.}$$

Solche Beeinflussungen waren manchmal ganz erheblich; so wurde K von Hefezellen bei Gegenwart von Chloral überhaupt nicht absorbiert, während Mg, Cu, J, AsO_4, Oxalsäure nur in die schwach narkotisierte Hefezelle eindrangen; ähnliches geschah für Ba bei *Azolla* und *Ulva*, für NH_4 bei *Cicer* und *Valonia*, für Br und AsO_4 bei *Cicer* usw.

Halten wir nur den physiologischen Erfolg im Auge, so finden wir unter den von schwach narkotisierten Zellen spärlicher aufgenommenen lauter ernährende oder irgendwie nützliche Ionen, während die schädlichen oder im weiteren Sinne die von der völlig tätigen Pflanze nicht begehrten Ionen in narkotisierte Zellen leichter eindrangen. Wir haben also im Vergleich der Absorptionseigenschaften einer Zelle mit dem Verhalten einer gleichen, schwach narkotisierten eine schnelle Methode, um die von einer Pflanzenart begehrten resp. verschmähten Ionen aufzufinden, sofern man nur die statischen (habituellen) Eigenschaften studieren will, d. h. ohne die ernährungsphysiologischen Komplikationen zu berücksichtigen.

3. Da die Permeabilität bei schwacher Narkose für beide Ionen eines Salzes oft in entgegengesetztem Sinne schwankt, so kann bei Gegenwart von Chloralhydrat ein dem Grenzwert etwas näheres Aufnahmeverhältnis oder eine äquivalente Ionenaufnahme erreicht werden. Vgl. $ZnSO_4$ und $FeSO_4$ bei *Azolla*, CaCl bei *Allium*, $Mg(NO_3)_2$, $Al(NO_3)_3$ und KH_2PO_4 bei *Cicer*, KNO_3, $Al(NO_3)_3$ und $(NH_4)_2HAsO_4$ bei *Vicia*, $CaCl_2$ bei Hefe, $ZnSO_4$ bei *Valonia* usw.

Man kann sich aber durch Vergleich verschiedener Versuche oder ungleicher Konzentrationen überzeugen, daß die Annäherung des Aufnahmeverhältnisses an den Grenzwert lediglich eine Folge der ungleichen Beeinflussung der Aufnahme beider Ionen durch das Anästhetikum ist, keineswegs aber auf erhöhter Aufnahme undissoziierter Salzmoleküle beruht. Bei der starken Verdünnung ist auch eine Verringerung der Ionisierung durch Chloral ausge-

schlossen; übrigens dürfte dieser in wässeriger Lösung hydrolysierte Stoff die Ionensumme erhöhen.

Wir kommen also zum Schlusse, daß eine äquivalente Aufnahme beider Ionen eher von schwach narkotisierten Zellen, wo das Wahlvermögen vorübergehend aufgehoben ist, als von der völlig tätigen Zelle zu erwarten ist.

4. Trotz des Bestrebens des lebendigen Protoplasten, den Eintritt schädlicher Ionen zu verhindern, wurde zuweilen eine erhebliche Penetration giftiger Ionen beobachtet; dann aber gestattete die mikroskopische Kontrolle eine Störung der Permeabilitätsverhältnisse nachzuweisen. Das geschah z. B. bei *Azolla, Cicer* und *Vicia* in $ZnSO_4$, bei Hefezellen in $BaCl_2$ und $Zn(NO_3)_2$, bei *Ulva* und *Valonia* in $BaCl_2$ und $Ba(NO_3)_2$. Noch mehr hatte das Wahlvermögen in Lösungen von $BaCl_2$ + Chloral bei *Allium*, *Vicia, Ulva* und *Valonia,* bei $Ba(NO_3)_2$ + Chloral bei *Ulva* und *Valonia,* von $MnSO_4$ + Chloral und $FeSO_4$ + Chloral bei Hefezellen, von $(NH_4)_2HPO_4$ + Chloral bei *Vicia,* von $Zn(NO_3)_2$ + Chloral bei Hefezellen usw. gelitten.

Andererseits können einige Pflanzen erhebliche Mengen solcher Ionen aufnehmen, welche für andere Arten giftig sind; eine systematische Untersuchung des spezifischen Wahlvermögens gegenüber allen möglichen Ionen gehört aber nicht in den Rahmen dieser Arbeit.

III. Änderung der chemischen Reaktion der Außenlösung infolge der Ionentrennung.

Die ungleiche Aufnahme beider Ionen eines Salzes muß eine Änderung des H-Ionen- resp. OH-Ionengehaltes der Außenflüssigkeit herbeiführen. Eine große Reihe von Erfahrungen an Wasser-, Sand- und Pilzkulturen zeigt, daß in manchen Fällen eine deutliche Ansäuerung resp. Alkaleszenzsteigerung der Außenlösung stattfindet. Die Ausscheidung von Ca- und Mg-Ionen, welchen trotz der Einwände Ruhlands nach den übereinstimmenden Angaben von Nathanson, Meurer, Niklewski (1909), True und Bartlett (1912), Maschhaupt (1911) sehr wahrscheinlich eine regulatorische Bedeutung zukommt, schließt nicht aus, daß unter Umständen eine Änderung des H^+-Gehaltes in der Außenlösung meßbar wird, um so mehr als die Ionenausscheidung erst als Folge der ungleichen Einwanderung anderweitiger Ionen einsetzen dürfte.

Entsprechende Versuche sind von mir an Keimpflanzen der Feldbohne und Lupine und an *Cystosira amentacea* angestellt worden. Bei Keimpflanzen konnten die Ausschläge durch Titrierung nachgewiesen werden, um so mehr als alle Salze in Regenwasser gelöst wurden, um den störenden Einfluß der Bikarbonate zu vermeiden.

Tabelle VII.

Vicia Faba. 8 Stunden. 500 ccm. Temp. 16—18°.
30-tägige Keimpflanzen. Werte für 100 mg Wurzeltrockengewicht in 100 ccm Lösung.

Salz	Konzentration	Aufgenommener Prozentsatz		Absorbierte mg-Ionen		Variation der	
		Kation	Anion	Kation	Anion	Gesamtsäure ccm $^1/_{10}$ norm.	starken Basen ccm $^1/_{10}$ norm.
$CaCl_2$	0,05 mol.	3,6	16,2	0,18	1,62	— 4,8	+ 3
„	+ Chloralhydrat	5,1	7,5	0,26	0,43	— 5,2	+ 2,25
$BaCl_2$	0,05 mol.	10,7	11,6	0,53	1,16	— 0,75	+ 0,375
„	+ Chloralhydrat	17,9	25,0	0,99	2,50	— 0,9	+ 0,375
$Ca(NO_3)_2$	0,05 mol.	2,6	36,9	0,13	3,69	— 5,4	+ 1,5
„	+ Chloralhydrat	19,5	29,3	0,98	2,21	— 4,95	+ 1,5
$Ba(NO_3)_2$	0,05 mol.	4,7	41,9	0,23	4,19	— 3,45	+ 1,5
„	+ Chloralhydrat	7,0	19,0	0,35	1,90	— 3,15	+ 2,25
$MgSO_4$	0,05 mol.	37,5	2,1	1,88	0,11	+ 0,3	— 1,5
„	+ Chloralhydrat	9,2	8,3	0,46	0,41	+ 0,6	— 0,75
$ZnSO_4$	0,05 mol.	5,0	6,7	0,25	0,33	— 0,75	— 1,5
„	+ Chloralhydrat	8,0	8,4	0,40	0,42	+ 0,75	— 3,75
$(NH_4)_2HPO_4$	0,05 mol.	45,1	54,6	4,51	2,76	+ 1,5	+ 0,75
„	+ Chloralhydrat	45,1	46,4	4,51	2,34	+ 0,75	— 0,75
$(NH_4)_2HAsO_4$	0,05 mol.	15	12,5	1,5	0,63	— 0,75	— 2,25
„	+ Chloralhydrat	16,5	14,7	1,65	0,73	+ 0,75	— 2,0

Bei Bohnenkeimlingen (Tab. VII) nahm die Gesamtsäure (mit $^1/_{10}$ normal NaOH und Lackmus titriert) in Lösungen von $CaCl_2$, $Ca(NO_3)_2$ und $Ba(NO_3)_2$ ab, wo das Anion stärker als das Kation absorbiert wurde; in Lösungen von Sulfaten, Phosphaten und Arsenaten, wo das Kation mehr oder ungefähr gleich stark wie das Anion aufgenommen wurde, nahm die Azidität zu. Eine strenge

Proportion zwischen Ionenabsorption und Variationen der Azidität war nicht zu beobachten; die schwach narkotisierten Wurzeln verhielten sich ungefähr wie die völlig tätigen.

Die Kontrolltitration mit H_2SO_4 und Methylorange (starke Basen) zeigte eine Steigerung der starken Basen (Ca, Ba) dort an, wo die Säure (Cl, NO_3) abnahm und umgekehrt (Mg aus $MgSO_4$). Ausnahme machten $ZnSO_4$ und $(NH_4)_2HAsO_4$, wo Gesamtsäure und starke Basizität gleichzeitig abnahmen, und $(NH_4)_2HPO_4$, wo Gesamtsäure und starke Basizität gleichzeitig zunahmen. Im ersten Falle hatten wahrscheinlich die Wurzeln schwache Basen ausgeschieden, um die schwache Azidität der Salze zu neutralisieren: im zweiten Falle dürften aber schwache Säuren ausgetreten sein, um die Alkaleszenz des Ammonphosphates zu neutralisieren.

Man könnte darin ein Bestreben der Zelle sehen, eine günstige H^+-Konzentration in der Außenlösung wieder herzustellen, um so mehr als bei Gegenwart von Chloral die Reaktion ausblieb; bei den übrigen Salzen hätte ihre Verwirklichung vielleicht längere Zeit erfordert[1]).

Die Lupinenkeimlinge zeigten ungefähr dasselbe Verhalten. Die ungleiche Ionenaufnahme ruft zunächst eine Änderung des H^+-Ionengehaltes der Außenflüssigkeit hervor, welche im Zurückbleiben eines Ions des dargereichten Salzes ihre nächste Erklärung findet (vgl. Kap. VIII).

Cystosira amentacea. Eine lange Versuchsreihe wurde mit je 25 g dieser Alge in Gemischen von 125 ccm 0,5 Mol. NaCl und 125 ccm 0,5 resp. 0,25 Mol. des betreffenden Salzes ausgeführt. Alle Salzlösungen wurden mit Regenwasser hergestellt; K, Na, Li und Mg waren also nicht balanciert. Jeder Versuch dauerte zwei Stunden. Ich bestimmte den H-Ionengehalt vor und nach dem Kontakt mit Hilfe der Indikatorenreihe nach Sörensen, außer bei den letzten fünf Salzen, welche mit $^1/_{10}$ normal H_2SO_4 und Alizarin direkt titriert wurden (Tab. VIII).

Da ich mich sehr kurz fassen muß, so sei nur bemerkt, daß in Gemischen mit Chloriden die Zunahme der H-Ionen von der Mehraufnahme von K, Ca und Ba und von einer schnellen Einwanderung der Na-Ionen abhängen mußte, während Cl meistens zurückblieb.

---

1) Vgl. die Erfahrungen über Aufnahme von Ammonphosphat bei Severini und mir (1910); die Versuche von Nathansohn und Meurer dauerten einen Tag und darüber.

Tabelle VIII.

Cystosira amentacea. 25 g in 250 ccm. 2 Stunden. Temp. 20°.

Salz	Konzentration mol. : Liter	Absorbierte mg-Ionen		H^+-Ionen		0,05 % Chloralhydrat			
						Absorbierte mg-Ionen		H^+-Ionen	
		Kation	Anion	vorher	nachher	Kation	Anion	vorher	nachher
$NaCl$	0,5	4,45	1,58	$0,8 \cdot 10^{-9}$	$0,45 \cdot 10^{-5}$	2,78	3,16	$0,8 \cdot 10^{-9}$	$0,22 \cdot 10^{-5}$
KCl	0,25	3,54	0,98	$0,32 \cdot 10^{-9}$	$0,45 \cdot 10^{-5}$	1,41	2,0	$0,32 \cdot 10^{-9}$	$0,11 \cdot 10^{-5}$
$CaCl_2$	0,125	1,08	0,45	$0,16 \cdot 10^{-9}$	$0,45 \cdot 10^{-5}$	0,97	2,0	$0,16 \cdot 10^{-9}$	$0,22 \cdot 10^{-5}$
$BaCl_2$	0,125	0,78	0,48	$0,32 \cdot 10^{-9}$	$0,22 \cdot 10^{-5}$	0,25	2,7	$0,32 \cdot 10^{-9}$	$0,22 \cdot 10^{-5}$
KNO_3	0,25	2,2	8,7	$0,16 \cdot 10^{-9}$	$0,45 \cdot 10^{-5}$	0,47	7,1	$0,16 \cdot 10^{-9}$	$0,22 \cdot 10^{-5}$
$Mg(NO_3)_2$	0,125	0,36	3,2	$0,60 \cdot 10^{-9}$	$0,22 \cdot 10^{-5}$	0,22	4,9	$0,60 \cdot 10^{-9}$	$0,22 \cdot 10^{-5}$
$Ca(NO_3)_2$	0,125	0,89	4,1	$0,32 \cdot 10^{-9}$	$0,22 \cdot 10^{-5}$	1,73	5,9	$0,32 \cdot 10^{-9}$	$0,22 \cdot 10^{-5}$
K_2SO_4	0,125	1,19	0,22	$0,4 \cdot 10^{-10}$	$0,22 \cdot 10^{-5}$	0,23	0,04	$0,4 \cdot 10^{-10}$	$0,28 \cdot 10^{-6}$
$(NH_4)_2SO_4$	0,125	2,6	0,23	$0,22 \cdot 10^{-5}$	$0,22 \cdot 10^{-5}$	2,01	0,03	$0,22 \cdot 10^{-5}$	$0,11 \cdot 10^{-5}$
$MgSO_4$	0,125	1,75	0,13	$0,4 \cdot 10^{-10}$	$0,22 \cdot 10^{-5}$	1,08	0,05	$0,4 \cdot 10^{-10}$	$0,11 \cdot 10^{-5}$
$ZnSO_4$	0,125	1,65	0,39	$0,22 \cdot 10^{-5}$	$0,11 \cdot 10^{-5}$	2,22	1,07	$0,22 \cdot 10^{-5}$	$0,22 \cdot 10^{-5}$
$MnSO_4$	0,125	0,40	0,3	$0,32 \cdot 10^{-9}$	$0,11 \cdot 10^{-5}$	0,22	0	$0,32 \cdot 10^{-9}$	$0,22 \cdot 10^{-5}$
KH_2PO_4	0,125	2,97	1,99	$0,42 \cdot 10^{-3}$	$0,9 \cdot 10^{-5}$	0,23	1,91	$0,42 \cdot 10^{-3}$	$0,45 \cdot 10^{-5}$
$(NH_4)_2HPO_4$	0,125	3,6	2,23	$*1,25 \cdot 10^{-2}$	$*1,05 \cdot 10^{-2}$	3,1	4,64	$*1,25 \cdot 10^{-2}$	$*1,1 \cdot 10^{-2}$
LiH_2PO_4	0,125	14,06	1,98	$*0,32 \cdot 10^{-2}$	$*0,37 \cdot 10^{-2}$	13,0	5,82	$*0,32 \cdot 10^{-2}$	$*0,32 \cdot 10^{-2}$
$(NH_4)_2HAsO_4$	0,125	2,9	0	$*0,81 \cdot 10^{-2}$	$*0,65 \cdot 10^{-2}$	2,2	0,88	$*0,81 \cdot 10^{-2}$	$*0,6 \cdot 10^{-2}$
$(NH_4)_2$ tart.	0,125	2,2	3,65	$*0,3 \cdot 10^{-2}$	$*0,2 \cdot 10^{-2}$	1,9	0,89	$*0,3 \cdot 10^{-2}$	$*0,2 \cdot 10^{-2}$
$(NH_4)_2$ oxal.	0,125	2,8	0,23	$*0,17 \cdot 10^{-2}$	$*0,12 \cdot 10^{-2}$	2,8	0,23	$*0,17 \cdot 10^{-2}$	$*0,09 \cdot 10^{-2}$

Die mit einem * bezeichneten Angaben sind OH-Ionenwerte.

Bei allen Gemischen mit Nitraten nahmen die H-Ionen zu, obwohl NO_3 sehr schnell eindrang; es ging aber eine starke Na-Aufnahme vonstatten, während Cl draußen blieb oder gar ausgeschieden wurde. Ähnliches war von Nathanson an *Codium* in reinen $NaNO_3$-Lösungen beobachtet worden. Der stärkste Ionenaustausch fand im Gemisch $NaCl + KNO_3$ statt, wo die einwertigen Kationen von keinem mehrwertigen balanciert waren.

Bei Sulfatgemischen nahmen die H^+-Ionen zu und es wurden wirklich alle Kationen stärker als SO_4 aufgenommen. Auffälligerweise war in allen Lösungen mit Chloriden, Nitraten und Sulfaten ungefähr die gleiche Reaktion nach 2 Stunden hergestellt; ich kann hinzufügen, daß nach weiteren 22 Stunden derselbe Wert des H^+-Ionengehaltes beibehalten war. Die Alge hatte in zwei Stunden die günstige H-Ionenkonzentration in der Umgebung trotz und während der ungleichen Ionenabsorption herzustellen vermocht. Ähnliches fand in Gemischen mit Arsenat, Tartrat und Oxalat statt.

Anders ging die Sache bei Phosphaten. *Cystosira* nahm viel mehr K, NH_4 und Li als HPO_4: Chloralhydrat verhinderte die Kationaufnahme, förderte die HPO_4-Absorption. Trotzdem nahm der H^+-Gehalt bei Darreichung von KH_2PO_4 und LiH_2PO_4 ab, während die Zunahme der Azidität in Gemischen mit Ammonphosphat parallel der Mehraufnahme von NH_4 verlief. Das Bestreben der Alge, eine günstige Reaktion der Außenlösung einzuhalten, war nur im KH_2PO_4-Gemisch erfolgreich: in den übrigen Gemischen hatten aber die Objekte offenbar gelitten, da sie nach Übertragung in Seewasser nicht weiter wuchsen.

Die ungleiche Ionenaufnahme führt also erhebliche Änderungen der Reaktion der Außenlösung herbei: bei Keimpflanzen schon sichtbar und bei *Cystosira* noch klarer war das Bestreben, eine günstige Konzentration der H-Ionen nach Übertragung in das neue Medium schnell herzustellen, was in allerlei Gemischen erfolgte, solange die Permeabilitätsverhältnisse nicht dauernd (irreversibel) gestört waren.

IV. Gegenseitige Beeinflussungen der Ionen bei der Aufnahme.

Die Aufnahme begehrter Kationen kann bei Gegenwart schädlicher Anionen beschränkt sein. So wurde K von Erdpflanzen und Hefezellen aus dem Chlorid, Bromid, Jodid, Cyanid und Arsenat weniger als aus dem Nitrat, Sulfat und Phosphat, NH_4 von Hefe-

zellen aus dem Arsenat und Oxalat weniger als aus dem Phosphat und Tartrat, Ca aus $CaCl_2$ weniger als aus $Ca(NO_3)_2$ absorbiert. Ebenso kann die Aufnahme schnell eindringender Anionen von der Begleitung unpermeierender Kationen herabgesetzt werden. Wir sehen z. B., daß NO_3 bei Gegenwart von Ba, Zn, Mn, Cu, Al, oft auch von NH_4, in geringerer Menge als in Begleitung mit K, Ca, Mg einwanderte: SO_4 wurde von einigen Objekten aus Zink- und Ammonsulfat spärlicher als aus Kalium- oder Magnesiumsulfat beschlagnahmt usw.

Seltener ist das entgegengesetzte Verhalten, d. i. die Förderung der Aufnahme eines schädlichen Ions durch Begleitung mit einem leicht permeierenden Antiion: so trat Cl aus KCl reichlicher als aus $CaCl_2$ und $BaCl_2$ in Hefezellen, aus $CaCl_2$ mehr als aus $BaCl_2$ bei *Ulva*, NH_4 aus Phosphat und Tartrat leichter als aus dem Oxalat bei *Ulva* und *Valonia* ein. Es kamen auch Fälle einer Steigerung der Aufnahme unschädlicher Ionen bei Gegenwart schädlicher Antiionen, so von SO_4 aus Zink-, Mangan- und Aluminiumsulfat bei *Cicer*, *Vicia* und *Ulva*.

Wir können uns fragen, ob diese gegenseitigen Beeinflussungen beider Ionen eines Salzes nicht zugunsten einer Molekülaufnahme sprechen. Zunächst kommen diese Fälle zu spärlich vor, um einen Schluß gegen die gesonderte Ionenaufnahme daraus ziehen zu können. Oft dürfte die ungleiche Dissoziation von Salzen mit einem gemeinsamen Ion ausreichen, um die Aufnahmedifferenz zu erklären. Bei hydrolytisch dissoziierten Salzen, wie Phosphaten, Arsenaten, Zn-, Al-Salzen u. a., wird sich auch die Wirkung der Wasserstoffe oder Hydroxylionen hinzugesellen.

Im letzten Falle, vielleicht in allen Fällen ist eine Permeabilitätsänderung zu erwarten, welche auch die Absorption anderweitiger Ionen entsprechend verändern läßt. Die dabei mitspielenden Variationen der chemischen und physikalischen Eigenschaften der wirksamen Oberflächen wären in jedem einzelnen Falle zu verfolgen; da alles in dieser Hinsicht zu erforschen bleibt, so halte ich irgend einen Schluß bezüglich der näheren Ursachen der gegenseitigen Ionenwirkungen als verfrüht. Demselben Bereich von Erscheinungen gehören wohl auch die antagonistischen Ionenwirkungen, die Beeinflussung der biologischen Kationenwirkungen durch die Natur des Anions und der Antagonismus zwischen Anaesthetica und Elektrolyten an. Eine allgemeine Darstellung der gemeinsamen Kausalfaktoren ist im Kap. VIII versucht worden.

V. Die Ionenaufnahme in balancierten und unbalancierten Lösungen.

Über die Bedeutung balancierter Lösungen für die Regulation der Zellpermeabilität, die Absorptionserscheinungen usw. besitzen wir eine reiche Literatur, welche mit den Beobachtungen von Loeb an Seetieren und von Loew an Keimpflanzen beginnt und in neuerer Zeit durch die Forschungen von Osterhout (1907—14), Benecke (1907), Hansteen (1908—10), Schreiner und Skinner (1910), Maschhaupt (1911), True und Bartlett (1912), Szücs (1912—13), Mac Cool (1913) u. a. erheblich vermehrt wurde.

Zu Untersuchungen über die Erhaltung der normalen Permeabilitätsverhältnisse in balancierten, resp. unbalancierten Lösungen sind Meeresalgen sehr geeignet, da diese Organismen an das vorzüglich balancierte Seewasser gewöhnt sind. Ich stellte zunächst dasselbe Algenmaterial in das übliche Gemisch von 9 Teilen Seewasser und 1 Teil 0,5 mol. oder 0,25 mol. Salzlösung, resp. in die reine 0,5 mol. oder 0,25 mol. Salzlösung; allerdings war im zweiten Falle die Konzentration der fraglichen Ionen bis 10 mal höher als im Gemisch mit Seewasser (Tab. IX).

Trotz der viel stärkeren Aufnahme der einzelnen Ionen trat in den reinen Salzlösungen die Unabhängigkeit der Aufnahme von Kation und Anion ebenso klar wie in den Seewassergemischen hervor, und zwar übten die Algen ihr Vermögen, entweder das Kation oder das Anion stärker zu absorbieren, in beiden Fällen in gleichem Sinne aus.

Die prozentische Aufnahme war aber für die allermeisten Ionen in der reinen Salzlösung geringer, oft viel beschränkter als im Seewassergemisch; die Kationaufnahme wurde meistens stärker als die Anionabsorption verringert. Es liegt darin eine Folge der beträchtlichen Steigerung der Partialkonzentration vor, da die relative Absorption beim Überschreiten einer gewissen Konzentration meistens verringert wird. Jedenfalls zeigt diese Tatsache, daß auch in reinen Salzlösungen — soweit sie hypotonisch sind — *Ulva* und *Valonia* das Wahlvermögen beibehalten. Eine Steigerung der Ionenpermeabilität war auch bei Anwendung der unbalancierten KNO_3- und NH_4NO_3-Lösungen im Einklang mit früher berichteten Erfahrungen an Keimlingen und *Cystosira* nicht zu beobachten.

Nur das giftige Zn und die wenig begehrten SO_4- und NH_4-Ionen wurden manchmal aus der reinen Salzlösung relativ reich-

licher als aus dem Seewassergemisch aufgenommen; da aber in diesen Fällen eine, wenn auch sehr leichte, Beschädigung nicht zu vermeiden war, wie das Sistieren des Wachstums nach Übertragung in Seewasser lehrte, so konnte die Steigerung der Permeabilität ebensogut von der Konzentrationszunahme der schädlichen Ionen wie vom Mangel an antagonistischen Ionen abhängen.

Tabelle IX.

Salzlösung	*Valonia utricularis*				*Ulva Lactuca*			
	Aufgenomm. Prozentsatz		Absorbierte mg-Ionen		Aufgenomm. Prozentsatz		Absorbierte mg-Ionen	
	Kation	Anion	Kation	Anion	Kation	Anion	Kation	Anion
$CaCl_2$ + Seewasser .	—	—	—	—	76,2	0	2,73	0
„ , rein	—	—	—	—	68,1	2,78	17,03	1,39
KNO_3 + Seewasser .	24,7	30,3	1,46	1,52	29,5	44,5	1,73	2,22
„ , rein	15.4	18,5	7,72	9,29	22.3	24,2	11,15	12,13
$LiNO_3$ + Seewasser .	47,4	46,7	2,37	2,33	—	—	—	—
„ , rein	60,5	25,3	30,24	12,67	—	—	—	—
NH_4NO_3 + Seewasser	—	—	—	—	17,7	44,1	0,87	2,21
„ , rein . . .	—	—	—	—	4,0	32,2	2	16,13
$Ca(NO_3)_2$ + Seewasser	67,8	50,6	2,42	2,53	—	—	—	—
„ , rein . . .	33,2	36,3	8,3	19,31	—	—	—	—
$Ba(NO_3)_2$ + Seewasser	25,3	19,6	0,64	0,99	—	—	—	—
„ , rein . . .	19,1	37,0	4,97	18,52	—	—	—	—
$Mg(NO_3)_2$ + Seewasser	70,7	64,8	5,34	3,24	—	—	—	—
„ , rein . . .	50,0	21,0	12,49	1,52	—	—	—	—
$(NH_4)_2SO_4$ + Seewasser	10,66	3,76	0,53	0,21	4,88	9,17	0,24	0,51
„ , rein . . .	32,26	7,31	16,12	1,83	4,0	9,58	2	2,40
$ZnSO_4$ + Seewasser .	24,18	11,39	0,60	0,63	—	—	—	—
„ , rein	28,8	26,08	7.2	6,10	—	—	—	—
KH_2PO_4 + Seewasser	28,4	58,6	0,97	1,47	—	—	—	—
„ , rein . . .	9,2	21,1	2.31	5,28	—	—	—	—

Weitere Versuche mit Gemischen von 5 Teilen 0,5 mol. NaCl und 5 Teilen halb- oder viertelmolekularer Salzlösung im Vergleich zum Seewassergemisch führten zu denselben Ergebnissen; nur war die Permeabilitätszunahme für NH_4, Zn, Li und SO_4 in reinen Lösungen viel größer, was im Lichte der Antagonismustheorie auf dem Vorhandensein der unbalancierten Na-Ionen beruhen konnte (Tab. X).

Tabelle X.

Valonia utricularis. 10 g in 100 ccm. 2 Stunden. Temp. 16—18°.

Salzlösung 50 ccm + 50 ccm	Aufgenommener Prozentsatz		Absorbierte mg-Ionen		Aufnahmeverhältnis
	Kation	Anion	Kation	Anion	
$LiNO_3$ + Seewasser . . .	47,4	46,7	11,9	11,7	1,02
„ + NaCl	100	46,8	25,0	11,7	1,12
NH_4NO_3 + Seewasser . .	8,89	45,9	22,2	11,5	0,19
„ + NaCl	9,33	38,7	2,3	9,7	0,24
$Ca(NO_3)_2$ + Seewasser . .	67,8	50,6	8,88	12,6	0,70
„ + NaCl	22,0	48,0	2,75	12,0	0,23
$Ba(NO_3)_2$ + Seewasser . .	25,3	39,2	3,2	9,9	0,32
„ + NaCl . . .	19,3	30,6	2,42	7,6	0,32
$Mg(NO_3)_2$ + Seewasser . .	70,7	64,8	10,81	16,2	0,67
„ + NaCl . . .	49,7	42,8	6,21	10,8	0,53
$(NH_4)_2SO_4$ + Seewasser . .	10,88	3,74	2,7	0,53	5,09
„ + NaCl . . .	13,64	11,03	3,4	1,38	2,46
$MgSO_4$ + Seewasser . . .	51,93	9,14	7,94	1,30	6,11
„ + NaCl	49,2	33,5	6,16	4,18	1,47
$ZnSO_4$ + Seewasser . . .	24,11	11,39	3,0	1,62	1,85
„ + NaCl	32,37	50,0	4,04	6,26	0,65

Wie dem auch ist, so zeigen doch unsere Versuche, daß eine getrennte (wählerische) Aufnahme von Kation und Anion auch in unbalancierten Lösungen erfolgen kann: das Wahlvermögen wird nur quantitativ, nicht aber dem Sinne nach verschoben.

VI. Einfluß der Konzentration.

Für die ernährungswichtigen Ionen NO_3, PO_4, K und NH_4 existiert nach Schreiner und Skinner (1910), Pouget und Chouchak (1910—12) ein Konzentrationsoptimum, welches die maximale Absorption durch Keimpflanzen gestattet; in stark verdünnten Lösungen geht die Absorption sehr träge vor sich und herrscht meistens Exkretion; bei ultraoptimaler Konzentrationssteigerung läßt die Absorption nach. Nach True und Bartlett (1912) kommt eine bestimmte Konzentration von $Ca(NO_3)_2$ und $Mg(NO_3)_2$ oder einem Gemische beider Salze vor, wo die Absorption

von der Ausscheidung balanciert wird; unterhalb dieser Konzentration überwiegt die Ausscheidung, oberhalb die Absorption, welche schließlich ein tiefes Sinken der Außenkonzentration unterhalb des Gleichgewichtswertes herbeiführt. Interessant sind auch die Beobachtungen von de Rufz de Lavison (1911), welche die Impermeabilität des Protoplasmas für eine Reihe schädlicher Salze in stark verdünnten Lösungen dartun, während dieselben Salze in etwas stärkerer Konzentration das Plasma völlig permeabel machen: bei kurzer Wirkungsdauer wird diese reversible Permeabilitätszunahme ohne Schädigung überwunden.

Nach Meurer ändert sich das Aufnahmeverhältnis beider Ionen mit der Konzentration; meistens wird aus verdünnten Lösungen eine relativ größere Ionenmenge als aus konzentrierten aufgenommen. Allerdings waren alle von Meurer untersuchten Ionen unschädlich.

Zahlreiche Beobachtungen über den Einfluß der Konzentration auf das Aufnahmeverhältnis beider Ionen wurden von mir im Laufe dieser Untersuchungen gemacht, als es sich um das Herausfinden der geeignetsten Konzentration handelte; später habe ich diesen Punkt speziell betreffende Versuche mit Kichererbsen, Bohnen, *Ulva* und *Valonia* ausgeführt, wovon nur die Versuche mit *Cicer* hier ausführlich behandelt werden sollen (Tab. XI, S. 716).

Die absolute Aufnahme von Ca, Ba, Mg, Mn, K, NO_3 und SO_4 stieg stetig bei einer Konzentrationszunahme von 0,01 auf 0,2 Mol, d. h. von niederen bis auf beinahe plasmolytische Konzentrationen; für NH_4, Cl und PO_4 finden wir bei einer Konzentration von 0,1 Mol eine geringe Herabsetzung der absoluten Absorption, die dann bei weiterer Konzentrationssteigerung wiederum zunimmt. Eine nähere Betrachtung zeigt, daß die Aufnahme aller Ionen im Gebiete von 0,01 bis auf 0,1 Mol zunächst rasch, dann immer langsamer mit der Konzentration zunimmt, bis eine geringe Konzentrationssteigerung (in der Nähe von 0,1 Mol) überhaupt keine Förderung, bei einigen Ionen (NH_4, Cl, PO_4) sogar eine geringe Herabsetzung der Absorption bedingen würde. Wächst aber die Konzentration oberhalb 0,1 Mol weiter, so nimmt die Absorption aller Ionen wiederum sehr stark zu und nur gegen 0,2 Mol ist ein Nachlassen bei einigen Ionen (Ca, K, Cl, NO_3, PO_4, SO_4) nochmals zu beobachten. Oberhalb 0,1 Mol sind aber die Konzentrationen für *Cicer* beinahe plasmolytisch und können jedenfalls nicht lange ertragen werden, so daß dieses obere Aufnahmegebiet kaum mehr als das normale betrachtet werden kann.

Tabelle XI.

Cicer arietinum. 500 ccm. 8 Stunden. Temp. 15—17°.
Werte für 100 mg Wurzeltrockengewicht in 100 ccm.

Konzentration mol. / Liter	Aufgenommener Prozentsatz		Absorbierte mg-Ionen		Aufgenommener Prozentsatz		Absorbierte mg-Ionen	
	Kation	Anion	Kation	Anion	Kation	Anion	Kation	Anion
	$CaCl_2$				$BaCl_2$			
0,2	10,8	8,6	2,13	3,44				
0,15	10,4	6,5	1,56	1,95				
0,1	8,5	3,1	0,85	0,62	18,4	4,2	1,84	0,84
0,075	8,9	4,9	0,67	0,74	8,9	6,1	0,62	0,91
0,05	10,2	4,5	0,51	0,45	5,6	10,8	0,28	1,08
0,025	19,2	4,0	0,48	0,20	7,3	11,8	0,18	0,59
0,01	25,0	3,5	0,25	0,07	8,4	8,1	0,08	0,16
	NH_4NO_3				$Ba(NO_3)_2$			
0,2	5,6	27,6	1,12	5,52				
0,15	4,2	27,5	0,63	4,13				
0,1	3,4	28,0	0,34	2,80	7,8	25,2	0,78	5,04
0,075	6,0	26,8	0,45	2,01	4,5	23,4	0,33	3,51
0,05	7,6	24,3	0,38	1,22	4,0	19,9	0,20	1,99
0,025	4,1	21,0	0,10	0,52	5,1	8,8	0,13	0,44
0,01	0	14,5	0	0,15	4,9	4,6	0,05	0,09
	$MgSO_4$				$MnSO_4$			
0,2	72,8	15,5	14,55	3,10				
0,15	58,6	13,4	8,70	2,01				
0,1	51,5	12,9	5,15	1,26	30,0	18,0	3,00	1,80
0,075	47,2	14,0	3,54	1,05	24,7	17,5	2,33	1,31
0,05	45,1	14,3	2,26	0,71	22,9	17,2	1,15	0,86
0,025	44,0	13,1	1,10	0,33	20,8	11,5	0,52	0,29
0,01	25,0	12,4	0,25	0,12	19,4	2,9	0,19	0,03
	KH_2PO_4				$(NH_4)_2HPO_4$			
0,2	29,0	41,5	5,80	8,30	29,8	41,3	11,90	8,26
0,15	27,0	39,2	4,05	5,88	22,4	37,8	6,72	5,67
0,1	21,8	32,4	2,18	3,24	19,1	28,0	3,82	2,80
0,075	22,4	44,1	1,68	3,31	27,0	39,2	4,05	2,94
0,05	21,1	47,5	1,05	2,37	30,9	44,9	3,09	2,25
0,025	16,5	43,0	0,41	1,07	20,1	43,0	1,01	1,08
0,01	8,7	35,4	0,09	0,35	5,6	39,5	0,11	0,40

Die relative (prozentische) Aufnahme ergibt ungefähr dasselbe Bild, nur scheiden dabei die Ionen in mehrere Gruppen, je nach der Konzentration, wo die maximale Absorption erreicht wird. Für Ca und Ba liegt sie bei 0,01—0,025, für NH_4 und PO_4 bei 0,05, für K und Cl bei 0,075, für Mg und NO_3 bei 0,1, für SO_4 bei 0,1—0,15 Mol. Die Werte der relativen Aufnahme ergeben im Gebiete von 0,01 bis auf 0,1 Mol eine gute Adsorptionsisotherme; oberhalb 0,1 Mol scheint eine zweite Adsorptionsisotherme vorzuliegen, wenn auch meine Beobachtungen bei höherer Konzentration unzureichend sind. Der physiologisch normalen Absorption entspricht aber nur die erste Adsorptionskurve; Pouget und Chouchak, Szücz und Czapek hatten die Absorptionssteigerung bei zunehmender Konzentration verschiedener Salze bereits als typische Adsorptionsisothermen gedeutet.

Haben diese Kurven für alle Ionen eine ähnliche Gestalt, so fallen dagegen Kardinal- und Wendepunkte auch für die Ionen eines und desselben Salzes kaum zusammen, ein Beweis, daß Kation und Anion gesondert adsorbiert werden. Die Mehraufnahme des Kations (Ca, Ba, Mg) oder des Anions (NO_3, PO_4) war bei allen Konzentrationen im gleichen Sinne zu beobachten; die starken Änderungen des Aufnahmeverhältnisses oberhalb 0,1 Mol waren wohl von der Permeabilitätsänderung der Wurzelzellen beim Verweilen in konzentrierten Lösungen bedingt, was mit den Erfahrungen an unbalancierten Lösungen im Einklang steht.

Die übrigen Versuchsobjekte ergaben im wesentlichen dieselben Ergebnisse.

VII. Verlauf der Ionenaufnahme.

Durch Verfolgung der Deplasmolyse wurde die Durchtrittsschnelligkeit verschiedener Salze von Janse (1888), van Rysselberghe (1899—1901), Pantanelli (1903—1904), Lundegårdh (1911), Osterhout (1912) wiederholt untersucht: Pfeffer (1877) hat auch die momentane Penetration von Säuren und Laugen, Janse von NO_3, van Rysselberghe von NO_3, Cl und SO_4 mikrochemisch festgestellt. Dabei wurde allgemein angenommen, daß die ganzen Salzmoleküle hereintraten: erst die Untersuchungen von Nathansohn und Meurer haben die ungleiche Aufnahmeschnelligkeit der Ionen erwiesen. Von *Codium* wurden NO_3, Cl, SO_4, Na innerhalb einer Stunde zum größten Teil ausgetauscht:

bei den Versuchen mit Knollen- und Wurzelscheiben machten Nathansohn und Meurer die erste Beobachtung meistens nach 1—2 Tagen. Die übrigen Autoren (Pantanelli und Sella, Colin und de Rufz, Plate) untersuchten die Veränderungen der Außenlösung erst nach mehreren Tagen.

Wir haben schon gesehen, daß Ionendurchtritt in wenigen Stunden, bei Hefezellen in wenigen Minuten erfolgt; man könnte danach denken, daß zunächst das ganze Salzmolekül hereindiffundierte, dann aber infolge einer Doppelumsetzung in der Zelle das eine Ion festgehalten, das andere sofort, und zwar in Form eines anderweitigen Salzmoleküls ausgeschieden wurde. Nach diesem auch von Ruhland ausgedachten Mechanismus würden die beobachteten Konzentrationsveränderungen in der Außenlösung ohne Heranziehung der Ionenpermeabilität zu erklären sein. Es war daher von großer Wichtigkeit, den zeitlichen Verlauf der Ionenaufnahme zu verfolgen.

Ich führe hier nur einige Versuche mit Bohnenkeimlingen und *Valonia* an, weil die Besprechung dieser äußerst komplizierten Vorgänge in der Kürze schwer wiederzugeben ist; Versuche an Weizenkeimlingen und *Ulva* mit verschiedenen Salzen lieferten dieselben allgemeinen Ergebnisse.

Es wurden kleine Kulturen mit je drei Keimpflanzen in 150 ccm Lösung benutzt; um zuverlässige Werte zu erhalten, wurden jedesmal die Flüssigkeiten von drei Kulturen vermischt, auf genau 150 ccm gebracht und analysiert. Es waren z. B. von *Vicia* 21 Kulturen für jeden Versuch notwendig (Tab. XII).

Trotz der recht ungleichen Ionenaufnahme haben die Kurven für Kation und Anion meistens dieselbe Gestalt. K, Br, Ba, NO_3 drangen sofort in die Zelle ein, so daß die maximale Absorption in der ersten Stunde bereits erreicht war; darauf wurden diese Ionen zum Teil wieder ausgeschieden und nach 4—16 Stunden war ihr Gehalt in den Zellen auf ein Minimum gesunken, um nachher wiederum langsam zu steigen. Na und PO_4 traten zuerst ziemlich schnell, dann aber langsamer ein und erreichten erst nach 4—8 Stunden das Maximum; dann setzte Exkretion ein und nach 32—64 Stunden fing die Aufnahme wiederum an. Ca, Zn und SO_4 wurden dagegen zunächst langsam, später etwas schneller absorbiert; das Maximum war gegen die achte Stunde erreicht, dann fand Ausscheidung und am zweiten oder dritten Tage wiederum Aufnahme statt.

Tabelle XII.

Vicia Faba. 150 ccm. Temp. 14—16°. Werte für 100 mg. Wurzeltrockengewicht in 100 ccm Lösung.

Versuchsdauer	Aufgenommener Prozentsatz		Absorbierte mg-Ionen		Aufgenommener Prozentsatz		Absorbierte mg-Ionen	
	Kation	Anion	Kation	Anion	Kation	Anion	Kation	Anion
	0,05 mol. KBr				0,025 mol. Na_2HPO_4			
1 Stunde	59,4	30,2	2,97	1,51	53,7	84,6	2,69	2,12
2 Stunden	34,6	21,2	1,73	1,06	58,3	86,3	2,92	2,16
4 „	37,3	22,7	1,87	1,14	65,6	89,6	3,28	2,24
8 „	41,3	24,7	2,07	1,24	70,4	77,8	3,52	1,95
16 „	46,7	26,4	2,34	1,32	56,0	75,5	2,80	1,89
32 „	34,8	18,7	1,74	1,44	65,5	72,5	3,28	1,81
64 „	40,3	19,9	2,02	1,50	75,7	77,0	3,89	1,93
	0,025 mol. $Ca(NO_3)_2$				0,025 mol. $Ba(NO_3)_2$			
1 Stunde	3,2	70,2	0,08	3,51	72,1	62,3	1,80	3,11
2 Stunden	5,8	53,8	0,15	2,69	46,2	41,1	1,15	2,05
4 „	12,4	50,0	0,31	2,50	43,1	38,2	1,08	1,91
8 „	26,7	56,3	0,67	2,82	42,2	34,5	1,05	1,73
16 „	32,9	65,8	0,82	3,29	40,1	42,4	1,00	2,12
32 „	21,8	52,5	0,55	2,63	44,9	48,6	1,12	2,43
64 „	27,2	63,4	0,63	3,17	46,8	57,0	1,17	2,85
	0,025 mol. $(NH_4)_2SO_4$				0,025 mol. $ZnSO_4$			
1 Stunde	0	12,4	0	0,31	1,4	9,8	0,03	0,25
2 Stunden	0	14,5	0	0,36	9,0	12,7	0,22	0,32
4 „	3,5	17,7	0,18	0,44	35,8	13,0	0,85	0,33
8 „	6,9	24,0	0,35	0,60	49,4	19,1	1,23	0,48
16 „	12,3	20,0	0,61	0,50	43,7	14,9	1,09	0,37
32 „	16,2	21,2	0,81	0,53	46,6	15,8	1,14	0,39
64 „	18,1	26,3	0,90	0,66	53,7	17,8	1,34	0,45

Es ist zu bemerken, daß NH_4 in den ersten Stunden absolut nicht einwanderte, später aber in stetiger Weise absorbiert wurde, wodurch 1. die Unhaltbarkeit der Annahme einer Molekülabsorption unter sofortiger Ausscheidung des unwillkommenen Ions und 2. die verschwindend geringe Bedeutung einer interzellularen Ionenadsorption erwiesen werden.

Ferner zeigen diese Versuche, daß 3. Kation und Anion gesondert aufgenommen werden, 4. das Konzentrationsgefälle sich in beiden Richtungen stetig ändert, 5. jedes Ion bis zu einer bestimmten Konzentration aufgenommen, dann teilweise ausgeschieden, dann wiederum absorbiert wird usw. Der Vorgang vollzieht sich daher nach Art einer gehemmten Pendelschwingung, sofern keine ernährungsphysiologische Komplikationen oder toxische, die Permeabilität irrreversibel verändernde Wirkungen eingreifen[1]).

Was hier besonders wichtig erscheint, ist die völlige Unabhängigkeit der Ionenaufnahme trotz einer so verwickelten Reaktion; wir erkennen jetzt auch, warum bei längerer Versuchsdauer ein äquivalenter Verbrauch beider Ionen in bestimmten Fällen zu beobachten ist: Ionen, die man nach mehreren Stunden oder Tagen in der Außenflüssigkeit findet, waren vielleicht absorbiert und wiederum ausgeschieden worden oder es wurde das eine Ion sofort, das andere erst später, aber zuletzt bis zur Äquivalenz aufgenommen. Es absorbierten z. B. Weizenpflanzen aus 1 Liter 0,05 mol. $NaNO_3$:

	mg Ionen Na	mg Ionen NO_3	Verhältnis
in den ersten 24 Stunden:	14,21	30,21	0,47
„ „ weiteren 48 „ :	12,69	0	—
„ „ „ 72 „ :	1,75	0	—
in 6 Tagen:	28,65	30,21	0,95

Die Versuche mit *Valonia*, deren Zellsaftvolumen und -zusammensetzung mit Sicherheit ermittelt werden können, gestatten einen tieferen Einblick in diese merkwürdigen Erscheinungen zu werfen (Tab. XIII).

1 g frischer *Valonia*-Schläuche enthält fast genau 1 ccm Zellsaft. A. Meyer (1891) hat eine Analyse des Zellsaftes von *Valonia* geliefert; ich lasse einen Vergleich seiner Angaben mit meinen Bestimmungen an der zu den hier berichteten Versuchen gebrauchten *Valonia* folgen. 10 ccm Zellsaft enthielten:

	nach A. Meyer (1891)	nach mir (1914)
K	143,6 mg	113,6 mg
Na	4,7 „	34,9 „
Mg	2,4 „	5,12 „
PO_4	1,21 „	1,37 „
SO_4	17,99 „	18,12 „
Cl	131,2 „	148,7 „

1) Reversible Schwankungen der Permeabilität nach Zusatz von Elektrolyten sind von Osterhout (1912) beobachtet worden; vgl. auch Lepeschkin (1908—09), Tröndle (1909—10), Fluri (1910), Lundegårdh (1911) und meine früheren Erfahrungen an Schimmelpilzen (1904), Hefezellen (1905—06), Mucor (1906—07) usw.

Ein empfindlicher Unterschied ist nur beim K und Na zu verzeichnen; die Summe der mg-Ionen war aber im wesentlichen dieselbe (7,9 und 9,0), ein merkwürdiges Beispiel der Konstanz des Wahlvermögens bei dieser Siphonee.

Tabelle XIII.

Valonia utricularis. 10 g in 100 ccm Lösung. Temp. 16—18°.

Versuchsdauer	Aufgenommener Prozentsatz		Absorbierte mg-Ionen		Aufgenommener Prozentsatz		Absorbierte mg-Ionen	
	Kation	Anion	Kation	Anion	Kation	Anion	Kation	Anion
	0,5 mol. KBr				0,25 mol. $CaCl_2$			
15 Min.	10,0	3,8	4,97	1,89	11,4	0	2,84	0
30 „	10,3	3,8	5,13	1,89	22,3	0,09	5,59	0,04
1 Stunde	14,7	2,9	7,33	1,46	37,9	0,2	9,48	0,10
2 Stunden	15,9	2,1	7,96	1,06	40,5	2,0	10,13	1,01
4 „	14,7	1,7	7,33	0,83	40,6	1,4	10,15	0,71
24 „	5,3	2,1	2,65	1,06	40,7	1,2	10,17	0,61
	0,5 mol. NH_4NO_3				10 ccm 0,25 mol. $(NH_4)_2SO_4$ + 90 ccm Seewasser			
15 Min.	2,5	8,1	1,24	4,03	0	0	0	0
30 „	3,0	7,5	1,50	3,77	0	3,8	0	0,21
1 Stunde	3,5	9,6	1,75	4,81	0	3,1	0	0,17
2 Stunden	4,0	10,7	2,0	5,33	4	2,5	0,2	0,14
4 „	6,5	14,0	3,22	7,0	7	1,9	0,35	0,11
24 „	8,5	12,2	4,23	6,8	10	2,8	0,5	0,15
	10 ccm 0,25 mol. $MgSO_4$ + 90 ccm Seewasser				10 ccm 0,25 mol. KH_2PO_4 + 90 ccm Seewasser			
15 Min.	27,9	3,5	2,10	0,20	21,9	42,5	0,74	1,06
30 „	25,7	4,6	1,94	0,26	24,5	53,0	0,83	1,33
1 Stunde	19,5	3,9	1,47	0,22	28,6	61,5	0,97	1,54
2 Stunden	14,6	4,3	1,10	0,24	41,9	83,1	1,42	2,08
4 „	19,6	1,9	1,48	0,11	29,3	64,1	1,0	1,60
24 „	10,3	2,3	0,78	0,13	13,2	29,6	0,45	0,74

Die angeführten Versuche genügen zum Nachweis, daß auch bei *Valonia* die Penetration des Kations vollkommen unabhängig vom Verbrauche des Anions verläuft. SO_4, Br und Cl wurden z. B. zunächst schwach absorbiert, dann wiederum ausgeschieden, obwohl die Außenkonzentration beträchtlich höher war. Mg trat sehr schnell ein und hatte innerhalb 15 Minuten eine höhere Konzentration innerhalb als außerhalb der Zelle erreicht: dieser An-

häufung folgte aber Ausscheidung, dann wiederum Aufnahme usw. Wir haben hier ein Beispiel sehr ungleicher Regulation der Extrameabilität im Vergleich zur Intrameabilität.

NH_4 drang zunächst nicht ein, während doch das SO_4 einwanderte: später fing auch die Ammoniakabsorption an und verlief langsam bis zur Überschreitung des Gleichgewichtes in 24 Stunden. Aus der reinen NH_4NO_3-Lösung, wo die Ammonkonzentration bedeutend höher war, begann die Aufnahme von NH_4 sofort und setzte ununterbrochen fort; trotz der absolut stärkeren Aufnahme war aber nach 24 Stunden das Gleichgewicht noch nicht erreicht.

Ca, K, NO_3, PO_4 wurden schnell und viel über dem Diffusionsgleichgewicht absorbiert bis zu einem Maximum, das gegen die zweite bis vierte Stunde fiel: darauf kamen diese Ionen langsam wieder heraus, die Anhäufung war aber nach 24 Stunden noch erhalten.

Solche überaus schnelle Anhäufungserscheinungen von im Zellsaft nachweisbar keine Fällung eingehenden Ionen und der ganze Verlauf der Aufnahme zeigen, daß es sich kaum um Diffusionsvorgänge, wohl aber um Adsorption handelt. Denn nur im Falle einer Adsorption können die bereits aufgenommenen Ionen an die Außenflüssigkeit gegen die Diffusionskraft, d. h. unter Arbeitsleistung (aktive Ausscheidung) abgegeben werden, wie es im Kap. VIII näher erörtert wird.

Die Aufstellung der erwähnten Bilanzen der Aufnahme und Ausgabe, als wäre die Trennungsschicht zwischen Binnen- und Außenlösung ganz indifferent, hat also nur insofern eine Bedeutung, als sie die Erkennung der Anhäufung, der „aktiven" Ausscheidung und der ungleichen Intra- und Extrameabilität gestattet, die mit einer Diffusions- oder Verteilungstheorie der Ionenaufnahme unvereinbar sind.

VIII. Über die Mechanik der Salzaufnahme.

Bei der Darstellung der empirischen Feststellungen habe ich von Ionenaufnahme und Ionenaustausch vorläufig gesprochen, um die Tatsachen unter Vermeidung längerer Ausdrücke kurz und klar zu beschreiben. Wir wollen jetzt näher betrachten, ob eine Ionenpermeabilität physikalisch verständlich ist und welche Folgen eine solche Ionenscheidung haben würde.

1. Eine Trennung und gesonderte Aufnahme der einzelnen Ionen ist in Anbetracht der ungeheuer starken elektrostatischen Anziehungskraft ohne Lieferung eines entsprechenden Energiequantums nicht denkbar. Doch wird die Entfernung eines einzigen Ions aus der Lösung auch ohne Kraftzufuhr möglich, wenn es zusammen mit einem aus dem Wasser stammenden H^+- oder OH^--Ion verschwindet, was man als Absorption der ganzen Basen- oder Säuremoleküle auffassen könnte (Osterhout 1912). Als Folge sammeln sich in der Außenlösung H^+- oder OH^--Ionen an, je nachdem Kationen (Basen) oder Anionen (Säuren) weggenommen wurden. Das wird von der Erfahrung bestätigt. Bei einer solchen Aufnahme der freien Base und freien Säure in äußerst starker Verdünnung und in ziemlich weiter Unabhängigkeit voneinander würde der äußere und der physiologische Effekt ganz derselbe bleiben, als ob die Zelle die freien Kationen und Anionen aufgenommen hätte, da in der Zelle jedes Ion sofort neue Gleichgewichte mit den dort vorhandenen Ionen eingeht und die H^+- und OH^--Ionen bald Gelegenheit finden, sich zu Wassermolekülen wiederum zu vereinigen.

Auch ein einfacher Ionenaustausch durch Diffusion im Sinne Nathansohns ist unter Voraussetzung gleicher Durchlässigkeit denkbar.

2. Unsere Beobachtungen, insbesondere die über Anhäufung einzelner Ionen weit oberhalb des Diffusionsgleichgewichtes, über den zeitlichen Verlauf der Aufnahme und über den Einfluß der Konzentration haben nachgewiesen, daß es sich kaum um Diffusionsvorgänge handeln kann; es liegen vielmehr typische Adsorptionen an die Plasma- oder allgemein gesagt an die Zellkolloide vor, wobei es zunächst gleichgültig erscheint, ob sich die Plasmakolloide im Hydrogel- oder im Hydrosolzustande befinden (Ostwald, 1911 und Lottermoser, 1911). Eine ähnliche Auffassung wird übrigens von Szücs (1910—12), Endler (1911—12), Czapek (1913) und anderen Forschern vertreten, welche sich in neuerer Zeit mit Adsorptionsvorgängen beschäftigt haben.

Hätte man ein ganz reines, von H- und OH-Ionen freies Adsorbens und eine ganz reine Lösung eines nicht hydrolysierten Salzes vor sich, so wäre sehr wahrscheinlich keine Salzadsorption zu beobachten (vgl. Estrup 1912—14), oder im Falle einer geringfügigen Adsorption dürften beide Ionen im gleichen Verhältnis

adsorbiert werden, wenn auch diese Forderung bisher in äußerst seltenen Fällen experimentell begründet wurde.

Bei den von mir und den übrigen Physiologen angewendeten Salzlösungen in Berührung mit lebendem Plasma hat man aber mit einem OH- und H-Ionen führenden Adsorbens (vgl. Endler 1912) und mit Elektrolytgemischen immer zu tun, da die meisten Salzlösungen hydrolysiert sind und durch bereits gelöste oder vom Versuchsobjekt ausgeschiedene Kohlensäure an Ionenarten bereichert werden. Eine weitere Anzahl von Gleichgewichtskombinationen kommt bei Anwendung mehrerer Salze, wie von balancierten Lösungen, Nährlösungen usw. hinzu. Damit sind aber die Bedingungen für eine Ionentrennung auf der Oberfläche jeder Plasmamizelle gegeben. Bekanntlich genügen Spuren von H- oder OH-Ionen, um eine Membran für wandernde Ionen permeabel zu machen (Elektroendosmose nach Perrin und Girard, 1907 bis 1912), und zwar entscheidet der Sinn der Membranladung über den Durchtritt von Kationen oder Anionen. Ist das Plasma negativ geladen oder enthält die Außenlösung OH-Ionen in solchem Überschuß, daß sich die Plasmaoberfläche sofort negativ lädt, so sammeln sich in beiden Fällen Kationen auf der Grenzschicht an (vgl. Endler, 1912) und werden H-Ionen in entsprechender Menge in der Lösung befreit (Ansäuerung); das Gegenteil geschieht, wenn sich das Plasma positiv gegen die Lösung lädt. Die Ionen treibende, resp. trennende Energie wird dabei vom Adsorptionspotential selbst geliefert, wie es heute kaum mehr zu bezweifeln ist (vgl. Michaelis, 1909, S. 71; Freundlich, 1909, S. 245).

Eine ungleiche Adsorption beider Ionen kann also schließlich in jedem Falle eintreten; denn die Unabhängigkeit der Kation- und Anionaufnahme stellt nur den einfacheren Fall bei der Salzadsorption dar (Estrup, 1914).

Der weitere Nachschub von Ionen zum Ersatz der zuerst adsorbierten minimalen Ionenmengen wird dann vom Diffusionspotential besorgt.

3. Da aber gleichsinnige Ionen sich bei der Adsorption innerhalb weiter Grenzen gegenseitig ersetzen und einander vertauschen können, wofür auch experimentelle Beweise vorliegen, so lassen sich die beobachteten kompensatorischen Ausscheidungen leicht erklären: ein vollständiger Austausch wird aber nur bei gleicher Durchlässigkeit des Plasmas in beiden Richtungen für die vertauschten Ionen möglich sein. Ebenso findet auch die

gegenseitige Hemmung der Aufnahme bei antagonistischen Kationen in der oft zu beobachtenden gegenseitigen Herabsetzung der Adsorption eine Erklärung (Michaelis und Rona, 1908). Die physikalischen Erfahrungen gestatten auch vorauszusehen, daß Austausch und Antagonismus gleichsinniger Ionen einer weitgehenden Abstufung je nach dem Konzentrationsverhältnis fähig sind.

4. Da die Adsorptionsvorgänge sehr rasch verlaufen, so ist rasche Aufnahme der adsorptionsfähigen Ionen zu erwarten, wie ich sie in der Tat für manche Ionen feststellen konnte. In anderen Fällen wurde aber eine im Vergleich zu physikalischen Adsorptionen enorm langsame Aufnahme konstatiert, und für einige Ionen verlief der Vorgang derart, als ob sie erst bei langer Berührung mit dem Plasma die Fähigkeit allmählich erlangt hätten, sich adsorbieren zu lassen.

Eine einheitliche Vorstellung über diese scheinbar widersprechenden Tatsachen läßt sich durch nähere Betrachtung des Absorptionsvorganges im Plasma selbst gewinnen. Wir haben im Plasma ein heterogenes System aus Hydrogelpartikeln oder -Maschen und Hydrosolflüssigkeiten vor uns, wobei man von den sehr wahrscheinlich allgemein vorhandenen, fein verteilten Lipoiden zunächst absehen kann; die Grenzschichten dürften hauptsächlich aus einem, wenn auch stark gequollenen Hydrogel infolge der unvermeidlichen Haptogenmembranbildung bestehen (Pfeffer, 1877, 1890: Lepeschkin, 1913). Die verschiedenen Phasen befinden sich unter einem wechselnden Quellungsdruck, weil in jedem Moment der Quellungsgrad durch die Ionenverteilung zwischen und innerhalb der einzelnen Phasen bestimmt wird; sobald aber die elektrische Ladung schwankt, kann eine Vergrößerung ebenso wie eine Verringerung des Quellungsgrades stattfinden, wie zahlreiche Erfahrungen über Ionenwirkung auf Quellung und Entquellung der Gele erwarten lassen. Dabei spielen aber die befreiten H- oder OH-Ionen wiederum die Hauptrolle. Kommt z. B. negativ geladenes Plasma in Berührung mit Kaliumsulfat, so steuert K aus den besagten Gründen hinein, die hydrolytisch gespaltenen OH-Ionen bewirken aber gleichzeitig eine plötzliche Zunahme der Quellung; d. h. Wasser wird auch mit absorbiert.

5. Die Wasserabsorption kann in bestimmten Fällen die Ionenaufnahme übertreffen; es tritt dann die sogenannte negative Adsorption des gelösten Stoffes ein. Schon 1905 habe ich die Unabhängigkeit der Wasser- und Salzaufnahme bei Keimpflanzen

nachgewiesen (vgl. Pfeffer, 1897, S. 111): obwohl meine Beobachtung späteren Forschern entgangen, ist doch ihre Richtigkeit von Hansteen (1910), Schreiner und Skinner (1910), Pouget und Chouchak (1910—12), Lundegårdh (1911) und Hasselbring (1914) bestätigt worden. Mittels kryoskopischer Messung habe ich dann 1911 die negative Adsorption von Stoffen im lebenden Plasma erwiesen. Obwohl die zuerst von Lagergren (1899) angegebene negative Adsorption von Hägglund (1910) geleugnet wurde, so kann man ihre Existenz nach den neueren Forschungen von Herzog (1908—12), Estrup (1912—14), Pomplun (1912), Schmidt-Walter (1912) und Oryng (1913) nicht mehr bezweifeln: an quellbaren Adsorbentien beobachtet man sie natürlich viel besser.

Negative Adsorption dürfte in allen Fällen eintreten, wo Ionen nicht oder sehr langsam durchtreten, während doch die Wasseraufnahme fortschreitet. Als Gegenstück ist eine Quellungsabnahme, d. h. Wasserabscheidung bei der Ionenaufnahme denkbar; ohne Messung des Volumens der Außenlösung würden wir dann keine oder eine scheinbar negative Ionenadsorption angeben.

6. Negative Adsorption durch Quellung kann auch erst als Folge einer sekundären Ionenwirkung erfolgen, wobei bereits aufgenommene Ionen gezwungen werden, das Plasma wiederum zu verlassen: ein derartiger Mechanismus würde schon genügen, um die Ausscheidung einer Ionenart in eine Lösung zu erklären, wo seine Partialkonzentration höher als im Plasma ist. Aus den Versuchen über Quellung in Salzlösungen ist es nämlich bekannt, daß infolge negativer Adsorption die Außenlösung bis zum Auskristallisieren des Salzes konzentriert werden kann. Die Quellungsenergie genügt, um derartige „aktive" Ausscheidungen gegen das Diffusionspotential zu verwirklichen. Da übrigens auch die Quellung ein Adsorptionsvorgang ist (Pfeffer, 1892), so handelt es sich bei der gegenseitigen Beeinflussung von Salz- und Wasseraufnahme immer nur um Adsorptionsgleichgewichte, die durch Verwendung derselben Betriebskraft hergestellt werden.

7. Die Berücksichtigung des unter dem spezifischen Ioneneinfluß in weiten Grenzen modifizierbaren Quellungszustandes des adsorbierenden Plasmas gestattet nicht nur alle möglichen Fälle von relativer Ionen- und Wasserabsorption zu erklären, sondern zeigt auch, warum so große Unterschiede in der Aufnahmeschnelligkeit der einzelnen Ionen zu beobachten sind. Quellungserscheinungen

vollziehen sich in der Tat um so träger, je geringer das Quellungspotential, d. h. je näher dem Solzustande das Gel ist, wie das der Fall gerade bei den Plasmabestandteilen ist; je nach der spezifischen Wirkungsintensität und der Richtung der Gleichgewichtsverschiebung der wirksamen Ionen nimmt die Quellungsschwankung verschiedene Zeit in Anspruch, mit der Änderung des Quellungszustandes variieren aber auch Ionengehalt des Absorbens und Adsorptionsbedingungen stetig.

Während die ausgelöste Quellungsvariation langsam verläuft, vollziehen sich Ionenaustausch und Entladung äußerst rasch, wodurch ganz neue Faktorenkonstellationen entstehen, die in bestimmten Fällen den vorher ausgelösten Wirkungen entgegenarbeiten. Die erste Quellungsvariation muß dann aufhören und durch eine neue, oft in entgegengesetztem Sinne ersetzt werden; das Prinzip von Aktion und Reaktion, welches besonders bei physiologischen Erscheinungen eine hervorragende Rolle spielt, fordert sogar, daß in allen Fällen eine Variation der Quellung, überhaupt der physikalischen Plasmazustände von entgegengesetzten Bestrebungen gefolgt wird.

Aus dem Unterschied in der Schnelligkeit des Ionenaustausches und der dadurch bedingten Quellungsvariation des Adsorbens, die ihrerseits eine neue Ionenverteilung herbeiführt, erklärt sich, warum trotz der ungeheuer schnellen Ionenwanderung die beobachteten Schwingungen bei der Aufnahme sich doch in meßbarer Zeit abspielen, um so mehr als nicht der ganze vorhandene Ionenvorrat auf einmal verbraucht wird, sondern nur die hydrolytisch gespaltenen minimalen Ionenmengen nach und nach ins Bereich der wirksamen Oberflächenkräfte gelangen.

8. Nach dem Gesagten erübrigt es sich, den Fall der langsam steigenden Permeabilität für bestimmte Ionen näher zu betrachten, denn das setzt nur eine Änderung der spezifischen Reaktion der Plasmakolloide voraus, die bei der unvermeidlichen chemischen Modifikation der Plasmabestandteile unter dem Einfluß bestimmter Ionen wohl zu erwarten ist (vgl. auch Lundegårdh (1911).

9. Die oft beobachtete gegenseitige Beeinflussung von Kationen und Anionen desselben Salzes findet auch in einer ungleichsinnigen Wirkung auf den physikalischen Zustand des Plasmas ihre nächste Erklärung, wobei die entgegengesetzten Wirkungen gleichzeitig oder zeitlich getrennt sein können.

10. Natürlich sind alle Adsorptionserscheinungen im lebenden Plasma, so auch die Ionenadsorptionen, beim ununterbrochenen chemischen Stoffwechsel mit chemischen Bindungen und Auflockerungen stark verknüpft, welche auch an dem oft zu konstatierenden Überschreiten der erwarteten Gleichgewichte schuld sind.

11. Die entwickelten Vorstellungen passen zunächst für den einfachsten Fall einer kolloiden Plasmamasse in Berührung mit der Außenlösung; infolge des Vorhandenseins größerer molekulardisperser Phasen innerhalb der Plasmamasse, die man als Vakuolen bezeichnet, kommen noch zahlreiche Komplikationen hinzu, und es ist z. B. eine Aktion und Reaktion auch auf der inneren Plasmaoberfläche bei jedem Wechsel der Ionenverteilung in der Plasmamasse zu erwarten. Die Binnenlösung kann auch durch chemische Bindungen mit eingreifen, die sich auf der Außenfläche des Plasmas nicht abspielen, und in diesem Sinne findet die ältere Anschauung von Janse (1888) über die Unabhängigkeit von Intra- und Extrapermeabilität eine Anwendung: das ungleiche Verhalten unserer Objekte bei der Aufnahme und Ausscheidung des nämlichen Ions zwingen zur Wiederaufstellung der Auffassung der Permeabilität als einer Resultante aus der jederzeit antagonistisch wirkenden Intra- und Extrapermeabilität. Die physikalisch-chemischen Erfahrungen über Adsorption lehren hier auch, daß die Entfernung des adsorbierten Stoffes nicht immer im gleichen Grade oder unter dem gleichen Kraftaufwande wie die vorausgehende Adsorption möglich ist, wenn z. B. chemische Bindung nachfolgt.

12. Ich möchte nun meine Darlegung mit dem Hinweis schließen, daß die direkte Feststellung der Adsorptionsnatur der Salzaufnahme und die sich ergebenden Energie- und Zustandsänderungen der hydrotropen Plasmakolloide mit der gleichzeitigen Aufnahme der lipoidlöslichen Stoffe in die emulgierten Lipoide ganz gut vereinbar ist, wie die Beeinflussung der Ionenaufnahme durch verdünnte Anaesthetica zeigt.

Das lebende Plasma verfügt also dank seiner Emulsionsnatur über zwei ganz verschiedene Mechanismen, die Adsorption in der wasser durchtränkten Phase und die Auflösbarkeit in der Lipoidphase, um lipoidunlösliche[1]) und lipotrope Stoffe gleichzeitig zu absorbieren, während seine mit dem chemischen Stoffwechsel und dem physikalischen Stoffaustausch stetig variable elektrische Ladung die Ionen-

1) Über Zuckeradsorption bei Hefezellen vgl. Rubner, 1913.

aufnahme in weiten Grenzen zu variieren gestattet. Unter solchen Variationen können diejenigen, die vom physiologischen Standpunkte aus nützlich erscheinen, als Regulationen aufgefaßt werden; es ist wohl ein bedeutender Fortschritt, daß man solche Erscheinungen auch vom physikalischen Standpunkte aus rechtfertigen kann.

Fügen wir die Mechanik der Kolloidaufnahme durch Ultrafiltration hinzu, wie es dank den Untersuchungen von Ruhland (1912—14) in höchstem Maße plausibel wurde, so können wir das gleichzeitige Spiel der drei Mechanismen: 1. Adsorption wasserlöslicher Stoffe, einschl. Ionen; 2. Lipoidlöslichkeit; 3. Kolloidfiltration als die normale Ausrüstung der Zelle betrachten, um allen Anforderungen des Stoffaustausches gerecht zu werden.

IX. Schlußfolgerungen.

I. Die Salzaufnahme durch lebendes Plasma ist ein Adsorptionsvorgang.

II. Nicht die ganzen Salzmoleküle, sondern die einzelnen Ionen werden gesondert adsorbiert.

III. Kation und Anion werden meistens in recht ungleicher Menge adsorbiert, nicht nur die Adsorptionsisotherme, sondern auch die Zeitkurve ist für die Aufnahme beider Ionen sehr verschieden.

IV. Die Annahme einer gesonderten Absorption von freier Base und freier Säure ist überflüssig, da die natürliche elektrische Ladung der Plasmakolloide das zur Ionentrennung führende Adsorptionspotential schafft. Übrigens würde sich das Bild auch beim ausschließlichen Durchtritt von Säure- und Basenmolekülen kaum ändern.

V. Die Ionenadsorption ist von der Wasseradsorption (Quellung) ganz unabhängig; die weitgehende Möglichkeit der negativen Adsorption in den Plasmakolloiden ist erwiesen; dadurch wird auch die Betriebskraft für die „aktive“ Ionenausscheidung gewonnen.

VI. Die Aufnahmeschnelligkeit variiert mit der Ionennatur; langsam permeierende Ionen erlangen bei langer Berührung die Fähigkeit, vom Plasma sich adsorbieren zu lassen.

VII. Die zeitliche Aufnahme der Ionen vollzieht sich nicht geradlinig, sondern nach Art einer gehemmten Schwingung. Die Ursache dieser merkwürdigen Erscheinung dürfte in dem Umstande liegen, daß die von der Ionenaufnahme bedingte Quellungsvariation der Plasmagele weit langsamer als die Herstellung des Ionengleich-

gewichtes verläuft, so daß die Reaktion erst später als die Aktion und unter schon veränderten Bedingungen einsetzt.

VIII. Oberhalb einer bestimmten Konzentration bewirken alle Ionen eine Steigerung der spezifischen Permeabilität, wodurch ein neues Adsorptionsgebiet eröffnet wird.

IX. Das Bestehen einer gesonderten Intra- und Extrapermeabilität für Ionen wird direkt gezeigt.

X. Schwache Narkose verringert die Aufnahme der meisten, doch nicht aller Ionen; physiologische, d. h. unbestimmte Faktoren scheinen dabei mitzuwirken, denn es wird die Aufnahme nützlicher Ionen von schwacher Narkose verringert, die von schädlichen Ionen oft gefördert.

Neapel, k. Botanisches Institut und Zoologische Station.

Literatur.

Aso und Bahadur, Bull. Coll. Agric., Tokyo, Bd. VII (1907), p. 39.

Bechhold und Ziegler, Zeitschr. f. physik. Chemie, Bd. LVI (1906), S. 105.

Benecke, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXV (1907), S. 322—337.

Bethe, Arch. f. ges. Physiol., Bd. CXXIV (1908), p. 541.

Brown, Proceed. Roy. Soc., Serie B., LXXXI (1909), p. 82—93.

Chouchak, Comptes rendus, Bd. CLVI (1913), p. 1696—1701; 1784—1787.

Colin et De Rufz de Lavison, Comptes rendus, Bd. CL (1910), p. 1074. Rev. gen. Bot., Bd. XXII (1910), p. 337—344.

Czapek, Biochemie der Pflanzen, II. Aufl., 1913.

De Rufz de Lavison, Rev. gen. Bot., Bd. XXII (1910), p. 225—241; Bd. XXIII (1911), p. 177—211. Ann. Sc. Natur., Bot., (9), Bd. XIV (1911), p. 97—193.

Drevs, Regulation des osmotischen Druckes in Meeresalgen. Diss. Rostock, 1896.

Ehrenberg, Landwirtsch. Versuchsst., Bd. LXIX (1908), S. 259.

Endler, Biochem. Zeitschr., Bd. XLII (1912), S. 440—469; Bd. XLV (1912), S. 365 bis 411.

Estrup, Kolloid-Zeitschrift, Bd. XI (1912), S. 8; Bd. XIV (1914), S. 8—29.

Fluri, Flora, Bd. IC (1909), S. 82—126.

Freundlich, Kapillarchemie, 1909.

Girard, Comptes rendus, Bd. CXLVIII (1909), p. 1047—1050; 1186; Bd. CL (1910), p. 1446.

Hägglund, Kolloid-Zeitschr., Bd. VII (1910), S. 31.

Hall, Gimingham und Miller, Proceed. Roy. Soc. B, Bd. LXXX (1908), S. 196 bis 211.

Hansteen-Cranner, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLVII (1910), S. 289—376; Bd. LIII (1914), S. 536—599.

Hasselbring, Botan. Gaz., Bd. LVII (1914), p. 52—53.
Herzog, Kolloid-Zeitschr., Bd. II, Suppl. 2, S. III (1908). Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. LVII (1908), S. 315.
— und Betzel, Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. LXVII (1910), S. 309.
— und Adler, Kolloid-Zeitschr., Bd. VIII (1911), S. 209.
Hibbard, Centralbl. f. Bakteriol., Bd. II, XXXVIII (1913), S. 302—308.
Höber, Arch. ges. Physiol., Bd. CXX (1907), S. 492; Physik. Chemie der Zelle. 3. Aufl., 1913.
Hutchinson und Miller, Journ. Agric. Science. Bd. III (1909), p. 179. Centralbl. f. Bakt. II, Bd. XXX (1911), S. 513—547.
Janse, Versl. en Med. Kon. Ak. Wet., Amsterdam. Nat. (3), Bd. IV (1888), p. 332.
Kisch, Zeitschr. f. Biol., Bd. LX (1913), S. 399—456.
Knop, Landwirtsch. Versuchsstat., Bd. II (1860), S. 75; Bd. III (1861), S. 295; Bd. IV (1862), S. 137.
Kohn und Czapek, Beitr. z. chem. Phys. u. Path., Bd. VIII (1906), S. 302—312.
Kossowitsch, Russ. Journ. f. exper. Landw., Bd. II (1901), S. 635; Bd. V (1904), S. 598.
Krehan, Lotos, Bd. LXII (1914), S. 52—56.
Krüger, Landw. Jahrbücher, Bd. XXXIV (1905), S. 761. Centralbl. f. Agr. Chemie, 1910, S. 835—837.
Lagergren, Bihang t. Sv. Ak. Wet. Handl., Bd. XXIV, 2., N. 4 und 5 (1899). Beiblätter Ann. d. Physik, Bd. XXIII (1899), p. 544.
Lepeschkin, Beihefte z. Bot. Centralbl., Bd. XIX (1906), S. 409—452; Bd. XXIV (1909), S. 308—356. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. XXVIa (1908), S. 198 bis 214; 231—237; 724—735; Bd. XXVIII (1910), S. 91—103; 383—393; Bd. XXIX (1911), S. 181—190; 247—261; 349—355. Kolloid-Zeitschr., Bd. XIII (1913), S. 181.
Lillie, Amer. Journ. Physiol., Bd. XXIX (1912), S. 372—397; Bd. XXX (1912), S. 1—17; Bd. XXXI (1913), S. 255—287.
Lottermoser, Zeitschr. f. Elektrochemie, Bd. XVII (1911), S. 806.
Lundegårdh, Svenska Vet. Ak., Handl., Bd. XLVII (1911), p. 3—254.
Mac Cool, Mem. Cornell Univ., Agr. Exp. Sta., 1913, p. 121—216.
Maschhaupt, Verslag Landboukund. Onderz. Rjikslandbouwproefstat. 1911, S. 50—93.
Masius, Dissert. Leipzig, 1908.
Mazé, Ann. Inst. Pasteur. Bd. XI (1897), p. 125; Bd. XIV (1900), p. 26; Bd. XXVII (1913), p. 1093—1143; Bd. XXVII (1913), p. 651—681; Bd. XXVIII (1914), p. 21—47. Comptes rendus, Bd. CXXVII (1898), p. 1061; Bd. CLII (1911), p. 452 bis 456; Bd. CLIV (1912), p. 1711—1714; Bd. CLVII (1913), p. 495—498; Bd. CLIX (1914), p. 271—274.
Meurer, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLVI (1909), S. 503—567.
Meyer, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. IX (1891), S. 77—79
Michaelis, Dynamik der Oberflächen, 1909.
— und Rona, Biochem. Zeitschr., Bd. XV (1908), S. 196; Bd. XVI (1909), S. 489.
Morawitz, Kolloid-Zeitschr., Bd. VI (1910), S. 259. Kolloidchem. Beihefte, Bd. I (1910), S. 301.
Nagaoka, Bull. Coll. Agric., Tokyo, Bd. VI (1904), p. 285.
Nathansohn, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII (1902), S. 241; Bd. XXXIX (1903), S. 507—645; Bd. XL (1904), S. 403—442. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. XIX (1901), S. 509; Bd. XXII (1905), S. 556—560; Der Stoffwechsel der Pflanze, 1910.

Nikitinski, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XL (1904), S. 11—30.
Niklewski, Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. XXVII (1909), S. 224.
Oryng, Kolloid-Zeitschr., Bd. XIII (1913), S. 14—16.
Osterhout, Botan. Gaz., Bd. XLII (1906), p. 127—134; Bd. XLIV (1907), p. 259 bis 272; Bd. XLV (1908), p. 117—124; Bd. XLVI (1908), p. 53—55; Bd. XLVII (1909), p. 148—149; Bd. XLVIII (1909), p. 98—104; Bd. LIV (1912), p. 522 bis 536; Bd. LV (1913), p. 446—551; Bd. LVIII (1914), p. 178—186; 272 bis 276; Univ. California Publ., Botany, III (1908), p. 331—337; Science, Bd. XXXIV (1911), p. 187—189; 350—352; 571—576; Bd. XXXV (1912), p. 112—115; Bd. XXXVIII (1913), p. 408—409; Bd. XXXIX (1914), p. 292—293.
Ostwald, Arch. ges. Physiol., Bd. CXI (1906), p. 581—607. Van Bemmelens Gedenkboek (1911), p. 267.
Paine, Proc. Roy. Soc., B., Bd. LXXXIV (1911), p. 289—307.
Pantanelli, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XL (1904), S. 303—369. Annali di Botan., Bd. II (1905), p. 345—324; Bd. III (1905), p. 113—134; Bd. IV (1906), p. 1 bis 46; Bd. V (1906), p. 227—268; 355—416. Landwirtsch. Jahrbücher, Bd. XXXV (1905), S. 665. Arch. Farmacol. sperim., Bd. XII (1911), p. 225.
— und Sella, Rendic. Acc. Lincei, (5), Bd. XVIII (1909), II. Sem., p. 481—488.
— und Severini, Staz. sper. agr., Bd. XLIII (1910), p. 449—544; Bd. XLIV (1911), p. 873—908.
Perrin, Journ. Chimie Physique, Bd. II (1904), p. 601.
Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, 1877. Plasmahaut und Vakuolen, 1890; Pflanzenphysiol., Bd. I (1897).
Plate, Rendic. Accad. Lincei, (5), Bd. XXIII (1914), I. Sem., p. 839—844.
Pomplun, Dissert. Halle, 1912.
Pouget et Chouchak, Rev. gen. Chimie, Bd. XIII (1910). Journ. f. exp. Landw., Bd. XI (1910), p. 825—831; Bd. XIII (1912), p. 823—828; Comptes rendus, Bd. CLIV (1912), p. 1709—1711.
Prjanischnikow, Landwirtsch. Versuchsstat., Bd. XLVI (1901), S. 132; Bd. LXV (1906), S. 23; Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. XXII (1904), S. 184—191; Bd. XXIII (1905), S. 2; Bd. XXVI (1908), S. 717; Bd. XXVI (1909), S. 716—724. Landwirtsch. Versuchsst. LXXV (1911), S. 357—376.
Raciborski, Bull. Acad. Sciences, Cracovie, Juli 1905, p. 461—471.
Rautenberg und Kühn, Landw. Versuchsstat., Bd. VI (1864), S. 335.
Richter, Mitt. d. Naturwiss. Ver. Univ. Wien, Bd. IX (1911), S. 14.
Ritter, Biochem. Zeitschr., Bd. LX (1914), S. 370—377.
Rubner, Sitzungsber. d. Preuß. Akad. d. Wiss., Bd. VII (1913), S. 232—241.
Ruhland, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XLVI (1908), S. 1—54; LI (1912), S. 376 bis 431; LIV (1914), S. 391—447. Zeitschr. f. Botanik, I (1909), S. 747—762. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXVI a (1908), S. 772—782; Bd. XXX (1912), S. 139—141; Bd. XXXI (1913), S. 304—310; 553—556; 578—580. Biol. Centralbl., Bd. XXXIII (1913), S. 337—351. Kolloidzeitschr., Bd. XIV (1914), S. 48 u. 49.
Schmidt, Zeitschr. f. physik. Chemie, Bd. LXXIV (1910), S. 689.
Schmidt-Walter, Kolloidzeitschr., Bd. XIV (1914), S. 242—253.
Schreiner und Skinner, Bot. Gaz., Bd. L (1910), S. 1—30.
Schroeder, Flora, Bd. CII (1911), S. 186—208.
Schulow, Journ. f. exper. Landw., Bd. III (1904), S. 711—719; XI (1912), S. 205.

Snell, Flora, Bd. XCVIII (1907), S. 213—249.
Söderbaum, Landw. Versuchsstat., Bd. LXIII (1905), S. 247.
Szücs, Anz. d. Wiener Akad. f. Wiss., Bd. CXIX (1910), S. 285 u. 286; 737—773. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. LII (1912), S. 85—142; LII (1913), S. 269—332.
Tröndle, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XLVIII (1910), S. 171—279.
True und Bartlett, U. S. Dep. Agr., Bur. Plant. Ind., Bull. 231 (1912), 36 pp.
Vandevelde, Onderzoekingen over plasmolyse. Brugge, 29. IX. 1901 (V. Vlaamscher Kongreß f. Natur- und Geneeskunde).
Van Rysselberghe, Mém. Acad. Belg., Bd. LVIII (1899). Bull. Acad. Belgique, 1901, S. 173—221. Recueil Inst. Bot. Bruxelles, Bd. VI (1905), p. 157—217.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: 56

Autor(en)/Author(s): Pantanelli Enrico

Artikel/Article: Über Ionenaufnahme. 689-733