

Osmotische Regulation des Stoffwechsels bei Algen

Klaus Wegmann

Algae which are subjected to changing osmotic conditions in their natural habitat, are able to control their turgor when they possess a rigid cell wall, or their volume when they are naked. During the evolution various mechanisms have developed for the osmoregulation. Besides the uptake and excretion of ions, the synthesis and breakdown of lowmolecular weight osmotically active, 'compatible solutes' play a most successful role. A survey is presented on the nature of such compounds in algae. Numerous examples indicate that the same or similar compounds are used for osmoregulation in animals and higher plants as well. In *Dunaliella* glycerol is synthesized in response to osmotic load. A glycerol cycle is proposed which is supported by experimental data on the carbon metabolism in *Dunaliella tertiolecta* and its enzyme features.

Algae, Dunaliella, glycerol, osmoregulation.

1. Einführung

Lebende Zellen sind für den ordnungsgemäßen Ablauf ihrer physiologischen und biochemischen Prozesse auf eine ausreichende Wasserversorgung angewiesen. Durch die thermodynamische Definition des Wasserpotentials können scheinbar ganz verschiedene physiologische Phänomene unter einheitlichen Gesichtspunkten betrachtet werden: das Welken von Landpflanzen bei mangelhafter Wasserversorgung (Wasserstreß), aber auch bei Bodenversalzung, die osmotische Belastung von Wassertieren und -pflanzen durch hohe Konzentration an Salzen oder organischen Substanzen, die osmotische Belastung von Bakterien, Hefen und Pilzen, wenn sie auf zuckerreichen Substraten wachsen. Der osmotische Druck gehört daher zu den wichtigsten ökologischen Faktoren.

Im Verlauf der Evolution haben sich unterschiedliche Strategien entwickelt, mit denen Organismen osmotische Belastungen tolerieren oder ausgleichen können. Obligat halophile Bakterien sind mit halophilen Enzymen ausgestattet (LARSEN 1962); ihre Membranen und Ribosomen sind halophil (CAPLAN, GINZBURG 1978; MORISHITA, MASUI 1980). Die obligat halophilen Bakterien nehmen eine Sonderstellung ein. Sie leben in ökologischen Nischen mit hohen Salzgehalten und sind nicht zur Anpassung an geringere Salzkonzentrationen befähigt. Die meisten Einzeller und höher entwickelten Organismen sind dazu eingerichtet, osmotische Veränderungen in ihrer Umgebung auszugleichen. Zellen mit einer Zellwand halten dadurch ihren Turgor konstant, nackte Zellen ihr Zellvolumen.

2. Osmoregulation bei Algen

Algen sind häufig dadurch wechselnder Salinität ausgesetzt, daß sie in der Brackwasserzone leben, daß sie an Meeresküsten in Tümpeln vorübergehend eintrocknen, bis sie wieder zurückgespült werden, oder daß der Regen die Salzkonzentration vorübergehend verringert. Bei Algen finden sich zwei unterschiedliche Prinzipien der Osmoregulation: I. der Ionentransport durch die Zellmembran mittels Ionenpumpen (WILBRANDT 1963; ZIMMERMANN 1978) und II. Die Synthese niedermolekularer, osmotisch wirksamer Stoffwechselprodukte und deren Rücknahme oder Ausscheidung unter hypoosmotischen Bedingungen. Bei allen untersuchten Algen wirken dabei höhere Konzentrationen an organischen Substanzen genau so wie erhöhte Salzkonzentration; die Regulation wird also durch den osmotischen Druck und nicht durch die Ionenkonzentration initiiert. Stoffwechselprodukte, die von der Zelle zum osmotischen Ausgleich synthetisiert werden, müssen folgende Bedingungen erfüllen: Sie müssen osmotisch wirksam sein und dürfen die Zellmembran nicht passieren können, und sie dürfen auch in hoher Konzentration die Enzyme nicht beeinträchtigen.

Tab. 1 enthält eine Zusammenstellung der bisher bekannt gewordenen osmotisch regulierten Inhaltsstoffe von Algen. Die Verbindungen wurden meist durch photo-synthetischen $^{14}\text{CO}_2$ -Einbau bei gleichzeitiger osmotischer Belastung als osmoregulatorisch relevant erkannt und identifiziert. In neuerer Zeit wurde aber auch eine von NORTON (1979) entwickelte ^{13}C -NMR-Technik in vivo (NORTON, DeROME 1980) mit Erfolg auf die Identifizierung der osmotisch wirksamen Verbindung bei *Synecococcus* spec. angewandt (BOROWITZKA et al. 1980).

Tab. 1: Organische Osmotica bei Algen

Alge	Osmoticum	Literatur
<u>Chlorophyceae</u>		
<i>Dunaliella tertiolecta</i>	Glycerin	CRAIGIE, McLACHLAN 1964; WEGMANN 1971
<i>D. parva</i>	Glycerin	BEN-AMOTZ, AVRON 1973a, b
<i>D. viridis</i>	Glycerin	BOROWITZKA, BROWN 1974
<i>Asteromonas gracilis</i>	Glycerin	BEN-AMOTZ, AVRON 1980
<i>Stichococcus bacillaris</i>	Sorbit + Prolin	BROWN, HELLEBUST 1978
<u>Bacillariophyceae</u>		
<i>Cyclotella cryptica</i>	Prolin	LIU, HELLEBUST 1976a, b, c
<i>C. meneghiniana</i>	Prolin	SCHOBERT 1974
<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	Prolin	SCHOBERT 1974
<u>Chrysophyceae</u>		
<i>Poterioochromonas danica</i>	Isofloridosid	KAUSS 1969
<i>P. malhamensis</i>	Isofloridosid	KAUSS 1967a
<i>Monochrysis lutheri</i>	Cyclohexantetrol	CRAIGIE 1969
<u>Phaeophyceae</u>		
<i>Ascophyllum nodosum</i>	Mannit	MUNDA 1967
<i>Fucus ceranoides</i>	Mannit	MUNDA 1964
<u>Prasinophyceae</u>		
<i>Platymonas suecica</i>	Mannit	HELLEBUST 1973, 1976a
<i>P. subcordiformis</i>	Mannit	KIRST 1975a, b
<i>Pyramimonas spec.</i>	Mannit	HELLEBUST 1976b
<u>Rhodophyceae</u>		
<i>Porphyra purpurea</i>	Floridosid+ Isofloridosid	REED et al. 1980
<u>Cyanophyceae</u>		
<i>Synechococcus spec.</i>	2-O- α -gluco- pyranosylglycerin	BOROWITZKA et al. 1980

Tab. 1 enthält interessante Parallelen zur Osmoregulation bei nichthalophilen Bakterien, Tieren und höheren Pflanzen. Anreicherung von Aminosäuren, vor allem Glutaminsäure, Asparaginsäure, γ -Aminobuttersäure neben häufig hohen Konzentrationen an Prolin, bei Erhöhung der Salinität wurde bei zahlreichen Tieren beobachtet (vgl. SCHOFFENIELS & GILLES 1970, 1972; GILLES 1974)., insbesondere bei der Kröte *Bufo boreas* (BAXTER, ORTIZ 1966), der Sandklaff-Muschel *Mya arenaria* (VIRKAR, WEBB 1970), der Auster *Crassostera virginica* (WICKES, MORGAN 1976), der Meeresciliaten *Miamiensis avidus* (KANESHIRO et al. 1969), der See-anemone *Diadumene leucolea* (PIERCE, MINASIAN 1974) und der marinen Schnecke *Tapes watlingi* (NORTON, DeROME 1980); die beiden letzteren enthalten bei Erhöhung der Salinität neben den Aminosäuren größere Mengen Taurin bzw. Betain. Aminosäureanreicherung findet sich ferner bei nicht-halophilen Bakterien (MEASURES 1975). Prolin tritt nicht nur bei den Diatomeen als Osmoregulans auf, sondern spielt auch bei höheren Landpflanzen bei Wasserstress eine überragende Rolle, so bei einer Anzahl Halophyten (STEWART, LEE 1974; TREICHEL 1975), bei *Astragalus* (BASKIN C.C., BASKIN J.M. 1974), Ladino-Klee (ROUTLEY 1966), Bermuda-Gras (BARNETT, NAYLOR 1966), Spinat (COUGHLAN, JONES 1980), Gerste (SINGH et al. 1973a) und Weizen (SINGH et al. 1973b). Die Liste erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit.

Bei *Dunaliella* und *Asteromonas* tritt Glycerin als Osmoregulans auf. Freies Glycerin tritt in der Natur nur selten in größerer Menge auf. Bei arktischen Insekten wurde es als Gefrierschutz diskutiert; durch die Verhinderung der Eiskristallbildung und der Denaturierung von Proteinen können diese Insekten kurzzeitig bis -70 °C überleben (WYATT, MEYER 1959; ASAHINA 1966; DUFFIELD, NARDIN 1970; BAUST, MILLER 1970). Bei mit Korallen symbiontisch lebenden Zooxanthellen wird Glycerin als Hauptprodukt der Photosynthese produziert und an das Tier als Nähr-

stoff weitergegeben (MUSCATINE 1967; MUSCATINE, CERNICHIARI 1969). Halophile und xerotolerante Hefen produzieren bei osmotischer Belastung Glycerin (ONISHI et al. 1961; DOOMS, VERACHTERT 1968; BROWN, SIMPSON 1972; BROWN 1974; EDGLEY, BROWN 1978). *Saccharomyces cerevisiae* produziert unter pathologischen Bedingungen (Sulfit-Zusatz oder pH 8) an Stelle von Äthanol Glycerin; im 1. Weltkrieg wurden auf dieser Grundlage große Mengen Glycerin hergestellt. Unter den Algen verwenden es *Dunaliella* und *Asteromonas* als Osmoregulans (CRAIGIE, McLACHLAN 1964; WEGMANN 1971; BEN-AMOTZ, AVRON 1973a, b; BOROWITZKA, BROWN 1974; BEN-AMOTZ, AVRON 1980). Neben seiner Funktion als Osmoregulans spielt Glycerin eine wichtige Rolle als 'compatible solute' (BROWN, SIMPSON 1972) oder als Schutzstoff (NIEMAX 1971).

Enzyme tolerieren nicht nur hohe Glycerinkonzentrationen, sie werden häufig sogar gegen Denaturierung durch Harnstoff u. dgl. geschützt (BLATTLER et al. 1967; BRADBURY, JACOBY 1972; BOROWITZKA, BROWN 1974).

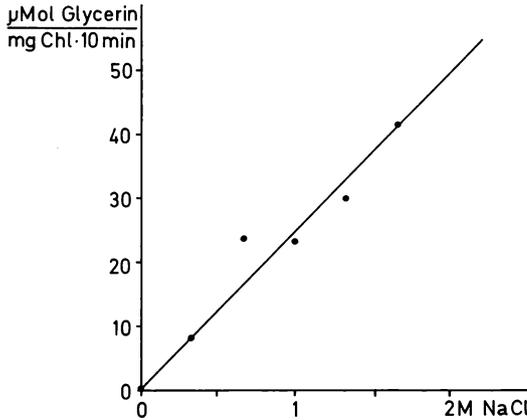


Abb. 1: Glycerin-Syntheserate bei *Dunaliella tertiolecta* unter steady state-Bedingungen in Abhängigkeit von der NaCl-Konzentration im Medium.

3. Osmoregulation bei *Dunaliella*

Dunaliella eignet sich für das Studium der Osmoregulation in besonderem Maße wegen des ungewöhnlich breiten Regelbereichs, der bis in Kulturlösungen mit NaCl-Sättigung reicht, und wegen der Glycerinsynthese als Indikatorreaktion für die osmotische Belastung. $^{14}\text{CO}_2$ -Einbau-Experimente mit nachfolgender Extraktion der Zellen, zweidimensionaler Trennung der markierten Verbindungen durch Dünnschicht-Elektrophorese und -chromatographie nach SCHÜRMAN (1969) wurden unter verschiedenen physiologischen Bedingungen durchgeführt und quantitativ ausgewertet. Abb. 1 zeigt die Abhängigkeit der Glycerinsynthese von der osmotischen Belastung unter steady state-Bedingungen (FRANK, WEGMANN 1974). Demnach findet ein ständiger Umsatz im Glycerin-Pool auch bei osmotischem Gleichgewicht statt, wobei die Größe des Glycerin-Pools dem osmotischen Druck proportional ist. Die Kinetik der Glycerinsynthese nach osmotischer Belastung wurde ausführlich studiert und das Schicksal des Glycerins nach osmotischer Verdünnung verfolgt. Ein typisches Experiment ist in den Abb. 2a und 2b wiedergegeben. Wegen der langen Dauer des Experiments wurde streng unter physiologischen Bedingungen gearbeitet.

Eine *Dunaliella tertiolecta*-Kultur wurde im Erlenmeyer-Kolben kontinuierlich bei 20 °C mit Weißlicht im Sättigungsbereich belichtet und während des gesamten Versuchsablaufs mit Preßluft begast, die 400 ppm $^{14}\text{CO}_2$ enthielt. Dadurch wurden konstante Photosynthesebedingungen aufrechterhalten. Nach 30 min wurde die Salzkonzentration von 0.35 M durch NaCl-Zusatz auf 0.8 M erhöht, nach 210 min durch Verdünnung wieder auf den ursprünglichen Wert herabgesetzt. Zu verschiedenen Zeiten wurden 1 ml-Proben der Algensuspension durch Glasfaserfilter filtriert, so daß Medium und Zellmaterial getrennt untersucht werden konnten. Die Zellen wurden extrahiert, die Extrakte auf Glycerin analysiert. Die Glycerinmengen wurden enzymatisch bestimmt, die ^{14}C -Konzentration im Glycerin nach dünnschichtchromatographischer Trennung, Autoradiographie und Herauskratzen der Glycerinflecke im Flüssigszintillationszähler ermittelt. Die extrahierten Zellrückstände wurden enzymatisch abgebaut, enzymatisch wurde Glucose bestimmt und die in der Glucose vorhandene Radioaktivität ermittelt. Auf diese Weise wurde auch der Kohlenstoff im Stärke-Pool der Zelle ermittelt, nachdem sich gezeigt hatte, daß bei gehemmter Photosynthese oder im Dunkeln bei osmotischer Belastung trotzdem Glycerin gebildet worden war.

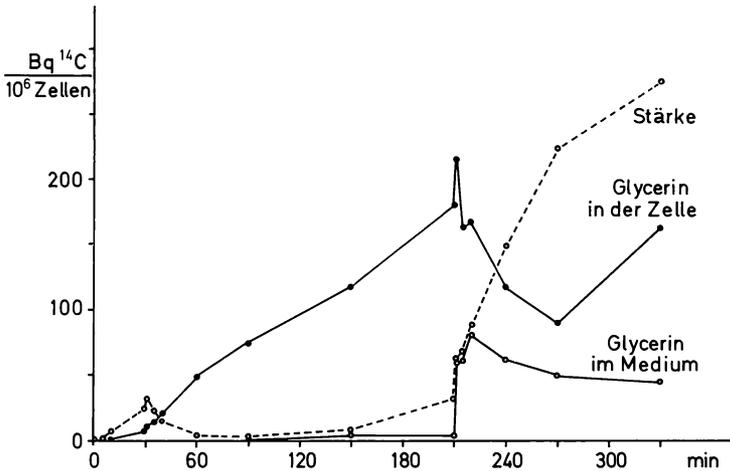


Abb. 2: Verlauf des ^{14}C -Einbaus bei *Dunaliella tertiolecta* bei Erhöhung der NaCl-Konzentration von 0.35 M auf 0.8 M und späterer Rückverdünnung.

Abb. 2a zeigt die ^{14}C -Konzentrationen im Glycerin der Zelle, im Glycerin des Mediums und in der Stärke, Abb. 2b zeigt die Glycerin- bzw. Stärkemengen. Vor der Veränderung der NaCl-Konzentration bleibt die Glycerinmenge in den Zellen konstant, nimmt jedoch in Übereinstimmung mit Abb. 1 ^{14}C auf. Die Stärke nimmt langsam zu; in ihr erfolgt der ^{14}C -Einbau schneller. Nach Erhöhung der Salinität (30 min nach Versuchsbeginn) setzt sofort eine Zunahme der Glycerinkonzentration in der Zelle ein, der ^{14}C -Einbau erfolgt rascher. Gleichzeitig wird Stärke abgebaut, bis das neue Gleichgewicht eine Stunde nach der osmotischen Belastung erreicht ist. Die Glycerinmenge bleibt dann auf dieser Höhe konstant: Die Stärkesynthese setzt wieder ein. Verdünnung (210 min nach Versuchsbeginn) hat sehr rasche Ausscheidung großer Glycerinmengen ins Medium zur Folge, bis die ursprüngliche Glycerinkonzentration in der Zelle wieder erreicht ist. Eine Stunde später setzt auch der ^{14}C -Einbau ins Glycerin der Zelle wieder ein; vorher erscheint viel ^{14}C im Stärke-Pool. Ungeklärt ist bislang, wie das Glycerin unter Konstantbedingungen in der Zelle festgehalten wird. Der rasche Glycerinverlust ins Medium nach einer Temperaturbehandlung (WEGMANN et al. 1980) könnte darauf hindeuten, daß *Dunaliella* eine besondere Zellmembran besitzt, deren Permeabilität sich bei höherer Temperatur oder osmotischer Entlastung ändert.

Die an der Glycerinsynthese beteiligten Enzyme wurden ebenfalls ausführlich studiert. Die Existenz einer L-Glycerin-3-phosphat-Dehydrogenase bei *Dunaliella* wurde bereits 1968 von WEGMANN auf Grund des Synthesewegs des Glycerins angenommen. Am Nachweis dieses Enzyms wurde daher in der Arbeitsgruppe des Autors schon lange gearbeitet. FRANK (1972) konnte das Enzym in Rohextrakten sicher nachweisen, BOHNER (1975) konnte die NADH-Spezifität des Enzyms auf Polyacrylamidgelen zeigen, und WEINS (1978) hat die L-Glycerin-3-phosphat-Dehydrogenase an einer spezifischen Affinitätschromatographie-Säule isoliert. In Verbindung mit einer Glycerin-3-phosphat-Phosphatase konnte aus Dihydroxyacetonphosphat freies Glycerin entstehen. Die Phosphatase war von uns ebenfalls nachgewiesen, aber nicht weiter bearbeitet worden. Das im Neutralbereich aktive und für Glycerin-3-phosphat hochspezifische Enzym wird gegenwärtig von SUSSMAN und AVRON studiert.

Gleichzeitig, aber unabhängig voneinander, wurde von BEN-AMOTZ & AVRON (1973, 1974) bei *Dunaliella parva* und von BOROWITZKA & BROWN (1974) bei *Dunaliella tertiolecta* und *D. viridis* eine NADPH-abhängige Glycerin-Dehydrogenase gefunden, die von den erstgenannten Autoren wegen des ungewöhnlich hohen K_m -Werts von 1.5 M für Glycerin als Dihydroxyaceton-Reduktase bezeichnet wurde. Bei unseren eigenen Untersuchungen konnte das Enzym für *Dunaliella tertiolecta* bestätigt werden. Das Enzym fand sich auf den Gelelektropherogrammen bei BOHNER (1975) und bei den Untersuchungen von WEINS (1978).

1977 haben LERNER & AVRON bei *Dunaliella parva* eine ATP-verbrauchende Dihydroxyacetonkinase nachgewiesen und ihre Eigenschaften untersucht. Die Funktion dieses Enzyms blieb zunächst unklar, hätte es doch mit der Glycerin-Dehydrogenase um

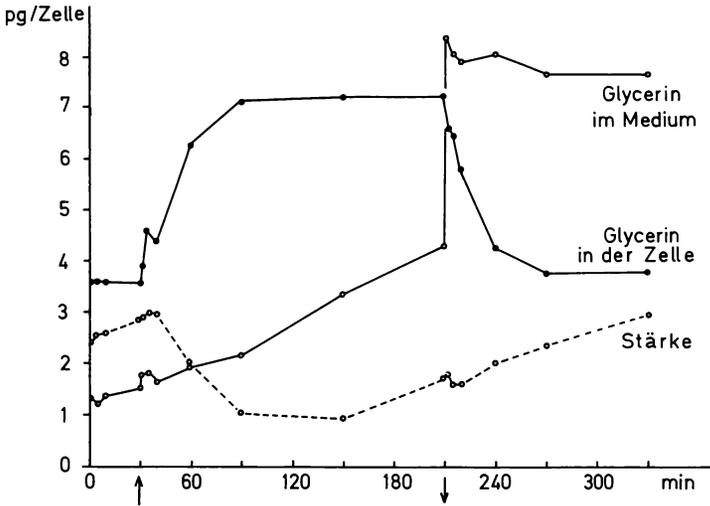


Abb. 3: Verlauf der Glycerin- und Starkesynthese bei *Dunaliella tertiolecta* im Experiment von Abb. 2.

das Dihydroxyaceton konkurrieren mussen. Auerdem tritt DHA als Stoffwechselprodukt nicht in Erscheinung.

Auf Grund des oben gezeigten ¹⁴C-Umsatzes im Glycerin-Pool unter Konstantbedingungen und mit der Kenntnis der nachgewiesenen Enzyme wird ein Glycerin-Zyklus angenommen (WEGMANN, AVRON, noch unveroff., vgl. CAPLAN, GINZBURG 1978). Dihydroxyacetonphosphat (DHAP) wird von der Glycerin-3-phosphat-Dehydrogenase (1) zu Glycerin-3-phosphat reduziert, danach wird durch die Phosphatase (2) der Phosphatrest abgespalten. Wegen der Phosphatase-Reaktion ist dieser Teil des Zyklus irreversibel. Trotz der Gleichgewichtslage auf der Seite des Glycerins setzt die Glycerin-Dehydrogenase (3) Glycerin zu Dihydroxyaceton (DHA) um, weil dieses durch die sehr aktive Dihydroxyaceton-Kinase (4) sofort aus dem Gleichgewicht entfernt wird. Dadurch ist auch dieser Teil des Zyklus irreversibel. Die Mobilisierung der Starke bei osmotischer Belastung erfolgt durch eine Phosphorylase (5) (MULLER-FRANK, WEGMANN, unveroff.), die durch Phosphat aktiviert werden kann.

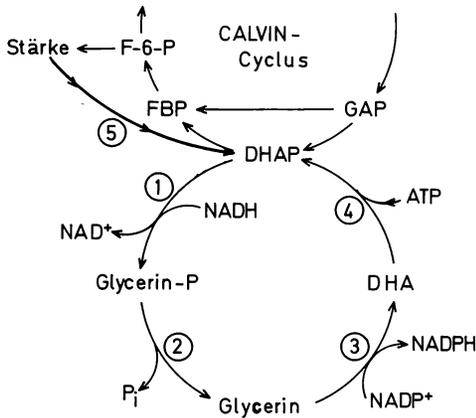


Abb. 4: Vorgeschlagener Glycerin-Zyklus bei *Dunaliella tertiolecta* auf Grund der experimentellen Daten.

Der Mechanismus der Regulation ist noch nicht geklärt. Die Beteiligung einer Proteinsynthese konnte ausgeschlossen werden (HAUS, WEGMANN, unveröff.), alle bisher überprüften Enzyme aus *Dunaliella* erwiesen sich als nicht salztolerant oder gar halophil. Eine membranabhängige Signal- und Reaktionskette, wie sie KAUSS (1979, 1981) an *Poteroiochromonas malhamensis* aufklären konnte, liegt ebenfalls nicht vor. Wir prüfen gegenwärtig die Hypothese, daß der Chloroplast als Osmometer fungiert. Bei seiner Schrumpfung erhöhen sich sämtliche Konzentrationen im Innern des Chloroplasten. Dabei könnte eine inaktive Proteinvorstufe durch die Proteinkonzentrierung selbst oder durch die Erhöhung der Konzentration eines Aktivators oder Ions zur Glycerinsynthese aktiviert werden. Nach dem osmotischen Ausgleich würde der Chloroplast sein ursprüngliches Volumen zurückgewinnen, und die neuen steady state-Umsätze blieben erhalten.

4. Ausblick

Die vorgestellten Untersuchungen sind ein Beitrag zu einer biochemischen Ökologie; sie dienen der kausalanalytischen Erfassung ökologischer Zusammenhänge. Bei allen erwähnten Beispielen regeln Algenzellen ihren osmotischen Druck durch die Synthese einer geeigneten chemischen Verbindung in genügender Konzentration. Es sei aber darauf hingewiesen, daß die Erniedrigung des Wasserpotentials (Wasserstreß) häufig Synthesen im Sekundärstoffwechsel von Pflanzen induziert, die nicht zum osmotischen Gleichgewicht führen, weil die synthetisierten Stoffmengen viel zu gering sind. Trotzdem können solche Regelungen wichtige ökologische Konsequenzen haben, dann nämlich, wenn die induzierte Synthese zu Phytohormonen, zu Pheromonen, zu Alkaloiden führt. Es gibt viele Hinweise, daß osmotische Regulationen im Stoffwechsel viel häufiger auftreten, als bisher angenommen wurde.

Die Untersuchungen hätten ohne die finanzielle Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft nicht durchgeführt werden können. Der Autor bedankt sich für die gewährten Sach- und Personalmittel.

Literatur

- ASAHINA E., 1966: Freezing and frost resistance in insects. In: MERYMAN H.T., Cryobiology. Acad. Press : 470.
- BARNETT N.M., NAYLOR A.W., 1966: Amino acid and protein metabolism in Bermuda grass during water stress. *Plant Physiol.* 41: 1222-1230.
- BASKIN C.C., BASKIN J.M., 1974: Responses of *Astragalus tennesseensis* to drought. Changes in free amino acids and amides during water stress and possible ecological significance. *Oecologia* 17: 11-16.
- BAUST J.G., MILLER L.K., 1970: Variations in glycerol content and its influence on cold hardiness in the Alaskan carabid beetle, *Pterostichus brevicornis*. *J. Insect Physiol.* 16: 979-990.
- BAXTER C.F., ORTIZ C.L., 1966: Amino acids and the maintenance of osmotic equilibrium in brain tissue. *Life Sci.* 5: 2321-2329.
- BEN-AMOTZ A., AVRON M., 1973a: The role of glycerol in the osmotic regulation of the halophilic alga *Dunaliella parva*. *Plant Physiol.* 51: 875-878.
- BEN-AMOTZ A., AVRON M., 1973b: NADP-specific dihydroxyacetone reductase from *Dunaliella parva*. *FEBS Lett.* 29: 153-155.
- BEN-AMOTZ A., AVRON M., 1974: Isolation, characterization, and partial purification of a reduced nicotinamide adenine dinucleotide phosphate-dependent dihydroxyacetone reductase from the halophilic alga *Dunaliella parva*. *Plant Physiol.* 53: 628-631.
- BEN-AMOTZ A., AVRON M., 1980: Osmoregulation in the halophilic algae *Dunaliella* and *Asteromonas*. In: RAINS D.W., VALENTINE R.C., HOLLAENDER A.: Genetic engineering of osmoregulation. New York (Plenum): 91-99.
- BLATTNER D.P., CONTAXIS C.C., REITHEL E.J., 1967: Dissociation of urease by glycol and glycerol. *Nature* 216: 274-275.
- BOHNER H., 1975: Nachweis der L-Glycerin-3-phosphat-Dehydrogenase in *Dunaliella*. Dipl.-Arbeit Univ. Tübingen (Wegmann).
- BOROWITZKA L.J., BROWN A.D., 1974: The salt relations of marine and halophilic species of the unicellular green alga, *Dunaliella*. The role of glycerol as a compatible solute. *Arch. Mikrobiol.* 96: 37-52.
- BOROWITZKA L.J., DEMMERLE S., MACKAY M.A., NORTON R.S., 1980: Carbon-13 NMR study of osmoregulation in a blue-green alga. *Science* 210: 650-651.
- BROWN A.D., SIMPSON J.R., 1972: Water relations of sugar-tolerant yeasts: The role of intracellular polyols. *J. Gen. Microbiol.* 72: 589-591.

- BROWN A.D., 1974: Microbial water relations: Features of the intracellular composition of sugar-tolerant yeasts. *J. Bact.* 118: 769-777.
- BRADBURY S.L., JAKOBY W.B., 1972: Glycerol as an enzymestabilizing agent: Effects on aldehyde dehydrogenase. *Proc. National Acad. Sci. USA* 69: 2373-2376.
- CAPLAN S.R., GINZBURG M., 1978: Energetics and structure of halophilic microorganisms. Amsterdam/New York (Elsevier/North Holland).
- CRAIGIE J.S., McLACHLAN J., 1964: Glycerol as a photosynthetic product in *Dunaliella tertiolecta* Butcher. *Can. J. Bot.* 42: 777-778.
- CRAIGIE J.S., 1969: Some salinity-induced changes in growth, pigments, and cyclohexantetrol content of *Monochrysis lutheri*. *J. Fish. Res. Board Can.* 26: 2959-2967.
- COUGHLAN S.J., JONES R.G.W., 1980: Some responses of Spinacea oleracea to salt stress. *J. Exp. Bot.* 31: 883-893.
- DOOMS L., VERACHTERT H., 1968: Osmofiele gisten. *Agricultura* 3-47.
- DUFFIELD R.M., NARDIN J.H., 1970: Hibernation and the production of glycerol in the Ichneumodidae. *Nature* 228: 381.
- EDGLEY M., BROWN A.D., 1978: Response of xerotolerant and non-tolerant yeasts to water stress. *J. Gen. Microbiol.* 104: 343-345.
- FRANK G., 1972: Physiologie und Biochemie der Glycerinsynthese in *Dunaliella tertiolecta*. Diss. Univ. Tübingen.
- FRANK G., WEGMANN K., 1974: Physiology and biochemistry of glycerol biosynthesis in *Dunaliella*. *Biol. Zentralbl.* 93: 707-723.
- GILLES R., 1974: Métabolisme des acides aminés et contrôle du volume cellulaire. *Arch. Int. Physiol. Biochim.* 82: 423-589.
- HELLEBUST J.A., 1973: Mannitol metabolism and osmoregulation in the green flagellate *Platymonas suecica*. *Plant Physiol.* 51 (Suppl.): 20.
- HELLEBUST J.A., 1976a: Effect of salinity on photosynthesis and mannitol synthesis in the green flagellate *Platymonas suecica*. *Can. J. Bot.* 54: 1735-1741.
- HELLEBUST J.A., 1976b: Osmoregulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27: 485-505.
- KANESHIRO E.S., HOLZ G.G. jr., DUNHAM P.B., 1969: Osmoregulation in a marine ciliate, *Miamiensis avidus*. II. Regulation of intracellular free amino acids. *Biol. Bull.* 137: 161-169.
- KAUSS H., 1967a: Isofloridosid und Osmoregulation bei *Ochromonas malhamensis*. *Z. Pflanzenphysiol.* 56: 453-465.
- KAUSS H., 1967b: Metabolism of isofloridoside (O- α -D-galactopyranosyl-(1 \rightarrow 1)-glycerol and osmotic balance in the fresh water alga *Ochromonas*. *Nature* 214: 1129-1130.
- KAUSS H., 1969: Osmoregulation mit α -Galaktosylglyzeriden bei *Ochromonas* und Rotalgen. *Ber. Dt. Bot. Ges.* 82: 115-125.
- KAUSS H., 1981: Sensing of volume changes by *Poteroiochromonas* involves a Ca²⁺-regulated system which controls activation of isofloridoside-phosphate synthase. *Plant Physiol.* 68: 420-424.
- KIRST G.O., 1975a: Wirkung unterschiedlicher Konzentration von NaCl und anderen osmotisch wirksamen Substanzen auf die CO₂-Fixierung der einzelligen Alge *Platymonas subcordiformis*. *Oecologia* 20: 237-354.
- KIRST G.O., 1975b: Beziehungen zwischen Mannitkonzentration und osmotischer Belastung bei der Brackwasseralge *Platymonas subcordiformis* Hazen. *Z. Pflanzenphysiol.* 76: 316-325.
- LARSEN H., 1962: Halophilism. In: GUNSALUS I.C., STANIER R.Y.: *The bacteria* 4: 297-342.
- LERNER H.R., AVRON M., 1977: Dihydroxyacetone kinase activity in *Dunaliella parva*. *Plant Physiol.* 59: 15-17.
- LIU M.S., HELLEBUST J.A., 1976a: Effects of salinity changes on growth and metabolism of the marine centric diatom *Cyclotella cryptica*. *Can. J. Bot.* 54: 930-937.
- LIU M.S., HELLEBUST J.A., 1976b: Effect of salinity and osmolarity of the medium on amino acid metabolism in *Cyclotella cryptica*. *Can. J. Bot.* 54: 938-948.
- LIU M.S., HELLEBUST J.A., 1976c: Regulation of proline metabolism in the marine centric diatom *Cyclotella cryptica*. *Can. J. Bot.* 54: 949-959.
- MEASURES J.C., 1975: Role of amino acids in osmoregulation of non-halophilic bacteria. *Nature* 257: 398-400.
- MORISHITA H., MASUI M., 1980: Saline environment. Physiological and biochemical adaptation in halophilic microorganisms. *Proc. 15th Conf. Biology of Halophilic Microorganisms*.
- MUNDA J., 1964: Observations on variation in form and chemical composition of *Fucus ceranoides* L. *Nova Hedwigia* 8: 403-414.

- MUNDA J., 1967: Der Einfluß der Salinität auf die chemische Zusammensetzung, das Wachstum und die Fructifikation einiger Fucaceen. *Nova Hedwigia* 13: 471-508.
- MUSCATINE L., 1967: Glycerol excretion by symbiotic algae from corals and *Tridacna* and its control by the host. *Science* 156-516-519.
- MUSCATINE L., CERNICHIARI E., 1969: Assimilation of photosynthetic products of zooxanthellae by reef corals. *Biol. Bull.* 137: 506-523.
- NIEMAX F., 1971: Die Schutzfunktion des Glycerins bei *Dunaliella tertiolecta*. Dipl.-Arbeit Univ. Tübingen (Wegmann).
- NORTON R.S., 1979: Identification of mollusc metabolites by natural-abundance ^{13}C NMR studies of whole tissue and tissue homogenates. *Comp. Biochem. Physiol.* 63B: 67-72.
- NORTON R.S., DeROME P., 1980: ^{13}C NMR-study of osmoregulatory metabolites in the marine mollusc *Tapes watlinsi*. *Experientia* 36: 522-524.
- ONISHI H., SAITO N., KOSHIYAMA I., 1961: Studies on osmophilic yeasts. XI. Various factors affecting on polyalcohol production by *Pichia miso*. *Agr. Biol. Chem.* 25: 124-130.
- PIERCE SK. jr., MINASIAN L.L. jr., 1974: Water balance of a euryhaline sea anemone, *Diadumene leucolena*. *Comp. Biochem. Physiol.* 49A: 159-167.
- REED R.H., COLLINS J.C., RUSSELL G., 1980: The effects of salinity upon galactosyl-glycerol content and concentration of the marine red alga *Porphyra purpurea* (Roth) C.Ag. *J. Exp. Bot.* 31: 1539-1554.
- ROUTLEY D.G., 1966: Proline accumulation in wilted Ladino clover leaves. *Crop. Sci.* 6: 358-361.
- SCHOBERT B., 1974: The influence of water stress on the metabolism of diatoms. I. Osmotic resistance and proline accumulation. *Z. Pflanzenphysiol.* 74: 106-120.
- SCHOFFENIELS E., GILLES R., 1970: Osmoregulation in aquatic arthropods. In: FLORKIN M., SCHEER B.: *Chem. Zoology* 5: 255-286.
- SCHOFFENIELS E., GILLES R., 1972: Ionoregulation and osmoregulation in mollusca. In: FLORKIN M., SCHEER B.: *Chem. Zoology* 7: 393-420.
- SCHÜRMAN P., 1969: Separation of phosphate esters and algal extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. *J. Chromatogr.* 39: 507-509.
- SINGH T.N., PALEG L.G., ASPINALL D., 1973a: Stress metabolism. I. Nitrogen metabolism and growth in the barley plant during water stress. *Austral. J. Biol. Sci.* 26: 45-56.
- SINGH T.N., ASPINALL D., PALEG L.G., 1973b: Stress metabolism. IV. The influence of (2-chloroethyl)trimethylammonium chloride and gibberellic acid on the growth and proline accumulation of wheat plants during water stress. *Austral. J. Biol. Sci.* 26: 77-86.
- STEWART G.R., LEE J.A., 1974: The role of proline accumulation in halophytes. *Planta* 120: 279-289.
- TREICHEL S., 1975: Der Einfluß von NaCl auf die Prolinkonzentration verschiedener Halophyten. *Z. Pflanzenphysiol.* 76: 56-68.
- VIRKAR R.A., WEBB K.L., 1970: Free amino acid composition in the soft-shell clam *Mya arenaria* in relation to salinity of the medium. *Comp. Biochem. Physiol.* 32: 775-783.
- WEGMANN K., 1968: Der Weg des Kohlenstoffs bei der Photosynthese und Dunkelfixierung in *Dunaliella* spec. *Diss. Univ. Tübingen*.
- WEGMANN K., 1971: Osmotic regulation of photosynthetic glycerol production in *Dunaliella*. *Biochim. Biophys. Acta* 234: 317-323.
- WEGMANN K., BEN-AMOTZ A., AVRON M., 1980: Effect of temperature on glycerol retention in the halotolerant algae *Dunaliella* and *Asteromonas*. *Plant Physiol.* 66: 1196-1197.
- WEINS D., 1978: Affinitätschromatographie der L-Glycerin-3-phosphat-Dehydrogenase (EC 1.1.1.8) aus *Dunaliella tertiolecta*. Dipl.-Arbeit Univ. Tübingen (Wegmann).
- WICKES M.A., MORGAN R.P.II., 1976: Effects of salinity on three enzymes involved in amino acid metabolism from the American oyster, *Crassostrea virginica*. *Comp. Biochem. Physiol.* 53B: 339-343.
- WILBRANDT W., 1963: Transport through biological membranes. *Ann. Rev. Physiol.* 25: 601-630.
- WYATT G.R., MEYER W.L., 1959: The chemistry of insect hemolymph. III. Glycerol. *J. Gen. Physiol.* 42: 1005-1011.
- ZIMMERMANN U., 1978: Physics of turgor and osmoregulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29: 121-148.

Adresse

Prof. Dr. Klaus Wegmann
 Institut für Chemische Pflanzenphysiologie Univ.
 Corrensstr. 41
 D-7400 Tübingen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [10_1983](#)

Autor(en)/Author(s): Wegmann Klaus

Artikel/Article: [Osmotische Regulation des Stoffwechsels bei Algen 529-536](#)