

### 3. K. Boresch: Über die Einwirkung farbigen Lichtes auf die Färbung von Cyanophyceen.

(Eingegangen am 3. Januar 1919)

Im Jahre 1902 veröffentlichte bekanntlich ENGELMANN<sup>1)</sup> einen Bericht über Versuche seines Schülers GAIDUKOV, welche das überraschende Ergebnis hatten, daß gewissen Cyanophyceen die Fähigkeit zukommt, in verhältnismäßig kurzer Zeit eine zur Farbe des sie bestrahlenden Lichtes komplementäre Färbung anzunehmen. Diese von GAIDUKOV<sup>2)</sup> in mehreren Publikationen ausführlich behandelte Erscheinung paßte vorzüglich in den Rahmen der von ENGELMANN<sup>3)</sup> früher entwickelten Anschauungen über die Beziehungen zwischen Farbe und Assimilation und wurde daher von ihm als physiologischer Anpassungsvorgang gedeutet, mit dem Namen „chromatische Adaptation“ belegt. Damit erhielt seine Theorie über die Tiefenverteilung der Algen eine experimentelle Stütze; andererseits gestattete die Beobachtung<sup>4)</sup>, daß sich die künstlich erzeugte Färbung auch nach Rückversetzung der Fäden in weißes Licht monatelang weiter erhalten kann, als ein neuer experimenteller Beweis der Vererbung künstlich erworbener Eigen-

1) TH. W. ENGELMANN, Über experimentelle Erzeugung zweckmäßiger Änderungen der Färbung pflanzlicher Chromophylle. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. Jg. 1902. Supplbd. p. 333.

2) N. GAIDUKOV, Über den Einfluß farbigen Lichts auf die Färbung lebender Oscillarien. Anhg. zu den Abh. d. K. preuß. Ak. d. Wiss. V, Sitzber. dieser Ak. v. 31. Juli 1902. — Über den Einfluß farbigen Lichts auf die Färbung der Oscillarien. Scripta bot. horti Univ. Petrop XXII (1903). — Weitere Untersuchungen über den Einfluß farbigen Lichts auf die Färbung der Oscillarien. Ber. d. D. Bot. Ges. 21 (1903) p. 484. — Die Farbenveränderung bei den Prozessen der komplementären chromatischen Adaptation. Ebenda p. 517. — Zur Farbenanalyse der Algen. Ebenda 22 (1904) p. 23. — Die Farbe der Algen und des Wassers. Hedwigia, 43 (1904). — Der Kampf ums Dasein und die Mixtkulturen. Zentr. Bakt. II, 14 (1905), p. 206. — Die komplementäre chromatische Adaptation bei *Porphyra* und *Phormidium*. Ber. d. D. Bot. Ges. 24 (1906) p. 1. — Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie. Jena 1910.

3) ENGELMANN, Farbe und Assimilation. Bot. Ztg. (1883) Nr. 1 u. 2.

4) ENGELMANN, Über die Vererbung künstlich erzeugter Farbenänderungen bei Oscillarien. Verh. d. Physiol. Ges. Berl. 1902/3.

schaften einen weiten Ausblick auf die Entstehungsgeschichte der verschiedenen Algenfärbungen im Kampfe ums Dasein.

Diese Befunde regten in der Folge STAHL<sup>1)</sup> zu seiner bekannten biologischen Erklärung der grünen Laubfarbe, BRUNNTHALER<sup>2)</sup> zu ihrer Verwertung für die Phylogenie der Algen an; auf der andern Seite aber blieben sie, besonders die Folgerungen aus denselben, nicht unangefochten. Den ENGELMANNschen Anschauungen stellte sich die besonders auf gründlicher Naturbeobachtung fußende BERTHOLD-OLTMANNSSche Theorie<sup>3)</sup> entgegen, nach welcher für die Verteilung der Algen im Meere die Lichtintensität, nicht aber die auswählende Absorption des Lichtes durch das Seewasser maßgebend ist. Vor nicht langer Zeit wurde von MAGNUS und SCHINDLER und mir<sup>4)</sup> gleichzeitig ein neuer Faktor entdeckt, welcher die Färbung der Cyanophyceen zu beeinflussen vermag, nämlich der Stickstoffgehalt des Substrates. Erschöpft sich derselbe, so nehmen die Blaualgen infolge des Verlustes von Chlorophyll und Phykocyan eine braune, orangerote oder goldgelbe Farbe an, welche durch den Verbleib der gelben Cyanophyceenpigmente gegeben ist. Für diese durch den Verbrauch des Stickstoffs im Nährboden bedingte Vergilbung schlug ich die Bezeichnung „Stickstoffchlorose“ vor. Während MAGNUS und SCHINDLER auf Grund dieser neuen Erkenntnis die Richtigkeit der Versuchsergebnisse GAIDUKOVs, welchem dieser Faktor noch unbekannt war, anzweifelten, konnte ich mich diesem Vorgehen nicht anschließen; denn ich hatte bereits zur Zeit der Veröffentlichung meiner obengenannten Arbeit Erfahrungen, welche mit den Resultaten

1) E. STAHL, Zur Biologie des Chlorophylls. Jena 1909.

2) J. BRUNNTHALER, Zur Phylogenie der Algen. Biol. Zentralbl. 31 (1911) p. 225.

3) G. BERTHOLD, Über die Verteilung der Algen im Golf von Neapel. Mitt. d. Zool. Stat. Neapel 3 (1882).

FR. OLTMANNs, Über die Kulturen und Lebensbedingungen der Meeresalgen. PRINGSH. Jb. 23 p. 349.

—, Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1905.

C. SAUVAGEAU, A propos d'Oscillariées rouges observées dans un aquarium du laboratoire de Banyuls-sur-Mer. C. R. soc. biol. I (1908) p. 97.

4) W. MAGNUS und B. SCHINDLER, Über den Einfluß der Nährsalze auf die Färbung der Oscillarien. Ber. d. D. Bot. Ges. 30 (1912) p. 314.

B. SCHINDLER, Über den Farbenwechsel der Oscillarien. Z. f. Bot. 5 (1913) p. 497.

K. BORESCH, Die Färbung von Cyanophyceen und Chlorophyceen in ihrer Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt des Substrates. PRINGSH. Jb. 52 (1913) p. 145.

GAIDUKOVs anscheinend übereinstimmten. Dagegen konnte PRINGSHEIM<sup>1)</sup> bei seinen Versuchsalgen keine Farbenwandlung durch Bestrahlung mit verschiedenfarbigem Licht erzielen, so daß heute sogar schon die experimentellen Befunde GAIDUKOVs nicht mehr so gesichert erscheinen wie ehemals.

Dieser Umstand und das Bestreben, eine kausale Erklärung für den Farbenumschlag zu finden, bewogen mich, den Einfluß der Lichtfarbe auf die Färbung der Cyanophyceen einer neuerlichen Untersuchung zu unterziehen und das Verhalten ihrer Pigmente hierbei zu prüfen. Meine im Jahre 1914 im Gange befindlichen Versuche fanden durch mein Einrücken zu Kriegsausbruch ein jähes Ende. Nach 4 Jahren aus dem Felde zurückgekehrt, will ich meine damaligen Ergebnisse in einer vorläufigen Mitteilung zusammenfassen. Versuche mit andern Cyanophyceen als dem hier allein berücksichtigten *Phormidium foveolarum* und das bereits vorliegende Illustrationsmaterial sollen in einem später zu veröffentlichenden ausführlichen Bericht aufgenommen werden, welcher auch so manche jetzt noch bestehende Lücke in meinen Untersuchungen schließen dürfte.

Der Grund, warum die chromatische Adaptation in jüngerer Zeit nicht bestätigt werden konnte, besteht darin, daß anscheinend nur ein kleiner Teil der Cyanophyceen in solcher Art auf farbiges Licht reagiert wie etwa die *Oscillaria sancta, caldariorum*, das *Phormidium tenue* Gaidukovs oder die *Lyngbya versicolor* Dangeards<sup>2)</sup>. Unter 11 von mir daraufhin untersuchten Arten reagierte ein einziges *Phormidium* in der gesuchten Weise, welches, wenn nicht *Phormidium foveolarum* Mont. selbst ist, doch in nächste Nähe desselben zu stellen wäre. Ich will es daher im folgenden als *Phormidium foveolarum* bezeichnen. In flüssiger Nährlösung wie auf Agar<sup>3)</sup> fand diese Alge, von welcher ich artreine Kulturen besaß, ein gutes Fortkommen und hatte eine olivbraune bis olivgrüne Färbung. Zwischen diesen beiden Extremen in der Farbe fanden sich alle Übergänge. Von welchen äußern Bedingungen diese Unterschiede in der Nuance abhängen, ist noch nicht ausreichend analysiert. Bei Erschöpfung des Nitrates im Nährboden nimmt die

1) E. PRINGSHEIM, Kulturversuche mit chlorophyllführenden Mikroorganismen. COHNs Beitr. zur Biol. d. Pflz. 12 (1913) p. 49.

2) P. A. DANGEARD, Sur l'adaptation chromatique complémentaire d'uz les végétaux. C. R. CLIII, p. 293. KLINGSTEDT (Finsk. Vet. Soc. Förh. 51, 1909) hingegen fand bei *Oscillaria curviceps* keine chromatische Adaptation.

3) Ich verwendete folgende Nährsalze auf 1 L. dest. Wassers: 1 g KNO<sub>3</sub>, 0.2 g K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>, 0.05 g MgSO<sub>4</sub>, 0.05 g CaCl<sub>2</sub>.

Alge eine bräunlichgelbe Farbe an, welche, wie ich gezeigt habe, auf den Abbau des Chlorophylls und Phykocyans zurückzuführen ist, wodurch die gelben Farbstoffe zum Vorschein kommen. Nach Darreichung von Salpeter oder einer andern stickstoffhaltigen Verbindung kehrt die ursprüngliche normale Färbung in kurzer Zeit wieder.

Diese Eigenschaft des chlorotischen *Phormidium foveolarum* benützte ich, um die durch die Wiederausbildung des Chlorophylls und Phykocyans bedingte Rückverfärbung des Algenrasens im spektral zerlegten Licht zu studieren. Das Spektrum einer starken künstlichen Lichtquelle hat bereits GAIDUKOV und DANGEARD mit gutem Erfolg für derlei Untersuchungen benützt.

Ich verwendete für diesen Versuch eine chlorotisch gewordene Petrischalenkultur des *Phormidium foveolarum* auf Mineralsalzagar. Auf dem Boden der vertikal gestellten Petrischale wurde mittels einer geradsichtigen Prismenkombination ein Spektrum entworfen, als Lichtquelle diente eine Nernstlampe. Zur Erzeugung eines scharfen Spektrums wurde der horizontal gestellte Glühstab derselben durch eine Sammellinse in einem schmalen Spalt, dieser wieder durch einen Kondensator auf dem Boden der Petrischale abgebildet, sodann ein Prisma à vision directe in das vom Kondensator kommende Strahlenbündel eingeschoben. Die ganze Versuchsanordnung erfolgte selbstverständlich im Dunkelzimmer, das seitlich ausstrahlende Licht der Nernstlampe wurde überdies durch einen bis zum Spalt reichenden Dunkelsturz abgeblendet. Das so erzielte Spektrum hatte leider einen sehr schmalen gelben Bezirk. Blau und Violett erschienen dem Auge von geringer Intensität. (Größere Dispersion der kurzwelligen Strahlen in einem Prismenspektrum.) Die einzelnen Wellenbezirke aber waren, wie die Prüfung mit dem Spektroskop ergab, sehr rein. Vor Beginn des Versuches wurde die chlorotische Kultur mit einer sterilen Salpeterlösung überschichtet, nach entsprechender Durchtränkung des Agars die überschüssige Flüssigkeit abgegossen und die Platte in vertikaler Stellung dem Spektrum ausgesetzt. Durch eine unterhalb der Petrischale befindliche, durch einen Blechsturz abgedunkelte Glühlampe wurde dafür gesorgt, daß die Temperatur der Schale sich zwischen 16 bis 20 ° C hielt. Der Rand der Schale wurde mit feuchter Watte umhüllt, um die Kultur vor dem Vertrocknen zu schützen.

Schon nach 2 Tagen wurde die von den roten Strahlen des Spektrums beleuchtete Partie der Kultur lebhaft grün, während die im restlichen Spektrum und im Dunkeln liegenden Teile des

Rasens noch ihre ursprüngliche braungelbe Farbe besaßen. Am 5. Tag aber trat im spektralen Grün eine braunrote Färbung der von diesen Strahlen getroffenen Rasenfläche auf, welche sich in den folgenden Tagen verstärkte und zu einem ausgesprochenen Braunviolett wurde. Auch der grüne Streifen im roten Licht hatte an Intensität zugenommen. Nach 16 tägiger Bestrahlung wurde der Versuch abgebrochen, nachdem die Lage der einzelnen Spektralbezirke auf der Petrischale vermerkt worden war. Der *Phormidium*rasen, von welchem eine Lumièreaufnahme hergestellt wurde, bot folgendes Bild. An den im roten Spektralbezirk aufgetretenen lebhaft grün gefärbten Streifen schloß sich gegen das kurzwellige Ende des Spektrums ein rötlich-braunvioletter Streifen an, welcher sich durch das ganze spektrale Grün bis an die Grenze des Blau erstreckte. Die Grenze zwischen diesen beiden Streifen ist eine auffallend scharfe und verliert selbst bei 500facher Vergrößerung kaum etwas von ihrer Schärfe. Ob ein und derselbe Faden verschieden gefärbt sein kann, ließ sich nicht sicher entscheiden, weil die sehr helle Färbung eines einzelnen Fadens in dem Gewirr von Fäden nicht leicht zu erkennen ist. Jedenfalls aber konnten die Gleitbewegungen des *Phormidium*s in diesem Versuche nicht bedeutend sein, denn sonst könnte die Grenze zwischen dem grünen und violetten Streifen sich kaum so scharf ausbilden. Auch hätte man von einer Ansammlung besonders im Rot doch etwas bemerken müssen. Diese Grenze liegt gerade in dem sehr schmalen gelben Bezirk, so daß ich nicht erkennen konnte, welche spezielle Wirkung die gelben Strahlen auf die Färbung der Alge ausüben. Im spektralen Blau und Violett blieb die bräunlichgelbe Farbe des chlorotischen Rasens ebenso unverändert wie außerhalb des rechteckigen Spektrumareals. Offenbar erfolgte hier die Neubildung der Pigmente in so geringem Ausmaße, daß sie nicht merklich in Erscheinung traten. Die aufgetretenen farbigen Streifen decken sich daher genau mit der Höhe des Spektrums. Die Unwirksamkeit der blauen und violetten Strahlen könnte entweder in der geringen Intensität derselben ihren Grund haben oder darauf beruhen, daß diesen Strahlen die Fähigkeit, die Cyanophyceenfarbe zu beeinflussen, tatsächlich abgeht. Die dritte Möglichkeit, daß die bräunlichgelbe Färbung diesen Strahlen entspricht, hätte zwar eine Parallele in den Versuchen GAIDUKOVS mit *Oscillaria sancta*, welche im blauen Licht braungelb wurde, doch enthielt seine Alge, nach dem abgebildeten Absorptionsspektrum zu schließen, außer den gelben Pigmenten reichlich Chlorophyll nebst Begleitfarbstoffen und hatte demgemäß einen dunkleren Ton als das hellgelbe *Phor-*

*midium*, welches die Nuance eines chlorotischen Rasens unverändert beibehalten hatte. Die Bedeutung der kurzwelligen Strahlen wird daher den Gegenstand weiterer Untersuchungen bilden.

Von Interesse war es nun festzustellen, wie sich die im Spektrum zustande gekommenen Färbungen einmal bei inverser Bestrahlung, das anderemal am Tageslicht verändern. Zu diesem Zwecke wurde ein Stück des grün und braunviolett verfärbten Rasens herausgeschnitten und in eine sterilisierte, mit einigen Tropfen Wasser versehene Petrischale übertragen, die Schale auf einem geeigneten, schattigen Ort im Gewächshaus aufgestellt. Nach 8 Tagen war noch keine Veränderung zu bemerken, nur der violett gefärbte Teil des Rasens zeigte eine stärkere Bräunung. Nach einem weiteren Monat aber war der ursprünglich violette Streifen von derselben olivbraunen Färbung wie das im gewöhnlichen Tageslicht gewachsene *Phormidium*, der grüne Streifen war olivgrün, die beiden ursprünglich so gegensätzlich gefärbten Rasenteile waren aber trotz der Annäherung ihrer Färbung an Braun immer noch kenntlich, erst 8 Tage später war auch dieser Farbenunterschied geschwunden und das ganze Rasenstück war von einheitlicher olivbrauner Färbung. Während dieser ganzen Zeit wuchs das *Phormidium* so gut wie gar nicht, von einer Überwucherung der Fäden des einen Bezirkes durch die des anderen und damit einer Verdeckung der ursprünglichen Färbung derselben kann daher nicht die Rede sein.

Die Petrischale mit dem restlichen Teil des im Spektrum verfärbten *Phormidium*s wurde nun abermals ins Spektrum eingeschoben, jedoch um  $180^{\circ}$  gedreht, so daß der schmale Spektralbezirk des Gelb wieder die Grenze zwischen den beiden farbigen Streifen bildete, der rotbraunviolette Streifen jetzt aber von den roten und orangefarbenen, der grün verfärbte von den grünen Strahlen beleuchtet wurde. Nach 5 Tagen trat in dem von der ersten Bestrahlung herrührenden violett gefärbten Rasenstück ein grüner Streifen auf, dessen Intensität bis zum Schluß des Versuches, d. i. bis zum 6. Tage, zunahm. In unmittelbarer Nachbarschaft des gelben Bezirkes aber hat der braunviolette Rasen seine Farbe nicht geändert, was auf eine Abnahme der Wirksamkeit der roten Strahlen mit der Wellenlänge zu deuten scheint. Völlig unverändert blieb auch das in dem vorangegangenen Versuche im roten Licht grün gefärbte Areal unter der jetzt einwirkenden grünen und blauen Bestrahlung. Der vom Spektrum nicht bedeckte Teil des *Phormidium* behielt nach wie vor seine hellbräunlichgelbe Farbe.

Treten in den chlorotischen Fäden des *Phormidium foecolorum*

so charakteristische Farbenunterschiede im roten und grünen Licht auf, muß man schließen, daß die Bildung der infolge des Stickstoffmangels abgebauten Pigmente, des Phykocyanins und vielleicht auch des Chlorophylls, einen ganz bestimmten Weg je nach der Strahlenart des einfallenden Lichtes einschlägt. Es galt nun zu untersuchen, ob gleiche Farbenänderungen auch im normal am Tageslicht olivbraun wachsenden *Phormidium foveolarum* durch spektral zerlegtes Licht zu erzielen sind. Trifft dies zu, so müssen die physiologischen Prozesse, welche zur Ausbildung dieser Färbungen führen, in chlorotischen, wie in normalen Fäden dieselben sein.

Die Versuchsanordnung blieb die gleiche. Zur Verwendung gelangte eine olivbraune Petrischalenkultur des *Phormidium foveolarum*. Vor dem Versuche wurde der Agar mit frischer Nährlösung getränkt, um einen ev. Eintritt der Stickstoffchlorose zu vermeiden. Schon am 3. Tag wurde die bereits aus dem vorherbeschriebenen Versuch bekannte Verfärbung deutlich erkennbar, im roten Licht färbte sich die Alge lebhaft grün, im Grün trat ein rotvioletter Streifen auf; beide Farbentöne nahmen mit der Dauer des Versuches an Intensität zu. Im Blau und Violett und außerhalb des Spektrums blieb die ursprüngliche olivbraune Färbung des Rasens erhalten. In diesem Versuche kam es im Gegensatz zu dem vorhergehenden schon am ersten Versuchstage zu einer lebhaften phototaktischen Wanderung der *Phormidium*fäden aus den unbeleuchteten Teilen der Kultur in das vom Spektrum erfüllte Rechteck, besonders im roten Bezirk entstand eine starke Ansammlung der Fäden. Nach Beendigung dieser Bewegungen bildeten sich am 3. Tag die scharf gegeneinander abgegrenzten Streifen von grüner und rotbraunvioletter Farbe. Wurde die Schale wie im vorherigen Versuch um 180° gedreht, kam es alsbald in dem jetzt vom roten Licht beleuchteten violetten Teil des Rasens zur Ausbildung eines grünen Streifens, im grünen Licht aber trat für die Dauer des Versuches (13 Tage) kein auffallender Umschlag der grünen Algenfarbe ein, höchstens wurde sie etwas olivstichig. Aus diesen Umkehrversuchen scheint hervorzugehen, daß die Umwandlung der violetten Färbung des *Phormidium* in die grüne leichter von statten geht als umgekehrt. Wurde der solcher Art verfärbte Rasen der Einwirkung des diffusen Tageslichtes ausgesetzt, so konnte man gleichfalls die Beobachtung machen, daß sich die im Bestrahlungsversuch erzielte Grünfärbung des *Phormidium* länger behauptet als die rotbraunviolette.

Die Zwischenschaltung einer 7,5 cm dicken Wasserkammer

in den Strahlengang der Nernstlampe in den Versuchen mit spektral zerlegtem Licht änderte nichts an dem geschilderten Ausfall derselben. Der Schwächung der ultraroten Strahlen kommt daher keine besondere Wirkung zu.

Die geschilderten Versuche sind eine Bestätigung der in der Literatur unter dem Namen der komplementären chromatischen Adaptation bekannten Beobachtungen GAIDUKOVs und DANGEARDS. Doch konnte ersterer für das blaugrüne *Phormidium tenue* nur in den Strahlen vom Grün bis zum Violett eine Verfärbung nach Braungelb nachweisen, während die normale Färbung im Rot erhalten blieb. Der letztere Forscher sah wiederum, daß die orange-gelbe Farbe der *Lyngbya versicolor* nur im Rot bis zur Linie D nach Grün umschlug, rechts von D blieb die goldgelbe Färbung erhalten. Allen Resultaten ist somit gemeinsam, daß offenbar die grüne Farbe der Cyanophyceen im roten Licht die beständige ist. Meine Versuche zeigen überdies eine spezifische Wirkung der grünen Strahlen, über die Wirkung der speziell gelben und der blauvioletten Strahlen brachten sie noch keine Klarheit. Die Annahme einer zur Farbe des einfallenden Lichtes komplementären Färbung geht aber, soweit ich heute beurteilen kann, nicht so weit, daß jeder Wellenlänge eine bestimmte Algenfärbung entspräche, so daß innerhalb der auftretenden farbigen Streifen noch irgendwelche Nuancierungen erkennbar wären. Doch beabsichtige ich diese Frage noch zum Gegenstand von Untersuchungen zu machen.

Wie nun diese Farbenunterschiede zustande kommen, wie sich die den Cyanophyceen eigentümlichen Pigmente dabei ändern, darüber wußte man bisher nichts Bestimmtes. GAIDUKOV dachte an eine mit der optischen Resonanz verwandte Erscheinung, an eine durch Temperaturunterschiede hervorgerufene Strukturveränderung der Chromophylle. KYLIN<sup>1)</sup>, welcher das bisher nur bei Rhodophyceen nachgewiesene Phykoerythrin auch gewissen Cyanophyceen zuschreibt, vermutet auf Grund der von GAIDUKOV ausgeführten spektralphotometrischen Untersuchungen, daß es sich bei der chromatischen Adaptation um Variationen im Gehalt an Phykocyan und Phykoerythrin handle. CZAPEK<sup>2)</sup> deutet darauf hin, „daß es sich voraussichtlich nur um verschieden intensive Produktion der einzelnen Chromatophorenpigmente, eventuell um Änderungen in

1) H. KYLIN, Über die Farbe der Florideen und Cyanophyceen. Svensk Bot. Tidskrift. 6 (1912) p. 531.

2) FR. CZAPEK, Biochemie der Pflanzen I (1913) p. 597.

deren Verteilung in den Chromatophoren handeln dürfte“. Zwar konnte ich schon in den mit spektral zerlegtem Licht angestellten Versuchen durch Behandlung der Rasen mit Eisessig nach MOLISCH<sup>1)</sup> die Beobachtung machen, daß die im roten Licht ergrünenden Fäden ein blaues, die im grünen Licht braunviolett gewordenen ein violettes Phykocyan enthalten. Um aber die Beteiligung der Farbstoffe an diesen Vorgängen näher studieren zu können, mußte ich zu Versuchen mit Lichtfiltern übergehen, in welchen ich Kulturen des *Phormidium foveolarum* der Wirkung der farbigen Lichtstrahlen aussetzen konnte.

Als Lichtfilter dienten mir die von Dr. MIETHE für photographische Zwecke in Handel gebrachten gefärbten Gelatinefolien welche zwischen zwei Glasplatten eingelegt, die vordere Wand eines Sturzes bildeten, unter welchen Kölbchenkulturen des *Phormidium foveolarum* aufgestellt wurden. Die Versuche standen in einem temperierten Zimmer in unmittelbarer Nähe des Fensters. Direktes Sonnenlicht muß von denselben ferngehalten werden, um einerseits eine allzu starke Erwärmung unter den nicht genügend geräumigen Stürzen, andererseits eine Zerstörung der Pigmente durch allzu intensives Licht zu vermeiden (NADSON<sup>2)</sup>). Alle Kulturen erhielten unmittelbar vor Versuchsbeginn einen Zusatz von Salpeter, welcher ab und zu erneuert wurde, um Stickstoffchlorose auszuschließen.

Ich verwendete eine rote, eine orangerote und eine gelbe Folie, für blaues Licht eine blaue Aquariumscheibe, zur Kontrolle eine Milchglasscheibe. Reine Farben kann man auf diese Weise bekanntlich nicht erzielen, doch genügt das Vorherrschen einer bestimmten Lichtfarbe, um die schon von den Spektrumversuchen her bekannten Färbungen der Phormidiumlager zur Ausbildung gelangen zu lassen. Die verwendeten Lichtfilter ließen vom Tageslicht durch:

Rote Folie:  $\lambda$  630—670 (nur Rot),

Orangerote Folie:  $\lambda$  550—670 (Rot, Orange, Gelb und den Anfang des Grün),

Gelbe Folie:  $\lambda$  510—670 (Rot, Orange, Gelb und einen großen Teil des Grün),

Blaues Glas:  $\lambda$  400—565, wenig  $\lambda$  660—690 (wenig Rot, viel Grün, zur Gänze Blau, Violett).

1) H. MOLISCH, Untersuchungen über das Phykocyan. Sitzber. d. Ak. d. Wiss. Abt. I. CXV. (1906).

2) G. NADSON, Über den Einfluß der Lichtstärke auf die Färbung der Algen. Petersburg 1908.

Um aber auch eine Vorstellung über die Intensität der von den Filtern durchgelassenen Strahlung zu erhalten, wurde dieselbe mit einer RUBENSSchen Thermosäule gemessen, über welche die Stürze gestülpt wurden, worauf der bei Beleuchtung mit diffusum Tageslicht auftretende Ausschlag des Galvanometers abgelesen wurde.

Menge des durchgelassenen Lichtes in Prozenten des diffusum Tageslichtes:

Rote Folie — 32·5, Orangerote Folie — 39·4, Gelbe Folie — 65·8,  
Blaues Glas — 37·4, Milchglas — 56.

Die Lichtfilterversuche wurden sowohl mit normal gefärbten, olivbraunen Kulturen des *Phormidium foveolarum*, als auch mit chlorotischen, braungelben bis orangeroten unternommen. Beide Formen des *Phormidium* zeigten in diesen Versuchen dieselben Farbenänderungen, welche je nach der Jahreszeit früher oder später in Erscheinung traten. Im Juli ließen sich schon nach 5 Tagen distinkte Farbenunterschiede in den chlorotischen Rasen deutlich feststellen, in einem Mitte September begonnenen, derartigen Versuch stellten sich Färbungsunterschiede erst nach 14 Tagen ein. Stets nahmen die auftretenden Farbtöne an Intensität mit der Versuchsdauer zu.

Allgemein gefaßt waren die experimentellen Ergebnisse folgende. Hinter dem Milchglas entsteht oder bleibt bestehen die normale olivbraune bis olivgrüne Färbung des *Phormidium foveolarum*. Hinter der roten und orangeroten Folie färbt sich die Alge lebhaft grün, hinter gelb nimmt sie einen ähnlichen Farbenton wie im weißen Licht an, doch erscheint dem Oliv mehr Grün beigemischt. Hinter blauem Glas endlich treten violette Tönungen auf, Rotbraun- bis Grauviolett. Bei Übertragung einer bereits verfärbten Kultur in anders wirkendes Licht trat die von demselben begünstigte Farbe nach mehr weniger langer Versuchsdauer auf; auch hier zeigte es sich, daß die Umfärbung eines im roten Licht grün gewordenen Rasens nach Violett hinter blauem Glas viel längere Zeit beansprucht als das Ergrünen einer violetten Kultur im roten Licht.

Wie sind nun die verschiedenen Cyanophyceenpigmente an diesen Verfärbungen des *Phormidium foveolarum* beteiligt? Zur Beantwortung dieser Frage wurde folgendes Extraktions- und Trennungverfahren angewendet. Die den ERLÉNMEYERKÖLBCHEN entnommenen Rasen wurden, nachdem das oberflächliche Wasser mittels Filtrierpapiers entfernt worden war, im Trockenschrank bei 45° C getrocknet, bis sich das Gewicht nicht mehr änderte, hier-

auf rasch gewogen. Um quantitativ vergleichbare Konzentrationen der Farbstoffextrakte herzustellen, wurde für jeden Rasen eine seinem Gewichte proportionale Menge des Extraktionsmittels verwendet. Nach meinen Erfahrungen empfiehlt es sich, pro 0.1 g Trockengewicht 10 ccm Wasser zur Herstellung der Phykokyanlösung und 50 ccm Alkohol für die alkohollöslichen Farbstoffe zu verwenden. Mit diesen Quantitäten mußte für alle durchzuführenden Manipulationen, wie Extrahieren, Auswaschen, Abspülen u. dgl. das Auslaugen gefunden werden, was bei entsprechender Einteilung möglich ist. Der gewogene Rasen wurde mit Quarzsand verrieben und im Dunkeln mit Toluolwasser extrahiert und filtriert, wodurch von dem Organpulver das wasserlösliche Phykokyan abgetrennt wurde. Der mit Wasser gewaschene Filtrerrückstand wurde sodann im Dunkeln mit Alkohol extrahiert und filtriert, das Filtrat, welches die grünen und gelben Farbstoffe erhielt, mit 10 Tropfen alkoholischer Natronlauge versetzt, sodann mit Aether ausgeschüttelt. Die gelben Farbstoffe gehen in den Aether, die grünen bleiben in der wässrig-alkoholischen Phase. Alle drei Farbstofflösungen, die wässrige Phykokyan-, die alkoh. Chlorophylllösung und die ätherische Lösung der Carotinoide wurde sodann auf den vorher berechneten, dem Gewicht der Rasen äquivalenten Betrag ergänzt, um die Lösungen quantitativ vergleichen zu können.

Die grünen und gelben Farbstofflösungen wurden kolorimetrisch, die Chlorophyll- und Phykokyanlösungen überdies nach der Menge Lösungsmittel, welche bis zum Verschwinden der Fluoreszenz zugesetzt werden muß, auf ihren Farbstoffgehalt geprüft. Obwohl die Menge der grünen und gelben Pigmente in den einzelnen Rasen sehr variierte, konnte ich bisher irgendwelche sichere Gesetzmäßigkeit für die Abhängigkeit der Konzentrationen dieser Farbstoffe von der Wellenlänge des Lichtes nicht feststellen.

Anders aber lagen die Verhältnisse für das Phykokyan. Schon die wässrigen Extrakte zeigten einen auffallenden Farbenunterschied; die hinter blauem Glas sich violett anfärbende Alge liefert ein lilafarbenes bis violetttes Phykokyan mit rotbrauner Fluoreszenz, dasselbe, welche auch die dem vollen Tageslicht ausgesetzten Rasen ausbilden, nur in viel größerer Menge als diese. Die hinter roter und orangefarbener Folie gestandenen Kulturen gaben eine blaue Phykokyanlösung, etwa von der Nuance einer verdünnten Methylenblaulösung, bisweilen mit einem grünlichen Stich. Die hinter gelber Folie dem Lichte ausgesetzte Alge wies bei der Extraktion eine blauviolette Phykokyanlösung mit braunroter Fluoreszenz auf, nahm somit ihrem Farbenton und ihrer

Fluoreszenzfarbe nach eine Mittelstellung zwischen den erstgenannten Phykocyanen ein.

Was nun die Absorptionsspektren dieser Lösungen anbelangt, ließ sich im Vergleichsspektroskop von ZEISS folgendes feststellen. Das violette Phykocyan (Tageslicht, blaues Glas) besitzt zwei Bänder, das eine im Orange zwischen  $\lambda$  630—590, mit dem Maximum zwischen  $\lambda$  620—610, das andere stärkere im Grün zwischen  $\lambda$  570—535 mit dem Maximum bei  $\lambda$  560. Zwischen diesen Bändern ein Minimum der Extinktion etwa bei der Linie D. Mit zunehmender Konzentration bzw. Schichthöhe dehnt sich das erste Band bis nahe an die Linie C, das zweite bis  $\lambda$  510 aus. Das blaue Phykocyan (rote und orangerote Folie) besitzt nur ein Band zwischen  $\lambda$  630—550 mit dem Maximum bei  $\lambda$  620—610. Das Absorptionsspektrum des dem gelben Licht entnommenen *Phormidium* deutet auf eine Kombination dieser beiden Phykocyane. Dieselben weisen eine ziemliche Ähnlichkeit mit den bisher bekannt gewordenen Phykocyanen auf. So ähnelt das violette Phykocyan des *Phormidium foveolarum* hinsichtlich seines Absorptionsspektrums dem „blauvioletten“ Phykocyan, welches MOLISCH aus *Oscillaria limosa* erhielt, und besonders dem blauvioletten Phykocyan, welches KYLIN<sup>1)</sup> beschreibt. Die Maxima und Minima der Extinktion stimmen so ziemlich mit den Angaben KYLINS überein, doch ist das zweite Band im Grün von größerer Intensität als das erste im Orange und die Fluoreszenzfarbe ist bei dem von mir erhaltenen Phykocyan eine rotbraune, was wiederum an eine Eigentümlichkeit des „violetten“ Phykocyans aus *Scytonema Hofmanni* nach der Beschreibung von MOLISCH erinnert. Das von mir aus dem grün gewordenen *Phormidium foveolarum* gewonnene blaue Phykocyan weist auf eine große Verwandtschaft, wenn nicht sogar Identität mit dem „blaugrünen“ Phykocyan KYLINS hin. Meine Bemühungen, die erhaltenen Phykocyane des *Phormidium foveolarum* zum Auskristallisieren zu bringen, scheiterten bisher, vermutlich an den geringen zur Verfügung stehenden Mengen.

Aus diesen Extraktionsversuchen geht demnach hervor, daß die charakteristischen Verfärbungen des *Phormidium foveolarum* in erster Linie auf Verschiedenheiten des Phykocyans zurückzuführen sind. Von dem leicht an seinen Absorptionsbändern erkennbaren Phykoerythrin, welches KYLIN auch in Cyanophyceen vermutet, war bei der spektroskopischen Untersuchung der wässrigen Aus-

1) H. KYLIN, Über die roten und blauen Farbstoffe der Algen, HOPPE-SEYLER Z. 76 (1912), p. 396.

züge nichts zu bemerken. Es genügen somit schon Modifikationen des Phykocyans, welches ähnlich wie das Phykoerythrin die andern Algenpigmente maskiert, die Farbenwandlung des *Phormidium* im farbigen Licht herbeizuführen. Das im roten Licht entstehende blaue Phykocyan bestimmt die lebhaft grüne Farbe der Versuchsalge, die grünen Lichtstrahlen (Spektrumversuch) sind der Entstehung des auch im Tageslicht auftretenden violetten Phykocyans besonders förderlich. Orangefarbenes Licht verhält sich wie rotes. Hinter dem gelben Lichtfilter, welcher auch Rot und einen großen Teil des Grün durchläßt, bildete sich ein Gemisch der beiden Phykocyanmodifikationen, was auch die spektroskopische Überprüfung bestätigte. Die Rolle der gelben, blauen und violetten Strahlen für sich allein ist noch nicht klargestellt.

Es war noch die Frage zu entscheiden, ob Änderungen der Lichtintensität ähnliche Färbungsunterschiede wie Strahlen verschiedener Wellenlänge herbeizuführen imstande sind. Von vornherein ist es wenig wahrscheinlich, denn die so gegensätzlich wirksamen Lichtfilter wie das blaue Glas und die orangerote Folie standen einander hinsichtlich der durchgelassenen auf thermoelektrischem Wege ermittelten Gesamtstrahlung sehr nahe. Bei Vorschaltung einer 7.5 cm dicken Wasserkammer wurde hinwiederum eine bedeutende Annäherung der roten Folie an das blaue Glas hinsichtlich der unter solchen Bedingungen resultierenden Durchlässigkeit festgestellt. Zur Untersuchung des Einflusses der Lichtintensität wurden ähnliche Stürze, wie zu den Versuchen mit farbigen Lichtfiltern verwendet, das Tageslicht durch 4 bzw. 12 Lagen weißen Seidenpapiers abgeschwächt. Nach thermoelektrischen Messungen ließ das vierfache Seidenpapier 0.8, das zwölffache 0.4 % des diffusen Tageslichtes durch. Zum Vergleich wurden Kulturen des *Phormidium foecolarum* dem vollen diffusen Tageslicht ausgesetzt. Für diesen Versuch wurden chlorotische Rasen nach Zusatz von Nitrat verwendet. Die im vollen Tageslicht stehende Alge nahm die gewöhnliche olivbraune Färbung an, die hinter den Seidenpapierschirmen befindlichen Kulturen färbten sich mehr olivgrün, hinter dem zwölffachen Seidenpapier war die Farbstoffbildung eine sehr mäßige, die Färbung aber auch olivgrün. Das ist aber eine Farbe, welche schon wiederholt an Kulturen des *Phormidium foecolarum* im gewöhnlichen Tageslicht beobachtet wurde, wie oben mitgeteilt. Die im vollen Tageslicht und hinter vierfachem Seidenpapier stehende Alge ergab bei der Extraktion eine violette Phykocyanlösung von braunroter Fluoreszenzfarbe, die hinter zwölffachem Seidenpapier befindliche eine indig-

blaue, wässrige Lösung mit karminroter Fluoreszenz. Im Spektrum zeigten aber noch alle drei Lösungen die charakteristischen zwei Absorptionsbänder des violetten Phykocyans.

Endlich untersuchte ich noch im gewöhnlichen Tageslicht gewachsene Lager des *Phormidium foveolarum* auf ihr Phykocyan, jedoch solche von unterschiedlicher Färbung, welche, wie oben erwähnt, zwischen Olivgrün und Olivbraun schwanken kann. Eine fast als sepiabraun zu bezeichnende Kultur lieferte ein rotviolettes, eine ausgesprochen grüne, etwas olivstichige ein hellblaues Phykocyan. Die Fluoreszenzfarbe des ersteren war braunrot, des letzteren karminrot. Somit sind auch die im gewöhnlichen Tageslicht auftretenden Farbennuancen des *Phormidium foveolarum* auf wechselnde Mengen der beiden Phykocyane zurückzuführen. Je nach den äußern, noch nicht näher analysierten Umständen (Lichtintensität, Temperatur?) praevaliert bald die violette, bald die blaue Modifikation. Von ganz hervorragender Bedeutung für die Ausbildung der Phykocyanmodifikationen ist aber die Wellenlänge des einwirkenden Lichtes, denn im farbigen Licht nimmt das *Phormidium foveolarum* Färbungen an, wie sie im gewöhnlichen Tageslichte nie beobachtet werden konnten (reines Grün und Rotbraunviolett). Grüne Lichtstrahlen begünstigen die Entstehung des violetten, rote die des blauen Phykocyans, wodurch eben die differenten Färbungen des *Phormidium*s in meinen Versuchen bedingt sind. Die verschiedentlichen Schwankungen der Algenfarbe im Tageslicht und die Fähigkeit des Organismus, auf die Farbe der einfallenden Lichtstrahlen durch Annahme einer bestimmten Färbung zu reagieren, scheinen nach dem Vorhergesagten nicht zufällig zusammentreffende Eigenschaften zu sein, und man wird nicht fehlgehen, wenn man gerade unter solchen Cyanophyceen, deren Farbe schon unter natürlichen Verhältnissen schwankt, nach geeigneten Objekten zur Demonstration der komplementären chromatischen Adaptation sucht. Durch die Ausbildung einer zur vorherrschenden Lichtfarbe komplementären Färbung ist eine größere Absorption der zur Verfügung stehenden Lichtstrahlen gewährleistet, was für die Ausnützung schwacher Lichtintensitäten für den Assimilationsprozeß wohl nicht bedeutungslos sein kann. Denn gerade diese durch den Organismus realisierte zweckentsprechende Einrichtung, daß sich das Maximum der Lichtabsorption der Phykocyanmodifikationen im Spektrum nach der Seite der jeweils einfallenden Lichtfarbe verschiebt, scheint mir eine Stütze für die Anschauung zu sein, daß dieses Begleit-

pigment des Chlorophylls doch in irgend einer Beziehung zur Photosynthese steht.

Die verschieden gefärbten Phykocyanlösungen durch Licht oder andere Agentien, bei Gegenwart und bei Abwesenheit des Organpulvers ineinander überzuführen, gelang mir nicht, es stand mir auch zu wenig Material für solche Zwecke zur Verfügung. Nur in einem Falle beobachtete ich, wie eine blauviolette, mit Toluol versetzte Phykocyanlösung hinter blauem Glas allmählich eine rotliche Farbe annahm, nicht unähnlich dem Florideenrot. Denselben Farbenwechsel beobachtete MOLISCH an aus *Scytonema Hofmanni* hergestellten Phykocyanauszügen.

Zusammenfassend sei folgendes hervorgehoben. Die Fähigkeit gewisser Cyanophyceen, auf die Farbe des einfallenden Lichtes durch Annahme einer komplementären Färbung zu reagieren, wurde für *Phormidium foveolarum* durch Versuche mit spektral zerlegtem Licht und mit farbigen Lichtfiltern nachgewiesen. Diese in der Literatur als chromatische Adaptation bekannte Erscheinung hat mit der Verfärbung von Cyanophyceen infolge Erschöpfung des Nährbodens an Nitraten (Stickstoffchlorose) nichts zu tun, dürfte aber nach den bisherigen Erfahrungen nur von beschränkter Verbreitung sein. Für *Phormidium foveolarum* wurde nachgewiesen, daß die durch farbiges Licht hervorgerufenen Verfärbungen auf der Ausbildung verschiedener Phykocyanmodifikationen beruhen.

Prag, im Dezember 1918. Pflanzenphysiologisches Institut  
der deutschen Universität.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1919

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Boresch Karl

Artikel/Article: [Über die Einwirkung farbigen Lichtes auf die Färbung von Cyanophyceen. 25-39](#)