den November und dauert an einer Pflanze etwa 3 Wochen. Die Fruchtreife und das Ausstreuen der Samen fällt in den Dezember. Hierauf löst sich der dürre Fruchtstengel vom Rhizom ab, und die Pflanze, nunmehr ohne oberirdische Organe, tritt wieder in die Sommerruhe.

47. N. Cholodnyj: Über Eisenbakterien und ihre Beziehungen zu den Algen.

(Mit 6 Abbildungen im Text.) (Eingegangen am 25. April 1922. Vorgetragen in der Julisitzung 1922.)

I. Sideromonas Confervarum, eine neue Art von Eisenbakterien.

Nicht selten kann man in eisenhaltigen Wässern eine eigentümliche Erscheinung beobachten: die darin lebenden Algen (besonders aus der Gattung Conferva) bedecken sich an ihrer Oberfläche mit gallertigen Gebilden, welche die Form rundlicher Knöllchen oder zylindrischer Gürtel verschiedener Größe haben. Diese Gebilde sind infolge Ablagerung von Eisenoxydhydrat gewöhnlich zitronengelb, dunkelgelb oder braun gefärbt. Eine mit vielen solchen Gebilden bedeckte Alge hat unter dem Mikroskop das Aussehen eines grünen Fadens, auf den gelbe und braune Perlen verschiedener Größe aufgereiht sind.

Soweit mir bekannt ist, hat der deutsche Algologe F.T. KÜTZING diese Erscheinung zum erstenmal beobachtet. In seinen "Tabulae phycologicae" finden wir eine ganze Reihe farbiger Bilder, die ziemlich gut das Aussehen von solchen mit gallertigen Knöllchen bedeckten Algen wiedergeben¹). KÜTZING hat diese Eigentümlichkeit so charakteristisch für manche Fadenalgen gefunden, daß er es für zweckmäßig hielt, diese Algen sogar in eine besondere Gattung, die er mit dem Namen Psichohormium belegte, abzugrenzen. Wie es scheint, hat sich die Gattung Psichohormium, als taxonomische Einheit, nicht lange erhalten; aber die von KÜTZING eingeführte Bezeichnung wird noch heute zum Benennen der von ihm beobachteten Gebilde gebraucht. ("Psichohormium-Bildungen"²).

¹⁾ KÜTZING, F. T., Tabulae phycologicae. Nordhausen, 1853, Bd. III, Taf. 48 und 49.

²⁾ S. z. B. OLTMANNS, F., Morphologie und Biologie der Algen, Bd. I, S. 24 (1904).

Bei HANSTEIN finden wir den ersten Versuch, die Entstehung der *Psichohormium*-Bildungen zu erklären. In einer kleinen Mitteilung¹) spricht er den Gedanken aus, daß die Algenzellen, indem sie aus dem Wasser das kohlensaure Eisenoxydul absorbieren, davon die Kohlensäure abspalten und dieselbe im Assimilationsprozeß zerlegen; das Eisenoxydul wird ferner durch den von der Zelle ausgeschiedenen Sauerstoff oxydiert und mit Wasser verbunden; das entstehende Eisenoxydhydrat wird in der Zellmembran ("zwischen der äußeren und inneren Hautschicht") abgelagert und ruft auf diese Weise deren Verdickung hervor.

Darüber, wie die mit Eisenoxydhydrat inkrustierte gallertige Masse, die auch nach Bearbeitung der Alge mit Salzsäure zurückbleibt, entsteht, finden wir bei HANSTEIN keine Angaben, aber es ist klar, daß dieser Prozeß, im Einklang mit dem Grundgedanken seiner Hypothese, als das Resultat der Lebenstätigkeit von Algenzellen aufzufassen wäre.

Es scheint, daß die von HANSTEIN vorgeschlagene Erklärung in den Hauptzügen auch von anderen Autoren, die sich über die Psichohormien äußerten, angenommen wurde. So sagt z. B. MOLISCH in seiner Monographie über die Eisenbakterien²), daß die das Eisen anziehende und speichernde Gallerthülle von der Algenzelle gebildet wird. Er hält es auch für wahrscheinlich, daß das Eisenoxydhydrat als Produkt der Assimilationstätigkeit der Alge entsteht, wobei von dem im Wasser gelösten Eisenspat Kohlensäure abgespalten wird.

Weniger bestimmt äußert sich darüber OLTMANNS in seiner "Morphologie und Biologie der Algen"3), aber auch er gibt an, daß bei der Psichohormienbildung Eisen in den Zellmembranen abgelagert wird.

Derselben Meinung ist auch GAIDUKOW. In seiner Schrift "Über die Eisenalge *Conferva* usw."⁴) rechnet er die mit Eisen inkrustierten Conferven zu "Eisenalgen", indem er diese Organismen den Eisenbakterien ganz parallel stellt.

So sehen wir, daß alle Autoren, die nach HANSTEIN sich über die Psichohormien äußerten, im allgemeinen seine Anschauungen vertreten und annehmen, daß die Algenzellen sich aktivan der Absonderung der von Eisenhydroxyd durchtränkten Gallerte beteiligen.

¹⁾ HANSTEIN, Sitzber. d. Niederr. Ges. für Natur- und Heilkunde, 1878

²⁾ H. MOLISCH, Die Eisenbakterien. 1910, S. 53-54.

³⁾ FR. OLTMANNS, l. c., S. 24.

⁴⁾ N. GAIDUKOW, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 23 (1905), S. 250.

Als ich im Sommer 1919 auf der Biologischen Station am Dniepr bei Kiew arbeitete, hatte ich die Gelegenheit, die Psichohormien näher zu studieren. In einem kleinen Brunnen mit eisenhaltigem Wasser wurde eine Anhäufung von Fadenalgen gefunden, die hauptsächlich aus den Conferven bestand. Die Fäden dieser Algen waren dicht mit gallertigen Knöllchen gelber und brauner Farbe belegt. (Abb. 1.) In den größeren Gebilden war zuweilen ein mehr dunkel gefärbter, beinahe schwarzer Kern sichtbar. Bei

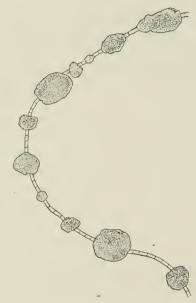


Abb. 1. Ein mit Knöllchen (Psichohormien) bedeckter Conferva-Faden. Vergr. 145.

genauerem mikroskopischem Studium dieser Gebilde bin ich bald zur Überzeugung gekommen, daß die Gallerte, aus welcher sie bestehen, in keinem Falle das Produkt der Verschleimung oder Quellung der Algenzellmembran sein könnte. Das mikroskopische Bild hat zu solch einer Schlußfolgerung keine Anhaltspunkte gegeben. An den Wänden der Zellen, die sich innerhalb und außerhalb der Knöllchen befanden, waren keine Unterschiede festzustellen, und in den mehr durchsichtigen Knöllchen konnte man eine scharfe Grenze zwischen der Alge und der Gallertmasse wahrnehmen. Auffallend war auch der Umstand, daß die Umrisse der Knöllchen gewöhnlich nicht den Grenzen einzelner Zellen entsprachen. So konnte nun bei einem Beobachter, der frei von jeder

Über Eisenbakterien und ihre Beziehungen zu den Algen.

329

Voreingenommenheit war, ganz natürlich der Gedanke entstehen, daß die Gallertbildung einen von der Lebenstätigkeit der Algen unabhängigen Prozeß darstellt und eher auf die Arbeit irgendwelcher anderer Organismen zurückzuführen wäre.



Abb. 2. Conferva-Faden mit einem Psichohormium und 4 modifizierten Zellen innerhalb des letzteren. Nach Bearbeitung mit HCl, 70 ° alkohol und KJ+J. Vergr. 920.

Als ich nun, nach diesen Organismen fahndend, die Knöllchen in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien durchmusterte, konnte ich mich bald überzeugen, daß in der großen Mehrzahl bei starker Vergrößerung mehr oder weniger deutlich eine eigentümliche Struktur wahrzunehmen war: man bekam den Ein-

druck, als ob die das Knöllchen bildende Gallerte in allen Richtungen mit einem Netze dünner geschlungener und miteinander dnrchflochtener Kanälchen durchzogen wäre. Als ich ferner, nachdem das Eisenoxydhydrat mit Salzsäure aufgelöst wurde, das Präparat mit Gentianaviolett oder Karbolfuchsin bearbeitete, so stellte es sich sofort heraus, daß die ganze Gallertmasse mit einer Menge kleiner, fast kugelförmiger Bakterien überfüllt war. (Abb. 2.) Leider schrumpften bei der Salzsäurebearbeitung die Knöllchen zusammen, wodurch die natürliche Lage der Bakterien innerhalb derselben beträchtlich verändert wurde. Um diesen Defekt zu vermeiden, bearbeitete ich zuvor das Präparat mit Formalin. Der Zusatz von 5%-10% Formaldehydlösung ruft eine Härtung der Knöllchengallerte hervor, so daß sie eine Zeitlang ihre normale Gestalt und Dimensionen erhält. Solche Präparate gaben, nachdem sie noch mit Salzsäure bearbeitet und gefärbt wurden, besonders klare Bilder. (Abb. 3.) Es stellte sich heraus, daß die Bakterien innerhalb der Knöllchen hauptsächlich in Ketten, als Streptokokken, angeordnet waren. Diese Ketten machten wahrscheinlich, als man das Objekt in vivo betrachtete, den Eindruck jener eigentümlichen Struktur, von der ich schon früher sprach. Eine gewisse Vorstellung über Form, Dimensionen und Lagerung der Bakterien innerhalb der Knöllchen geben Abb. 3 und 4; hier sind selbstverständlich nur wenige von den Mikroben abgebildet, die zugleich in einem Gesichtsfelde zu sehen waren.

Eine genaue Größenbestimmung an gefärbten Präparaten hat folgende Resultate gegeben: die Länge der Bakterienzelle betrug $0.8-0.9~\mu$, die Breite $0.5-0.6~\mu$.

Soweit nach den äußeren Merkmalen zu urteilen ist, gehören diese Bakterien zu einer und derselben Art. Zwar muß ich bemerken, daß man an der Oberfläche der Knöllchen zuweilen Mikroorganismen beobachten konnte, die anderes Aussehen boten, aber innerhalb der Gallertmasse, unabhängig von der Grösse des Knöllchens und von seinen anderen Eigentümlichkeiten, ergab die mikroskopische Untersuchung immer eine gleichartige Mikroflora, die den Eindruck einer Reinkultur machte.

Wenn man die zwei wichtigsten von mir beobachteten Tatsachen, nämlich die Unabhängigkeit der Gallertproduktion von der Algenzelle einerseits, und die beständige Anwesenheit einer Menge gleichförmiger Bakterien in dieser Gallerte andererseits zusammenstellt, so kommt man unwillkürlich zum Schluß, daß diese Bakterien gerade den Organismus darstellen, dessen Lebenstätigkeit die Knöllchen ihre Entstehung verdanken. Mit anderen Worten,

Über Eisenbakterien und ihre Beziehungen zu den Algen.

wir müssen folgern, daß wir es hier mit typischen Eisenbakterien zu tun haben, deren biochemische Arbeit sowohl die Gallertbildung als auch die Ablagerung von Eisenoxydhydrat erzeugt.

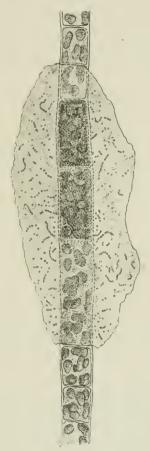


Abb. 3. Ein einem Conferva-Faden aufsitzendes Knöllchen, 2 modifizierte Zellen enthaltend. Nach Bearbeitung mit Formalin, HCl und KJ+J. Man sieht die innerhalb des Knöllchens zu Ketten angeordneten Bakterien. Vergr. 920.

Man kann fragen, was sind das denn für Eisenbakterien, und können sie irgendeiner schon bekannten Art zugerechnet werden. In seiner Monographie "Die Eisenbakterien" (1910) zählt G. MOLISCH deren nur 8 Arten, welche zwischen 6 Gattungen verteilt werden. Wenn man seine Angaben in diesem Gebiete als erschöpfend annimmt, so können die von mir gefundenen Eisenbakterien nicht

nur keiner schon bekannten Art zugerechnet werden, sie müssen sogar in eine neue Gattung abgegrenzt werden. Für diese neue Form habe ich den Namen *Sideromonas Confervarum* n. g., n. sp. vorgeschlagen¹).

Was den Artnamen "Confervarum" betrifft, so muß ich folgendes bemerken: Die größte Mehrzahl der Knöllchen, die ich persönlich beobachten konnte, befand sich auf den Conferva-Fäden. Nur sehr selten konnte ich diese Gebilde auf Fäden anderer Algenarten finden. So z. B. fand ich einige Male Mougeotia-Fäden, welche

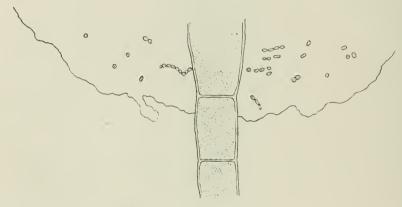


Abb. 4. Teil eines Conferva-Fadens mit anliegender Knöllchengallerte und den in dieser Gallerte eingebetteten Bakterien. Nach der Bearbeitung mit Formalin, HCl und Gentianaviolettfärbung. Vergr. 1720.

hier und da von Schleimgürteln bedeckt waren. Es ist bemerkenswert, daß in diesen Fällen die sich an der Oberfläche des Fadens absetzende Gallerte die Form zylindrischer Gürtel oder Muffe annahm, welche sich auffallend von den runden Confervenknöllchen unterscheiden ließen. Wie aus der Literatur zu sehen ist, haben auch andere Autoren, welche Psichohormien beobachteten, dieselben hauptsächlich an Conferva-Fäden gefunden. Deshalb schien es mir auch zweckmäßig, in der Bezeichnung der neuen Eisenbakterienart deren enge Beziehung zur Gattung Conferva zu betonen.

Die Frage, welche Conferva-Arten in meinem Falle mit Knöllchen bedeckt waren, mußte unentschieden bleiben. Hier möchte ich nur bemerken, daß die Systematik dieser Gattung bis jetzt

¹⁾ In der Sitzung der Naturforschergesellschaft zu Kiew, 3. IV. 1920.

fast gar nicht ausgearbeitet ist. So z. B. hält es WILLE¹) für wahrscheinlich, daß alle Conferva-Arten, deren ca. 25 angeführt werden, nichts anderes als verschiedene Formen von Conferva bombycina W. sind. KLEBS²) betont auch die klägliche Lage des "Conferva-Problems" und äußert den Gedanken, daß nur rationelle Reinkulturen dessen endgültige Lösung bringen könnten. Was mein Material anbetrifft, so hatten die Conferva-Fäden ein so verschiedenes Aussehen, indem sie nach Größe und nach Zelleninhalt sich voneinander unterschieden, daß man sie kaum alle einer Art zurechnen könnte.

Auch war es mir bis jetzt unmöglich, einige die Morphologie und Entwicklungsgeschichte von S. Confervarum betreffende Fragen zu beantworten. So z. B. scheint es mir sehr wahrscheinlich, daß dieser Organismus ein bewegliches Stadium hat, in welchem er sich verbreitet und auf diese Weise neue Kolonien gründet. Sehr oft konnte ich an der Oberfläche der Knöllchen sich lebhaft bewegende Bakterien beobachten, während an anderen Stellen des Präparats alles ruhig war. Selbstverständlich kann man nicht behaupten, daß diese um das Knöllchen herumschwinmenden Zellen das bewegliche Stadium von Sideromonas darstellen; wir müssen dabei in Betracht ziehen, daß die Oberfläche der Knöllchen, wie es scheint, die Eigenschaft besitzt, verschiedene Organismen anzulocken. So z. B. finden wir oft an den Knöllchen Anhäufungen von Diatomeen; nicht selten können wir auch grüne und blaugrüne Algen beobachten, die der schleimigen Oberfläche anhaften, dort keimen und zuweilen sogar in der Gallerte eingebettet sind.

Die Frage nach der Sporenbildung ist mir auch unaufgeklärt geblieben. Zwar konnte man oft innerhalb der Knöllchen stark lichtbrechende rundliche Körper beobachten, welche annähernd dieselbe Größe wie Sideromonas-Zellen hatten. Ob diese Gebilde wirklich die fraglichen Sporen waren, konnte ich bis jetzt noch nicht entscheiden.

Weitere Untersuchungen in dieser Richtung waren dadurch gehindert, daß der Sommer 1920 sehr ungünstig für die Entwicklung von Sideromonas war; infolge starker Hitze war der Brunnen, aus welchem ich das Material entnahm, fast ganz ausgetrocknet; das Wasser wurde darin trübe und stagnierte; die Psichohormien erschienen erst spät und in geringer Zahl. Im Sommer 1921 war

¹⁾ N. WILLE in ENGLER und PRANTLS "Die nat. Pflanzenfamilien", T. I, 2te Abt., S. 85.

²⁾ Zit. nach OLTMANNS, l. c., Bd. I, S. 20.

die Dürre noch stärker und Knöllchen tragende Conferven waren gar nicht zu finden. Deshalb mußte ich mich in vorliegender Mitteilung auf das geringe Material beschränken, welches während meines kurzen Aufenthaltes auf der Station im Jahre 1919 in meine Hände geriet.

Zum Schluß möchte ich nochmals eine kurze Charakteristik der neuen Eisenbakterienart beifügen:

Sideromonas Confervarum n. g., n. sp. ist ein Eisenbakterium, welches gallertige Knöllchen ("Psichohormien") an der Oberfläche von Conferva-Fäden und manchen anderen Algen bildet. Die Zellen dieser Bakterienart sind kleine, ein wenig in die Länge gestreckte Kokken (Kokkobazillen) von $0.8-0.9~\mu$ Länge und $0.5-0.6~\mu$ Breite; innerhalb der Gallerte sind sie gewöhnlich zu Ketten angeordnet, wodurch sie den Streptokokken gleichen.

II. Über die Möglichkeit einer Symbiose zwischen Sideromonas und Conferva.

Im Zusammenhang mit den im vorigen Kapitel erörterten Tatsachen entsteht folgende Frage: Was für Verhältnisse existieren zwischen den zwei sich an der Psichohormienbildung beteiligenden Organismen, nämlich zwischen der Alge und den Eisenbakterien? Stellt das Sideromonas einfach eine Epiphytenform dar, welche sich die Conferva-Fäden als Aufenthaltsort nur deshalb wählt, weil diese Algen im Wasser, wo die Eisenbakterien leben, öfter als andere Algen anzutreffen sind? Oder verhält sich vielleicht in diesem Falle das Bakterium als Parasit, dessen Entwicklung in irgendwelcher Beziehung schädlich für die Alge sein könnte? Oder hat schließlich das Zusammenleben dieser Organismen den Charakter einer Symbiose, aus welcher sie beide gewisse Vorteile erhalten?

Die erste Vermutung erscheint mir wegen folgendem wenig wahrscheinlich. Zwar stellten die Conferven im Brunnen, aus welchem ich das Material holte, die Mehrzahl dar, aber es waren doch dort zugleich auch viele andere Fadenalgen vorhanden. Trotzdem waren mit Knöllchen beinahe ausschließlich die Conferva-Fäden bedeckt. Man bekam den Eindruck, als ob das Sideromonas entschieden diese Algen den anderen vorzieht. Noch mehr, man konnte bemerken, daß zwischen den zur Conferva-Gattung gehörenden Algen die Mikroben eine Wahl treffen, indem sie bestimmte Formen (resp. Arten) dicht bedecken, die anderen dagegen ganz unberührt lassen.

Für das parasitäre Verhalten der Eisenbakterien haben wir in diesem Falle noch weniger Anhaltspunkte. Die ihrer ganzen Länge nach von Knöllchen bedeckten Conferva-Fäden boten keine pathologischen Merkmale; im Gegenteil hatten sie ein vollkommen normales Aussehen und schienen zuweilen sogar besser ernährt, als die knöllchenfreien Algen.

So scheinen mir für die zwei ersten erwähnten Vermutungen keine Anhaltspunkte vorhanden zu sein. Es bleibt nur die Annahme übrig, daß wir es in diesem Falle mit einer eigentümlichen Symbiose zu tun haben, d. h. daß hier solches Zusammenleben vorliegt, aus welchem beide Organismen gewissen Nutzen bekommen. Wollen wir nun die Frage, worin für unsere beiden problematischen Symbionten der Vorteil bestehen würde, näher betrachten. Was die Eisenbakterien anbetrifft, so scheint mir diese Frage leicht zu beantworten. Wie jedes andere Eisenbakterium braucht auch Sideromonas eine konstante Sauerstoffzufuhr, um die Eisenoxydulin Eisenoxydverbindungen überzuführen. Die grünen Algenzellen, auf welchen sich diese Mikroben niederlassen, spielen für sie die Rolle von aktiven Sauerstoffbildnern und erleichtern dadurch ihre Oxydationstätigkeit. Von diesem Standpunkte aus kann man vielleicht gewissermaßen auch die Tatsache, daß unsere Eisenbakterien die Conferven allen anderen Algen vorziehen, erklären. In dem von mir erforschten Brunnen waren die Conferva-Watten immer an der Wasseroberfläche zu finden, wobei sie nie zu Boden sanken; die Algenfäden waren mit ihren Enden fest an den Brunnenwänden fixiert und konnten deswegen weder tiefer ins Wasser sinken, noch emporschwimmen, wie man dies bei vielen anderen Algen beobachtet. Diese Tatsache steht offenbar mit der Keimung der Zoosporen bei Conferva im Zusammenhang: Wie bekannt, befestigen sich letztere beim Keimen an verschiedenen Gegenständen mit kleinen Solch eine beständige oberflächliche Lage bietet Haftscheiben. unzweifelhaft Vorteile, wie der Alge selbst, indem ihr dadurch die günstigsten Insolationsbedingungen gesichert werden, so auch den Eisenbakterien, welche nicht nur den von den Algenzellen im Licht ausgeschiedenen Sauerstoff ausnützen, sondern auch bei Lichtmangel ihre Tätgkeit nicht einzustellen brauchen, da sie den aus der Luft ins Wasser diffundierenden Sauerstoff verwenden können. Andererseits besitzen, wie es scheint, die Conferven eine hohe Assimilationsenergie: Obgleich das Brunnenwasser beständig eine niedrige Temperatur hatte, welche auch bei heißen Sommertagen 130 C nicht überstieg, wuchsen ihre Fäden sehr schnell und bildeten dichte, watteähnliche Anhäufungen, die für die aërophilen Eisenbakterien eine passende Umgebung darstellten. Es sei bemerkt, daß die niedrige Wassertemperatur das Wachstum der Knöllchen nicht ungünstig zu beeinflussen schien und dabei zugleich die ungewünschte Konkurrenz beseitigte, indem sie die Entwicklung anderer Eisenbakterien erschwerte oder sogar ganz unmöglich machte. So konnte ich z B. im Brunnenwasser fast nie Leptothrix ochracea finden, während in der ableitenden Rinne, wo die Temperatur infolge der Insolation viel höher war, Leptothrix in großer Menge zu finden war; umgekehrt waren hier psichohormientragende Conferven gar nicht vorhanden. So kann man denken, daß das to-Optimum für Sideromonas viel niedriger als das für Lepthotrix liegt. — Aus all diesem ergibt sich, daß das Zusammenleben mit den Conferven unserem Mikroorganismus sicher gewisse Vorteile bietet.

Jetzt wollen wir schauen, ob irgendwelche Anhaltspunkte die Annahme rechtfertigen, daß auch die Conferven ihrerseits aus der vorausgesetzten Symbiose gewissen Nutzen haben. Einen solchen Anhaltspunkt, vorläufig zwar den einzigen, bietet meines Erachtens die Tatsache, daß die innerhalb der Knöllchen gelegenen Algenzellen modifiziert werden. Nachdem das Eisenoxydhydrat mit Salzsäure aufgelöst ist und die Knöllchen durchsichtig geworden sind, kann man beobachten, daß in vielen Knöllchen die von Gallerte umgebenen Algenzellen sich von anderen Zellen desselben Fadens durch ihren dichten, dunkelgrünen Inhalt unterscheiden (Abb. 2 und 3). Diese Erscheinung ist so verbreitet, daß ich in jedem aus meinem Material angefertigten Präparat ohne Mühe solche Zellen finden konnte. Bei genauerer Beobachtung war es nicht schwer festzustellen, daß das eigentümliche Aussehen dieser Zellen zwei Ursachen hatte: erstens eine starke Entwicklung, ich möchte sagen Hypertrophie des Chlorophyllapparates, und zweitens eine Aufspeicherung von Nahrungsstoffen (nicht Stärke, denn in Conferva-Zellen ist sie bekanntlich nicht vorhanden).

Die Bildung "modifizierter Zellen" war auch von anderen Forschern beobachtet, obgleich, soweit mir bekannt, niemand auf diese Frage näher eingegangen ist. In seinen "Algologischen Mitteilungen"1), in dem den Conferva-Ruhezellen gewidmeten Kapitel, gibt WILLE unter anderem an, daß manchmal solche Zellen durch "Verdickung der Membran der Mutterzelle" entstehen. Dabei wird nach seinen Angaben die äußere Schicht der Zellhaut verdickt, "worauf die Membran mit Eisenund Kalkablagerungen bedeckt wird. Sind die Lebensbedingungen

¹⁾ N. WILLE, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 18 (1887), S. 470.

günstig, so beginnen die Zellen sich zu teilen und sprengen die äußere, nicht entwickelungsfähige Schicht, durch welche die alten inkrustierten Membranteile von den neugebildeten glatten getrennt werden, mit anderen Worten, bildet sich ein Psichohormium Kütz."

In dieser Mitteilung des norwegischen Algologen finden wir eine bestimmte Angabe, daß zwischen dem Auftreten von Psichohormien und der Ruhezellenbildung bei Conferva ein enges Verhältnis besteht. So entstand wahrscheinlich die Anschauung, die wir über Psichormien bei verschiedenen anderen Autoren finden. OLTMANNS¹) schildert z. B. die Psichohormienbildung wie folgt: "Kurze Fadenstücke oder auch einzelne Zellen füllen sich mit Reservestoffen, erhalten eine derbe Membran, und in diese erfolgen Einlagerungen von Eisen- und Kalkverbindungen."

Auch GAIDUKOW betont in seiner schon zitierten Arbeit den engen Zusammenhang zwischen der Ruhezellenbildung und Eisenablagerung bei *Conferva*. Er behauptet sogar ausdrücklich, daß in seinen Kulturen "die Fäden des vegetativen Stadiums der *Conferva* ganz eisenfrei wurden, und die Eisenspeicherung trat erst bei der Bildung der Akineten ein".

In der mir zugänglichen Literatur konnte ich keine genaueren Angaben betreffend die in den Knöllchen eingebetteten Zellen finden. Aus den kurzen Bemerkungen, die ich gefunden und oben zitiert habe, kann man drei Schlüsse machen. Erstens, daß das Vorhandensein modifizierter Zellen in den Knöllchen schon früher von vielen Algologen beobachtet wurde; zweitens, daß diese Zellen von denselben Gelehrten als Akineten oder Ruhezellen aufgefaßt wurden; und drittens, daß die Eisenablagerung in den Membranen dieser Zellen, nach der Meinung der zitierten Autoren, einen sekundären Prozeß darstellt, welcher nur bei der Akinetenbildung auftritt und bei g wöhnlichen (vegetativen) Zellen nicht vorhanden ist.

Der erste Schluß interessiert mich insofern, als er mir die Möglichkeit gibt anzunehmen, daß die "modifizierten Zellen", die ich in den Gallertknöllchen beobachten konnte, nicht nur an meinem Materiale, sondern auch in den Psichohormien verschiedenster Herkunft zu finden waren. Was die zweite Schlußfolgerung betrifft, daß die modifizierten Zellen das Ruhestadium darstellen, so muß ich bemerken, daß auch mir diese Anschauung sehr wahrscheinlich scheint. Zwar konnte ich selbst nie eine Keimung dieser Zellen beobachten, wie sie z. B. WILLE beschrieben hat, aber nach ihrem Aussehen und Inhalt glichen sie ganz den typischen Ruhezellen von Faden-

¹⁾ OLTMANNS, W., l. c., S. 24.

algen. Was den Inhalt betrifft, so konnte ich, wie es schon erwähnt wurde, in allen von mir erforschten Fällen zwei Eigentümlichkeiten feststellen: 1. Die Hypertrophie des Chlorophyllapparates und 2. die Anhäufung von Reservestoffen. Gerade diese zwei Merkmale sind für das Ruhestadium aller Algen am meisten charakteristisch. Ich möchte hier die Angabe von FR. SCHMITZ zitieren, der in seiner bekannten Arbeit "Die Chromatophoren der Algen" (1882, S. 112) sagt: Alle Dauerzellen, "so verschieden sie im Einzelnen gestaltet sein mögen, zeigen nun als gemeinsames Merkmal, daß bei ihrer Ausbildung die Chromatophoren sich beträchtlich vergrößern resp. vermehren, so daß sie einen verhältnismäßig größeren Raum der Zelle einnehmen als zuvor und dadurch der ganzen Zelle eine weit dunklere Färbung als bisher verleihen". Weiterhin gibt er auch an, "während der Ausbildung der Dauerzellen werden ferner im inneren derselben Nahrungsstoffe und andere Substanzen allgemein in ziemlich reichlicher Menge angehäuft". Außerdem unterscheiden sich bekanntlich die Dauerzellen der Algen oft von vegetativen Zellen durch ihre Dimensionen. Auch diese Eigentümlichkeit konnte ich zuweilen an meinen Präparaten beobachten (s. z. B. Abb. 3). So halte ich es für sehr wahrscheinlich daß die innerhalb der Knöllchen gelagerten Zellen mit dichtem Inhalt wirklich das Ruhestadium darstellen; da aber mir zur endgültigen Entscheidung dieser Frage noch manche Beobachtungen fehlen, so ziehe ich es vor, diese Zellen einfach als "modifizierte Zellen" zu bezeichnen.

Der einzige Punkt, in welchem ich anderer Meinung als andere Autoren bin, betrifft die Frage über Ort und Zeit der Eisenablagerung. Schon im vorigen Kapitel habe ich bemerkt, daß das Eisenhydroxyd sich nicht in den Zellmembranen der Algen angehäuft hat, sondern dessen Ablagerung in der von den Bakterien abgeschiedenen Gallerte stattfindet. Was den Zeitpunkt anbetrifft, in welchem dieser Prozeß einsetzt, so behaupte ich ausdrücklich, daß nicht die Anlegung der Ruhezellen die Anhäufung des Eisens verursacht, sondern im Gegenteil die Ablagerung einer mit Eisenhydroxyd inkrustierten Gallerte an den Algenfäden die Bildung von modifizierten Zellen zur Folge hat. Ich habe eine große Menge von Algenfäden durchsucht, welche teilweise mit Knöllchen bedeckt, teilweise frei davon waren; und in keinem Falle konnte ich die Anlegung von modifizierten Zellen an Stellen, die frei von eisenhaltiger Gallerte waren, beobachten, während Knöllchen, die nur vegetative Algenzellen enthielten, sehr oft zu finden waren. Deshalb halte ich die Angabe von GAIDUKOW,

daß die Eisenanhäufung nur bei der Akinetenbildung stattfinde, für ganz unrichtig.

So ist auch meinen Anschauungen entsprechend ein Zusammenhang zwischen der Bildung von modifizierten Zellen und der Ablagerung von eisenhaltiger Gallerte vorhanden, aber diese Beziehungen sind ganz andere als es die zitierten Autoren annahmen. Die Ablagerung von eisenhaltiger Gallerte ist durch die Eisenbakterien Sideromonas Confervarum verursacht und beeinflußt ihrerseits die Algenzellen so, daß in ihnen eine Vergrößerung der Plastidenmasse und eine Anhäufung von Reservestoffen stattfindet. In dieser Tatsache, die ganz genau festgestellt ist, liegt meines Erachtens der Hauptbeweis, der die Symbiose zwischen Sideromonas und Conferva wahrscheinlich macht. Wir sehen, daß die Alge sich der von Bakterien abgelagerten Gallerte gegenüber nicht passiv verhält, im Gegenteil reagiert sie darauf mit Bildung von modifizierten Zellen, und dieser Prozeß ist streng an die Stellen von Gallertenablagerung geknüpft. Zugleich kann man aus der Entstehung dieser Zellen nur innerhalb der Knöllchen den Schluß ziehen, daß die Algen von den Bakterien günstig beeinflußt werden. Man kann sich kaum vorstellen, daß Zellen, die in ungünstigen Ernährungsbedingungen wären, solche beträchtliche Mengen von Reservestoffen anhäufen könnten, wie wir dies in modifizierten Zellen beobachten. Unwillkürlich entsteht die Frage, ob nicht die gallertige Knöllchenmasse die Quelle wäre, aus welcher die modifizierten Zellen fertige organische Verbindungen schöpfen und damit die eigenen Assimilationsprodukte ergänzen. Zwar können wir auch annehmen, daß die hier angehäuften Stoffe teilweise das Produkt der vergrößerten Plastiden darstellen, teilweise von den Nachbarzellen der Alge bezogen werden. Ich will aber nicht alle verschiedenen darüber möglichen Vermutungen vergleichend betrachten. Um zwischen ihnen die endgültige Wahl zu treffen, sind noch ausführliche Beobachtungen und exakte experimentelle Forschungen notwendig.

Sehr interessant ist auch die in den modifizierten Zellen stattfindende Hypertrophie des Chlorophyllapparates. Auch hier müssen wir uns fragen, ob nicht diese Erscheinung in korrelativer Beziehung zur Anwesenheit von Eisenbakterien in den Knöllchen steht. Selbstverständlich muß die Vergrößerung der Chlorophyllmasse in den Zellen von einer Erhöhung ihrer Assimilationstätigkeit und dementsprechend von einer vermehrten Sauerstoffausscheidung begleitet werden. Andererseits wäre es interessant, die näheren Ursachen dieser Erscheinung festzustellen: ob sie in der durch die gefärbte Gallerte hervorgerufenen Beschattung oder vielleicht in

irgendwelchen von den Mikroben ausgeschiedenen chemischen Agentien zu suchen wären.

Übrigens können wir schon jetzt, unabhängig davon, wie in der Zukunft alle diese Fragen entschieden sein werden, behaupten, daß in dem Zusammenleben von Sideromonas und Conferva wir es mit einer komplizierten Zusammenwirkung zweier Organismen zu tun haben, welche am meisten dem Begriffe "Symbiose" entspricht. Von diesem Standpunkte aus läßt sich gewissermaßen auch die Tatsache erklären, daß das Ruhestadium der Alge nur innerhalb der Knöllchen entsteht: auf diese Art wird auch den nächsten Algengenerationen die Symbiose mit den Eisenbakterien gesichert.

In dem, was wir bis jetzt über die modifizierten Zellen mitgeteilt haben, finden wir auch so manche Angabe, um die früher gestellte Frage, welche Vorteile die Alge von ihrer Symbiose mit Sideromonas hat, zu beantworten. Um die von mir in dieser Beziehung ausgesprochenen Vermutungen zu ergänzen, will ich noch den von GAIDUKOW geäußerten Gedanken anführen: er betrachtet die "in den Membranen" der Conferva-Akineten stattfindende Eisenanhäufung als eine Schutzvorrrichtung. Und wirklich kann wenn nicht das Eisen selbst, so jedenfalls die Gallerte die Ruhezellen vor Abkühlung und auch vor mechanischen Insulten schützen.

Alle diese Tatsachen und Überlegungen zusammenfassend kann man, wie mir scheint, behaupten, daß die Symbiose zwischen Conferva und Sideromonas sehr wahrscheinlich ist. —

III. Über das Zusammenleben von Algen und Eisenbakterien im allgemeinen.

Von der Idee einer Symbiose zwischen Sideromonas und Conferva ausgehend bin ich natürlich zu einer anderen, allgemeineren Frage gekommen: ob nicht überhaupt in der Natur eine Tendenz zur Symbiose zwischen verschiedenen Eisenbakterien und Algen zu beobachten wäre? Um Anhaltspunkte zur Lösung dieser Frage zu gewinnen, habe ich eine Durchforschung aller mir bekannten Fundorte von Eisenbakterien vorgenommen. Meine Forschungen sind nicht ganz fruchtlos geblieben, und über einige interessantere Beobachtungen möchte ich in diesem Kapitel kurze Mitteilung machen.

Das in unserer Gegend am meisten verbreitete Eisenbakterium ist Leptothrix ochracea. An den Ufern von Süßwasserseen in der Umgebung der Biologischen Station waren oft dichte Rasen von diesen Bakterien zu finden. Bei genauerem Studium dieser Rasen stellte es sich heraus, daß die Leptothrix-Fäden beständig von ver-

schiedenen grünen und blaugrünen einzelligen Algen begleitet waren. Gewöhnlich konnte man unter dem Mikroskop folgendes Bild beobachten (Abb. 5): Die Leptothrix-Fäden bildeten ein dichtes, an Watte erinnerndes Netz. In den Maschen dieses Netzes war eine Menge verschiedener, meistens einzelliger, kugelförmiger Algen eingelagert. Diese Algen waren nicht selten an ihrer Oberfläche von einer eisenhaltigen Kruste bedeckt. Zuweilen konnte man auch leere eisenhaltige Kapseln beobachten, die wahrscheinlich als Skelette nach der Zerstörung der abgestorbenen Algenzellen übrig geblieben waren. Bei Bearbeitung mit Salzsäure lösten sich solche

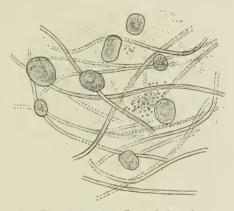


Abb. 5. Anhäufung der Eisenbakterien Leptothrix ochracea mit eingekapselten grünen Algenzellen. Vergr. 920.

Kapseln zuweilen ganz auf, während in anderen nach der Auflösung die eingeschlossenen grünen Zellen sichtbar wurden. Von allen diesen grünen Begleitern der Eisenbakterien wurde energisch Kohlensäure assimiliert; deshalb verhielt sich die Watte im ganzen genau so, wie eine Anhäufung von irgendwelchen Fadenalgen, d. h. bei greller Beleuchtung schwamm sie an die Oberfläche des Wassers empor, bei Verdunkelung sank sie zu Boden. An warmen Sonnentagen konnte man innerhalb solcher Watten ein durch massenhaftes Auftreten von Sauerstoffbläschen bedingtes Aufschäumen des Wassers beobachten.

Dieses Bild war ständig in Proben verschiedener Herkunft zu beobachten, wobei die begleitenden Algen immer dieselben zu sein schienen. Dieser Umstand macht die Annahme wahrscheinlich, daß wir es in diesem Falle nicht mit einer zufälligen Erscheinung, sondern mit einer bestimmten fixierten Symbiose zu tun haben, und daß hier zwischen den *Leptothrix*-Fäden und Algen ähnliche Verhältnisse wie zwischen Conferven und *Sideromonas* vorliegen.

Offenbar ist diese Symbiose für die Leptothrix-Kolonien sehr günstig, weil dadurch ihre Hauptaufgabe, nämlich die Oxydation von Eisenoxydulverbindungen, wesentlich gefördert wird. Indem sie bei Tag an die Oberfläche des Wassers emporschwimmen, wo eine beträchtliche Sauerstoffkonzentration und zugleich auch eine höhere Temperatur zu finden sind, können die Leptothrix-Kolonien ihre Oxydationsarbeit energisch durchführen. Wenn sie nun bei Nacht sich in tiefere Wasserschichten niederlassen, finden sie dort neue Vorräte von kohlensaurem Eisenoxydul, welches aus dem Boden diffundiert, und nachdem sie diese Verbindung aufgespeichert haben, steigen sie wieder an die Oberfläche, sobald die grünen Algen den Sauerstoff wieder auszuscheiden beginnen. So haben wir in diesem Falle eine Erscheinung von uns, welche gewissermaßen an die von EGUNOW an Schwefelbakterien beobachteten periodischen Bewegungen erinnert.

Was die Bildung der eisenhaltigen Kapseln an der Oberfläche mancher Algen betrifft, so entstehen sie wahrscheinlich ohne eine Mitwirkung der Eisenbakterien. Wenn das der Fall ist, so müssen wir annehmen, daß die die Eisenbakterien begleitenden Algen teilweise die Fähigkeit einer selbständigen Eisenablagerung besitzen. Dies muß uns nicht sonderbar erscheinen, wenn wir in Betracht ziehen, daß die Eisenoxydulverbindungen sehr leicht zu oxydieren sind, und meistens ist die Wasseroberfläche an Stellen, wo Eisenbakterien vorhanden sind, mit einer dünnen Rostschicht bedeckt, die als charakteristische irisierende Membran erscheint. —

Eine zweite merkwürdige Beobachtung, welche den engen Zusammenhang zwischen Eisenbakterien und Algen bestätigt, ist folgende. In einem Süßwassersee konnte ich am Sandufer, wo der Boden viel Raseneisenerz enthielt, frei herumschwimmende, rundliche, braungrüne Klümpchen, die annähernd haselnußgroß waren, finden. Bei mikroskopischer Untersuchung stellte es sich heraus, daß diese Klümpchen fast ausschließlich aus Fäden der blaugrünen Alge Tolypothrix bestanden. Bei der Berlinerblauprüfung konnte man sogleich folgendes Bild wahrnehmen. Die dicken Algenfäden waren an vielen Stellen mehr oder weniger dicht mit Fäden der Leptothrix ochracea (?) umwickelt. Die Eisenbakterien schmiegten sich fest der schleimigen Oberfläche der Tolypothrix-Zellen an und, was besonders charakteristisch erscheint, umwickelten sie in den

Über Eisenbakterien und ihre Beziehungen zu den Algen.

meisten Fällen mit regelmäßigen spiraligen Windungen, wodurch das Bild sehr an irgendeine höhere Schlingpflanze erinnerte (Abb. 6, rechts). So können wir sagen, daß uns hier echte "Schling-

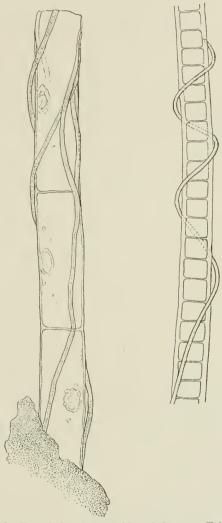


Abb. 6. Schlingende Eisenbakterien an Algenfäden: an Tolypothrix rechts und an Oedogonium links. Das rechte Bild ist in vivo bei 600 facher Vergrößerung angefertigt; das linke nach Bearbeitung mit K₄FeCy₆+HCl, Vergr. 450.

bakterien" vorliegen. Zuweilen waren in den Klümpchen zusammen mit Tolypothrix einzelne Exemplare von Mougeotia und Oedogonium zu finden. In diesen Fällen waren auch ihre Zellen mit langen Leptothrix-Fäden umwickelt (Abb. 6, links), doch erschienen hier

23*

die Windungen nicht so regelmäßig wie an den Tolypothrix-Fäden.

Ich glaube nicht, daß diese Erscheinung lediglich als zufälliges Anhaften der Leptothrix-Fäden an der schleimigen Oberfläche der Algen zu deuten wäre. Wahrscheinlicher haben wir es auch hier mit einem eigentümlichen Zusammenleben zweier Organismen zu tun, wobei ein Symbiont, nämlich das Eisenbakterium, daraus sicher gewisse Vorteile zieht.

Ein drittes Beispiel des Zusammenlebens von Algen und Eisenbakterien konnte ich im Botanischen Laboratorium der Universität zu Kiew beobachten. Im gläsernen Kühlapparat, welcher mir im Frühjahr 1919 zur Wasserdestillation gedient hatte und an einem gegen Norden gerichteten Fenster stehen blieb, hatte sich während der Sommermonate desselben Jahres an der Innenfläche des Glasmantels ein üppiger rostiggrüner Belag gebildet. Als ich diesen Belag mikroskopisch untersuchte, konnte ich mich überzeugen, daß er hauptsächlich aus zwei Organismen, nämlich aus dem Eisenbakterium Gallionella ferruginea und aus runden großen Zellen einer grünen Alge, welche von einer dicken schleimigen Scheide bedeckt waren, bestand. Leider konnte ich diese Alge wegen Zeitmangels nicht genauer bestimmen.

Der Umstand, daß diese Kultur spontan im Laboratorium entstanden war, läßt mich denken, daß man sie eventuell zu folgendem Experiment ausnützen könnte: Man könnte 2 mit der Wasserleitung verbundene Röhren nehmen, von welchen die eine verdunkelt, die andere beleuchtet wäre. Die Zufuhr von Eisenoxydulsalzen könnte in genügendem Grade durch ein schwaches Durchsickern des Leitungswassers, wie das in meinem Falle durch den mangelhaft schließenden Hahn stattgefunden hatte, gesichert sein. Das Leitungswasser enthält bekanntlich beträchtliche Mengen von Eisensalzen, da das Eisen durch die Kohlensäure beständig gelöst wird. Aus diesem Versuche könnten wir sehen, ob sich die Eisenbakterien nur im beleuchteten Röhrchen zusammen mit den Algen entwickeln würden, oder ob sie ebenso gut auch im verdunkelten Röhrchen, wo offenbar die Algen abwesend sein müßten, gedeihen würden. Leider hat der vollständige Wassermangel in der Leitung von Kiew, welcher schon seit einigen Jahren fortdauert, mich bis jetzt an der Ausführung dieses Experimentes verhindert. Man kann aber erwarten, daß in dem sauerstoffarmen verdunkelten Röhrchen das Wachstum der Eisenbakterien viel langsamer als im beleuchteten, wo wegen der Assimilationstätigkeit der grünen Algen die O2-Konzentration beträchtlich höher wäre, vor sich gehen würde.

Wie mangelhaft die in diesem Kapitel angeführten Angaben auch sein mögen, sind sie doch meines Erachtens genügend, um behaupten zu können, daß in der Natur eine bestimmte Tendenz zu einem Zusammenleben zwischen Eisenbakterien und Algen zu beobachten ist. Dieser Umstand macht seinerseits die Annahme einer Symbiose zwischen Sideromonas und Conferva noch mehr wahrscheinlich.

Zusammenfassung.

- 1. Die an Algenfäden (hauptsächlich bei Conferva) vorkommenden Knöllchen, welche aus mit Eisenoxydhydrat inkrustierter Gallerte bestehen ("Psichohormium-Bildungen"), stellen keine Verdickungen der Zellmembranen dieser Algen dar.
- 2. Die Bildung dieser Knöllchen ist der Lebenstätigkeit einer besonderen Eisenbakterienart, Sideromonas Confervarum n. g., n. sp., zuzuschreiben.
- 3. Sideromonas ('onfervarum ist ein kurzer Kokkobazillus (0,9 μ × 0,6 μ), dessen Zellen die Tendenz sich zu Ketten anzuordnen äußern.
- 4. Die Anwesenheit innerhalb der Knöllchen einer großen Menge solcher Ketten erklärt die eigentümliche schwammige Struktur der Gallerte, welche bei mikroskopischer Untersuchung in vivo zu beobachten ist.
- 5. Die Bildung von gallertigen Knöllchen an den Conferva-Fäden hat nicht selten eine charakteristische Umänderung der innerhalb der Gallerte gelagerten Algenzellen zur Folge: es ist nämlich in ihnen eine Vergrößerung der Plastidenmasse (Hypertrophie des Chlorophyllapparates), wodurch diese Zellen eine dunkelgrüne Farbe bekommen, und zugleich eine beträchtliche Aufspeicherung von Reservestoffen zu beobachten.
- 6. Diese "modifizierten Zellen" stellen wahrscheinlich das Ruhestadium der Alge dar.
- 7. Die Bildung von modifizierten Zellen innerhalb der Knöllchen macht die Vermutung wahrscheinlich, daß das Zusammenleben von Sideromonas und Conferva den Charakter einer Symbiose hat.
- 8. Ein enges Zusammenleben zwischen verschiedenen Eisenbakterien und grünen oder blaugrünen Algen ist, wie es scheint, eine in der Natur weitverbreitete Erscheinung.
- 9. Die Tendenz zu solch einem Zusammenleben ist bei Leptothrix ochracea besonders ausgeprägt: ihre Fäden bilden zuweilen

ein dichtes Geflecht, welches einzellige grüne Algen umgibt; in anderen Fällen umwickeln sie die Zellen von grünen und blaugrünen Algen, indem sie an ihrer Oberfläche regelmäßige spiralige Windungen bilden ("Schlingende Eisenbakterien").

10. Das Streben der Eisenbakterien, in ein Zusammenleben mit den Algen einzugehen, ist offenbar durch deren Bedürfnis nach großen Sauerstoffmengen, welche sie von den assimilierenden Algenzellen beziehen können, verursacht.

48. A. Th. Czaja: Studien zur Apogamie leptosporangiater Farne.

I. Über die Apogamie der *Pellaea atropurpurea* (L.) Link. und das Auftreten von Tracheiden im Prothallium.

(Eingegangen am 11. Juli 1922. Vorgetragen in der Novembersitzung 1922.)

Bei Kulturversuchen mit der Pellaea atropurpurea, die bei der Auswahl des Materials zu meiner früheren Arbeit (CZAJA 1921) als apogam und daher damals als unbrauchbar befunden wurde (vgl. auch STEIL 1910), fiel die Formenmannigfaltigkeit der apogamen Prothallien auf. Die Frage nach den Wachstumsbedingungen dieser Formen, sowie die allgemeinere nach den Bedingungen der Apogamie überhaupt, ließ es aus verschiedenen Gründen erwünscht erscheinen, die Prothallien unter dem besonderen Einfluß des roten und blauen Lichtes zu kultivieren.

Die Prothallien wurden auf dem schon früher verwendeten Torf - Sand - Gemisch, angefeuchtet mit destilliertem Wasser, in flachen Tonschalen gezüchtet. Zunächst wurden mehrere Parallelkulturen mit farblosem Glase bedeckt und im Warmhause an einem Nordfenster aufgestellt. Auf sehr frühem Entwicklungsstadium der Prothallien wurden je eine Kultur mit rotem und blauem Glase statt des farblosen bedeckt und nun an ein Südfenster gestellt, um den Intensitätsverlust des Lichtes nach Möglichkeit zu beheben.

Das rote Lichtfilter war verhältnismäßig rein, es ließ nur wenig gelbes Licht mit durch (bis $\lambda = 575~\mu\mu$), durch das blaue Glas hingegen gingen auch Strahlen aus allen übrigen Spektralbezirken. Das Spektrum begann bei $\lambda = 755~\mu\mu$, zeigte dann im Rot zwei breite Absorptionsbänder (665—625 $\mu\mu$ und 600—575 $\mu\mu$),

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: 40

Autor(en)/Author(s): Cholodny Nikolai Grigorjewitsch

Artikel/Article: Über Eisenbakterien und ihre Beziehungen zu den Algen.

<u>326-346</u>