

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einzusenden zu wollen.

Bd. XXXI.

1. Februar 1911.

N^o **3.**

Inhalt: Pringsheim, Die Bedeutung stickstoffbindender Bakterien. — Papanicolaou, Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsfähigkeit der Daphniden. — Haldzi, Über die Symbiose von Xanthellen und *Halicium ophiodes*.

Die Bedeutung stickstoffbindender Bakterien.

Von Hans Pringsheim¹⁾.

Einleitung.

M. H. Bekanntlich bedarf die grüne Pflanze zu ihrer Entwicklung gewisser Bodensalze, die ihr unter natürlichen Verhältnissen in mehr oder minder reichlicher Menge zur Verfügung stehen. Da nun nach dem Gesetze des Minimums der in geringster Menge vorhandene Nährstoff für die gesamte Produktion an Pflanzensubstanz maßgebend ist, so müssen uns diejenigen Nährsalze am meisten interessieren, welche in der Erdkruste nicht immer in ausreichendem Maße vorhanden sind und die so die Ernteergebnisse der für den Menschen wichtigen Pflanzen beherrschen. Dies sind nun bekanntlich die Phosphate, die Kalisalze und die den Stickstoff in assimilierbarer Form enthaltenden Nährsubstrate. Diese Stoffe sind es, die wir dem Boden als natürlichen oder künstlichen Dünger zuführen müssen, wenn bei seiner intensiven Ausnutzung infolge ihrer dauernden Wegnahme mit der Ernte eine Verarmung an ihnen entsteht. Die stickstoffhaltigen Salze nun erfordern unser ganz spezielles Interesse, nicht nur weil infolge des Aufbrauchens der Lager an Chilisalpeter in einigen Jahrzehnten ein Mangel an diesem jetzt

1) Habilitations-Probevorlesung gehalten vor der philosophischen Fakultät der Universität Berlin am 12. Januar 1911.

hauptsächlich als Stickstoff-Düngematerial verwandtem Salze ein-treten wird, sondern auch weil der Stickstoff im Boden einer dauernden Umsetzung durch Bodenbakterien unterliegt, die zu seiner besseren oder schlechteren Ausnutzung durch die Pflanze, ja zu seiner Entbindung als freier Stickstoff in die Atmosphäre führen kann.

Im Jahre 1885 zeigte nun Berthelot(1) zum ersten Male und in völlig überzeugender Weise, dass Ackererde aus dem Untergrund sich mit Stickstoff anreichert, dass dieser Prozess aber sistiert wird, wenn die Erde vorher durch Erhitzen auf 100^o von lebenden Mikroorganismen befreit wird. Dadurch war der Beweis für die Bedeutung der Bodenbakterien erbracht. Weiterhin konnte später z. B. Henry (2) berechnen, dass die im Buchenwald festgelegte Stickstoffmenge, wenn man den Stickstoffgehalt des Holzes und der Blätter berücksichtigt, durch den Bodenstickstoff nicht gedeckt werden kann, auch wenn die aus der Atmosphäre zugeführten Stickstoffsubstanzen in Rechnung gezogen werden. Durch diese und ähnliche Versuche wurde die Aufmerksamkeit der Forscher auf die Bodenbakterien gelenkt und als Hellriegel (3) im Jahre 1886 die Fähigkeit der Leguminosen mit Hilfe ihrer Wurzelbakterien den Luftstickstoff zu binden entdeckt hatte, als Winogradsky (4) 1893 die ersten freilebenden Stickstoffbindner kennen lehrte, entstand ein neuer Zweig der Bakteriologie, die Bodenbakteriologie, deren Bedeutung mit der Erforschung stickstoffbindender Bakterien einsetzt und deren Wichtung mit der Umsetzung des Stickstoffs durch die Bodenflora steigt oder fällt. Heutzutage beschäftigen sich alle Agrikulturchemiker mehr oder weniger mit der Bakteriologie des Bodens. In Göttingen aber hat man diesem Fache ein spezielles und anziehendes Heim geschaffen.

Der Kreislauf des Stickstoffs.

In der Tat sind nur wenige Hinweise nötig, um die Wirksamkeit der Bodenbakterien schätzen zu lernen. Bieten wir der Pflanze den Stickstoff nicht in der für sie geeignetsten Form, als Nitrat, so bedarf es im allgemeinen der Wirkung von Bakterien, um den Stickstoff in diese Bindungsform zu bringen. So wird das Ammoniak durch die Nitrifikation in salpetersaures Salz übergeführt, so bedarf der in den Tierexkrementen ausgeschiedene Harnstoff der Vorbereitung für diesen Prozess durch seine Umwandlung in Ammoniumsalze mit Hilfe der harnstoffvergärenden Organismen. Andererseits unterliegt der in Pflanzenresten als Eiweiß festgelegte Stickstoff einem Abbau bis zum Ammoniak, wodurch er der weiteren Ausnutzung durch die Pflanze wieder zugeführt wird. Und schließlich muss es unser Ziel sein, der Entbindung von freiem Stickstoff durch Bakterien, die zu Zeiten weit über das Maß ihres tatsächlichen Geschehens hinaus gefürchtet wurde, entgegenzuarbeiten!

Arten stickstoffbindender Bakterien.

Gehen wir nun auf die stickstoffbindenden Bakterien im speziellen ein, so müssen wir zuerst bemerken, dass alle bisher bekannt gewordenen Organismen, welche den Luftstickstoff in sicher nachweisbarer und bedeutender Weise zu binden vermögen, dieser Klasse von pflanzlichen Organismen angehören. Die Angaben der Literatur über stickstoffbindende Schimmelpilze und Algen oder über das Stickstoffbindungsvermögen höherer Pflanzen stehen noch auf zu schwachen Füßen, als dass sie uns hier beschäftigen könnten²⁾.

Knöllchenbakterien.

Die stickstoffbindenden Bakterien kann man in zwei Hauptgruppen einteilen: in solche, die in Gemeinschaft mit höheren Pflanzen, den Leguminosen, leben, und in solche, die im Boden ein freies und unabhängiges Dasein führen. Schon lange war dem praktischen Landwirt bekannt, dass Erbsen, Bohnen, Wicken, Lupinen und andere Hülsenfrüchte, sogen. Stickstoffmehrer, d. h. Pflanzen sind, die dem Boden Stickstoff zuzuführen imstande sind, während andererseits andere Kulturpflanzen wie Rüben, Kartoffeln und Getreidearten Stickstoffzehrer sein müssen. Nach langen Kontroversen über die Bedeutung der den Leguminosen eigentümlichen Wurzelknöllchen wurde nun von Hellriegel gezeigt, dass die Wurzelknöllchen der Leguminosen nur im unsterilen Boden entstehen. Weitere Forschung lehrte die Natur dieser Gebilde kennen. Die im Boden verbreiteten Knöllchenbakterien wandern durch die Wurzelhaare in die Wurzeln der Leguminosen ein, sie vermehren sich hier rasch, regen das die Zellen der Wurzel umschließende Gewebe zur lebhaften Vermehrung an und so entstehen die Knöllchen, deren außerordentlicher Eiweißreichtum der großen Masse der in ihnen abgelagerten Bakterien zuzuschreiben ist. Die Fähigkeit dieser Mikroorganismen, den Luftstickstoff zu binden, wurde experimentell erwiesen, nachdem es Beijerinck (5) gelungen war, sie auf einer, einen Absud von Papillionaceenblättern enthaltenden, Gelatine in Reinkultur zu züchten.

Ebenso wie auf chemischem Wege bedarf es auch für die Bakterien freier Energie, um den Stickstoff in gebundene Form überzuführen. Diese Energie steht ihnen bei der Zersetzung von kohlenstoffhaltigen Substanzen zur Verfügung, bei der Verbrennung des Kohlenstoffmaterials, das ihnen in diesem Falle durch die Pflanze geliefert wird, die es ihrerseits unter Ausnutzung der Sonnenenergie in Chloroplasten festlegt. So leben Pflanze und Bakterie in einer Gemeinschaft der gegenseitigen Unterstützung, einer Symbiose, bei der die Pflanze den

2) Auf die stickstoffbindende *Torula* von Ziekes (Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. 108 Abt. I. Juli 1909) sei hier in Erwartung noch eingehender Studien noch hingewiesen.

Bakterien das Kohlenstoff- und diese der Pflanze das Stickstoffmaterial liefert. Gut wird dieser Vorgang durch die Tatsache illustriert, dass die Wurzelknöllchen zur Zeit der Blüte am reichsten an Stickstoff sind, dass ihr Stickstoffgehalt zur Zeit des Fruchtansatzes sich auf die Hälfte vermindert hat und dass sie nach erlangter Reife der Frucht nur noch wenig stickstoffreicher sind als die knöllchenfreie Wurzel. Dadurch zeigt sich, wie die Pflanze den Knöllchen allmählich den Stickstoff entzieht.

Hier drängt sich naturgemäß die Frage auf, ob es nur eine Art von Knöllchenbakterien gibt? Vom Standpunkte der Systematik ist diese Frage schwer zu beantworten. Verschiedene Forscher haben verschiedene und sich widersprechende Einteilungen auf morphologischer Grundlage vorgenommen. Eins ist jedoch sicher, dass die Bakterien der Leguminosen sich verschiedenen Arten dieser Pflanzengattung gegenüber in einem verschiedenen Anpassungszustande befinden, dass es nicht ohne weiteres gelingt, mit den Bakterien einer Art eine andere Art zu infizieren und z. B. Erbsenbakterien auf Wicken zu übertragen. Wir finden hier ein Phänomen, das sich der Virulenzerscheinung der Bakterien gegen den tierischen Organismus vergleichen lässt. Denn auch hier gelingt es, ebenso wie bei gegen Tiere virulenten Bakterien durch Anpassung eine Art gegen eine artfremde Leguminosenpflanze virulent zu machen.

Clostridium.

Verglichen mit den Knöllchenbakterien führen die freilebenden Stickstoffsammler ein weniger beneidenswertes Dasein. Sie sind ganz auf sich und die Ausnutzung der im Boden nur spärlich vorhandenen geeigneten Kohlenstoffnahrung angewiesen. Winogradsky hat die erste bekannte Form durch die schöne Methode der Elektrokultur isoliert, die darauf beruht, dass man in einem künstlichen Nährsubstrat Bedingungen schafft, denen nur die gesuchten Mikroorganismen-Formen gerecht werden können. Er beimpfte eine stickstofffreie Glukoselösung, die die sonst nötigen Nährsalze enthielt, mit Erde. Nach Inkubation bei Bruttemperatur machte sich bald eine Buttersäuregärung unter Abgabe von Wasserstoff und Kohlensäure als Gärgasen bemerkbar, wenn der den hier wirksamen Bakterien giftige Sauerstoff durch eine Stickstoffatmosphäre verdrängt wurde. Die so vergorene Lösung hatte sich, wie Analysen zeigten, mit Stickstoff angereichert und aus ihr ließ sich eine *Clostridium*-förmige sporenbildende Bakterienart kultivieren und in Reinkultur gewinnen, die den ersten Typus der freilebenden Stickstoffbindner darstellt.

Azotobacter.

Der zweite Typus wird durch eine zuerst von Beijerinck (6) entdeckte Form repräsentiert, die im Gegensatz zum *Clostridium* von rundlicher Form ist. Die Isolierung dieser Form gelingt in

dünnen Flüssigkeitsschicht und mit Mannit als Kohlenstoffquelle, welche die Auslese dieser Bakterienart bevorzugt; die Bakterien sind stark aerob, d. h. sauerstoffbedürftig, weshalb sie sich auf der Oberfläche der Flüssigkeit in einer dünnen Haut entwickeln können. Sie zeichnen sich durch einen außerordentlichen Reichtum an Stickstoff aus und in der Tat sind sie imstande, die größte bisher bekannte Menge Stickstoff, bezogen auf die Einheit des Energiematerials, zu assimilieren.

Verschiedene Arten freilebender Stickstoffbindner.

Beide Typen von freilebenden Stickstoffbindnern werden durch verschiedene Formen repräsentiert. Beijerinck lehrte von seiner *Azotobacter* genannten Klasse zwei Arten kennen, deren Unterscheidung hauptsächlich morphologisch bedeutsam ist. Bis zum Jahre 1906 war von den Clostridien nur die von Winogradsky aufgefundene Art bekannt. In diesem Jahre isolierte ich (7) ein Buttersäurebakterium, das ich infolge seiner Ähnlichkeit mit dem erstbekannten Stickstoffsammler auf sein Stickstoffbindungsvermögen prüfte. Die ersten Versuche bei direkter Abimpfung in stickstofffreie Nährlösung verliefen negativ. Es fand keine Bakterienvermehrung oder Gärung statt. Wurde jedoch der Nährlösung eine geringe Menge gebundenen Stickstoffs in Form von Ammoniak zugegeben und zwar eine Menge, die zur Vergärung der gebotenen Glukosemenge nicht ausreichte, so setzte eine Gärung ein, die bis zum völligen Verbrauch des Zuckers fortschritt, und die Lösung reicherte sich mit Stickstoff an.

Regeneration des Stickstoffbindungsvermögens.

Interessant war, dass die so vorbereiteten Bakterien, bei neuer Abimpfung in stickstofffreie Nährlösung, nun ohne die Anwesenheit von gebundenem Stickstoff Gärung und Stickstoffbindung hervorrufen konnten. Ich bezeichnete diese Anpassung als „Regeneration“ des Stickstoffbindungsvermögens in der Annahme, dass ich durch den langsamen Entzug des gebundenen Stickstoffs den Bakterien ihre ihnen infolge des Lebens auf stickstoffreichem Material verloren gegangene Fähigkeit zur Assimilation des Gases wiedergegeben hatte. Denn alle Stickstoffbindner sind imstande, auch gebundenen Stickstoff in der Nährlösung auszunutzen, wodurch ihr Energieumsatz günstig beeinflusst werden muss. —

Die Möglichkeit, Bakterien auf dem geschilderten Wege zur Stickstoffsammlung zu bringen, ist bedeutungsvoll, denn sie gestattet den Ausblick, dass in der Natur noch Formen solcher Organismen verbreitet sind, deren Vorhandensein uns mangels einer solchen Methode und mangels der Erkenntnis des leichten Verlustes der Stickstoffbindungsfähigkeit verborgen geblieben ist. Und wirklich hat Bred-

mann (8) mit Hilfe der Regeneration eine neue Art stickstoffbindender, den Clostridien verwandte Bakterien, aufgefunden.

Weiterhin waren die physiologischen Differenzen von Wichtigkeit, die zwischen den Winogradsky'schen und meinen Bakterien herrschen. Die strenge Anaerobiose der erst entdeckten Art machte ihre Bedeutung für die Anreicherung des Bodens mit Stickstoff recht problematisch. Wir finden im allgemeinen, dass strenge Anaerobier zu den Pathogenen gehören und dass sie in der Körperhülle des Tieres oder des Menschen die geeigneten luftfreien Räume für ihre Entwicklung finden. Wo sollten aber solche Bedingungen im Boden mit seiner doch porösen Struktur herrschen? — Es zeigte sich nun, dass meine Form auch bei verhältnismäßig hoher Sauerstoffspannung zu leben imstande ist, unter Bedingungen, wie sie in der Erdkruste sehr häufig zu finden sein dürften.

Verbreitung stickstoffbindender Bakterien.

Eine Hauptbedingung für die Bedeutung stickstoffbindender Bakterien ist ihre weite Verbreitung auf der Erdoberfläche. In der Tat konnte gezeigt werden, dass diese nützlichen Organismen sich überall da finden, wo Pflanzenwachstum anzutreffen ist. Der Boden ist ein Reservoir für die große Masse der den Stickstoffkreislauf vermittelnden Organismen, die Stickstoffsammler werden durch den Staubflug überall hingetragen und sie finden sich überall da, wo sich ihnen geeignete Vermehrungsbedingungen bieten. Spezielle Angaben über diese Bedingungen werden wir später machen. Sicher ist jedoch, dass kein Teil der Erdkruste pflanzenbewohnter Gegenden von ihnen frei ist. Die Knöllchenbakterien finden sich an allen natürlichen Standorten der Leguminosen. Der *Azotobacter* muss außerordentlich verbreitet sein. Denn er wurde in verschiedensten Teilen Europas, in Holland, Deutschland, Italien, Dänemark (9), in Amerika (10) und Afrika (11) isoliert, während im tropischen Asien eine ähnliche Form seine Funktion übernimmt (12). Auch die verschiedenen Formen stickstoffbindender Clostridien ließen sich aus Proben von Erde aus den verschiedensten Gegenden herauszüchten (13).

Energiequellen stickstoffbindender Bakterien.

Ein Mangel an diesen Bakterien im Boden wird deshalb weniger zu befürchten sein als das Fehlen geeigneter Vermehrungsbedingungen. Über die Knöllchenbakterien brauchen wir hier weiter nichts zu sagen, als dass ihre Entwicklung an das gleichzeitige Wachstum von Leguminosenpflanzen gebunden ist; ein unabhängiges Dasein führen sie im Boden, soweit bekannt, nicht. Die freilebenden Bakterien sind dagegen hauptsächlich von Kohlenstoffenergiematerial abhängig. Es fragt sich deshalb zuerst, welche Formen organischer Substanz sie für den Zweck der Stickstoffsammlung nutzbar machen können. Bei Clostridien sowohl wie *Azotobacter* kommen hier nun

vor allem die Kohlenhydrate, wie Glukose, verschiedene Disaccharide (Rohr- und Milhzucker), Stärke, daneben die ihnen verwandten hochmolekularen Alkohole, wie Mannit, in Frage (14), weniger geeignet, aber noch ausnutzbar, sind die Salze von Fettsäuren, besonders in Gestalt der Kalksalze.

Die Kombination stickstoffbindender Bakterien mit anderen Formen in gemeinsamer Reinkultur.

Schon häufig ist die Beobachtung gemacht worden, dass die Intensität der Stickstoffbindung in Erde die in Flüssigkeitskulturen stark übertrifft. Ersetzt man die Lösungen durch sterile Erde, so kann man immer noch zu keiner so guten Ausnutzung von Energiematerial wie bei der Verwendung frischer Erde gelangen. Dies ließ den Gedanken aufkommen, dass sich im Boden verschiedene Bakterien in ihrer Wirkung unterstützen, dass die Fortschaffung von Abfallprodukten eine intensivere Ausnutzung der Kohlenstoffquellezersetzung zulässt, ähnlich wie im Organismus der höheren Tiere eine im Vergleich zum Versuche in vitro beschleunigte Verdauung durch das Ineinandergreifen verschiedener Prozesse bedingt wird. Um einen Einblick in solche Vorgänge zu gewinnen, scheint es wenig aussichtsvoll, den sicheren Boden der Reinkultur zu verlassen und zu den alten Gefahren unentwirrbarer Gemische von Mikroorganismen zurückzukehren. Ich empfahl deshalb die Zusammenwirkung zweier Reinkulturen bei derartigen Prozessen zu untersuchen, wozu sich eine gute Gelegenheit in der Ausnutzung des wichtigsten Kohlenstoffmaterials für die Stickstoffsammlung, der Zellulose, bot, die stickstoffbindenden Bakterien allein unzugänglich ist. Wird aber die Zellulose in Flüssigkeitskulturen dem kombinierten Einfluss von zelluloselösenden und stickstoffbindenden Bakterien ausgesetzt, wozu sowohl Clostridien wie Azotobacter Verwendung finden können, so wird sie unter reichlicher Bindung von

Ausnutzung des Energiematerials in verschiedenen Konzentrationen durch *Clostridium Americanum* in Milligramm pro 1 g vergorenes Material.

Prozent der Kohlenstoffquelle	Traubenzucker	Rohrzucker	Stärke	Milchzucker	Mannit	Zellulose	
						Methan-gärung + <i>Clostridium</i>	Wasserstoffgär. + <i>Clostridium</i>
0,25 %	3,7	—	—	—	—	—	—
0,5 „	3,2	4,2	—	—	—	10,4	8,3
1 „	2,85	(1,4)?	2,3	3,7	3,2	5,4	7,7
2 „	2,0	2,8	1,7	3,1	1,7	3,4	—
4 „	1,2	1,8	—	—	—	—	—

Stickstoff vergoren. Bei den den Zellulosebakterien im Sauerstoffbedürfnis besser als *Azotobacter* entsprechenden Clostridien findet eine reichlichere Bindung von Luftstickstoff, vermittelt durch die Vergemeinschaftung der zwei verschiedenen Bakterienarten, statt, als durch die Vergärung irgend eines löslichen Kohlenstoffmaterials durch die Clostridien allein. Die Tabelle S. 71 illustriert diesen Vorgang (15).

Hier finden wir also schon eine Erklärung für die bessere Wirkung des natürlichen als des sterilen Bodens zum Zwecke der Stickstoffbindung.

Ausnutzung des Energiematerials.

Die Tabelle belehrt uns aber über eine noch weitere Tatsache. Wie man sieht, hängt die Ausnutzung des Energiematerials von seiner Konzentration in der Lösung ab und als allgemeines Gesetz gilt, dass, je geringer die Konzentration des Energiematerials, desto größer die auf die Einheit der Energiequelle gebundene Menge Stickstoff. Wie neuestens mit *Azotobacter* angestellte Versuche von C. Hoffmann und B. W. Hammer (16) ergaben, steht auch hier die Stickstoffbindungsenergie im umgekehrten Verhältnis zur Konzentration der Kohlenstoffquelle, was durch folgende, allerdings mit Mischkulturen gewonnene Resultate illustriert wird.

Ausnutzung des Energiematerials in verschiedenen Konzentrationen durch *Azotobacter* in Milligramm pro 1 g vergorenes Material.

Prozent der Kohlenstoffquellen	Mannit	Trauben-zucker	Milchzucker
0,5 %	11,40	—	—
1 „	8,25	—	—
2,5 „	8,21	2,19	9,41
5 „	7,45	1,65	4,64
10 „	—	0,72	1,50

Dieser Befund ist nun insofern von Wichtigkeit, als in der Natur ja immer Bedingungen herrschen werden, welche die schwachen Konzentrationen bevorzugen, so dass wir unter natürlichen Verhältnissen auf eine besonders gute Verwertung der Kohlenstoffnahrung stickstoffbindender Bakterien nicht nur durch die Vergemeinschaftung der Bodenbakterienflora, sondern auch durch Ausnutzung geringer Mengen, bezogen auf die Volumeneinheit der Erdkruste, rechnen können!

Bedeutung der Zellulose für die Stickstoffbindung in der Natur.

Wir haben schon darauf aufmerksam gemacht, dass die im Boden herrschenden Bedingungen bedeutungsvoller für seinen Ge-

halt an stickstoffumsetzenden Bakterien sind als die mögliche Zufuhr der uns nützlich erscheinenden Bakterien durch Impfung. Weiterhin wurde darauf hingewiesen, wie sehr die Entfaltung des Stickstoffbindungsvermögens gerade von der Anwesenheit der nötigen Kohlenstoffenergiequellen abhängig ist. Lösliche Kohlenhydrate oder gar höhere Alkohole werden immer nur in verhältnismäßig geringer Menge in der Erdkruste vorhanden sein. Überdies verfallen sie wegen ihrer leichten Angreifbarkeit sicher zum Teil der großen Zahl der wenig nützlichen Mikroorganismen, die mit ihrer Hilfe den noch vorhandenen Stickstoff des Bodens in von der Pflanze erst auf dem Umwege anderer Bakterienzersetzen ausnutzbaren Eiweißstickstoff festlegen werden. Die Zellulose aber gelangt in Pflanzenresten, in Wurzeln, Stengeln und Blättern — letztere besonders im Walde, in verhältnismäßig großer Masse in die oberen Bodenschichten. Ihr Zerfall ist dort ein überraschend schneller, ein weit rapiderer als sich unter Laboratoriumsbedingungen selbst bei den im Boden kaum herrschenden günstigsten Temperaturgraden erreichen lässt. Die zellulosezersetzenden Bakterien wirken des weiteren immer nur in direkter Berührung mit ihrem spezifischen Kohlenstoffmaterial; sie werden deshalb weniger als andere Mikroorganismen Gelegenheit haben, die in der Erde versprengten Depots an ausnutzbarem Stickstoff anzugreifen. Deshalb liegt der Gedanke, dass sie auch im Boden in Gemeinschaft mit Stickstoffsammlern arbeiten, besonders nahe.

Umsetzung der Zellulose im Boden.

Nicht nur die Zwischenprodukte des Zelluloseabbaus, die, wie inzwischen ausgeführte Untersuchungen ergaben, lösliche Kohlenhydrate sind, sondern auch das Endprodukt der Zellulosegärung, die fettsauren Salze, sind, wie vorher gesagt, der Ausnutzung durch stickstoffbindende Bakterien noch zugänglich. Auch die in Flüssigkeitskulturen verloren gehenden gasförmigen Produkte, Wasserstoff, Methan und Kohlensäure werden im Boden nicht ungenutzt in die Atmosphäre entlassen werden. Denn die erstgenannten Gase können bekanntlich als Energiequellen für gewisse Bakterienarten dienen, die mit ihrer Hilfe Kohlenstoff festlegen, während sich die Kohlensäure an der Löslichmachung des Gesteins und der damit verknüpften Beschaffung nützlicher Salze beteiligen wird. So kann z. B. phosphorhaltiges Gestein aufgeschlossen werden. Die Zellulosezersetzung wirft nun einiges Licht auf die Bedeutung der in der Praxis häufig angewandten Kalkung, d. h. des Ausstreuens von kohlen-saurem Kalk. Um die Zersetzung der Zellulose zu einer vollständigen zu machen, bedarf es in Flüssigkeitskulturen einer dauernden Abstumpfung der frei werdenden Fettsäuren. Der dem Boden zugeführte Kalk wird diese Funktion übernehmen und somit gleich-

zeitig einer Versäuerung des Bodens vorbeugen. Auch die Düngung mit Phosphaten wird die Stickstoffbindung nicht unbeeinflusst lassen; denn Kalk und Phosphorsäure sind nötige Attribute, um eine hohe Stickstoffassimilation zu erzielen, wie sie in verschiedenen Versuchen nachgewiesen wurde. Auf diese Weise greifen die in der landwirtschaftlichen Praxis geübten Bodenbehandlungsmethoden ineinander, um den Stickstoff der Luft auszunutzen. Auch die Lüftung trägt dazu bei, diesen Prozess anzuregen und der Pflanze das Leben zu erleichtern. So wird die Nützlichkeit der Brache, auch wenn sie mit der Intensivausnutzung des Bodens in unserer Zeit nicht mehr konkurrieren kann, nicht zum wenigsten durch das Phänomen der Stickstoffaufnahme aus der Luft eine Erklärung finden.

Die Zuführung geeigneter Kohlenstoffquellen.

Bei alledem vermissen wir in unseren bisherigen Ausführungen noch einen Beweis für die Behauptung, dass der vom Stickstoffsammler festgelegte Stickstoff in Wirklichkeit von den Pflanzen ausgenutzt wird. Dieser Beweis ist in neuerer Zeit Koch (17) in unzweifelhafter Weise geglückt. Er begoss den Boden mit Zuckerslösungen und verfolgte genau die Anreicherung desselben mit Stickstoff unter dem Einfluss der natürlichen Mikroorganismenflora. Die Stickstoffmenge, welche pro Gramm Zucker gebunden wurde, stieg dabei bis auf 8—10 mg. Die höchste Stickstoffmenge, welche in 100 g Boden gebunden wurde, betrug 80 mg, wozu 13 wöchentliche Gaben von 2% Glukose nötig waren. Bemerkenswert ist, dass die Stickstoffanreicherung schon bei 15° nachweisbar war, nicht dagegen bei 7°; durch Frost wurde die stickstoffbindende Kraft des Bodens stark herabgesetzt, so dass sie sich erst nach Monaten erholte. — Weiterhin wurde nun durch Versuche nachgewiesen, dass der von den Bodenbakterien gebundene Stickstoff nicht in einer den Pflanzen fürs erste unzugänglichen Form festgelegt wird, denn er wurde schnell nitrifiziert. Dementsprechend bewirkte er auch in Kulturen mit Hafer, Zuckerrüben und Buchweizen gegenüber dem unbehandelten Lehmboden des Göttinger Instituts eine bemerkenswerte Ernteerhöhung, die z. B. durch folgende Tabelle veranschaulicht wird (l. c. Taf. XI).

Hafer-Vegetationsversuch 1906.

Boden Dezember 1906 mit 2% Rohrzucker behandelt.

		Ohne Zucker.	Mit Zucker.				
Frühjahr 1906	Gesamt-N.	94,4	115,0	}	mg in 100 g Boden		
	Nitrat-N.	1,6	4,3				
Herbst 1906	}	Erntetrockensubstanz	100	}	218		
		Ernte-N. {	Körner			100	338
			Stroh			100	213

Im ersten Jahre erschien nur ein Teil des im Boden gebundenen Stickstoffs in der Ernte wieder. Die günstige Wirkung des Zuckergusses war aber noch in den drei folgenden Jahren, ja im vierten Jahre ausgeprägt (Koch 18).

Da in dem mit Zucker behandelten Boden eine starke Vermehrung stickstoffbindender Bakterien, sowohl Azotobacter wie Clostridien, zu beobachten war, so geht aus den Resultaten auf das klarste hervor, dass der von ihnen festgelegte Stickstoff den Kulturpflanzen in der Tat zugute kommt.

Die hier beschriebenen Versuche haben nun vornehmlich theoretisches Interesse, denn Zucker ist ein bei weitem zu kostspieliges Material, als dass es in der landwirtschaftlichen Praxis zur Anreicherung des Bodens mit Stickstoff Verwendung finden könnte. Der Ersatz des Zuckers durch Stroh gab Koch in den ersten Versuchen kein klares Resultat. Als er (19) aber auf Grund meiner vorher erwähnten Versuche über die Verwendung von Zellulose als Energiematerial für die Stickstoffbindung neue Versuche mit dieser Kohlenstoffquelle im Boden unternahm, erhielt er auch hier Stickstoffanreicherung und zwar ebenso wie in meinen Reinkulturversuchen in bemerkenswert hoher Ausnutzung der Zellulose. Sie war viel stärker als die mit Glukose erzielte, wie folgende Zahlen zeigen:

per Gramm verbrauchte Glukose 6,502 mg N.

Zellulose 9,874 „ „

Diese Versuche wurden mit Zellulosebakterien aus Mist ange-
 stellt. Solche aus Erde, Kompost und Kanalschlamm bewirkten
 einen weit schwächeren Angriff auf die Zellulose, wobei die vorher
 mit den Bakterien aus Kanalschlamm infizierte bisweilen sogar zu
 Stickstoffverlusten führte! Koch gibt für diesen Ausfall zwei mög-
 liche Gründe an: einmal könnten die Erde, Kompost- oder Kanal-
 schlambakterien Abbauprodukte der Zellulose liefern, welche den
 Stickstoffsammlern unzugänglich sind, oder es handelt sich bei den
 nicht aus Mist stammenden Bakterien um Formen, die mit Hilfe
 von Zellulose als Energiequelle eine Denitrifikation bewirken. Denn
 es gelingt leicht, durch Beimpfen von Zelluloseaufschwemmungen,
 mit Kanalschlamm oder auch Erde eine kräftige Denitrifikation zu
 bewirken. Die erste Erklärungsweise von Koch wird durch in-
 zwischen von mir angestellte Untersuchungen widerlegt, die zeigen,
 dass der fermentative Abbau der Zellulose durch die verschiedenen
 Formen zellulosezersetzender Bakterien zu Zucker, vornehmlich
 Glukose, führt. Da es hauptsächlich dieses Abbauprodukt der Zello-
 lose ist, welches von den in Gemeinschaft mit zellulosezersetzenden
 Bakterien wirkenden Stickstoffsammlern ausgenutzt werden dürfte, so
 kann der verschiedene Ausfall der Stickstoffanreicherung im Boden
 in Gegenwart von Zellulosebakterien verschiedenen Ursprungs nicht
 einer wechselnden Ausnutzbarkeit der Zelluloseabbauprodukte ver-

schiedener Zellulosebakterien zugeschrieben werden. Durch diese Resultate wird auch gezeigt, dass die hohen Stickstoffbindungswerte bei der Ausnutzung der Zellulose nicht einer besonderen Eignung dieses Materials für die Stickstoffsammler zugeschrieben werden kann, da schließlich doch Zucker zur Vergärung kommen. Die Metabiose der zellulose- und stickstoffsammelnden Bakterien ist für dieses Resultat verantwortlich, da, wie ich schon früher ausführte, die Zellulosebakterien einen Teil des von den Stickstoffsammlern festgelegten Stickstoffs an sich reißen und festlegen, so dass also zur Zerlegung der Energiequelle mehr Bakterienindividuen nötig sind als bei der Vergärung einer löslichen Kohlenstoffenergiequelle durch die Stickstoffbindner allein.

Die zweite Erklärung von Koch für die verschiedene Ausnutzung der Zellulose im Boden durch die Gegenwart von Zellulosebakterien verschiedenen Ursprungs ist demnach die richtige. Es handelt sich im Boden um eine Konkurrenz der Zellulosebakterien, die Denitrifikation oder keine solche bewirken, wobei die letzteren zusammen mit Stickstoffsammlern Stickstoff aus der Luft festlegen können. Da nun gerade die erstgenannten Formen im Boden die verbreitetsten sind, da sie sich auch bei der Kompostierung anhäufen, so ist klar ersichtlich, von welcher Bedeutung es ist, dem Boden und auch dem Kompost die für die Stickstoffsammlung geeigneten Zelluloseersetzer zuzuführen. Sie haben eine dauernde Vegetationsstätte im Darm pflanzenfressender Tiere, denen sie, wie aus dem Gesagten klar wird, in ähnlicher Weise wie den stickstoffbindenden Bakterien die Abbauprodukte der Zellulose in Gestalt von Zucker zugänglich machen. Von dort gelangen sie in den Mist und mit ihm auf die Felder. Wir sehen also hier eine neue Bedeutung des natürlichen Düngers hervortreten. So wird auch die günstige Wirkung der Beidüngung von wenig Mist bei der Gründüngung erklärt, bei der wir reichlich zellulosehaltiges Material in den Boden bringen, worauf Koch schon hingewiesen hat.

Ohne Frage wird der durch Zellulose gebundene Luftstickstoff von den Pflanzen genau so gut ausgenutzt wie der durch Zuckerguss assimilierte. Durch die mögliche Verwendung dieser reichlich vorhandenen Kohlenstoffquelle gewinnt die Stickstoffbindung durch freilebende Bakterien ein ganz anderes Ansehen wie früher. Besonders kann auch daran gedacht werden, durch Kompostierung von Stroh unter geeigneter Ausschaltung denitrifizierender und geeigneter Ausnutzung von Mistbakterien ein für die Landwirtschaft wertvolles Stickstoffbindungsenergiematerial zu gewinnen.

Einfluss der Algenentwicklung auf die Stickstoffbindung.

a) Im Boden.

In der freien Natur wird die Anreicherung des Bodens mit Kohlenstoffquellen für Stickstoffbindner häufig von Algen über-

nommen, die die Luftkohlendure in Chloroplasten festlegen. So ist es eine alte Erfahrung, dass ein sich mit Algen begrünender Acker eine gute Ernte verspricht. Auch experimentell ließ sich der Beweis führen, dass Mischkulturen von Algen und Bodenbakterien in rein mineralischer stickstofffreier Nährlösung Luftstickstoff festlegen (20). Wird Sand in Töpfen mit einem Gemisch von Algen und Bakterien geimpft, so nutzen Kulturpflanzen wie Buchweizen, Senf, Mais und Kresse den durch die Metabiose der niederen Organismen gebundenen Stickstoff aus und zwar ebensogut wie eine gute Chilisalpeterdüngung (21). Doch sind offenbar nicht alle Algen für das Zusammenleben mit stickstoffbindenden Bakterien geeignet. Dazu kommt, dass wir bisher keinen Weg kennen, um geeignete Algen auf Boden zur üppigen Entwicklung zu bringen (17).

b) Im Meere.

Ganz anders liegen die Verhältnisse im Meere. Hier lagern sich Algen besonders in der Nähe der Küste in ungeheuren Massen ab. Auf photosynthetischem Wege produzieren sie ihre kohlenstoffhaltige Substanz, die zum großen Teil aus dem den meisten Bakterien unzugänglichen Agar-Agar, dem bekannten Erstarrungsmittel für Nährlösungen, besteht. Diese Substanz dürfte im Meere dieselbe Rolle spielen wie die Zellulose im Boden. Auch sie widersteht einem schnellen Abbau durch die überwiegende Menge der Meeresmikroorganismenflora, genau wie die Zellulose der Hauptmasse der Bodenbakterien. Zu ihrer Zersetzung, die von einer bekannten Bakterienform, dem *Bacillus gelaticus* und verschiedenen Diatomeenarten vollzogen wird, bedarf es einer zur Ernährung dieser Agarzerstörer nötigen Menge assimilierbaren Stickstoffs. Dieser Stickstoff wird ihnen durch stickstoffbindende Bakterien, die im Meere verbreitet sind, geliefert, so dass also Algen, agarzersetzende und stickstoffbindende Mikroorganismen in einer für die Anreicherung des Meeres und die sonstige Entwicklung der Meeresflora und -fauna nützlichen Gemeinschaft leben. Diese Anschauung wird durch folgende Punkte gestützt. Erstens genügt die dem Meere aus der Luft und durch die Verwesung des organischen Detritus oder die Zuführung durch Flüsse zukommende Stickstoffmenge nicht, um den Gehalt des Meeres an Stickstoff zu erklären und der Denitrifikation des Meeres, die durch die Auffindung denitrifizierender Bakterien bewiesen ist, das Gleichgewicht zu halten, zweitens ist auffallend, dass die stickstoffbindenden Bakterien gerade als Epiphyten auf Algen häufig gefunden wurden und drittens konnte durch Versuche bewiesen werden, dass es in der Tat gelingt, durch das Zusammenwirken von agarzersetzenden und stickstoffbindenden Bakterien mit Agar als Energiequelle reichliche Festlegung des Luftstickstoffs zu erzielen (22).

Durch diese Betrachtung erweitert sich demnach die Bedeutung stickstoffbindender Bakterien für den Haushalt der Natur. Auf dem festen Lande ebenso wie im Meere üben sie ihre wertvolle Tätigkeit aus.

Impfversuche mit stickstoffbindenden Bakterien.

Nachdem wir so die Nützlichkeit stickstoffbindender Bakterien auf Grund unserer bisherigen Kenntnis der Wirkungsweise dieser Lebewesen erörtert haben, drängt sich naturgemäß die Frage auf, ob wir instande sind, ihre Tätigkeit im Boden durch künstliche Zuführung zu verstärken? Die unzweifelhafte Überlegenheit der Düngung mit natürlichem Mist im Vergleich zu den künstlichen mineralischen Düngstoffen, die durch den Unterschied in der Menge oder in der Form der zugeführten nötigen Nährsalze keine genügende Erklärung finden kann, ist z. T. sicher auf die Zufuhr geeigneter Mikroorganismen mit dem Mist, ihrer Brutstätte bei geeigneter Temperatur, zurückzuführen. In der besseren Ausnutzung der Zellulose haben wir schon einen Erklärungsversuch für diese Erscheinung angeboten.

Sehr bald nach der Entdeckung der Wirkungsweise stickstoffbindender Bakterien wurde der Gedanke, dem Boden diese Förderer des Pflanzenwuchses durch Impfung zuzuführen, mit Enthusiasmus aufgenommen, was im Hinblick auf die zahlreich gelungenen Impfversuche der medizinischen Bakteriologie nicht in Erstaunen versetzen kann. Die Aufzählung aller hierher gehörigen Versuche erscheint in Berücksichtigung ihrer mangelnden Erfolge zwecklos.

a) Mit freilebenden Bakterien.

Wir haben schon darauf hingewiesen, dass es nicht der Mangel geeigneter Bakterien im Boden, sondern das Fehlen geeigneter Vermehrungsbedingungen ist, welche die Impfversuche mit freilebenden Stickstoffsammlern von vornherein wenig aussichtsvoll erscheinen lassen. Die im Vergleich zu den Misserfolgen wenig zahlreichen Erntesteigerungen bei Impfung mit *Azotobacter* dürften vielleicht doch dadurch ihre Erklärung finden, dass gerade diese Bakterienart in manchen Böden nicht anzutreffen ist. Jedenfalls muss bei derartigen Impfverfahren auf die Beschaffenheit des Impfmaterials großer Wert gelegt werden. Wie schon besprochen, verlieren Stickstoffsammler bei der Kultur auf den stickstoffreichen Nährmedien des Laboratoriums ihre Fähigkeit zu assimilieren. Es empfiehlt sich daher, sie den natürlichen Bedingungen wieder anzupassen und sie z. B. im Boden zu kultivieren, der zur besseren Entwicklung einen Glukosezusatz erhalten kann (23). Doch darf man bei den sich so häufig widersprechenden Resultaten der Bodenimpfung mit freilebenden Stickstoffbindern jedenfalls noch zu keinem positiv günstigen Urteil kommen.

b) Mit Knöllchenbakterien.

Anders liegen die Verhältnisse natürlich, wenn wir in der Lage sind, durch Schaffung der geeigneten Vermehrungsbedingungen den Bakterien das Leben möglich zu machen. Dazu sind wir befähigt, indem wir einen Acker mit Leguminosen bestellen, wodurch die Knöllchenbakterien zur Vermehrung gebracht werden. Auf diesem Verfahren beruht wenigstens teilweise der Wert der Gründüngung. Dass das Wachstum der Leguminosen sich nun unter Umständen durch Impfung mit Knöllchenbakterien steigern lässt, scheint eine bewiesene Tatsache. Sie findet ihre Erklärung nicht nur darin, dass Knöllchenbakterien im Boden ohne die Wirtspflanzen auf die Dauer doch keine geeigneten Erhaltungsbedingungen finden dürften, sondern auch in der schon erwähnten Anpassung der Bakterien an die einzelnen Arten der Schmetterlingsblütler. Besonders wirksam sind Impfungen mit Knöllchenbakterien im Neuland, speziell in Mooren, die einer Bebauung erst erschlossen werden sollen, denn hier sind erklärlicherweise noch keine Wurzelbakterien angesiedelt. Schon von altersher hat man auf Grund empirischer Erfahrungen für diesen Zweck Kulturerde verwandt, die nach dem Urteil mancher Forscher (24) auch jetzt den Reinkulturen überlegen ist. Andere dagegen wollen mit künstlich hergestellten Präparaten bessere Erfolge erzielt haben. Zur Gewinnung der Bakterien muss man aber besondere Vorsichtsmaßregeln innehalten. Man entnimmt sie Knöllchen aus Pflanzen, die schon mehrfach in demselben Boden gewachsen waren, wodurch die Anpassung der Bakterien verstärkt wird. Die Impfung geschieht besser nicht durch direktes Ausstreuen im Boden, sondern durch Infizierung der Samen kurz vor der Aussaat. Um der schädigenden Wirkung der Samenausscheidungen auf die Bakterien vorzubeugen, verteilt man sie nicht in reinem Wasser, sondern in 1—2%iger Pepton- oder Traubenzuckerlösung, um sie dann auf die Samen zu bringen. Zahlreich sind die Vorschläge, die für die beste Form der Impfung mit Knöllchenbakterien gemacht wurden. Erst langjährige Erfahrung in verschiedenen Gegenden wird hier das entscheidende Wort sprechen können. Eins steht aber als bewiesene Tatsache fest, dass das Wachstum der Leguminosen durch passend geleitete Vergemeinschaftung mit den ihnen erforderlichen Bakterien sehr gefördert werden kann, ein wichtiger Erfolg der angewandten Bodenbakteriologie und ein neuer Beweis für die Bedeutung der stickstoffsammelnden Bakterien für die Landwirtschaft.

Schluss.

Blicken wir auf die Ergebnisse der bisherigen Forschung über stickstoffbindende Bakterien zurück, so wird uns die Wichtigkeit dieser seltsamen Organismen für den Haushalt der Natur klar vor die Augen treten. Die wenigen Gegner dieser Anschauung ver-

gessen, dass das Vorkommen der an die Ausnutzung des Luftstickstoffs angepassten Organismen schon an sich ein Beweis für die Bedeutung der von ihnen übernommenen Funktion ist. Denn ohne die Bedingungen, welche die Selektion so gearteter Lebewesen begünstigen, wäre ihre Entwicklung schon an sich gehemmt worden. Ursache und Wirkung, die das kausale Geschehen einer in Evolution begriffenen Welt bedingen, greifen auch hier ineinander, so dass man aus der Wirkung auch auf die Wichtigkeit der Ursache und die Bedeutung des Inerscheinungtretens der ausgelösten Funktion, d. h. in unserem Falle der Schaffung stickstoffbindender Organismen rückschlussfolgern kann (25).

Die Lösung der Frage, in welcher Weise und bis zu welchem Grade es uns gelingen kann, über das Maß der bisherigen Erfolge hinaus, die Mitwirkung stickstoffsammelnder Organismen im Dienste der Kulturpflanzen auszunutzen, wird nur die Erfahrung lehren können. Eingehende Studien ihrer Lebensweise und der anderer am Stickstoffumsatz im Boden beteiligter Organismen auf Grund einer möglichst scharfen chemischen Präzisierung und gestützt auf eine einfachere Fragestellung, als bisher von vielen nach dem noch unmöglichen Erfolge haschenden Forschern, in Anwendung kam, wird hier Bedingung sein.

Die praktischen Erfolge der reinen Chemie, den Luftstickstoff in eine für die Pflanzenwelt geeignete Bindung überzuführen, werden eine schwere Konkurrenz für die Bestrebungen der Bodenbakteriologie sein. Doch müssen beide Forschungszweige ineinander greifen, um den Nutzen für die Landwirtschaft zu einem möglichst vollkommenen zu machen.

Charlottenburg, 27. November 1910.

Literatur.

1. Berthelot. Compt. rend. de l'Acad. T. 101 (1885), 775.
2. Henry. Journ. d'agriculture pratique 1897, II, 411.
3. Hellriegel. Landw. Vers.-Station. 33 (1886), 464.
4. Winogradsky. Compt. rend. de l'Acad. T. 116 (1893), 1385.
5. Beijerinck. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., 12 (1892), 687.
6. — II. Abt., 7 (1901), 561.
7. H. Pringsheim. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 16 (1906), 795. 20 (1908), 248.
8. Bredemann. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 22 (1908), 44.
9. Verbreitung des *Azotobacter* in Europa.
 - a) Holland. Beijerinck l. c. Beijerinck und van Delden. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 9 (1902), 33.
 - b) Deutschland. Gerlach u. Vogel. Centralbl. f. Bakt., II. Abt. 8 (1902), 673. v. Freudenreich ebenda. 10 (1903), 516 und andere.
 - c) Italien. Perotti. Atti delle R. Acad. dei Lincei vol. 15, fasc. 5.
 - d) Dänemark. Christensen. Centralbl. f. Bakt., II. Abt. 17 (1906), 109.
10. Lipmann. Ann. Rep. New Jersey Agric. Exep. Stats. 24 (1903), 217. 25 (1904), 247.
11. Ashby. Journ. Agric. Science 2 (1907), 48.
12. de Kruyff. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 26 (1910), 54.

13. H. Pringsheim. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 20 (1908), 248. Bredemann ebenda. 23 (1909), 385.
14. — Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 20 (1908), 248. Gerlach und Vogel. Ibid., 8 (1902), 671.
15. — Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 23 (1909), 300.
16. Hoffmann und Hammer. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 28 (1910), 127.
17. Koch, Litzendorff, Krull u. Alves. Journ. f. Landwirtschaft., 55 (1907), 375.
18. A. Koch. Journ. f. Landwirtschaft. 1909, 269.
19. — Centralbl. f. Bakter., II. Abt., 27 (1910), 1.
20. Kossowitsch. Botan. Zeitg. 52 (1894), Abt. I, 112.
21. Builhac und Giustiniani. Compt. rend. de l'Acad. T. 137, 1274.
22. H. und E. Pringsheim. Centralbl. f. Bakter., Abt. II, 26 (1910), 227.
23. Straňák. Zeitschr. f. d. Zuckerindustrie in Böhmen. 33 (1909), 599.
24. H. v. Feilitzen. Centralbl. f. Bakt., Abt. II, 23 (1909), 374. 26 (1909), 345.
25. Vgl. in bezug auf diese Beziehungen Hans Pringsheim. Die Variabilität niederer Organismen. Eine deszendenztheoretische Studie. Berlin, Julius Springer, 1910.

Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden.

Von Dr. Georg Papanicolau.

(Aus dem zoologischen Institut von München.)

Anhang.

Es war meine Arbeit¹⁾ schon im Druck, als ich zwei neue Arbeiten über die Fortpflanzung der Daphniden erhielt. Ich werde sie deshalb hier in einem Anhang kurz besprechen.

Die erste Arbeit ist von U. v. Scharffenberg²⁾, die in Leipzig und Lunz unter der Leitung Herrn Professors Woltereck angefertigt worden ist. Sch. hat die Gattung *Daphnia magna* besonders in bezug auf die Bildung der Abortivdauerkeimgruppe und den Einfluss der Ernährung auf den Verlauf des Zyklus untersucht.

Was die erste Frage betrifft, so bestätigen seine Resultate nicht die von Weismann durch Untersuchungen an *Daphnia pulex* und *Simocephalus retulus* gewonnene Ansicht, „dass die Abortivdauerkeimgruppen in der ersten und bei *Daphnia pulex* auch in der zweiten Generation stets fehlen und erst in der dann folgenden Generation auftreten“. Sch. konnte im Gegenteil „für das Auftreten der Abortivdauerkeimgruppe überhaupt keine Regel aufstellen“, da „sie sich bei allen Weibchen jeglicher Generation und Brut, bei gut und schlecht ernährten Exemplaren gezeigt hat“. Demgemäß sind die allgemeinen Anschauungen Weismann's über die durch Naturzüchtung bewirkte allmähliche Ersetzung der gamogenetischen Fortpflanzungsweise durch die parthenogenetische, soweit sie auf diese Tatsache gestützt sind, nicht berechtigt.

1) Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden. Biol. Centralbl. XXX, Nr. 22—24.

2) Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von *Daphnia magna*. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1910, Bd. III.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [31](#)

Autor(en)/Author(s): Pringsheim Hans

Artikel/Article: [Die Bedeutung stickstoffbindender Bakterien. 64-81](#)