

# Die Farbe der Algen und des Wassers.

Von N. Gaidukov.

## I. Die komplementäre chromatische Adaptation.

Durch die mittels der Bakterienmethode im Mikrospektrum von Herrn Prof. Th. W. Engelmann angestellten Messungen hat sich gezeigt<sup>1)</sup>, daß im allgemeinen Licht von der zu der des betreffenden Chromophylls komplementären Farbe die Sauerstoffausscheidung am günstigsten beeinflußt. Für grüne Zellen war das rote Licht<sup>2)</sup>, für rote das grüne<sup>2)</sup>, für blaugrüne das gelbe, für gelbe das blaugrüne Licht relativ am wirksamsten. Der Zusammenhang zwischen Wellenlänge des Lichts und Lichtabsorption durch den Farbstoff war dann mittels des zu diesem Zweck gebauten Mikrospektralphotometers an den verschiedenen farbigen lebenden Zellen quantitativ festgestellt worden<sup>3)</sup> und es hatte sich ergeben, daß zwischen assimilatorischer Wirkung und Absorption eines Lichts von beliebiger Brechbarkeit innerhalb weiter Grenzen der Wellenlängen eine strenge, direkte Proportionalität besteht, derart, daß es sogar gelang, unter Voraussetzung dieser Proportionalität die Kurve der Verteilung der Energie im Spektrum des Sonnen-, Gas- und elektrischen Glühlichts aus den an den verschiedenfarbigen Zellen angestellten Messungen der Assimilationsenergie und der Absorptionsgröße in objektiv gültiger Weise wenigstens für einen großen Teil des sichtbaren Spektrums zu berechnen.

Aus der somit festgestellten Tatsache, daß bei jeder beliebig gefärbten lebenden Zelle im allgemeinen nur die Menge der absorbierten strahlenden Energie des Lichts die assimilatorische Wirkung bestimmt, folgte zunächst der wichtige Schluß, daß das Vermögen, im Lichte CO<sub>2</sub> zu zerlegen, nicht, wie bis dahin im allgemeinen an-

<sup>1)</sup> Th. W. Engelmann, Farbe und Assimilation, Bot. Zeit. 1883, Nr. 1, S. 2.

<sup>2)</sup> Ziemlich dasselbe haben neuerdings die Versuche von M. Beijerinck mit Photobakterien und mit den Algen *Ulva* und *Porphyra* gezeigt. (Photobacteria as a Reactive in the Investigation of the Chlorophyll function, K. Akademie van Wetenschap. Amsterdam, Proceed. of the sect. of sc., 4, 1902, S. 45—47.)

<sup>3)</sup> Th. W. Engelmann, Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichtes und Assimilation in Pflanzenzellen, Bot. Zeit. 1884, Nr. 6, 7.

genommen war, ausschließlich dem grünen Farbstoff, dem Chlorophyll, zukomme, sondern ebensogut jenen anderen, welche, meist mit Chlorophyll gemischt oder verbunden, die von der grünen abweichende Färbung der assimilierenden Organe der gelben, roten, blaugrünen u. s. w. Zellen bedingen. Das Chlorophyll war also nur ein besonderer, allerdings der am weitesten verbreitete Fall aus einer großen Gruppe von Farbstoffen gleicher physiologischer Funktion, und es war deshalb geboten, alle diese Stoffe unter einem gemeinschaftlichen Namen, nach Herrn Engelmanns Vorschlag »Chromophyll«, zusammenzufassen. Denselben konnte später noch das durch seine starke Absorption der ultraroten Strahlen (etwa zwischen  $\lambda = 0.80$  und  $0,90 \mu$ ) ausgezeichnete Bakteriopurpurin angereicht werden.<sup>4)</sup>

Es war durch Herrn Engelmann weiter gezeigt worden, daß aus der aufgedeckten Gesetzmäßigkeit die seit lange bekannten, die Tiefenverteilung verschiedenfarbiger Pflanzen im Meere betreffenden Tatsachen verständlich werden. Er äußerte sich hierüber folgendermaßen<sup>5)</sup>:

»Wie bekannt, herrschen in größeren Tiefen, wie überhaupt an solchen Orten, zu denen das Licht nur durch eine sehr lange Schicht Seewasser gelangen kann (blaue Grotten), rote Formen vor, während die grünen schon in sehr mäßiger Tiefe völlig zu verschwinden pflegen. Örsted<sup>6)</sup> wollte ja sogar vier durch die verschiedene Färbung der Pflanzen (und Tiere) charakterisierte Tiefenregionen unterscheiden: eine oberste (litorale) der grünen, eine zweite der braunen, eine dritte der roten Pflanzen und Tiere, und eine vierte, tiefste, pflanzenfreie der weißen Tiere. Wenn nun auch solche Einteilung sich keineswegs streng hat durchführen lassen, so enthält sie doch ein gut Teil Wahrheit. Im besondern bestätigen alle neueren Beobachter die Beschränkung der grünen Formen auf die oberflächlichen, das Vorherrschen der roten in den tieferen und tiefsten Schichten. So bemerkt G. Berthold in seiner soeben erschienenen wichtigen Studie über die Verteilung der Algen im Golfe von Neapel<sup>7)</sup>, »daß die Vegetation der beschatteten Felswände, der Grotten und ebenso die der größeren Tiefen schon durch ihre rote Färbung einen besondern eigentümlichen Charakter erhält«. Er ist aber geneigt, wie auch andere vor ihm, den etwaigen Einfluß des Lichtes wesentlich nur der verschiedenen Intensität desselben zuzuschreiben.

<sup>4)</sup> Th. W. Engelmann, Über Bakteriopurpurin und seine physiologische Bedeutung. Pflügers Archiv Bd. 42. 1888, S. 183. — Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Lichte. Botan. Zeit. 1888, Nr. 42—45. Siehe auch Arch. néerl. T. XXIII. 1889, p. 151.

<sup>5)</sup> Botanische Zeitung 1883, Nr. 2.

<sup>6)</sup> A. J. Örsted, De regionibus marinis. Elementa topogr. etc. Diss. Inaug. Hauniae 1844.

<sup>7)</sup> Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. 3 Bd. 1882, S. 415.

»Offenbar aber ändert sich, wie ja schon der bloße Anblick ungleich tiefer Meeresstellen ergibt, mit der Dicke der Wasserschicht, die das Licht durchläuft, nicht nur die Intensität, sondern auch die Qualität des Lichtes. Schon in mäßig dicker Schicht erscheint das Wasser grün bez. blaugrün. In diesen Tiefen haben also die grünen und blaugrünen Strahlen eine relativ größere, die roten und gelben eine relativ geringere Energie als im ursprünglichen Licht. Da nun gerade die roten Strahlen für die Assimilation grüner Zellen das meiste leisten, die grünen nur wenig, so müssen sich die grün gefärbten Pflanzen von diesen mäßigen Tiefen an im Nachteile befinden gegen die rot gefärbten Zellen, in welchen ja umgekehrt gerade die grünen Strahlen weitaus am energischsten assimilatorisch wirken«.

»Es ist also nur natürlich, daß in größeren Tiefen die roten Formen im Kampf ums Dasein überall siegen und ebenso in geringerer Tiefe überall da, wo das Licht ausschließlich (blaue Grotten) oder doch zu einem großen Teil (submarine schattige Felsenabhänge) durch längere Wasserschichten hindurch die Pflanzen erreicht. Selbstverständlich liegt kein Einwand in der Tatsache, daß rote Formen auch an den oberflächlichen, dem vollen Licht ausgesetzten Stellen sehr häufig sind, wie andererseits auch das Auffinden einer einzelnen grünen Form in größerer Tiefe nichts beweisen würde.«

Auch die Folgerung, daß gelbe Formen im allgemeinen in größeren Tiefen gedeihen werden als grüne, wird durch die Tatsache bestätigt. Auf dem Boden des blaugrünen Genfer Sees herrschen nach J. A. Forcl<sup>6)</sup> gelbe Algen — neben farblosen — durchaus vor und fehlen grüne gänzlich.

P. Regnard<sup>7)</sup> zitiert die Arbeiten von Engelmann nicht, kommt aber zu demselben Schlusse, nämlich: daß die vertikale Verbreitung der verschieden gefärbten Algen nur die Qualität, aber nicht die Quantität des Lichtes bedingt. Die Versuche von Regnard und P. Bert haben gezeigt, daß sich im weißen Lichte dieselbe Menge des Chlorophylls bei den grünen Pflanzen entwickelt, wie in Tiefen bis zu 10 m. Diese Resultate erklärt Regnard dadurch, daß in diesen Tiefen die roten Strahlen ganz stark durchgelassen sind. Regnard bemerkt, daß die blauen Algen nur auf der Oberfläche wachsen, die grünen können auch in einiger Wassertiefe vorkommen, die gelben noch in größeren Tiefen und die roten in den tiefsten Zonen. Die letztere Erscheinung erklärt er nicht ganz richtig dadurch, daß die roten Algen die blauen Strahlen absorbieren.

<sup>6)</sup> Siehe Engelmann, Die Farben bunter Laubblätter u. s. w., Bot. Zeit. 1887, S. 395.

<sup>7)</sup> Recherches experimentelles sur les conditions physiques de la vie dans les eaux, Paris 1891, S. 206, 231, 325.

Unlängst hat G. Nadson<sup>10)</sup> gefunden, daß gewisse Cyanophyceen- und Chlorophyceenarten in oberflächlichen Meeresschichten durch grüne oder blaugrüne, in tiefen durch rote Individuen vertreten sind, so daß also die nämliche Art den Forderungen der Engelmannschen Theorie entsprechend ihre Farbe ändert, sich den veränderten optischen Bedingungen anpassen zu können scheint. So ist z. B. die grüne *Ostreobium Queketti* Born. et Flah. in größeren Tiefen (10—16 m) rot gefärbt und besitzt roten Florideenfarbstoff. Diese rote Variation von *Ostreobium* wurde früher als eine besondere Florideengattung genannt — *Conchocelis rosea* Batters. Kommt diese rote Variation wieder nach der Oberfläche, so ergrünt sie allmählich. Dieses Ergrünen hat Nadson in Kulturen in Aquarien beobachtet. Die in größeren Tiefen wachsende violette oder purpurne *Spirulina versicolor* Cohn ergrünt auch in Aquarium-Kulturen.

Nadson hat gezeigt, daß die früheren Forscher diese Tatsachen kannten, sie aber nicht erklärten. Batters spricht z. B.: »It is worthy of remark that *Oscillatoria rosea*, the variety of *Symploca atlantica* described above, and the present variety<sup>11)</sup>, all of them obtained from deep water, where one would not expect to find any *Myxophyceae*, are of the same purplish-red or pink colour, while specimens of the same genera obtained from the shallow water near high-water mark are always bluish green or greyish purple.« Batters hat auch eine rote Variation der *Hyella caespitosa* Born. et Flah. beschrieben (*var. nitida*), die in großen Tiefen wächst. Nadson führt noch folgende Beispiele an: *Mastigocoleus testarum* Lagerh. ist blaugrün und in Tiefen von 21,6 m rosa gefärbt (*var. rosea* J. Schm.). Die in Tiefen von 9 m gefundene *Microchaete purpurea* J. Schm. unterscheidet sich von der blaugrünen *Microchaete grisea* nur durch ihre purpurviolette Farbe. In Tiefen von 6—10 m wächst die rote *Lyngbya persicina* Reinke und in Tiefen von 6 m die dunkelrosa gefärbte *Dermocarpa violacea*. Andererseits sind einige *Rhodophyceen*, die an der Oberfläche wachsen, blaugrün gefärbt, z. B. einige *Bangiaceae*, *Batrachospermum* und *Chantransia*.

Ich<sup>12)</sup> habe *O. sancta* und *O. caldariorum* im farbigen Lichte kultiviert. Diese Versuche haben ergeben, daß die genannten Pflanzen unter dem Einfluß farbigen Lichtes ihre Farbe ändern.

<sup>10)</sup> Die perforierenden (kalkbohrenden) Algen und ihre Bedeutung in der Natur, Scripta botanica Horti Univers. Petropolitani, 1900, fasc. 18, S. 15—18 (russisch), 36 (deutsch).

<sup>11)</sup> Batters, New or Critical british marine Algae, Journ. of Botany, 1896, p. 385.

<sup>12)</sup> N. Gaidukov, Über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung lebender Oscillarien, Abhandl. K. Preuß. Akad. Wiss. Berlin, 1902, 36 S. mit 4 Taf.; gelesen 31. Juli 1902, (Th. W. Engelmann, Sitzungsber. XII, S. 927); derselbe, Weitere Untersuchungen über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung der

Wichtiger als die bloße Tatsache der Farbenveränderung ist die von uns gefundene Art der Farbenveränderung. So mannigfach die Färbungen sind, die namentlich *O. sancta* und *O. caldariorum* in verschiedenfarbigem Lichte annehmen können, so beherrscht doch alle diese Änderungen unverkennbar ein Gesetz: die Farbenänderung hängt von der Farbe des einwirkenden Lichts ab, und zwar im allgemeinen in dem Sinne, daß das Absorptionsvermögen des Chromophylls für die in der einwirkenden Strahlung dominierenden Wellenlängen zunimmt, für die relativ geschwächten abnimmt. Es mag dieses Gesetz, nach dem Vorschlag von Prof. Engelmann, das der komplementären chromatischen Adaptation heißen. Dieses Gesetz spricht sich in vielen Fällen (für die nicht Farbenblinden) ohne weiteres anschaulich darin aus, daß die ursprüngliche Farbe mehr und mehr komplementär zu der des einwirkenden Lichts wird.

So veranlaßte die Einwirkung von

rotem	Licht	das Entstehen	grünlicher	Färbung,
gelbbraunen	„	„	blaugrüner	„
grünem	„	„	rötlicher	„
blauem	„	„	braungelber	„

Aber auch da, wo die bloße Betrachtung der Farbe mit unbewaffnetem Auge nicht genügt, um die Änderung der relativen Absorption sicher zu beurteilen, gibt der Anblick des Absorptionsspektrums häufig Aufschluß. In allen Fällen aber liefert — auch für Farbenblinde — die spektrophotometrische Messung sichere Auskunft, indem sie für jede Wellenlänge den relativen Betrag der Absorption zahlenmäßig festzustellen gestattet.

Vergleicht man nun gar die spektrometrischen Kurven, so läßt sich der quantitative Nachweis streng und bis ins einzelne führen, daß den durch die Farbenfilter eingeführten Änderungen in der relativen Intensität der verschiedenen Spektralregionen im allgemeinen gleichsinnige Änderungen des Absorptionsvermögens des Chromophylls entsprechen, also, daß die Absorption für diejenigen Wellenlängen wächst, deren relative Intensität im einwirkenden Lichte durch

Oscillarien, Bericht. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. 21, S. 484—492, Taf. XXVI; derselbe, Die Farbenveränderung bei den Prozessen der komplementären chromatischen Adaptation, *ibid.* S. 517—522; derselbe, Über den Einfluß farbigen Lichts auf die Färbung der Oscillarien, *Scripta botanica Horti Universit. Petropolit.* 1903, fasc. XXII, S. 1—160 (russisch), 160—176 (deutsch), 5 Taf.; Th. W. Engelmann, Über experimentelle Erzeugung zweckmäßiger Änderungen der Färbung pflanzlicher Chromophylle durch farbiges Licht. Bericht über Versuche von N. Gaidukov, *Arch. f. Anatom. u. Physiologie, Physiolog. Abt.* 1902, S. 333—335; derselbe, Über die Vererbung künstlich erzeugter Farbenänderungen von Oscillarien. Nach dem Versuche von N. Gaidukov. *Verh. Physiolog. Gesellsch. Berlin* 1902—03, N. 1, 2.

die selektive Absorption des Lichtfilters erhöht ist, und umgekehrt abnimmt für die, deren relative Lichtstärke vermindert ist.

Die Farbenveränderung bei den Prozessen der komplementären chromatischen Adaption bestätigt den alten Spruch: *Natura non facit saltus*. Zwischen den verzeichneten typischen Färbungen konnte man Hunderte von Zwischennuancen und Übergängen beobachten, die eine Färbung mit der anderen verbanden. Im allgemeinen bestand diese Farbenveränderung in stufenmäßigen und zweckmäßigen, dieser Verteilung entsprechenden Änderungen der 5 (7) für die Chlorophylle typischen Helligkeits-Maxima und -Minima. Die Zwischenfärbungen waren deshalb sehr blaß, weil alle Helligkeits-Minima sehr geschwächt waren. Im gelben, besonders aber im roten und violetten Lichtfilter waren die Chromophylle im allgemeinen sehr blaß gefärbt, weil diese Lichtfilter nur einen sehr geringen Teil der Strahlen des Spektrums in genügender Menge durchlassen. In den genannten Lichtfilterkulturen war die ursprüngliche schön violette Farbe der *O. sancta* ganz verschwunden und nur blasse, grau- oder weißlichviolette Farbe zu beobachten.

Es unterscheidet sich der von uns nachgewiesene Vorgang prinzipiell von allen bisher bekannten Wirkungen farbigen Lichtes auf körperliche Farben<sup>13)</sup> dadurch, daß bei den letzteren die Farbe des beleuchteten — leblosen oder lebendigen — Körpers zu der des einwirkenden Lichts nicht mehr oder weniger komplementär, sondern vielmehr ähnlicher oder gleich wird. Hier handelt es sich also um einen entgegengesetzt gerichteten Vorgang, den man als chromatische Assimilation bezeichnen könnte.

An die zahlreichen, bei lebenden Organismen vorkommenden Fälle von Farbenänderung durch farbiges Licht, schließt sich aber unser Vorgang der komplementären chromatischen Adaption doch insofern an, als in beiden die Farbenänderung nicht einfach auf einer direkten mechanischen (im weitesten Sinne) Wirkung des Lichts auf die farbige Substanz beruht, sondern der Vermittelung lebendigen Zellplasmas, also eines physiologischen Prozesses, bedarf. Weder in toten Zellen, noch in der Lösung tritt eine komplementäre Farbenveränderung der Chromophylle unserer *Oscillaria* ein.

Die Frage, wie sich die durch Einwirkung farbigen Lichts komplementär adaptierten Zellen verhalten, wenn sie nachträglich wieder andersfarbigem Lichte ausgesetzt werden, erscheint auch jetzt schon der Lösung zugänglich.

<sup>13)</sup> Vergl. O. Wiener, Farbenphotographie durch Körperfarben und mechanische Farbenanpassung in der Natur. *Ann. d. Physik u. Chemie*. Neue Folge, Bd. 55, 1895, S. 225—281.

Unsere, allerdings noch spärlichen Beobachtungen an *O. sancta* und *caldariorum* zeigen, daß die einmal unter Einfluß farbigen Lichts künstlich erzeugte neue Färbung und Farbstoff-erzeugung sich auch nach Rückversetzung der Fäden in weißes Licht monatelang weiter erhalten kann, und nicht bloß in denselben Zellen, in denen die Farbenänderung früher erzeugt war,<sup>13a)</sup> sondern — was besonders wichtig — auch in jüngeren, von diesen abstammenden Zellgenerationen, welche dem farbigen Licht gar nicht ausgesetzt waren. Bestätigt sich dies — und wir behalten uns weitere experimentelle Verfolgung dieser Fragen vor —, so würden wir hier einen neuen, überaus schönen experimentellen Beweis für die Vererbung erworbener Eigenschaften besitzen.

Vielleicht dürfte schon das häufige und dauernde Vorkommen roter und gelber Algen in der Oberfläche des Meeres u. s. w., unter dauerndem Einfluß weißen Tageslichts, im Sinne eines solchen Beweises zu verwerten sein. Denn es wäre ja möglich, daß diese an der Oberfläche lebenden Individuen ihre rote bez. gelbe Färbung von Vorfahren ererbt hätten, welche dieselben einst in größeren Tiefen, unter dem Einfluß des dort herrschenden grünen bez. blauen Lichts, erwarben. Daß das nicht seltene Vorkommen roter Formen an der Oberfläche des Meeres keinen Einwand gegen die Erklärung der ungleichen Tiefenverteilung der verschiedenfarbigen Algen aus der selektiven Absorption des Wassers bildet, hat Prof. Engelmann schon früher (1882) betont. Im weißen Tageslicht sind ja gleichfalls die für Bildung des roten Chromophylls und damit für die Kohlenstoffassimilation der roten Zellen wichtigsten der gelbgrünen und grünen Strahlen sehr reichlich vertreten und sogar von relativ sehr großer Energie. Es besteht also zunächst kein Grund, weshalb die Zellen aufhören sollten, denselben Farbstoff wie bisher weiterzubilden. Dieselben Betrachtungen gelten mutatis mutandis für die gelbes Chromophyll enthaltenden Formen, die ja auch keineswegs auf große Wassertiefe beschränkt sind.

Das Gesetz der komplementären chromatischen Adaptation beweist die Fähigkeit der Algen, sich den verschiedenen Bedingungen der Beleuchtung anzupassen und die aus dieser Fähigkeit folgende vertikale Verbreitung der verschieden gefärbten Algen; d. h. es bestätigt die Theorie von Engelmann und die Schlüsse von Nadson.

Unsere Befunde liefern nicht nur eine Bestätigung genannter Theorie, sondern erklären auch die von uns beobachteten, den Kampf ums Dasein zwischen *O. sancta* und *O. caldariorum* in

<sup>13a)</sup> Diese Tatsache stimmt mit der bekannten Erfahrung überein, daß in gewissen Bakterien durch geeignete Züchtung die Produktion von Farbstoffen oder Giften in erblicher Weise unterdrückt werden kann.

farbigem Lichte betreffenden Tatsachen. Hinter grünem und blauem Lichtfilter sahen wir die blaugrüne *O. caldarium* den kürzern ziehen, bis zu völligem Untergange, im roten und braungelben Lichte aber sich gegenüber *O. sancta* sehr stark entwickeln. Aus einer Tellerkultur, in der *O. sancta* fast ganz fehlte, *O. caldarium* stark entwickelt war, wurde eine Probe in grünes Licht ( $\text{CuCl}_2$ ) gebracht, mit dem Erfolg, daß bald *O. sancta* unter Abänderung ihrer violetten Färbung in Bräunlichgelb ebenso reichlich wie *O. caldarium* entwickelt war. Zwar kann auch die letztere ihre spangrüne Farbe in Braungelb ändern, aber nicht direkt wie *O. sancta*, sondern auf einem Umwege über Graugrün, Grau, Hellviolett und Violett. *O. sancta* hat also in dieser Hinsicht anscheinend einen großen Vorsprung voraus.

Die von uns entdeckte Erscheinung, sowie auch die Engelmanssche Theorie stimmt vollkommen mit den wichtigsten Gesetzen der Naturwissenschaft, den Gesetzen der Erhaltung der Energie überein: die für das Leben der Pflanzen notwendigen photosynthetischen Prozesse kommen nur bei den normalen Bedingungen, bei der Assimilation des Lichtes zu stande. Sind die Bedingungen der Beleuchtung verändert, so müssen sich die Pflanzen dieser Veränderung unbedingt anpassen. Eine solche Anpassung ist aber nur möglich, wenn die Pflanzen die im einwirkenden Lichte durchgelassenen Strahlen absorbieren, d. h., wenn die Pflanzen sich in komplementärem Sinne der Farbe des einwirkenden Lichtes anpassen.

Neuerdings hat Herr Prof. Otto Zacharias<sup>14)</sup> die Erscheinungen der komplementären chromatischen Adaptation in der Natur beobachtet. Er hat bemerkt, daß im gelben Sumpfwasser die gewöhnlich typisch grünen, zu den *Chlorophyceen* gehörenden Algen, (z. B. *Rhaphidium*, *Scenedesmus*, *Closterium* und *Pediastrum*) blaugrün gefärbt sind. Die Farbe genannter Algen, sowie einer *Oscillaria*, war sehr blaß. Das genannte Wasser hat Prof. Zacharias zur spektrophotometrischen Untersuchung an Prof. Engelmann ins Physiologische Institut gesandt, woselbst ich dieses Wasser gesehen habe. Die Farbe dieses Wassers, das auf  $\frac{1}{5}$  seines Volumens eingedampft wurde, war braungelb und ähnelte der Farbe des Madeira- weines. Die spektrophotometrische Untersuchung hat folgendes gezeigt: »Das Spektrum zeigte bei einfacher Betrachtung keine Absorptionsbänder, sondern nur — in Übereinstimmung mit den Messungen an i — eine von rot bis violett allmählich wachsende Absorption. Eine Schicht des ursprünglichen (nicht konzentrierter

<sup>14)</sup> Zur Kenntnis der niederen Flora und Fauna holsteinischer Moorsümpfe, Forschungsbericht Biolog. Station Plön, Bd. X, 1903, S. 275.

gemachten) Moorwassers verschluckt bei 5 cm Dicke vom Blau bei F etwa  $\frac{9}{10}$ , vom Grün bei E etwa  $\frac{4}{5}$  des senkrecht auffallenden Lichts.«

Die genannte Erscheinung erklärt Prof. Zacharias mit Hilfe der komplementären chromatischen Adaptation und meint, daß die Einwirkung des gelben Wassers dieselben Resultate zeigt, wie die Einwirkung des gelben Lichtfilters.

## II. Kritisches.

Wie schon gesagt, hat Prof. Berthold<sup>15)</sup> die Tiefenverbreitung der verschiedenen gefärbten Algen nicht durch qualitativen, sondern durch quantitativen Einfluß des Lichtes erklärt und gefunden, daß das helle weiße Licht für den Farbstoff der Florideen schädlich ist und daß darum die letzteren nur in größeren Tiefen wachsen. Berthold,<sup>16)</sup> der zuerst die Tatsachen untersucht hat, die zeigen, daß das starke Licht großen Einfluß auf die Algen ausübt, legt dem quantitativen Einfluß sehr große Bedeutung bei, berücksichtigt aber die qualitative Bedeutung nicht genügend.

Prof. F. Oltmanns<sup>17)</sup> glaubt, mit seinen Versuchen die Schlüsse von Berthold zu bestätigen. Seine Versuche und Beobachtungen zeigen, daß *Polysiphonia nigrescens* und *Rhodomela subfusca* — die er hauptsächlich untersucht hat — sowie auch andere Florideen nur in größeren Tiefen (10—16 m) schön florideenrot gefärbt sind. Auf der Oberfläche sind sie braunrot bis strohgelb. Besonders im Frühjahr, bei hellem Wetter, nehmen die in nicht so großen Tiefen wachsenden Florideen die gelbe Farbe an. Bei den künstlichen Kulturen wurden *Polysiphonia* und *Rhodomela* bei starker Beleuchtung mehr braun oder gelb, während sie bei schwacher Beleuchtung ihre ursprüngliche Farbe behielten. Auch im dunkel grünen Lichtfilter behielt *Polysiphonia* ihre ursprüngliche Farbe und im grün-gelben Lichtfilter — der der 2 m dicken Wasserschicht gleich ist — wurde sie blasser. Das blaue Licht wirkte wie das grüne, und das gelbe wie das weiße.

Unserer Ansicht nach bestätigen diese Tatsachen aber nur die Engelmanssche Theorie. So sind die genannten Florideen nur in größeren Tiefen und im grünen und blauen Lichte typisch florideenrot gefärbt. Auf der Oberfläche des Meeres dagegen, im weißen und gelben Lichte, sind sie mehr braun oder gelb. Im letzteren

<sup>15)</sup> Über die Verteilung der Algen im Golf von Neapel, Mitteil. Zoolog. Station Neapel, 3, 1882.

<sup>16)</sup> Beiträge z. Morphologie und Physiologie d. Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 13, 1882.

<sup>17)</sup> Über Kulturen und Lebensbedingungen d. Meeresalgen, Pringsh. Jahrb. 23, 1892, S. 424.

Falle also sind sie wie die Algen gefärbt, die nicht in der tiefsten Zone verbreitet sind und die fähig sind, nicht nur die grünen Strahlen — die in genannter Zone die intensivsten sind —, sondern auch die roten stark zu absorbieren.<sup>18)</sup> Daß die absolute Energie der Strahlung mit in Betracht kommen wird, erscheint unzweifelhaft. Es ist sogar denkbar, daß durch gewaltige Steigerung der Intensität monochromatischen Lichts von gewisser Wellenlänge sich derselbe Effekt wie durch schwaches weißes erreichen lassen wird. Doch anscheinend hält Oltmanns zwei verschiedene Erscheinungen für eine: die Veränderung und das Verblässen der Färbung. Die Quantität des Lichtes kann nur auf die Menge des Farbstoffes, auf das Entstehen und das Verschwinden des Farbstoffes wirken, aber nicht auf die Farbenveränderung. Bei starker Beleuchtung können die Florideen verblässen, ohne ihre rote Färbung in die gelbe oder braune zu verwandeln; doch kann das Verblässen auch bei der Farbenveränderung entstehen, als ein Stadium der letzten Erscheinung. Meine Versuche haben gezeigt, daß bei der Umwandlung des violetten Chromophylls in das blaugrüne einerseits, und des blaugrünen ins braune andererseits, mehrere sehr blasse Zwischenfärbungen entstehen.<sup>19)</sup>

Aus dem von mir früher Gesagten geht auch hervor, daß die Farbenveränderung ungefähr durch die ganze Leiter der Spektralfarben geht. Deshalb scheint es mir leicht möglich, daß die braunen und gelben Färbungen, welche Oltmanns bemerkte, eben diese Zwischenfärbungen waren. Berthold beobachtete sogar, daß einige auf der Oberfläche wachsende Florideen (*Grateloupia Proteus*, *Gigartina acicularis*, *Gymnogongrus* u. s. w.) nicht nur bräunlich oder schwärzlich, sondern auch grünlichgrau gefärbt wurden. Der letztere Fall scheint, unserer Ansicht nach, schon die richtige komplementäre chromatische Adaptation zu sein. Auch die fast gleiche Wirkung des hellen, weißen Lichtes und des gelben Lichtfilters kann man mit Hilfe unseres Gesetzes ganz gut erklären: im genannten Lichtfilter, sowie auch im weißen Lichte sind die wenig brechbaren Strahlen die intensivsten.

Die Berthold-Oltmannssche Theorie lehrt, daß das helle, weiße Licht für den roten Farbstoff der Florideen schädlich ist und daß darum die letzteren nur in größeren Tiefen wachsen. Aus diesem Grunde steht die genannte Theorie im Widerspruch mit der Tatsache, daß die typisch florideenrot gefärbten Algen (z. B. *Por-*

<sup>18)</sup> Die spektrophotometrischen Untersuchungen der Algen, vergl. Engelmann, Bot. Zeit. 1884, a. a. O.; Reinke, Photometrische Untersuchungen u. s. w., Bot. Zeit. 1886, No. 9—14; Gaidukov, Scripta botanica, a. a. O., derselbe, Zur Farbenanalyse der Algen, Ber. Deutsch. Bot. Ges., 21, 1904, Hft. 1.

<sup>19)</sup> Vergl. Gaidukov, a. a. O.

*phyridium cruentum*<sup>20)</sup> auf der Oberfläche vorkommen. Dieses Vorkommen aber ist mit Hilfe der Engelmannschen Theorie und des Gesetzes der komplementären chromatischen Adaptation ganz gut zu erklären. Diese Algen besitzen den roten Farbstoff, weil sie denselben ererbt haben, und behalten ihn, weil in dem weißen Lichte, wo sie wachsen, auch die Strahlen, welche der rote Farbstoff absorbiert, ganz intensiv sind.

Die von Oltmanns versuchte Teilung der Algen in schattenliebende und lichtliebende kann auch nicht die Tiefenverteilung der verschieden gefärbten Algen erklären; denn dann müßte man auch das rote Chromophyll der Florideen in schattenliebendes und lichtliebendes teilen.

Wenn die Berthold-Oltmannssche Theorie das Verschwinden der Florideen auf der Oberfläche durch die schädliche Einwirkung des starken Lichtes erklärt, wie ist dann das Verschwinden der grünen Algen in den Tiefen mit Hilfe dieser Theorie zu erklären? Die letztere Erscheinung kann diese Theorie nicht erklären.

Berthold und Oltmanns beweisen ihre Schatten-Theorie auch damit, daß an sehattigen Orten des Meeres (Felswände, blaue Grotten u. s. w.) die Farbe der Algen dieselbe ist wie in größeren Tiefen. Engelmann hat jedoch gezeigt, daß die Qualität des Lichtes in größeren Tiefen und an vielen von genannten Orten dieselbe ist, da auch an diesen Orten das Licht ausschließlich (blaue Grotten) oder doch zu einem großen Teil (submarine sehattige Felsabhänge) durch längere Wasserschichten hindurch die Pflanzen erreicht. Der Name selbst — die blaue Grotte — beweist dies.

Anscheinend steht die Schatten-Theorie unter dem Einflusse der jetzt von allen verlassenen bekannten Schirm-Theorie von Prinsgheim. Berthold versteht die Glanzvorrichtungen einiger Algen und die Haarbildungen als Schutz gegen starke Beleuchtung. Die Bedeutung der letzteren wird jetzt als Schutz gegen Wellenschlag erklärt.<sup>21)</sup> Im allgemeinen widerspricht die Schatten-Theorie — wie schon früher gesagt — den Tatsachen und hat keine große Bedeutung. Das Zustandekommen dieser Theorie kann man nur dadurch erklären, daß den Tatsachen des schädlichen Einflusses der starken Beleuchtung auf die Algen, zu große Bedeutung beigelegt wurde.

Ganz sonderbar und unbegreiflich ist die Meinung von Jönsson<sup>22)</sup>, daß seine Versuche die Berthold-Oltmannssche Theorie

<sup>20)</sup> Vergl. Gaidukov, Zur Morphologie und Physiologie der Alge *Porphyridium cruentum*, Arbeit. Petersb. Ges. Naturf., 30, 1, 1899.

<sup>21)</sup> Vergl. Henckel, Z. Anatomie und Biologie d. Algen *Cystoclonium purpurascens* u. *Chordaria flagelliformis*, Scripta Botanica Horti Univers. Petropol. fasc. XX, 1902.

<sup>22)</sup> Assimilationsversuche bei verschiedenen Meerestiefen, *Nyt. Magazyn f. Naturvidensk.* 41, 1, 1903.

bestätigen. Jönsson hat die  $\text{CO}_2$ -Assimilation des grünen Moores in verschiedenen Meerestiefen beobachtet. Wie nach der Engelmannschen Theorie zu erwarten war, kam die stärkste O-Ausscheidung in den geringsten Tiefen (1 m) zu stande; in größeren Tiefen wurde sie allmählich schwächer und hörte in einer Tiefe von 21 m vollständig auf. Bei den Parallelversuchen von Jönsson war die O-Ausscheidung im roten Lichte viel stärker als im grünen und im blauen.

Prof. A. d. Hansen<sup>23)</sup> meint, daß die nichtgrünen Farbstoffe der Algen an den photosynthetischen Prozessen nicht teilnehmen können, da bei diesen Algen auch Chlorophyll existiert. Schon der von Engelmann eingeführte Begriff »Chromophyll« zeigt, daß es für die Lösung der Frage über die physiologische Funktion der Farbstoffe der Algen ganz gleich ist, ob letztere in den Chromatophoren der Algen eine Mischung oder eine chemische Verbindung darstellen. Wenn auch das Chlorophyll sich in den Chromatophoren der Algen ganz unabhängig befindet, so folgt doch aus diesem noch nicht, daß die anderen Farbstoffe nicht photosynthetisch funktionieren können.

Hansen vertritt die Ansicht, daß die Nebenpigmente der Algen die Atmungspigmente sind. »Die untergetauchten Formen haben nur gelösten Sauerstoff zur Verfügung, und da man annehmen muß, daß in der Lösung die Sauerstoffmoleculc weniger beweglich sind, als in dem Gasgemenge der atmosphärischen Luft, so muß man schließen, daß auch bei den Meeresalgen besondere Eigenschaften vorhanden sind, um diese gegebenen Verhältnisse auszugleichen und sie in den Stand zu setzen, den Atmungssauerstoff an sich zu reißen.« Die Algen haben kein Durchlüftungssystem<sup>24)</sup> und ihre Körper sind mit Schleim gefüllt. Daraus schließt Hansen auch, daß zur Aufnahme von O bei den genannten Pflanzen besondere Einrichtungen vorhanden seien. Die grünen Algen, die mit der Atmosphäre in genügender Berührung sind, besitzen keine Nebenpigmente. Manche Florideen, z. B. *Gigartina Tedei*, die nahe der Oberfläche wachsen, sind grün gefärbt und verlieren den roten Farbstoff. Hansen findet, daß die letztere Tatsache auch der Engelmannschen Theorie widerspricht. Unseren Ansichten nach bestätigen aber diese Tatsachen die Engelmannsche Theorie und sind den Tatsachen zuzurechnen, die so geistvoll von Nadson beleuchtet wurden: die Farbe des Chromophylls verändert sich den neuen Bedingungen der

<sup>23)</sup> Über Stoffbildung bei den Meeresalgen, *Mitteil. Zoolog. Station Neapel*, 11, 1893, S. 302.

<sup>24)</sup> Die Luftblasen einiger Algen kann man als zum Gasaustausch dienend betrachten. (Vergl. Wille: Über die Lichtabsorption bei d. Meeresalgen, *Biolog. Centralbl.* 15, 1895, S. 533.) Die letzten Untersuchungen haben gezeigt, daß bei einigen Algen die Intercellularräume keinen Schleim enthalten, vergl. Henckel, a. a. O.

Beleuchtung gemäß. Die ganze Hansensche Hypothese über Atmungspigmente der Algen ist vollkommen grundlos, da sie keine experimentellen Beweise hat. Er beweist absolut nicht, daß diese Farbstoffe den Sauerstoff an sich reißen können. Das Vorhandensein der Nebenpigmente bei den auf der Oberfläche wachsenden blaugrünen Algen kann Hansen nur dadurch erklären, daß die Körper einiger dieser Algen mit Schleim bedeckt sind. Doch finden sich auch grüne mit Schleim gefüllte Algen und blaugüne schleimlose.

Neuerdings hat Deckenbach<sup>25)</sup> bemerkt, daß die farblosen Auszüge einiger Florideen und Phaeophyceen in der Luft oder bei der Oxydation braun werden. Diese Erscheinung kommt auch im Dunkeln vor. Die solcherweise bekommenen Farbstoffe sind dem Phycophein und dem Phycofuscin, die man von genannten Algen bekommt, ähnlich. Die genannten Auszüge werden nach der Behandlung mit CO<sub>2</sub> oder mit Zinkstaub wieder farblos. Deckenbach schließt nun aus dem Gesagten, daß die Algen die Atmungschromogene enthalten und daß die genannten Farbstoffe die Produkte der Oxydation dieser Chromogene sind. Diese Meinung ist aber nicht genügend bestätigt. Deckenbach hat nicht experimentell bewiesen, daß ähnliche Prozesse der Oxydation bei den lebenden Zellen vorkommen und hat auch nicht bewiesen, daß sich in den lebenden Zellen die Stoffe befinden, die den in den Auszügen befindlichen vollständig gleich sind. Viele Stoffe, z. B. Pyrogallol, sind fähig, O zu absorbieren und braun zu werden, doch kann man sie gewiß keineswegs zu den Atmungsfarbstoffen rechnen.

Die Mannigfaltigkeit der Assimilationsfarbstoffe der Algen erklärt Timirjazeff<sup>26)</sup> dadurch, daß die Pflanzen mehrere Farbstoffe vorbereitet haben, bevor sie den vollkommensten Farbstoff — Chlorophyll — bekommen haben. Doch ist die Funktion der Chromophylle, die in den verschiedenen Tiefen des Wassers die intensivsten Strahlen absorbieren können, nicht weniger vollkommen, als die Funktion des Chlorophylls, das nur die auf der Oberfläche intensivsten Strahlen absorbieren kann. Die Beobachtungen von Nadson widersprechen auch dieser Meinung von Timirjazeff: die grünen Algen besitzen, wenn sie in den Tiefen wachsen, den roten Farbstoff. Bei den Flagellaten, bei denen zuerst der tierische und der pflanzliche Typus differenziert wird, kann man eine Reihe von parallelen, morphologisch gleichentwickelten Formen beobachten, die entweder Chlorophyll allein (*Englena*, *Chlamydomonos* u. s. w.) oder

<sup>25)</sup> Über einige das Phycoerithrin begleitende Farbstoffe und das Vorkommen leicht oxydierbarer Substanzen in den Chromatophoren der Rhodo- und Phaeoptyceen, Scripta Botanica Horti Univ. Petrop. fasc. 20, 1903.

<sup>26)</sup> Etat actuel de nos connaissances sur la fonction chlorophyllienne, Ann. sc. natur. Bot. VII. Sér. 2, 1885, S. 107.

blaues (*Cryptoglena coeruleascens* u. s. w.), braunes, gelbes (*Chrysomonden* u. s. w.) und rotes (*Rhodomonas* Karsten) Chromophyll enthalten.

Über die Glanz- oder Leuchtvorrichtungen einiger brauner und roter<sup>27)</sup> Algen spricht Kerner von Marilaun: »Von diesen winzigen Linsen wird das Licht und zwar vorzüglich das blaue und grüne Licht zurückgeworfen und dadurch wird eben das eigentümliche Leuchten bewirkt; anderseits aber werden die gelben und roten Strahlen auf die Chlorophyllkörper hingelenkt und es sind daher diese Platten als Sammelapparate für das Licht aufzufassen.« Über das Phycoerithrin schreibt der genannte Verfasser: »Dieser Farbstoff zeigt nämlich eine sehr kräftige Fluoreszenz, d. h. er absorbiert einen großen Teil der auf ihn fallenden Lichtstrahlen und sendet andere Strahlen von größerer Schwingungsdauer aus. Die blauen Strahlen werden durch ihn gewissermaßen in gelbe, orange und rote umgewandelt, und so erhalten die Chlorophyllkörper schließlich doch noch jene Strahlen, welche bei der Zersetzung der Kohlensäure als treibende Kraft wirksam sind.«

Nicht nur diese Schlüsse sind sonderbar und unbegreiflich, sondern auch die ihnen zu Grunde liegenden Tatsachen sind falsch. Über eine Teilung der photosynthetischen Funktion zwischen Phycoerithrin und Chlorophyll kann man schon deshalb nicht sprechen, da absolut nichts über die Zustände bekannt ist, in denen sich diese Farbstoffe in den Zellen befinden. Die Fluoreszenz des Phycoerithrins in den lebenden Pflanzen ist zweifelhaft und wird von einigen Gelehrten verneint.<sup>28)</sup> Kerner meint, daß dieser Farbstoff das Chlorophyll vor den schädlichen blauen Strahlen schützt. Doch läßt Phycoerithrin diese Strahlen durch. Kerner behauptet weiter, daß die blauen Strahlen in den Tiefen vorherrschen. In den Tiefen von 30 m aber, die Kerner fälschlicherweise zu der extremen Grenze der Tiefenverbreitung der Algen zählt, sind auch die anderen Strahlen, sogar die roten, noch nicht gelöscht.<sup>29)</sup>

P. Richter<sup>30)</sup> behauptet, daß gewisse Algen, wenn sie im Wasser wachsen, grüner, dagegen auf trockenem Boden blauer u. s. w. sind, was er aus Auflösen und osmotischem Austreten gewisser Mengen des blauen Farbstoffes (Phycocian) im Wasser erklärt. Meine Versuche mit den Oscillarien haben dieser Schluß nicht bestätigt. Es ist gar nicht denkbar, daß sich die Algenfarbstoffe, die sogar sehr schwer aus den toten Zellen auslaufen, so leicht aus den lebenden Zellen absondern.

<sup>27)</sup> Pflanzenleben, 1. Bd., 1887, S. 360.

<sup>28)</sup> Vergl. Reinke, a. a. O.

<sup>29)</sup> Siehe weiter.

<sup>30)</sup> Über den Wechsel der Farbe bei einigen Süßwasseralgen, insbesondere den Oscillarien, Bot. Centralbl. 1880, S. 605.

### III. Die Farbe des Wassers und die Tiefenverteilung der Algen.

Die Notwendigkeit der Erscheinungen der komplementären chromatischen Adaptation bei dem Leben der Pflanzen im Meere kann man auch a priori beweisen. Zu diesem Zwecke genügt es, von dem Gesetze der Erhaltung der Energie ausgehend, die Lichtabsorption des Wassers mit der Lichtabsorption und der Tiefenverteilung der Algen zu vergleichen.

Bei der Untersuchung der 180 cm dicken Schicht des destillierten Wassers hat Hüfner<sup>31)</sup> gefunden, daß diese Schicht die blauen Strahlen am stärksten und die roten Strahlen am schwächsten durchläßt; so daß die Kurve der Lichtintensität sich allmählich vom roten bis zum blauen Ende erhebt, wie die folgende Tabelle zeigt:

‰ ‰ des durchgelassenen Lichtes (Mittelwerte).

$\lambda$		$\lambda$	
671—658	. . . . . 49,25	531—523	. . . . . 92,27
640—622	. . . . . 60,17	510—502	. . . . . 92,63
611—593	. . . . . 63,70	491—483	. . . . . 93,58
582—571	. . . . . 81,50	471—465	. . . . . 95,19
557—546	. . . . . 87,29	452—446	. . . . . 95,06

Die roten Strahlen erloschen in diesem Wasser in einer Tiefe von 34 m, die gelben Strahlen in einer Tiefe von 177 m und die grünen Strahlen in einer Tiefe von 322 m. Schon die spektroskopischen Eigenschaften zeigen, daß die Farbe des reinen Wassers blau ist.

Doch die Lichtabsorption und die Farbe der Binnen- und Meeresgewässer unserer Erde weichen von denen des reinen Wassers ab. Die gelösten Stoffe und die zahllosen, im Wasser befindlichen organisierten und anorganisierten Körperchen geben genannten Gewässern verschiedene Nuancen,<sup>32)</sup> die ihre Farbe von der Farbe des reinen Wassers unterscheiden. Besonders mannigfaltig sind gewiß die Färbungen der Binnengewässer, die blaugrün, grün, grüngelb, braungelb, braun und sogar rotbraun (Sumpfwasser) sein können. Im Meereswasser herrscht die grüne Farbe vor. Die ‰ ‰ Beimischung der gelben Farbe zu der normalen blauen Farbe des reinen Wassers wird nach Forels Skala bestimmt. Die reinste blaue Farbe haben die Centra der Ozeane (Ozcanische Wüsten). Die größte Beimischung des gelben Lichtes wird im Meere,<sup>33)</sup> besonders an den Küsten beobachtet. Die farbenanalytischen Eigenschaften des Ostseewassers

<sup>31)</sup> Über die Farbe des Wassers. Archiv f. Anatomie u. Physiologie, Physiolog. Abteil. 1891, S. 88.

<sup>32)</sup> Vergl. Forel, Handbuch d. Seekunde, 1901, S. 150.

<sup>33)</sup> Vergl. Chun, Wissenschaftliche Ergebnisse d. deutschen Tiefsee-Expedition, 1902, Taf. XXXVI.

sind nach Oltmanns<sup>34)</sup> folgende: die 1,4 m dicke Schicht dieses Wassers war hell gelblichgrün gefärbt und absorbierte das rote Ende des Spektrums bis ungefähr  $\lambda$  666. Außerdem wurde ein schwaches Absorptionsband bei  $\lambda$  605 beobachtet. In der 6,6 m dicken Schicht wurde die Absorption der wenig brechbaren Strahlen verstärkt und die Absorption der violetten bemerkt. Je dicker die Schicht war, desto stärker wurden beide Enden des Spektrums absorbiert. In der 17,2 m dicken Schicht erstreckt sich die Absorption der wenig brechbaren Teile bis zur Linie D und die Endabsorption der stark brechbaren Teile beginnt bei  $\lambda$  450. Die farbenanalytischen Eigenschaften des Nordseewassers waren nach Oltmanns ziemlich dieselben wie die des Ostseewassers.

Gewiß wird die Lichtstärke in den Tiefen des Wassers sehr geschwächt und die meisten Verfasser rechnen die Stärke dieses Lichtes der Stärke des Mondlichtes gleich. Das Gebiet, in dem das Licht noch stark ist, nennt man das photische; in dem es geschwächt ist, das disphotische, und in dem es absolut gelöscht ist, das aphotische. Die Grenze der absoluten Dunkelheit,<sup>35)</sup> d. h. die Tiefe, in der das Licht vollständig gelöscht ist, wird nach verschiedenen Methoden bestimmt. Eine der genauesten Methoden ist die Bestimmung mit Hilfe der empfindlichsten photographischen Platten. Mit Hilfe dieser Methode wurde gefunden,<sup>36)</sup> daß die extreme Grenze der Empfindlichkeit dieser Platten im Genfer See liegt in einer Tiefe von 240 m und im Mittelmeer bei Villafranca in einer Tiefe von 400 m. Die Grenze der absoluten Dunkelheit variiert gewiß sehr durch die Einwirkung der Helle des Himmels, der Tages- und Jahreszeiten u. s. w. Für das Chlorsilber erstreckt sich nach Forel<sup>37)</sup> die Empfindlichkeit im Genfer See im Sommer bis 45 und im Winter bis 110 m; im Bodensee jedoch im Sommer bis 30 und im Winter weniger als bis 50 m.

Die extreme Tiefe, in der noch die CO<sub>2</sub>-Assimilation stattfinden kann, rechnet Walther<sup>38)</sup> ziemlich 400 m gleich. Die Grenze des Lebens der holophytischen Pflanzen befindet sich im Wasser gewiß in ziemlich derselben Tiefe. Die im Meere tiefer als 350 m gefundenen Pflanzen waren nach Chun<sup>39)</sup> tote oder absterbende Individuen. Das Auffinden der Diatomeen in kolossalen Tiefen, das

<sup>34)</sup> A. a. O. S. 420.

<sup>35)</sup> Vergl. Forel, a. a. O. S. 136.

<sup>36)</sup> Fol et Sarasin, Pénétration de la lumière dans les eaux du lac de Genève et celles de la Méditerranée Mém. soc. phys. et Hist. nat. Genève, 29, 1887, No. 13.

<sup>37)</sup> A. a. O. S. 140.

<sup>38)</sup> Bionomie d. Meeres, S. 35—45.

<sup>39)</sup> Aus d. Tiefen d. Weltmeeres, 1900, S. 542.

schon längst bekannt war,<sup>40)</sup> kann man dadurch erklären, daß die genannten Pflanzen beim Absterben allmählich auf den Meeresgrund sinken und den Diatomeenschlamm bilden. Schütt<sup>41)</sup> meint, daß die in großen Tiefen befindlichen Diatomeen im Ruhezustande sind und nicht assimilieren. Er hält die Meinung von Häckel, daß die Pflanzen in großen Tiefen das Licht der phosphoreszierenden Organismen benützen, für unrichtig. Allerdings ist es sehr unwahrscheinlich, daß dieses schwache Licht, das selbst von dem Vorhandensein des Sauerstoffs abhängt, die photosynthetischen Prozesse der zahllosen submarinen Flora verursachen kann.

Wie oben gesagt wurde, ist schon einer der ersten Forscher, die die Tiefenverteilung der Organismen im Meere berücksichtigt haben, Örsted<sup>42)</sup> zu dem Schlusse gekommen, daß diese Tiefenverteilung aus 4 Zonen mit verschieden gefärbten Formen besteht, die den obengenannten farbenanalytischen Eigenschaften des Wassers entsprechen. Noch vor Örsted haben die Algologen Lyngbye<sup>43)</sup> (1833) und J. G. Agardh<sup>44)</sup> (1836) die vertikale Verbreitung der Algen in verschiedene Zonen mit verschieden gefärbten Formen geteilt. Agardh unterscheidet folgende Reichen der Algen: 1. *regnum algarum zoospermarum*, das aus *regio conservarum* und *regio ulvarum*, d. h. aus den grünen Algen besteht und auf der Oberfläche lebt (Amphibien); 2. *regnum algarum olivacearum*, das aus 4 Regionen besteht und meistens die mittlere Zone beherrscht; so befindet sich z. B. *regio dictyotearum* in einer Tiefe von 6—12 m; 3. *regnum floridearum*, das in der tiefsten Zone (12—28 m) zu finden ist und aus *regio chontriaearum* und *regio delesseriaearum* besteht. Die letztere Zone ist in einer Tiefe von 18—40 m verbreitet. Lorenz<sup>45)</sup> unterscheidet noch mehrere Zonen der Tiefenverbreitung der Organismen im Meere: 1. supralittorales Gebiet, das sich außer der Flutgrenze befindet; 2. und 3. zwei littorale Gebiete; ersteres liegt zwischen den Grenzen von Flut und Ebbe, letzteres bis ca. 4 m Tiefe; 4. von ca. 4 bis ca. 30 m; 5. von 30—60 m; 6. in der sich alle Organismen befinden, die in einer größeren Tiefe als 60 m wachsen.

<sup>40)</sup> Siehe Bailey, On some specimens of deep sea of Kamtschatka, Quart. Journ. Microsc. Sc., 4, 1856, S. 305; Ehrenberg, Über die Meeresorganismen in 16 200 Fuß Tiefe, Monatsber. Berlin. Acad., 1856, S. 197.

<sup>41)</sup> Pflanzenleben d. Hochsees, 1893, S. 7.

<sup>42)</sup> A. a. O.; Vergl. auch Forbes, Report of the Mollusca and Radiata of the Aegean sea, Report of the British Association for the Advancement of sc., 1843.

<sup>43)</sup> Siehe Warming, Lehrbuch d. ökolog. Pflanzengeographie, 1902, S. 129.

<sup>44)</sup> Novitiae florae Sueciae ex algarum familia, 1836, S. 5.

<sup>45)</sup> Physikalische Verhältnisse und Verteilung der Organismen im Quarnerischen Golf, Sitzber. Akad. Wissensch. Wien, 1863.

Kjellemann<sup>46)</sup> unterscheidet in den nördlichen Meeren 3 Pflanzenzonen: 1. die littorale, zwischen den Grenzen von Flut und Ebbe; 2. die sublittorale, von der Grenze der Ebbe bis ca. 40 m; 3. die clittorale, die tiefer als die letztere liegt. Die größte Tiefe, von der Kjellemann die roten und die braunen Algen (*Ptilota pectinata*, *Laminaria*, *Agarum*) gehoben hat, erstreckte sich von ca. 200–300 m. Im Golf von Neapel fand Berthold<sup>47)</sup> in einer Tiefe von 130 m — bis zu der er die Untersuchungen mit der Dretsche machen konnte — eine reiche Florideenflora.

Die genannten Forscher haben meistens die Verteilung der großen, festsitzenden Algen berücksichtigt. Walther<sup>48)</sup> teilt die befestigte Meeresflora und -fauna in folgende Lebensbezirke: 1. in den littoralen, bis zur Grenze der Ebbe; 2. in das flache Meer bis zur Tiefe von 400 m, in dem alle assimilierenden Pflanzen des Meeresgrundes »littorale Benthos« leben; 3. in das tiefe Meer, das aphotisch und ohne assimilierende Pflanzen ist »abyssale Benthos«. Alle großen Algen wachsen nur im Küstengebiet und sind festsitzend. In großer Entfernung vom Küstengebiet, auf offener See, wachsen sie nicht. Wenn auch in den Centra der Ozeane unzählige Mengen der Sargassen schwimmen, die die Sargasso-Meere bilden, so sind diese Sargassen doch nur von den festsitzenden Pflanzen abgerissene, lebende, aber nicht fruktifizierende Teile.<sup>49)</sup> Warming<sup>50)</sup> rechnet diese Formation zu dem Verein der *Nereiden* (steinliebende Hydrophyten) und teilt sie wie Kjellemann. A. Schimper<sup>51)</sup> nennt diese Formation »Benthos der macrophytischen Algen« und teilt sie ungefähr wie Walther.

Das mit großen und kleinen Algen bedeckte Gebiet zwischen dem Festlande und dem Meere, das bei der Flutgrenze beginnt und manchmal in einer Tiefe von mehr als 300 m endet, ist so typisch und charakteristisch, daß es wünschenswert erscheint, es mit einem besonderen Namen zu bezeichnen. Ich lasse die unbequeme griechische Nomenklatur<sup>52)</sup> und nenne dieses Gebiet das Gebiet der großen Meerespflanzen (außer den Algen in der oberen Zone dieses Gebietes wachsen einige höhere grüne Pflanzen) und teile wie Kjellemann in die obere, mittlere und untere Zone. Lorenz hat

<sup>46)</sup> Über die Algenvegetation des Murmanschen Meeres, mitget. K. Gesellsch. Wiss. Upsala, 1877, S. 57, The Algae of the arctic Sea, K. Svensk. Akad. Handl., 20, No. 5, 1883, S. 6.

<sup>47)</sup> Mitt. Zool. Stat. Neapel. I. c., S. 401.

<sup>48)</sup> A. a. O.

<sup>49)</sup> Vergl. Krümmel, Das Nordatlantische Sargasso-Meer. Pettermans Mitteil. 37, 1891.

<sup>50)</sup> A. a. O.

<sup>51)</sup> Pflanzengeographic, 1898, S. 823.

<sup>52)</sup> Vergl. Forel, a. a. O., S. 172.

zuviel Teilungen gegeben und Walther zu wenig. Unsere Teilung entspricht mehr oder weniger den drei Reichen von Agardh und den drei ersten Regionen von Örsted.

Die schwimmende und suspendierte Wasserflora »das Phytoplankton«, scheint auch in Zonen mit verschieden gefärbten Formen vertikal geteilt zu sein.<sup>53)</sup> Chun<sup>54)</sup> teilt z. B. das pelagische Plankton in drei Etagen: 1. von der Oberfläche bis 80 m Tiefe, 2. von 80—350 m und 3. tiefer wie 350 m. Die chromophyllhaltigen Pflanzen befinden sich nur in den zwei oberen Etagen. In der obersten Etage befinden sich grüne und blaugüne Algen, braungelbe Diatomeen u. s. w., in der zweiten Etage außer einigen Diatomeen auch die grüne *Holosphaera viridis* Schmitz. Das Vorkommen dieser Alge in sehr großer Tiefe (bis 2200 m) wird durch die periodischen Senkungen und die Wasserströmungen erklärt.<sup>55)</sup> Es ist auch möglich, daß die genannte Tatsache mit den Erscheinungen des Ergrünnens der Keime der Archegoniaten im Dunkeln im Zusammenhange steht, oder mit der Entstehung der grünen Farbe im Dunkeln in den künstlichen Kulturen bei besonderer Ernährung.<sup>56)</sup>

Jeder, der die Algen am Meeresstrande beobachtet hat, weiß, daß die grünen und blaugrünen Algen nur in der oberen Zone vorkommen, in der mittleren die braunen herrschen — in unseren nördlichen Meeren wachsen in dieser Zone z. B. die Laminarienwälder — und in der unteren die roten. Außer den gezeigten Beispielen kann man auch in mehreren anderen Arbeiten ähnliche Tatsachen finden. Im Weißen Meere hat z. B. Cienkowski<sup>57)</sup> beobachtet, daß beim Strande die grünen, blaugrünen und einige braune (*Ralfsia*, *Fucus*) Algen wachsen, in der Tiefe von ca. 4—6 m die braunen *Laminarien* und in der Tiefe von ca. 6—36 Meter die roten Florideen. Wenn auch Reinke<sup>58)</sup> behauptet, daß die Beleuchtung auf die Verbreitung der Algen in der Ostsee keinen großen Einfluß

<sup>53)</sup> Vergl. Forel, a. a. O., Schimper, a. a. O.

<sup>54)</sup> A. a. O.

<sup>55)</sup> Warming, a. a. O., Schütt, a. a. O., S. 46.

<sup>56)</sup> Vergl. Artari, Über die Entwicklung der grünen Algen unter Ausschluß der Bedingungen der Kohlensäure-Assimilation, Bull. soc. nat. Moscou, No. 1, 1899, Protok. 15. Okt. 1898 (russisch), Bejcrinck, Notiz über *Pleurococcus vulgaris*, Centralbl. f. Bacter. 2 (4) 1898, Etard et Bouillac, Sur la présence de chlorophylle dans le *Nostoc* u. s. w., Cmpt. rend. 124, No. 2, 1898. Nachdem Monteverde (Protochlorophyll und Chlorophyll, Bull. Jard. Bot. St. Petersb., II, 1902) gezeigt hat, das Protochlorophyll grün gefärbt ist, ist es fraglich, ob das Chlorophyll dieses Ergrünnens verursacht.

<sup>57)</sup> Bericht über Exkursion z. Weißen Meer, Arbeit. Petersb. Ges. Naturf. 1881, 12 (2).

<sup>58)</sup> Algenflora d. westlichen Ostsee, 6. Bericht d. Kommis. f. wissensch. Unters. d. Deutschen Meere in Kiel, 1887—1889 S. 6—17.

habe, geht doch aus seinen Beobachtungen hervor, daß auch in diesem nicht tiefen Meere die grünen und blaugrünen Algen nur auf der Oberfläche vorkommen und in den größeren Tiefen die roten Algen verbreitet sind. Im Bajkal-See kommen nach Gutwinski<sup>59)</sup> die grünen und die blaugrünen Algen nur auf der Oberfläche vor und die Diatomeen in den Tiefen von 10, 20, 200, 600 und 1000 m. In der größten Tiefe waren unserer Ansicht nach die Diatomeen abgestorben.

Forel<sup>60)</sup> meint, daß die extreme Grenze für die Verbreitung der grünen Pflanzen (*Charen* und *Nitellen*) im Genfer See die Tiefe von 25 m ist. Als Ausnahme führt er das Auffinden eines grünen Moores (*Hypnum Lemani*) in einer submersen Morene des genannten Sees in einer Tiefe von 60 m an. Dieses Moos kommt nur dort vor. Es ist möglich, daß diese Erscheinung mit den oben erwähnten physiologischen Ursachen des Ergrünens im Dunkeln, im Zusammenhang steht. Die extreme Grenze der Verbreitung der Diatomeen in demselben See liegt viel tiefer. Im Sommer erstreckt sie sich bis 30 und im Winter bis 80 m. Wenn auch im Schlamme des Bodensees<sup>61)</sup> die grünen (*Scenedesmus quadricauda*) und die blaugrünen (*Oscillaria profunda*) Algen mit 16 verschiedenen Arten der Diatomeen in einer Tiefe von 75 m gefunden wurden, leben doch die Diatomeen (*Cymatopleura solea*) dort in noch größeren Tiefen (160—240 m).

Es ist sehr wichtig, daß sich die Regel der vertikalen Verbreitung der verschieden gefärbten Algen auch auf die auf anderen Organismen lebenden Algen erstreckt. Karl Brandt<sup>62)</sup> teilt mit, daß die gelbgrünen und gelben Zooxanthellen, sich ausschließlich auf den Tieren der Meeroberfläche befinden; die braunen Zooxanthellen auf den in geringen Tiefen lebenden Tieren und die roten Algen auf den in relativ großen Tiefen (15—35 m) lebenden Schwämmen.

Man könnte die Zahl der Beispiele noch vergrößern, doch die schon angegebenen beweisen ja klar genug die Abhängigkeit der Tiefenverteilung der Algen von der Qualität des Lichtes. Die grünen und blaugrünen Algen wachsen nur in der oberen Zone, weil die roten Strahlen, die am stärksten von diesen Algen absorbiert werden, schon in geringen Tiefen erloscht sind. Die roten, braunen u. s. w. Algen wachsen mit den schon genannten zusammen auf der Ober-

<sup>59)</sup> O pionowem rozsziedleniu glonów Seziara Baicalskiego, Kosmos, Lwow, 15, 1890, S. 498.

<sup>60)</sup> A. a. O., S. 140.

<sup>61)</sup> Schröter und Kirchner, Die Vegetation d. Bodensees, Bodenseeforschungen, 9, 1896, S. 20.

<sup>62)</sup> Über die morphologische und physiologische Bedeutung d. Chlorophylls bei Tieren, Mitteil. Zool. Station Neapel, 4 1883, S. 296.

fläche, weil die Strahlen, die die ersteren absorbieren, dort ganz intensiv sind. Doch die roten Algen auch werden, wie Nadson bemerkt hat, auf der Oberfläche blaugrün. Das letztere zeigt nur, wie stark bei den Algen die Fähigkeit ist, sich den Bedingungen der Beleuchtung anzupassen.<sup>63)</sup> Die großen Tiefen sind dagegen mit roten Algen besetzt, die die grünen Strahlen, welche in diesen Tiefen genug intensiv und zuweilen stärker als alle anderen durchgelassen sind, am stärksten absorbieren. Die roten Algen, zu welchen fast ausschließlich die großen befestigten Formen gehören, sind nur im Gebiete der letzteren verbreitet. Die Beobachtungen über die Verbreitung der kleinen Algen (Plankton u. s. w.) zeigen, daß die Tiefen mit gelbbraunen Diatomeen bevölkert sind. Das Spektrum der braunen Algen stellt einen Übergang zwischen den Spektren der grünen und blaugrünen Algen einerseits und den roten andererseits dar.<sup>64)</sup> Die Absorption der roten Strahlen in diesem Spektrum ist nicht so geschwächt, wie im Spectrum der letzteren und die Absorption der blauen und grünen Strahlen ist viel stärker als bei den ersteren. Darum herrschen die Phaeophyceen in der mittleren Zone vor (Laminarienwälder). Andererseits können die braunen und gelben Algen, die sehr stark die blauen Strahlen absorbieren, auch in den größten Tiefen wachsen; wahrscheinlich in solchen Gewässern, in denen die genannten Strahlen am stärksten durchgelassen sind.

Die Grenze des absoluten Verschwindens der Algen in den Tiefen und die gegenseitige Verteilung der Algen in den genannten Zonen ist nicht nur sehr mannigfaltig an verschiedenen Orten, sondern variiert auch sehr stark in ein und denselben Gewässern unter dem Einfluß der Farbe des Wassers, die sehr inkonstant ist und sich nach dem Zustande des Himmels, der Jahreszeiten u. s. w. verändert. Es ist zu bemerken, daß die genannte Verteilung nur auf die grünen und blauen Gewässer anzuwenden ist. In den gelben, braunen u. s. w. Gewässern werden die blaugrünen und grünen Pflanzen in viel größeren Tiefen wachsen als die roten und braunen. Die Ausnahmen der genannten Regel sind nicht nur vorhanden, sondern sollen sogar vorhanden sein. Die Natur ist kein Labo-

<sup>63)</sup> Die große Fähigkeit der Algen wird auch durch Beobachtung von Zacharias (a. a. O.) bestätigt: im gelben Lichte werden sogar die grünen Algen blaugrün, weil das blaugrüne Chromophyll alle wenig brechbaren Strahlen relativ noch stärker absorbiert, als das Chlorophyll. (Vergl. Engelmann, Bot. Zeit. 1883, S. 25.) Nicht nur die Individuen der Algen, sondern auch die in verschiedenen Tiefen liegenden Schichtenzellen der Algen passen sich der Absorption des günstigsten Lichtes an. (Vergl. Engelmann, Bot. Zeit. 1882, S. 425. Wille, a. a. O.)

<sup>64)</sup> Vergl. Engelmann, Bot. Zeit. 1884, a. a. O.; Gaidukov, Scripta botanica, a. a. O.

ratorium, wo alles gemessen und gewogen wird. Das Leben des Organismus ist unermesslich kompliziert und nicht mit einem einzigen Faktor zu erklären. Die Einwendungen gegen die genannte Regel, die nur damit begründet sind, daß die eine oder die andere Alge höher oder tiefer als an der für sie bestimmten Grenze gefunden worden ist, können nur naiv sein. Und auch die anderen Ursachen, z. B. die Vererbung, die Wasserbewegung<sup>65)</sup> u. s. w. sollen diese Verbreitung beeinflussen. Wenn auch das Licht die Hauptbedeutung hat, so spielen doch auch andere Ursachen eine Rolle, wie Nadson das ganz richtig bemerkt hat. »Zuweilen« spricht er,<sup>66)</sup> »überwiegen diese Ursachen die Bedeutung des Lichtes und zwingen den Organismus, nach einer anderen Stelle zu übersiedeln. Im allgemeinen, der Wohnort des Organismus, wie auch seine Lebensweise, sind das Resultat eines sehr komplizierten Prozesses, — des Kampfes ums Dasein.«

Doch *ceteris paribus*, die Hauptbedeutung hat die Hauptquelle der Lebensenergie, das Sonnenlicht, und vor allem, seine Qualität. Der Satz, daß nur ein absorbiertes Strahl fähig ist, chemische Transformationen zu verursachen,<sup>67)</sup> ist unumstößlich und eine Axiome. Die roten Strahlen werden von den grünen Pflanzen darum absorbiert, weil in dem Lichte, in dem diese Pflanzen wachsen, diese Strahlen die intensivsten sind,<sup>68)</sup> und wie die am stärksten, absorbierten, die stärkste Arbeit bei diesen Pflanzen verursachen. Dasselbe ist *mutatis mutandis* für die roten Chromophylle und die grünen Strahlen, sowie auch für die blaugrünen Chromophylle und die orangenen Strahlen u. s. w. richtig. Wenn die Strahlen, welche die auf der Oberfläche wachsenden Pflanzen absorbieren, in den Wassertiefen fehlen — sie sind vom Wasser verschluckt —, so soll man *volens nolens* anerkennen, daß die da wachsenden Pflanzen die sich dort befindenden Strahlen zu benutzen gezwungen sind. Die roten Strahlen fehlen absolut in den grünen und blauen Gewässern in geringen Tiefen und können demzufolge bei den dort wachsenden Pflanzen gewiß keine Arbeit verursachen. Doch die letzteren leben in diesen und in noch größeren Tiefen und assimilieren  $\text{CO}_2$ , was für ihr Leben unbedingt nötig ist. Bei dieser Assimilation benutzen sie solche Strahlen, die in den Tiefen, in denen diese Pflanzen wachsen, intensiv genug sind. Das zuletzt Gesagte

<sup>65)</sup> Vergl. Berthold, a. a. O.

<sup>66)</sup> A. a. O., S. 18.

<sup>67)</sup> Siehe Lommel, Über das Verhalten des Chlorophylls zum Licht. Pogg. Annal. 143, 1871, S. 880.

<sup>68)</sup> Die Verteilung der Energie im Sonnenspektrum, vergl. Langley, On Energy and Vision, Philosoph. Magaz., 1889, 27, S. 4

bestätigt die Untersuchungen mit Hilfe des Spektrophotometers und der Bakterien-Methode. Aus dem Gesagten folgt nun, daß alle Einwendungen, die beweisen wollen, daß die Algenfarbstoffe nicht photosynthetisch funktionieren können, weil diese Funktion das Chlorophyll erfüllt, keinen Wert haben und ganz unbegründet sind. Von nichts entsteht nichts und nicht etwas. Wie kann in den Tiefen das Chlorophyll diese Funktion erfüllen, wenn die Strahlen, mit deren Hilfe das Chlorophyll diese Funktion nur erfüllen kann, in diesen Tiefen absolut fehlen? Bei den photosynthetischen Prozessen können die Beziehungen zwischen diesen oder jenen Strahlen und die verursachte Arbeit nur quantitativ sein. Die Meinung über die schädliche oder nützliche Einwirkung dieser oder jener Strahlen auf die photosynthetischen Prozesse, sowie die Meinung, daß das Chlorophyll bei den in den Tiefen wachsenden chromophyllhaltigen Algen der einzige Assimilationsfarbstoff ist, sind vollständig unbegründet und widersprechen dem Hauptgesetze der Natur, — dem Gesetze der Erhaltung der Energie.

---

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Hedwigia](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [43 1904](#)

Autor(en)/Author(s): Gaidukov Nikolay

Artikel/Article: [Die Farbe der Algen und des Wassers. 96-118](#)