

ÜBER EISENSPEICHERUNG BEI BLAUALGEN.

Von

V. VOUK

Zagreb.

(Eingelangt am 21. September 1936.)

MOLISCH gebührt das große Verdienst, die erste grundlegende zusammenfassende Darstellung über die Beziehungen der Pflanze zum Eisen gegeben zu haben¹. Der nun achtzigjährige Jubilär hat auch als erster auf die Rolle der Eisenbakterien im Stoffwechsel der Natur hingewiesen und zugleich auch die erste grundlegende Monographie über diese eigenartige Gruppe der Mikroorganismen geschrieben². Daraufhin folgten weitere Untersuchungen von anderen Forschern (CHOLODNY, NAUMANN, DORFF u. a.) über verschiedene Organismen (Pflanzen und Tiere), welche das Vermögen besitzen, das Eisen in irgendeiner Weise zu fällen oder zu speichern. So entstand der Begriff der „Eisenorganismen“ (MOLISCH und GAIDUKOW), für welche die Ein- oder Auflagerung des Eisenoxyds in den Membranen charakteristisch ist. Nach eingehender Diskussion von N. CHOLODNY³, E. NAUMANN⁴ und P. DORFF⁵ wurde dieser Begriff geklärt und wir können nun in der heutigen Fassung des Begriffes als Eisenorganismen alle jene Organismen bezeichnen, die sich an der Ausfällung von Eisenverbindungen beteiligen (DORFF, 1934).

¹ MOLISCH H.: Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Jena 1892.

² MOLISCH H.: Die Eisenbakterien. Jena 1892.

³ CHOLODNY N.: Die Eisenbakterien. Beiträge zu einer Monographie. Jena 1936.

⁴ NAUMANN E.: Über den Begriff „Eisenorganismus“. Ber. d. Deut. Bot. Ges. 46, 135 (1928).

— — Die Eisenorganismen. Revue d. g. Hydrobiol. 24 (1930).

⁵ DORFF P.: Die Eisenorganismen. Pflanzenforschung, Hrsg. v. KOLKWITZ, Heft 16, 1934. (Dasselbst die gesamte Literatur.)

Nach den Eisenbakterien kommt unter den Eisenorganismen die wichtigste Bedeutung in der Eisenfällung bzw. Speicherung den Blaualgen (*Cyanophyceen*) zu, da diese durch schleimige und pektinartige Scheiden ähnlich wie Eisenbakterien ausgezeichnet sind. Den ersten sicheren Fall der Eisenspeicherung in den Scheiden der Cyanophyceen habe ich selbst im Jahre 1918, und zwar bei einer *Lyngbya*-Art, die in der eisenhaltigen Therme Daruvar (Kroatien) vorkommt, beschrieben⁶. Diese eisenspeichernde *Lyngbya*, die sich als eine neue Art erwies und von mir zu Ehren des verdienstvollen Forschers der Eisenorganismen als *Lyngbya Molischi* benannt wurde, zeigte im lebenden Zustande vollkommene Infiltration der Scheiden mit Eisenoxyd und gleichzeitig auch Auflagerung von kleinen Körnchen und Krümchen von Eisenoxydhydrat auf den Scheiden (Abb. 1).

Fast gleichzeitig berichtete E. NAUMANN⁷ über die Ausfällung des Eisenoxyds bei einer Art der Gattung *Lyngbya* (*L. Martensiana*), und zwar in Form „der Scheide angelagerten Granula“. Es handelt sich in diesem Falle „nicht um feinste Oxydimprägation“ wie bei der typischen Eisenbakterie *Chlamydothrix ochracea*, sondern um den ähnlichen Fall der Auflagerung wie bei dem Flagellaten *Anthophysa vegetans*, wo die Eisenfällung im toten Stiel zustandekommt. In dem von E. NAUMANN beschriebenen Falle handelte es sich um einen postvitalen Prozeß der Eiseneinlagerung. Die *Lyngbya*-Fäden verlassen in diesem Falle nach starker Eiseneinlagerung die verzerrten Scheiden. E. NAUMANN wies auch auf den ähnlichen Fall von *Lyngbya ferruginea* hin, die G. S. WEST allerdings ohne irgendeinen Zusammenhang mit der Eisenfrage beschrieben hat. Er erwähnte auch *Lyngbya ochracea* KÜTZ., die er aber für *Chlamydothrix ochracea* hielt, also für eine typische Eisenbakterie, worüber noch später die Rede sein wird. E. NAUMANN war meine fast zur selben Zeit erschienene Arbeit nicht zu Gesicht gekommen und darum schrieb er auch in der Schlußfassung seiner Arbeit: „Es gibt sonst in der Natur keinen gewöhnlichen Eisenspeicherer unter den *Lyngbya*. Die zwei bisher bekannten Fälle, die eben näher auseinandergesetzt wurden, dürfen deshalb eher eine Ausnahme darstellen.“

Als ich nach der Entdeckung der eisenspeichernden *Lyngbya Molischi* weitere Forschungen nach eisenspeichernden Cyanophy-

⁶ VOUK V.: „Biologische Untersuchungen der Thermalwässer Kroatiens und Slavoniens“ in *Bullet. d. Südslav. Akad. d. Wissensch.* Bd. 8, 1919. Auszug aus der Originalarbeit, die in kroat. Sprache in „*Prirodoslovna istraživanja*“ (sv. 14) derselben Akademie ein Jahr zuvor (1918) erschienen ist.

⁷ NAUMANN E.: Notizen zur Biologie der Süßwasseralg. *Arkiv för Botanik*, 16, No. 1.

ceen unternahm, waren mir die NAUMANN'schen Beobachtungen nicht bekannt und ich konnte sie leider in meiner Abhandlung über Eisencyanophyceen⁸ nicht berücksichtigen. Da diese Abhandlung in kroatischer Sprache abgefaßt war (in engl. Sprache erschien nur ein Auszug⁹), blieb ihr Inhalt weiteren Kreisen fast unbekannt. Auch in der neuesten Monographie über Eisenorganismen von P. DORFF ist diese Abhandlung zwar genannt, doch dem Inhalt nach kaum berücksichtigt worden, obwohl ich schon damals auf die verschiedenartige Art der Eisenspeicherung bei Blaualgen hingewiesen habe. So ist auch die Behandlung der siderophoren Cyanophyceen in DORFF's Monographie ein wenig unvollständig geblieben. Dies gibt mir, nachdem ich inzwischen auch neue Beobachtungen über dasselbe Thema gesammelt habe, Veranlassung, auf die Resultate meiner damaligen Forschungen zurückzukommen und den jetzigen Stand der Frage der Eisenspeicherung bei Blaualgen festzustellen.

Von den 49 verschiedenen Arten von Blaualgen, die ich damals untersuchte, zeigten nur acht Arten positive Eisenreaktion. Von diesen sind noch fünf gestrichen worden, da es sich bei ihnen nur um einen postmortalen Prozeß der Eiseninfiltration handelte. Im lebenden Zustande zeigten ihre Schleimhüllen keine Eisenreaktion. Die weiteren drei *Phormidium* (*Ph. papyraceum* f. *lutescens*, *Ph. antliarium* und *Ph. tinctorium*) zeigten zwar die Reaktion auf Berlinerblau, doch nur in dem schleimartigen Lager und nicht in den eigentlichen Scheiden. Die Exemplare wurden zwar zur Untersuchung aus dem Herbarium und nicht aus der freien Natur genommen. Auch in diesem Falle handelte es sich nicht um Scheidenspeicherung, sondern nur um Schleimspeicherung. Als scheidenspeichernde Eisencyanophyceae blieb nur noch die einzige *Lyngbya Molischi*, bei welcher die Eisenspeicherung kein postvitaler Prozeß ist. Nach der Beschreibung sind als solche scheidenspeichernde Eisencyanophyceen bestimmt zu bezeichnen noch *Lyngbya ferruginea* S. S. WEST und *L. ochracea* (KÜTZ) THUR. *Hydrocoleus ferrugineus* GRUN. ist eine ungenügend beschriebene Art, die auch in die Monographie der Cyanophyceen von GEITLER nicht auf-

⁸ VOUK, V.: Željezne cianoficeje. „Rad“ Jugosl. akad. sv. 223, 1919, Zagreb.

⁹ VOUK, V.: On the ferroginous Cyanophyceae. Bull. Acad. Sc. Sudslaves, 13/14 (1920).

genommen wurde. Was speziell *L. ochracea* anlangt, so kam E. NAUMANN bei der Nachprüfung zum Resultate, „daß die Namen *Lyngbya ochracea* (KÜTZ) THURET und *Chlamydothrix ochracea* (KÜTZ) MIG. eine und dieselbe Pflanzenform bezeichnen und daß die erstgenannte Bezeichnung nicht weiter aufrecht gehalten werden kann. Dies ist nach neueren Untersuchungen bestimmt nicht richtig. L. GEITLER¹⁰ glaubt doch, „daß es sich tatsächlich um zwei verschiedene Organismen handelt“, da bei der typischen *Lyngbya ochracea* die Zellen blaugrün gefärbt sind. Neuerdings hat diese Alge I. GYÖRFFY bzw. Fräul. E. KOL in der ungarischen Therme Hajdúszoboszló¹¹ gefunden und sie hält sie auch nicht für mit *Lepthothrix ochracea* identisch. Unter den hormogonalen Cyanophyceen waren also diese drei erwähnten Lyngbyen die wenigen, die auch Scheidenspeicherung von Eisen zeigten. Alle anderen Arten zeigen nur Schleimspeicherung von Eisen und gehören wohl zum anderen Typus, als die drei erstgenannten. Bei dieser Gelegenheit soll bemerkt werden, daß *Calothrix scopulorum*, welche in der Zusammenstellung von P. DORFF als Eisenorganismus (allerdings mit schwacher Eisenspeicherung) bezeichnet wird, von mir bei der Prüfung auf Eisenoxyd mittels der Berlinerblaureaktion als negativ verzeichnet wurde, was darauf hindeutet, daß es auch fakultative Eisenorganismen gibt, die nur gelegentlich, d. h. im Falle des Vorkommens in eisenhaltigem Wasser, Eisenspeicherung zeigen zum Unterschied von denjenigen Arten, die obligat und nur im eisenhaltigen Wasser vorkommen und die regelmäßig auch scheidenspeichernde Eisenorganismen sind, wie ich dies bereits in der Abhandlung aus dem Jahre 1919 unterschieden habe.

Zu den von P. DORFF in der Zusammenstellung der eisenspeichernden Blaualgen verzeichneten Arten sollen noch die von H. MOLISCH¹² verzeichneten Fälle hinzugefügt werden, welche er in den eisenhaltigen Thermen in Japan beobachtet habe. In der Therme von Akyn (westlich von Sendai) wurde von ihm eine *Rivulariaceae* (vielleicht *Homoeothrix*) beobachtet, die starke Eisenspeicherung in den Scheiden, wie auch selbst in den Zellen zeigte. „Sie ist an der Basis“ — sagt MOLISCH — „am stärksten und

¹⁰ GEITLER L.: Cyanophyceae, Rabenh. Krypt. Fl. 14, 1050 (1932).

¹¹ GYÖRFFY I.: Monographie der Thermalvegetation von Hajdúszoboszló in Ungarn. Arch. f. Protistenkunde. 76, 322 (1932).

¹² MOLISCH H.: Pflanzenbiologie in Japan, p. 70 (1926).

nimmt gegen die Spitze allmählich ab und ist an dieser, also im Haare, gewöhnlich gar nicht mehr zu bemerken. Die alten Scheiden verraten ihren Eisengehalt durch ihre gelbbraunliche Farbe. Das Eisen durchsetzt diffus die Scheide und die Zellen oder ist auch in Form einer krümeligen und körnigen Masse aufgelagert, oft in so dicker Schicht, daß die Zellen ganz verdeckt werden.“ In diesem Falle scheint es sich um einen echten und obligaten Eisenorganismus zu handeln, der auch Scheidenspeicherung von Eisen zeigt. Der andere von H. MOLISCH erwähnte Fall¹³ einer *Anabaena* in der Therme von Yumotto gehört wohl zum zweiten Typus, der Schleimspeicherung. Die eisenhaltigen Thermen sind gewiß der günstigste Standort, wo man solche eisenspeichernde Cyanophyceen finden kann. Bei der Untersuchung der Algenvegetation der serbischen Thermen, die ich unlängst durchführte, fand ich in der Therme von Vranja bei 35° C wieder eine *Lyngbya* (etwas kleiner als *L. Molischi*), die aber nur schwache und unregelmäßige Scheidenspeicherung zeigte. Außerdem wurde in derselben Therme ein *Phormidium* beobachtet, das nur Schleimspeicherung von Eisen zeigte. Daß die Eisenspeicherung aber doch nur eine spezifische Eigenschaft gewisser Blaualgen ist, beweist uns der Fall in der Therme von Katlanovo nächst Skoplje in Süd-Serbien. Hier fand ich in einer stark eisenhaltigen Therme am linken Ufer des Pčinja-Flusses reichlichen Niederschlag von Eisenoxydhydrat, auf dessen Oberfläche *Oscillatoria terebriformis* in ausgedehnten Lagen wuchs. Diese *Oscillatoria* zeigte aber keine Spur von Eisenoxyd nach der Berlinerblaureaktion.

Noch schöner zeigt uns die spezifische Eigenschaft der Eisenspeicherung seitens Blaualgen beziehungsweise ihrer Gallerten der neulich entdeckte Fall von zwei *Microcoleus*-Arten aus der Tiefe des Ohrida-Sees.

In diesem Frühjahr erhielt ich von Herrn Dr. S. KARAMAN, Kustos des Zoologischen Museums für Süd-Serbien in Skoplje, eine Probe von organisiertem Material, das aus dem Ohrida-See aus Tiefen von etwa 60 bis 100 Meter mittels Bodengreifer herausgeholt worden war. In diesem Materiale fanden sich zwischen mi-

¹³ MOLISCH H.: Botanische Beobachtungen in Japan. VIII. Die Eisenorganismen in Japan. Sc. Rep. Tohoku Imp. Univ. IV. Ser. Biol. Sendai, Vol. I. No. 2.

kroskopischen Tieren auch zahlreiche Fäden von *Microcoleus*-Arten, einer Cyanophyceae, die in seltsamen dicken Schleimscheiden lebt. Es waren darunter zwei Formen: eine breitere Form, deren Scheide 35 μ breit war und wenige Millimeter lang und eine dünnere nur etwa 12 μ breite Form. Von der näheren Beschreibung dieser Formen stehe ich hier ab und behalte mir dies für eine andere Gelegenheit vor, sobald ich über das Leben dieser Alge mehr unterrichtet sein werde. Das Vorkommen einer Cyanophyceae in so beträchtlicher Tiefe im Ohrida-See ist an und für sich eine biologisch interessante Tatsache, doch was uns hier näher inter-

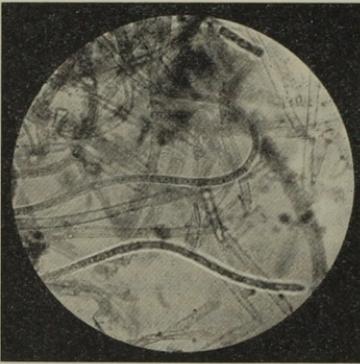


Abb. 1.

Abb. 1. *Lyngbya Molischi* VOUK. Mikroaufnahme der typischen scheidenspeichernden Eisen-Blaualge nach der Berlinerblaureaktion. Die Scheiden deutlich sichtbar.

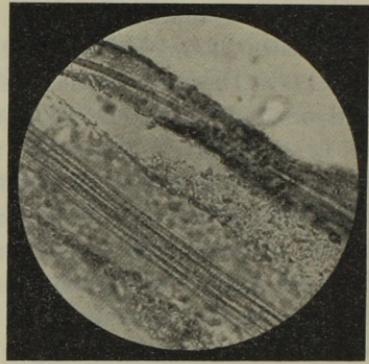


Abb. 2.]

Abb. 2. *Microcoleus*-sp. aus dem Ohrida-See. Oben die kleinere Form mit Scheidenspeicherung, unten die größere Form mit Auflagerung von Eisen. Die kleinere Form erscheint nach der Berlinerblauprobe dunkel und bei der größeren Form sieht man körnige Massen von Eisenoxyd nur auf der Oberfläche. Mikroaufnahme.

essiert und beschäftigt ist das Vermögen dieser Algen, in die dicken Scheiden Eisenoxyd zu speichern.

Die kleinere *Microcoleus*-Form zeigte eine schwache gelbliche Färbung ihrer gewundenen mehr oder weniger ungleichmäßigen Scheiden, und dies gab Anlaß zur Prüfung mittels der Berlinerblauprobe. Die Probe fiel sofort positiv aus und die meisten Scheiden zeigten eine tiefblaue und durchdringende Färbung. Es waren darunter auch einige Fäden, die eine schwächere Färbung zeigten

und in diesen waren die Filamente der Alge sichtbar. Es lag also eine echte scheidenspeichernde Eisenalge vor.

In der Mikrophotographie sieht man den gewundenen Faden dieser Art nebst dem breiteren Faden der größeren Art liegen. Die größere *Microcoleus*-Art zeigte in bezug auf Eisenspeicherung ein anderes Verhalten. Die Scheiden bleiben in der Regel nach durchgeführter Eisenoxydreaktion meistens durchsichtig hyalin (Abb. 2) und die Eisenreaktion zeigte nur die an der Oberfläche niedergeschlagenen Körnchen und Krümchen. Es handelt sich hier also um eine Fällung des Eisens auf der Oberfläche der Scheiden. Nur einige ältere Fäden zeigten schwache und teilweise diffuse Eisenspeicherung. Diese Alge hat gewiß nicht das Vermögen, im lebenden Zustande das Eisen zu speichern. Der chemisch-physikalische Zustand der Gallerten bei beiden Formen von *Microcoleus* ist demnach in bezug auf Eisenspeicherung recht verschieden. In dem einen Falle, bei der kleineren Form, handelt es sich um die diffuse Einlagerung und in dem anderen Falle bei der größeren Form um die körnchenartige Auflagerung von Eisen, obwohl die beiden Algen in demselben Medium vorkommen. Inwieweit die verschiedenartige Eisenfällung mit dem Leben der Algen in Zusammenhang ist, läßt sich nicht ohneweiters sagen, da diese Frage nur experimentell zu entscheiden wäre. Die nächste Aufgabe bei der Erforschung dieser Gruppe der Eisenorganismen ist es, ihre Physiologie in bezug auf Eisenspeicherung kennen zu lernen. Die wichtigste Frage wäre, ob die Eisenspeicherung bei den Blaualgen nur ein passiver physikochemischer oder ein aktiver mit dem Leben der Alge zusammenhängender Prozeß ist. Zurzeit müssen wir uns aber nur mit morphologischen Kenntnissen der Eisenspeicherung bei Blaualgen begnügen, die sich aus unseren Darlegungen ergeben. Diese Ergebnisse lassen sich in folgender Weise zusammenfassen:

1. Die Eisenspeicherung bei Blaualgen erfolgt in verschiedener Art und Weise und es lassen sich folgende morphologische Typen unterscheiden:

a) Scheidenspeicherung mit diffuser, mikroskopisch direkt nicht sichtbarer Fällung in den Scheiden der Algen, wie z. B. bei *Lyngbya* und *Microcoleus*-Arten.

b) Schleimspeicherung mit diffuser, mikroskopisch

schwach sichtbarer, aber auch feinkörniger Speicherung in dem von der Alge ausgeschiedenem Pektinschleim, wie z. B. bei gewissen *Phormidium*-Arten (Scheiden nicht mit Eisen infiltriert).

c) A u f l a g e r u n g von Körnchen oder Krümchen von Eisen-oxyd auf der Oberfläche von Scheiden (*Microcoleus*, auch *Lyngbya*-Arten, z. B. *L. Martensiana*).

2. In bezug auf die Beständigkeit und Vorkommen von Eisenblaualgen kann man folgende ö k o l o g i s c h e Typen unterscheiden:

a) O b l i g a t e eisenspeichernde Blaualgen, die ein spezifisches Vermögen der Eisenspeicherung besitzen und ohne Eisenspeicherung in der Natur nicht bekannt sind, z. B. *Lyngbya Molischi*, *L. ferruginea*. Zu dieser Gruppe gehören auch die von NAUMANN entdeckten spezifischen Siderobionten wie: *Paracapsa siderophila*, *Aphanotece ferriglobula*, *Aphanocapsa sideroderma* und *A. siderosphaera*.

b) F a k u l t a t i v e eisenspeichernde Blaualgen, die nur gelegentlich das Eisen speichern und in der Natur auch ohne Eisen vorkommen (*Lyngbya Martensiana*, *Calothrix scopulorum*, *Symploca thermalis* und viele andere).

3. In bezug auf die Art der Eisenspeicherung wird man gewiß noch folgende zwei p h y s i o l o g i s c h e Typen unterscheiden können:

a) A k t i v e Eisenspeicherer, die im lebenden Zustande das Vermögen haben, Eisen zu fällen und bei welchen vielleicht die Eisenspeicherung einen wichtigen Lebensvorgang bedeutet, und

b) P a s s i v e Eisenspeicherer, bei welchen die Eisenspeicherung nur postmortal, rein physiko-chemisch erfolgt. Als Beispiel dient die von NAUMANN beschriebene *Lyngbya Martensiana*.