

Die Assimilation des molekularen Stickstoffs der Luft durch niedere Pflanzen

Autor(en): **Senn, G.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali**

Band (Jahr): **108 (1927)**

PDF erstellt am: **21.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-90359>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Die Assimilation des molekularen Stickstoffs der Luft durch niedere Pflanzen

von

G. SENN (Basel)

Eine der erstaunlichsten Tatsachen in den Lebenserscheinungen an der Oberfläche unserer Erde ist das stoffliche Gleichgewicht, das trotz oder wohl gerade wegen der Mannigfaltigkeit des Stoffwechsels der verschiedenen Organismen stets bestehen zu bleiben scheint, sich jedenfalls nicht geändert hat, seitdem es mit Hilfe genauer Methoden beobachtet wird.

Dass alle Kohlensäure, welche aus dem Erdinnern in Quellen oder aus Vulkanen ausströmt und welche bei der Atmung von Mensch und Tier, zum Teil auch von den Pflanzen produziert wird, oder endlich bei den zahllosen Verbrennungen von Holz und Kohle entsteht, dass diese ungeheuren Mengen von den grünen Pflanzen fortwährend wieder zu Zucker und andern oxydablen Substanzen reduziert werden, so dass der CO_2 -Gehalt der Luft konstant bleibt, daran haben wir uns schon als an etwas Selbstverständliches gewöhnt.

Es ist aber noch nicht so lange her, dass namhafte Gelehrte, vorwiegend Chemiker, die Befürchtung ausgesprochen haben, dass das stoffliche Gleichgewicht in bezug auf die Stickstoffverbindungen in einer für die Organismen fatalen Weise dauernd gestört werden könnte. Denn Pflanze, Tier und Mensch brauchen zu ihrem Leben nicht nur Verbindungen, die Kohlenstoff, Sauerstoff und Wasserstoff enthalten; sie benötigen auch Stickstoff, und zwar jeder Organismus in einer ganz bestimmten Verbindung.

Für die grünen Pflanzen wurde festgestellt, dass sie die Nitrate am besten zu verarbeiten vermögen, bedeutend weniger gut die Ammonverbindungen, dass sie aber den molekularen Stickstoff der Luft, von welchem sie ja dauernd umspült werden, nicht verwerten können. Der tierische und menschliche Körper dagegen ist auf Eiweißstoffe, resp. auf Amine angewiesen, die aus den Pflanzen stammen, welche diese durch Reduktion aus den Nitraten gewonnen haben. Aus den Pflanzen stammt also letzten Endes der gesamte organisch gebundene Stickstoff.

Nun finden sich auf unserer Erdoberfläche die für die grünen Pflanzen so wichtigen Nitrate zwar stellenweise in grosser Menge, in grossen Gebieten sind sie aber so selten, dass unter den Pflanzen ein eigentlicher Kampf um die Nitrate und um die Stickstoffverbindungen überhaupt angehoben hat. Ganz abgesehen von den farblosen pflanzlichen Parasiten, welche ihre gesamten Nährstoffe, einschliesslich die N-Verbindungen, einem andern Organismus entziehen, vom Fäulnis- oder vom Tuberkelbazillus bis zur sogenannten Flachsseide (*Cuscuta*) oder der Schuppenwurz (*Lathraea*), treten uns auch bei grünen Pflanzen die mannigfaltigsten Einrichtungen entgegen, durch welche sie sich Salze und speziell die Stickstoffverbindungen zu verschaffen vermögen. Ich erinnere an die bekannten karnivoren Pflanzen mit ihren oft raffinierten Apparaten zum Fangen und Verdauen niederer Tiere, wie sie uns bei unserm Sonnentau (*Drosera*) oder bei den Kannenpflanzen (*Nepenthes*) der feuchten Tropenwälder entgentreten. Alle diese Fleischfresser leben an Standorten, die an Salzen, speziell auch an Stickstoffverbindungen arm sind, wie Torfmooren oder mageren Tonböden. In diese Kategorie gehören offenbar auch die sogenannten Ameisenpflanzen, welche, wie z. B. *Myrmecodia*, in den Höhlungen ihres Stengels den Ameisen Wohnung gewähren und aus deren Faeces die N-Verbindungen beziehen (Miehe 1911). Da diese Pflanzen häufig als Epiphyten auf den magern Baumrinden vorkommen, bildet für sie dieser Ameisenmist, wenn wir uns so ausdrücken dürfen, eine natürliche Düngung, ohne welche sie wohl kaum als Epiphyten leben könnten.

Bei dieser Gewinnung des Stickstoffs aus dem Tierkörper wird aber die Menge des organisch gebundenen Stickstoffs ebensowenig vermehrt, wie z. B. bei der Nitrifikation des Ammoniaks; in beiden Fällen werden die N-Verbindungen nur weitergegeben und erhalten.

Da aber bei zahlreichen chemischen Umsetzungen auf unserer Erdoberfläche, so bei Verbrennung oder Fäulnis der N-Verbindungen, häufig molekularer N frei wird, somit für die höheren Organismen verloren geht, so wäre es denkbar, dass die den Pflanzen zugänglichen N-Verbindungen auf unserer Erdoberfläche allmählich abnehmen, so dass schliesslich die Pflanzenwelt und infolgedessen auch die Tierwelt an N-Hunger zugrunde ginge.

Nun haben Physiker und Chemiker schon lange nachgewiesen, dass bei elektrischen Entladungen in der Atmosphäre, also bei Gewit-

tern, der freie Stickstoff der Luft zu Salpetersäure oxydiert wird, mit dem Regen in den Boden gelangt und von den Pflanzen aufgenommen werden kann. Obwohl meines Wissens nicht berechnet werden kann, ob diese Mengen gebundenen Stickstoffes diejenigen Mengen kompensieren, welche aus Verbindungen in molekularen Stickstoff übergeführt werden, wird auf diese Weise, wenigstens in einem gewissen Masse, durch anorganische Prozesse der freien Natur für die Bindung des freien Stickstoffs der Luft gesorgt. Auf solchen Vorgängen beruht ja auch zum Teil die Methode der künstlichen Herstellung gebundenen Stickstoffs mit Hilfe elektrischer Entladungen, eine Methode, die in Ländern mit billigen Wasserkraften zu praktischer Bedeutung gelangt ist. Aber auf den Menschen, diesen unsichern Kumpan, kann sich die Natur nicht verlassen, wenn das Gleichgewicht der Stickstoffverbindungen auf der Erdoberfläche dauernd aufrechterhalten werden soll. Hierzu braucht sie einen sicherern und ununterbrochen arbeitenden Produzenten.

* * *

Es ist das Verdienst des grossen französischen Chemikers BERTHELOT, im Jahre 1885 als erster nachgewiesen zu haben, dass im Boden eine Anreicherung des N-Gehaltes erfolgt, jedoch nur so lange, als dieser nicht durch hohe Temperatur steril gemacht worden ist. Aus der Tatsache ferner, dass die Zunahme der N-Verbindungen im Boden fast ausschliesslich in der wärmeren Jahreszeit stattfindet, im Winter jedoch unterbrochen wird, zog er den Schluss, dass dieser Prozess an lebende Organismen gebunden sein müsse.

Was es für Organismen seien, nämlich wenigstens zum Teil Bakterien, hat acht Jahre später der russische Forscher WINOGRADSKY (1893 und 1894) nachgewiesen.

Die Fähigkeit gewisser Pflanzen, den N der Luft zu binden, hatte allerdings schon vorher H. HELLRIEGEL, Direktor der landwirtschaftlichen Versuchsstation Bernburg, in den Jahren 1886 bis 1889 nachgewiesen. Allerdings nicht für gewöhnlich freilebende Bakterien, sondern für solche, die als Symbionten in den Wurzelknöllchen der Leguminosen vorkommen, und diesen die Entwicklung in Böden erlauben, in denen andere Pflanzen, die keine Knöllchen enthalten, an N-Mangel zugrunde gehen. Damit war die zweite wichtige biologische Gruppe von N-bindenden Bakterien festgestellt, nämlich die symbiontischen.

Während die junge Leguminosenpflanze, ein Klee oder eine Akazie, in ihren Wurzeln keine Bakterien enthält, wandern solche, falls sie im Boden enthalten sind, in die feinen Wurzelhaare ein und bis in die dicken Partien der Wurzel hinauf. Die Zellen dieser Organe werden keineswegs geschädigt, sondern an bestimmten Stellen zur Geschwulstbildung angeregt. In gewissen Zellen dieser Geschwülste siedeln sich die Bakterien an, erhalten dort von der grünen Pflanze Zucker, wohl vorwiegend in Form von Glukose, und liefern als Gegenleistung die Stickstoffverbindungen, welche sie durch Assimilation des molekularen Stickstoffs der Luft gebildet haben. Dieses friedliche Zusammenleben oder Symbiose dauert bis zur Blütezeit der Leguminose. Geht diese aber zur Frucht- und Samenbildung über, so braucht sie soviel Stickstoffverbindungen, dass sie die Bakterien samt ihrem Stickstoff kurzerhand verdaut. Die Symbiose endet also mit Auffressen.

Abgesehen davon, dass solche Wurzelknöllchen mit Bakterien resp. mit Actinomyceten bei zahlreichen Pflanzen anderer Verwandtschaftsgruppen festgestellt worden sind, so z. B. bei der Erle *Alnus* und bei der tropischen Konifere *Podocarpus*, entdeckte VAN FABER 1912 solche Bakterienknöllchen auch in den Blättern von *Pavetta* und *Ardisia*, zwei Tropenbäumen aus der Familie der Rubiaceen. Die Knöllchen kommen vorwiegend längs der Nerven vor und sind besonders im durchfallenden Licht als dunkelgrüne Flecken deutlich sichtbar. Ihre Bakterien müssen allerdings nicht erst aus dem Boden bis in die Blätter hinaufwandern; sie sind vielmehr schon zwischen Samenschale und Keimling enthalten und dringen durch die Spaltöffnungen des Blattes in dessen Inneres ein. Dass auch sie den N der Luft zu assimilieren vermögen, hat zwar VAN FABER zuerst nachgewiesen; dass aber die abgefallenen Blätter von *Pavetta* ein besonders gutes Düngemittel bilden, wussten die indischen Bauern schon lange vorher.

Während mit der Zeit mehr und mehr N-bindende Bodenbakterien, sowie weitere Blütenpflanzen, welche N-bindende Bakterien enthalten, bekannt wurden, dauerte es lange Zeit, bis die Frage abgeklärt wurde, ob ausser den Bakterien auch noch andere Mikroorganismen diese Fähigkeit besitzen. Während es zuerst für einige grüne und blaugrüne Algen behauptet worden war, ergaben exakte Versuche, dass dies nicht richtig sei; wohl aber mehrten sich die Stimmen, dass auch bestimmte Pilze in völlig

N-freien Medien gedeihen. Bezeichnenderweise wurden sehr bald auch bei den Pilzen wie bei den Bakterien Formen bekannt, welche normalerweise frei leben, neben solchen, welche als Symbionten höherer Pflanzen vorkommen. Aus praktischen Gründen bespreche ich zuerst die freilebenden Pilze. Schon lange bevor BERTHELOT die Stickstoffbindung im Boden durch Mikroorganismen nachwies, hatte JODIN im Jahre 1862 auf stickstofffreien Nährböden eine reichliche Pilzentwicklung beobachtet. Er stellte sogar fest, dass diese Pilze in hermetisch verschlossenen Gefässen der eingeschlossenen Luft einen Teil ihres Stickstoffs entzogen, allerdings nur 6—7% des gleichzeitig zur Atmung verbrauchten Sauerstoffs. Obwohl JODIN nicht mit Reinkulturen von Pilzen gearbeitet hat, ist die frühe Anwendung der gasanalytischen Methode bei seinen Untersuchungen höchst aner kennenswert.

Erst 30 Jahre später wurden seine Resultate an Hand von Reinkulturen von Pilzen bestätigt; nämlich 1893 durch BERTHELOT an zwei Pilzen *Alternaria tenuis* und *Aspergillus niger*, und durch FRANK (1893 S. 146) an *Hormodendron cladosporioides*, also an Schimmelpilzen. Während PURIEWITSCH (1895) die N-Bindung für *Aspergillus niger* bestätigt und für den Allerwelts-Schimmel *Penicillium glaucum* entdeckt hatte, dehnte SAIDA (1901) seine Untersuchungen auf eine grössere Zahl von Pilzen aus, wobei er bei drei weiteren Formen positive Resultate erhielt. Unter diesen assimilierte *Phoma Betae* den freien Stickstoff der Luft besonders reichlich.

Während sich die bisherigen Autoren damit begnügt hatten, die für die N-Assimilation günstigsten Bedingungen festzustellen, jedoch die in der freien Natur herrschenden Ernährungsbedingungen nicht speziell berücksichtigt hatten, suchte FROEHLICH (Basel) 1908 ausser den Stickstoff- auch die Kohlehydrat-Quellen der von ihm untersuchten Pilze festzustellen. Dieser Gesichtspunkt war schon bei der Auswahl der Pilze massgebend, welche er zu seinen Versuchen verwendete. Er isolierte sie von trockenen Pflanzenstengeln, welche den Pilzen zwar eine Menge von Kohlehydraten, allerdings nur in der schwer löslichen Form der Zellulose und verwandter Verbindungen, aber sozusagen keine N-Verbindungen liefern. Wenn sich die Pilze trotzdem darauf entwickeln, so war anzunehmen, dass sie ihren N-Bedarf aus der Luft decken.

Über die Kulturbedingungen sei nur soviel bemerkt, dass die Kulturen stets in einer ruhenden Atmosphäre gehalten wurden,

welcher das Ammoniak entzogen worden war. Seine Pilze gehörten nur vier Spezies an, die alle sogenannte Fungi imperfecti sind. Für zwei von ihnen, *Hormodendron cladosporioides* und *Alternaria tenuis*, war die N-Bindung schon durch FRANK (1893) resp. BERTHELOT (1893) nachgewiesen worden, während sie FROEHLICH für *Cladosporium herbarum* und *Macrosporium commune* zum ersten Male feststellte. Diese wuchsen nicht nur auf N-freien Nährböden viel besser als die Schimmelpilze *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum*, sondern ihre Kulturen ergaben auch eine starke Zunahme an N-Verbindungen. Diese wurden mit Hilfe der KJELDAHLSchen Methode nachgewiesen.

Da FROEHLICH Mycel und umgebende Flüssigkeit getrennt analysierte, konnte er feststellen, dass die Menge des in der abfiltrierten Nährlösung enthaltenen Stickstoffs die im Pilz selbst enthaltene beträchtlich übersteigt. Der Pilz bindet somit mehr N, als er zum Aufbau seiner Fäden und Sporen braucht; den Überschuss gibt er an die umgebende Flüssigkeit ab.

Es ist klar, dass diese Pilze bei der N-Assimilation nicht wie ein chemisches Laboratorium arbeiten und stets denselben Ertrag liefern. Vielmehr hängt dieser in weitgehendem Masse von den äussern Bedingungen ab. Über diese soll im Zusammenhang mit der von STAHEL (Basel) 1911 publizierte Arbeit gesprochen werden. Auch er untersuchte wie FROEHLICH vorwiegend Fungi imperfecti, die auf toten Pflanzenteilen vorkommen, beschränkte sich aber nicht auf Stengel von Kräutern und Stauden, sondern zog auch Bewohner von Baumstrünken, dürrem Laub und Wurzeln in den Kreis seiner Untersuchungen. So gelang es ihm, noch für vier weitere Pilze Stickstoffbindung nachzuweisen, nämlich für *Bispora molinioides* und den überall verbreiteten „Grauschimmel“ *Botrytis cinerea*, sowie für *Melanomma spec.* und *Epicoccum purpurascens* Ehb. Ferner bestätigte er die Angaben früherer Forscher, dass die gewöhnlichen Schimmelpilze, *Penicillium glaucum* und *Aspergillus niger*, den Stickstoff zu binden vermögen. Absolut genommen sind die Mengen assimilierten Stickstoffs bei den sechs letztgenannten Pilzen zwar bedeutend geringer als bei den von FROEHLICH untersuchten, immerhin aber noch mit Sicherheit nachzuweisen.

Was nun die Ernährungsbedingungen dieser freilebenden Pilze anbelangt, so studierte FROEHLICH vorwiegend den Einfluss verschiedener Kohlehydrate. Neben der Glukose lieferte auch

Zellulose, die mit den nötigen Salzen — mit Ausnahme von N-Verbindungen — getränkt worden war, üppige Kulturen. Dass die Pilze die Zellwände tatsächlich zu korrodieren vermögen, ergab die Untersuchung der Stengel, auf welchen die Pilze natürlicherweise vorkommen. Noch besser als auf Zellulose gedeihen die Pilze auf Inulin und Maltose, schlechter dagegen mit Saccharose und Lactose; am wenigsten auf den Pentosen: Xylose und Arabinose. In keinem Falle trat Gärung, sondern nur Atmung ein. Dementsprechend können diese Pilze mit Hilfe eines Grammes veratmeter Glukose bis 9 mg Stickstoffverbindungen erzeugen, während das die Glukose vergärende *Clostridium Pasteurianum* pro 1 g Glukose nur 1,3 mg produziert. Auch eine Ansäuerung des Substrates, die auf unvollkommene Oxydation der Glukose schliessen liesse, konnte FROEHLICH nicht feststellen.

In Ergänzung von FROEHLICH'S Angaben hat STAHEL den Einfluss einer geringen anfänglichen Zugabe einer Stickstoffverbindung auf die Assimilation des molekularen Stickstoffs untersucht. Er fand, dass die N-Bindung bei vier seiner Spezies der anfänglich gebotenen Menge gebundenen Stickstoffs etwa proportional war. Offenbar wird durch diesen der Pilz von Anfang an so gekräftigt, dass er seine Assimilationstätigkeit gegenüber den nur auf den molekularen Stickstoff angewiesenen Individuen bedeutend zu steigern vermag.

Neben diesen freilebenden Formen wurden auch stickstoffbindende Pilze entdeckt, welche normalerweise nicht auf toten Pflanzenteilen vorkommen, sondern im Innern lebender Pflanzen wachsen. In diesen spielen sie aber ebensowenig wie die Knöllchenbakterien die Rolle von Krankheitserregern, sind also keine Parasiten, sondern tragen zur Ernährung der höhern Pflanze bei und leben mit dieser in Symbiose. Schon 1901, bevor FROEHLICH seine Arbeit begonnen hatte, war Fräulein Dr. TERNETZ (Basel) bei ihren Studien an Pflanzen der Torfmoore auf die Fähigkeit bestimmter Pilze aufmerksam geworden, ohne Zufuhr gebundenen Stickstoffs zu gedeihen. Die erste Mitteilung erschien 1904, die zweite ausführliche Arbeit 1907. Aus äusserlich sterilisierten Wurzelstücken verschiedener Ericalen unserer Torfmoore, z. B. zweier Heidekräuter, *Erica carnea* und *tetralix*, der Preisselbeere, *Vaccinium Vitis Idaea*, der Moosbeere *Oxycoccus palustris* und des Poleiblattes, *Andromeda polifolia*, wuchsen bei Kultur in feuchtem

Raum verschiedene Pilze heraus, die sämtlich zu *Phoma* gehören, also in dieselbe Gattung, zu welcher die von SAIDA (1901) untersuchte N-bindende *Phoma Betae* gehört. Doch wies jeder Pilz einer bestimmten *Ericalenart* einen etwas andern Charakter auf als derjenige einer andern *Ericale*. Ja, bei der Preisselbeere, *Vaccinium Vitis Idaea*, wurde aus Material von Freiburg in der Schweiz eine andere Form von *Phoma* isoliert als aus Preisselbeerstöcken, die in Basel gewachsen waren.

Es lag natürlich nahe, diese Pilze als die für die *Ericaceen* schon lange bekannten Wurzelpilze, als ihre *Mycorrhizen* aufzufassen. Obwohl eigentlich alles dafür sprach, stellte Frl. TERNETZ fest, dass ihr der Nachweis der Identität nicht gelungen sei. Denn trotz zahlreichen Bemühungen gelang es ihr nicht, pilzfreie *Ericaceen* zu züchten, da es sich herausstellte, dass schon die Samen dieser Pflanzen mit dem Pilz behaftet sind. Eine Infektion eines pilzfreien *Ericalen-Individuums* mit einem der kultivierten Pilze konnte darum nicht versucht werden. Dieser Nachweis gelang erst einer englischen Botanikerin, C. RAYNER, 1915. Dadurch, dass sie die Samen der noch geschlossenen Kapsel von *Calluna vulgaris* entnahm, konnte sie dieselben mit Hilfe von Desinfektionsmitteln pilzfrei machen und junge Pflanzen aus ihnen ziehen, die ebenfalls keine Pilze enthielten. Obwohl ihnen Licht und die nötigen Nährsalze zur Verfügung standen, brachten sie es nur bis zur Grösse von ca. 3 Millimetern. Wurden sie aber mit dem vorher aus einer *Calluna* isolierten Pilz zusammengebracht, so wanderte dieser in den Keimling ein, bildete eine richtige *Mycorrhiza* und die *Calluna* wuchs nun, obwohl sonst völlig steril kultiviert, zu einem normalen Individuum heran. Dadurch war der bündige Beweis erbracht, dass diese aus *Ericaceen* isolierten Pilze tatsächlich die *Mycorrhiza-Pilze* dieser Pflanzen sind.

Auch sie gehören zu den *Imperfecti*; an der Form ihrer *Pycnosporen* lassen sie sich aber voneinander unterscheiden. Die Nährlösungen wurden durch Fräulein TERNETZ mit stickstofffreien Chemikalien hergestellt und nachher noch auf ihren eventuellen Stickstoffgehalt geprüft. Wie in SAIDAS Versuchen, so wurden auch hier die Flüssigkeitskulturen von einem langsam, aber ununterbrochen fließenden Luftstrom durchsetzt, dem vorher alle N-Verbindungen durch Na OH und H₂SO₄ entzogen worden waren.

Als Kohlenstoffquelle erwiesen sich die Disaccharide, Rohr-

zucker und Mannit, weniger günstig als die Glukose. Diese wurde darum fast ausschliesslich als C-Quelle verwendet. Die Vorliebe dieser Wurzelpilze für diesen Stoff ist ja verständlich, da er eben diejenige Form repräsentiert, in welcher der Zucker durch die Gewebe der höheren Pflanzen geleitet wird. Jedenfalls spricht das gute Wachstum auf dieser Zuckerart dafür, dass der Pilz auch an seinem natürlichen Standort, in der Wurzel der grünen Pflanze, die Kohlehydrate in dieser Form bezieht. Wir werden bald andere symbiontische Pilze zu erwähnen haben, bei welchen das nicht zutrifft.

Für die Beurteilung des Wesens des Vorgangs der Assimilation molekularen Stickstoffs ist die Tatsache von Interesse, dass diese Pilze in den Kulturen ihre Fortpflanzungsorgane, d. h. die Pykniden, nur dann ausbilden, wenn ihnen gebundener N zur Verfügung steht. Ohne solchen bleiben sie trotz der Assimilation des molekularen Stickstoffs steril, ausser wenn ihnen viel Sauerstoff zur Verfügung steht. Dieser steigert natürlich ihre Atmung und dadurch ihre Energie, die zu intensiver N-Assimilation offenbar notwendig ist. Liefert letztere eine grössere Menge von Stickstoffverbindungen, so befähigen diese den Pilz zur Bildung der Fortpflanzungsorgane.

Wichtig ist ferner die Tatsache, dass das Trockengewicht, das eine Pilzkultur erreicht, um so kleiner ist, je grösser die Menge des aus der Luft assimilierten Stickstoffs ist, und dass der assimilierte Stickstoff zum kleinsten Teil im Pilz selbst gespeichert, zum grössten Teil dagegen in die Nährlösung abgegeben wird. Ihr absoluter N-Gewinn ist allerdings bedeutend niedriger als bei den Knöllchenbakterien der Leguminosen und bei *Clostridium Pasteurianum*. Dafür verbrauchen aber die Ericaceen-Pilze viel weniger Kohlehydrate, als das anaërobe *Clostridium Pasteurianum*. Ja, wenn der Stickstoffgewinn auf 1 Gramm verarbeiteter Glukose berechnet wird, so zeigt es sich, dass die Ericaceen-Pilze bis 18 und 22 mg N-Verbindungen, *Clostridium* dagegen bei gleichem Zuckerverbrauch nur 10 mg produziert. Diese Mycorrhiza-Pilze arbeiten somit ökonomischer als die anaëroben Bakterien. Das hängt wohl damit zusammen, dass sie den Traubenzucker nicht vergären, wie die Bakterien, sondern veratmen, wodurch sie eben die im Traubenzucker enthaltene Energie viel vollständiger ausnützen können, als bei Spaltung und Gärung. In dieser Bezie-

Assimilation des molekularen Stickstoffs der Luft

	Versuchsdauer Tage	Dextrose		N-Gewinn	
		geboten g	verbraucht g	absolut mg	pro 1 g Dextrose mg
<i>Clostridium Pasteurianum</i> ¹	20	40	40	53,6	1,34
<i>Azotobacter Chroococcum</i> ²	35	5	5	42,7	8,56
<i>Aspergillus niger</i> ³	28	7	1,1	1,9	1,71
<i>Penicillium glaucum</i> ³	28	7	0,7	2,8	3,8
<i>Cladosporium herbarum</i> ⁴	39	—	0,48	2,86	5,95
<i>Phoma radicis Oxycocci</i> ⁵	28	7	0,85	15,3	18,08
<i>Orcheomyces Neottiae</i> ⁶	100	0,25	0,029	0,38	13,3
<i>Orcheomyces conopeae</i> ⁷	100	0,25	0,10	0,97	9,7

¹ Nach Winogradsky, 1902, S. 53, 54.
² „ Gerlach und Vogel, 1902, S. 818.
³ „ Ternetz, 1907, S. 383, Tab. 7.
⁴ „ Froehlich, 1908, S. 295.
⁵ „ Ternetz, 1907, S. 388, Tab. 9.
⁶ „ Wolff, 1926, S. 17, Tab. 4, Nr. 108 (alles auf Glukose umgerechnet).
⁷ „ „ 1926, „ 26, „ 7, „ 60

hung gleichen sie dem von KOSTYTSCHEW (1925) untersuchten *Azotobacter agilis*, der ebenfalls mehr als 20 mg Stickstoffverbindungen pro 1 g verarbeiteter Glukose liefert.

Wurden diese Ericaceen-Wurzelpilze in einer reinen Stickstoffatmosphäre kultiviert, in der eine Atmung ausgeschlossen ist, so wuchsen sie noch, erreichten jedoch nur etwa ein Drittel des Trockengewichts durchlüfteter Kulturen und assimilierten ausserordentlich wenig Stickstoff. Bei dieser anaëroben Kultur trat ebenfalls keine Gärung ein. All das beweist, dass diese Pilze an Sauerstoffatmung gewöhnt sind und dass sie diese zur intensiven Verarbeitung des Stickstoffs der Luft notwendig brauchen. Dank dieser ihrer Fähigkeit ermöglichen sie ihren Ericalen, an

Standorten zu gedeihen, welche, wie die Torfmoore oder sandige Heiden, an N-Verbindungen arm sind.

Eine weitere Gruppe stickstoffbindender Pilze ist in den letzten Jahren durch meinen Schüler, Dr. H. WOLFF (Basel, 1926) entdeckt und untersucht worden. Auch hier handelt es sich um Mycorrhiza-Pilze, und zwar um solche, welche in den Wurzeln mehrerer unserer einheimischen Orchideen leben. Am genauesten untersucht wurde derjenige der braunen Nestwurz, *Neottia Nidus avis*, daneben diejenigen von vier grünen Wiesenorchideen, *Gymnadenia conopsea*, *Orchis maculatus*, Helleborine (*Epipactis*) *palustris* und *latifolia*. Sie gehören, wie die von BURGEFF (1909, Seite 16), aus den Luftwurzeln tropischer Orchideen isolierten Pilze, zur Gattung *Orcheomyces*. Wie die Ericaceen-Pilze, gedeihen sie am besten in Flüssigkeitskulturen — das entspricht eben ihrem natürlichen Standort im Saftraum der Zellen — und zwar ebenfalls bei intensiver Durchlüftung. Stickstoffverbindungen bedurften sie dazu keine, sondern kamen mit dem molekularen Stickstoff der Luft aus. Diese wurde übrigens, gerade wie in den Ericaceen-Pilzkulturen, von Ammoniak- und andern N-Verbindungen durch KOH und H₂SO₄ gereinigt. Diese Orchideenpilze gedeihen in Glukoselösungen, die die nötigen Mineralsalze enthalten. Da aber *Neottia Nidus avis* selbst sehr wenig Glukose bildet, indem ihre CO²-Assimilation äusserst schwach ist (HENRICH und SENN, 1925, Seite 127), lag es bei dieser Humusorchidee nahe, an eine andere Kohlenstoffquelle zu denken, die im Boden enthalten sein muss. Versuche mit verschiedenen in Betracht kommenden Stoffen ergaben, dass der Pilz in Gerbstofflösung am besten gedeiht, d. h. in einer bestimmten Zeit das grösste Trockengewicht produziert. Aus der glykosidartigen Verbindung des Tannins spaltet er zunächst die Glukose ab, kann aber zur Not auch von der Gallussäure leben. Jedenfalls gewinnt er aus dieser Kohlenstoffquelle die zur Assimilation des freien Stickstoffs notwendige Energie. Da, wie wir sahen, die Nestwurz, in welcher er wächst, sehr wenig Kohlenstoffverbindungen produziert, wird der Gerbstoff, den sie enthält, kaum von ihr selbst stammen, sondern offenbar aus dem Waldboden, der ja durch die fallenden Blätter Gerbstoff fortwährend zugeführt erhält. Allerdings können zwischen den in der Wurzel lebenden Pilzen und der Aussenwelt nur sehr wenige Verbindungen durch Pilzhyphen festgestellt werden (MAGNUS, 1900, Seite 209). Darum muss man an-

nehmen, dass die Neottiawurzeln selbst imstande sind, den Gerbstoff aus dem Boden aufzunehmen und ihn dann ihren Pilzen abzugeben. Dafür liefert der Pilz der Orchidee Stickstoffverbindungen und jedenfalls auch Kohlehydrate. Denn WOLFF konnte in nicht zu alten Tanninkulturen grössere Mengen von Glukose nachweisen, die durch die Spaltung des Tannins entstanden sein muss. Diese vom Pilz abgespaltene Glukose kommt dadurch unter normalen Bedingungen der Orchidee zugute. Im Gegensatz zur Glukose treten aber die vom Pilz gebildeten Stickstoffverbindungen nicht in die Nährlösung aus, wie dies bei den Ericaceen-Pilzen festgestellt wurde. Vergleicht man aber die von den Ericaceen-Pilzen zurückgehaltenen Mengen von N-Verbindungen, so zeigt es sich, dass diese sich in der gleichen Grössenordnung bewegen, indem sie z. B. bei *Phoma radialis Andromedae* 0,982 (TERNETZ, 1907, Seite 385), bei *Orcheomyces conopsea* 0,97 mg betragen.

Aus der Tatsache, dass diese beiden Zahlen fast völlig mit einander übereinstimmen, darf wohl der Schluss gezogen werden, dass die Orchideen-Pilze offenbar nur diejenige N-Menge assimilieren, die sie zum Aufbau ihres Körpers nötig haben, während die Ericaceen-Pilze einen Überschuss produzieren, den sie in ihre Umgebung austreten lassen. Obwohl nun der vom Orchideen-Pilz gebundene Stickstoff im Pilz bleibt, kann ihn die Orchidee doch verwerten, weil sie imstande ist, den in einer bestimmten Zellschicht lebenden Pilz regelrecht zu verdauen (MAGNUS, Seite 256), wie wir dies ja auch für die Bakterien der Leguminosen festgestellt haben. Dadurch fallen ihr auch die Stickstoff- gerade wie die Kohlenstoff-Verbindungen des Pilzes zu.

Vergleicht man die absoluten Mengen des Stickstoffs, die von diesen Orchideen-Pilzen assimiliert werden, mit denjenigen der von den Bakterien und Ericaceen-Pilzen gebundenen, so muss sie als sehr klein bezeichnet werden, sind sie doch sogar noch geringer als die von *Aspergillus* und *Penicillium* produzierten.¹ Berechnet man aber die gebundene Stickstoffmenge auf 1 Gramm

¹ *Anmerkung:* Angesichts der geringen Mengen assimilierten Stickstoffs wurde dieser (nach Anwendung der Kjeldahl'schen Methode) nicht durch Titration, sondern kolorimetrisch unter Verwendung von Nessler's Reagens bestimmt, wie dies bei der Wasser-Analyse üblich ist. Auf diese Weise kann der Stickstoff unter Umständen bis auf 0,01 mgr. genau bestimmt werden (vgl. WOLFF, 1926, S. 20).

verbraucher Glukose, wobei der Glukosegehalt des Tannins mit 12,5% in Rechnung gestellt wird, so erhält man Zahlen, welche die meisten der bei den Bakterien und Schimmelpilzen gewonnenen um ein Bedeutendes übersteigen. Nur die bestassimilierenden Ericaceen-Pilze und KOSTYTSCHIEWS Azotobacter arbeiten noch ökonomischer.

Somit bezieht die Orchidee von ihrem Pilz ausser der von diesem ausgeschiedenen Glukose auch Stickstoffverbindungen, die ihr erlauben, auch auf salzarmen Böden zu gedeihen. Auffallenderweise wurde bisher bei den auf Bäumen lebenden tropischen Orchideen, welche ebenfalls Mycorrhiza-Pilze enthalten, in deren Kulturen noch keine Stickstoff-Assimilation nachgewiesen. Und doch wäre eine solche gerade bei diesen auf der salzarmen Rinde wachsenden Pflanzen und ihren vom Stickstoff ständig umspülten Luftwurzeln in erster Linie zu erwarten. Wahrscheinlich wird bei geeigneter Kultur dieser Pilze ihre Fähigkeit zur Stickstoffbindung auch noch nachgewiesen werden können.

* * *

Dieser Überblick ergibt, dass zahlreiche niedere Pflanzen, in der Hauptsache bestimmte Bakterien und Pilze, imstande sind, den molekularen Stickstoff der Luft aufzunehmen und in organische Verbindungen überzuführen.

Die spezielle Lebensweise dieser Organismen, d. h. entweder als freilebende Saprophyten, wie Bodenbakterien und Pilze, auf toten Pflanzenorganen oder als Symbionten im Zellsaft lebender Pflanzen, ist an diesen stickstoffbindenden Organismen nicht spurlos vorübergegangen. So gedeihen die Symbionten grüner Pflanzen, also die Knöllchenbakterien der Leguminosen und Rubiaceen und die Mycorrhiza-Pilze der Ericaceen, am besten in Glukose, die sie offenbar auch von ihren Wirtspflanzen erhalten. Dasselbe gilt für die von FRÖHLICH von toten Pflanzenstengeln isolierten Pilze, die allerdings auf Cellulose, ihrem natürlichen Substrat, ebenfalls gut gedeihen. Dagegen eignen sich für diese Pentosen oder gar mehrwertige Alkohole nicht als Kohlenstoffquellen. Im Gegensatz zu ihnen sind die Orchideenpilze imstande, auch von Pentosen, z. B. Arabinose und Xylose zu leben, besonders gut aber in Tannin, das diesen Pflanzen an ihren natürlichen Standorten meist in grosser Menge zur Verfügung steht. Die übrigen

stickstoffbindenden Organismen, z. B. die von STAHEL untersuchten Pilze, sowie die meisten aëroben und anaëroben Bakterien, welche besonders in glukosehaltigen Kulturen gut gedeihen, sind jedenfalls auch imstande, die an ihren Standorten vorwiegend vorhandenen komplizierten Kohlehydrate und deren Derivate auszunützen. Das gilt wohl auch für die Gärungserreger, wie *Clostridium Pasteurianum* usw. Obwohl wir darüber nur wenig wissen, darf wohl angenommen werden, dass jeder dieser Organismen diejenige Kohlenstoffverbindung als Energiequelle verwendet, die an seinem Standort verfügbar ist.

Da es sich bei der Assimilation des freien Stickstoffs um einen Prozess handelt, der dem Chemiker auch heute noch nur unter Anwendung stärkster Mittel, elektrischer Entladungen oder hoher Temperatur, hoher Drucke und metallischer Katalysatoren gelingt, wurde schon 1894 von WINOGRADSKY die Frage nach dem Chemismus dieses Vorgangs in der lebenden Zelle aufgeworfen. Auch nachher wurde diese Frage immer wieder diskutiert. In welcher Richtung wir die Lösung suchen müssen, dafür liefern uns zunächst die bisherigen Beobachtungen über die Bedingungen, unter welchen die Bindung des molekularen Stickstoffs erfolgt, gewisse Anhaltspunkte. So haben die Versuche von Frl. TERNETZ ergeben, dass sowohl die freilebenden Schimmelpilze als auch die symbiontischen Phomen in gut durchlüfteten Kulturen am meisten Stickstoff binden, d. h. wenn sie stark atmen und damit viel Energie gewinnen. Entsprechend wuchsen Kulturen, denen kein Sauerstoff, sondern nur molekularer Stickstoff zugeführt worden war, sehr schlecht und banden sozusagen keinen Stickstoff. Dazu stimmt das von STAHEL gewonnene Resultat, dass die Entwicklung der N-bindenden Pilze, wie die N-Bindung selbst, durch eine anfängliche Zugabe gebundenen Stickstoffs gefördert wird. Zur kräftigen N-Bindung sind somit kräftige und stark atmende Pilze erforderlich, solche also, die über eine relativ grosse Menge von Energie verfügen. Dass die Pilze bei der N-Assimilation tatsächlich viel Energie verbrauchen, ergibt die von TERNETZ festgestellte Tatsache, dass das Trockengewicht der Ericaceen-Pilze bei intensivster N-Bindung am kleinsten ist. Aus allen diesen Beobachtungen muss also der Schluss gezogen werden, dass die N-Bindung im Pilz und auch im Bacterium mit einem grossen Aufwand von Energie verbunden ist.

Wie erwähnt, hat sich schon WINOGRADSKY (1894, S. 355) die Frage nach dem ersten Produkt der N-Assimilation vorgelegt. Da er bei seinem anaëroben *Clostridium Pasteurianum* eine starke Gärtätigkeit mit intensiver Wasserstoffentwicklung festgestellt hatte, glaubte er die Bindung des Stickstoffs auf dessen Zusammen treffen mit dem Wasserstoff in statu nascendi innerhalb des lebenden Protoplasmas erklären zu können. Da aber diese Reaktion, vom rein chemischen Standpunkt aus betrachtet, mit einem ausserordentlichen Aufwand von Energie verbunden wäre, haben viele Chemiker diese Reaktion als unmöglich zurückgewiesen. So fassen GAUTIER et DROUIN (1888) für sauerstoffatmende Bakterien den Vorgang als Oxydation des Stickstoffs zu salpetriger Säure oder zu Salpetersäure auf; STOKLASA (1908, S. 626) vermutet, dass Cyanwasserstoff gebildet werde, der ja in höheren Pflanzen öfter vorkommt. GEBLACH und VOGEL (1902, S. 883) sind der Ansicht, *Azotobacter* binde den Stickstoff direkt an Kohlehydrate, so dass N-haltige Stoffe zustande kommen; CZAPEK (1920, S. 206) endlich hält die Bildung von Ammonnitrit für möglich. Somit eine ausserordentlich reiche Auswahl von Möglichkeiten. Es darf dabei aber nicht vergessen werden, dass bisher keiner dieser Stoffe bei den N-bindenden Bakterien und Pilzen nachgewiesen werden konnte, dass dies also zunächst reine Theorie war.

Nun hat aber KOSTYTSCHEW 1925 festgestellt, dass *Azotobacter agilis*, der pro 1 g verbrauchter Dextrose mehr als 20 mg N assimiliert, also den besten Phoma-Arten gleichkommt, weder Nitrat noch Nitrit, noch Harnstoff bildet, sondern vorwiegend Ammonverbindungen, daneben auch Amine. Er glaubt, dass letztere aus den Ammonverbindungen sekundär entstehen. Die Richtigkeit seiner Methode vorausgesetzt, würde somit die von WINOGRADSKY für das anaërobe *Clostridium* aufgestellte Theorie für den aëroben *Azotobacter* tatsächlich gelten. Die relativ grosse, durch intensive Atmung oder Gärung gewonnene Energiemenge, welche bei intensiver Stickstoffbindung der Microorganismen stets konstatiert wurde, würde demnach in Verbindung mit starken reduzierenden Fermenten des Protoplasmas dazu verwendet, diese Reduktion in einem Hub zu vollziehen.

Diese Erklärung hat allerdings den grossen Nachteil, dass hinter dieser Reaktion, die unter den in der lebenden Zelle herrschenden normalen Druck- und Temperaturverhältnissen für

chemische Begriffe unmöglich erscheint, sozusagen als Deus ex machina die grosse Unbekannte, das lebende Protoplasma steht. Mit diesem lässt sich natürlich alles und nichts beweisen. Als Nichtchemiker steht es mir nicht an, über Möglichkeit oder Unmöglichkeit einer solchen Reaktion ein Urteil abzugeben. Ich möchte nur die Frage aufwerfen, ob die ungeheure Wirksamkeit der lebenden Zelle vielleicht nicht auch hier, wie z. B. bei den osmotischen Vorgängen, auf der mikroskopischen, ja ultramikroskopischen Kleinheit der Zelle, des Protoplasmas und seiner Bestandteile beruht.

Auf Grund der Feststellungen der Chemiker wissen wir, dass das Atom des Stickstoffs relativ leicht reagiert, dass aber die in der Luft ausschliesslich vorhandenen Molekel des Stickstoffs (N_2) nicht reagieren. Sie tun es erst, wenn sie in ihre beiden Atome ($N + N$) gespalten sind. Der Chemiker erreicht dies mit Hilfe elektrischer Entladungen oder hoher Drucke und Temperaturen. Dem N-bindenden Bakterium oder Pilz stehen alle diese Mittel nicht zur Verfügung. Dagegen besitzen diese Pflanzen in ihrem Protoplasma, das ja ein Colloid ist, eine ausserordentlich grosse innere Oberfläche. Nun ist es wohl denkbar, dass an dieser der molekulare N der Luft mit Hilfe der relativ grossen Energiemenge, die der Organismus durch Atmung oder Gärung gewinnt, in seine Atome zerlegt werde, so dass er mit dem Wasserstoff reagieren und Ammoniak bilden kann. Die Pflanze würde demnach mit einer relativ geringen Energie dasselbe durch ihre innere Struktur erreichen, wozu der Chemiker ungeheure Energien aufwenden muss.

* * *

Die bisher ausschliesslich vom theoretischen Standpunkt betrachteten Vorgänge haben aber auch für den Haushalt der Natur eine ungeheure ökonomische Bedeutung. Dass viele dieser N-bindenden Organismen hochmolekulare organische Verbindungen, die in toten Pflanzenteilen in die Erde gelangen, wie z. B. Zellulose und Tannin, zu einfachen Verbindungen abbauen, die wieder als Energiequellen dienen, ist schon für den Kreislauf des Kohlenstoffs von Bedeutung. Ihre Hauptleistung besteht jedoch in der Anreicherung des Bodens an Verbindungen von Stickstoff, sei es, dass sie diese bei ihren Lebzeiten ausscheiden, sei es, dass diese bei ihrem Tode den andern Organismen zugänglich werden.

Diese ihre Leistung für den Haushalt der Natur lässt sich nicht nur theoretisch berechnen, sondern konnte schon im Grossen nachgewiesen werden. So ermöglichte z. B. die Aufforstung der vorher vegetationslosen Sanddünen der Südwestküste von Frankreich die Entwicklung eines zusammenhängenden, aus Pilzfäden gebildeten Bodenfilzes. Da es sich dabei um stickstoffbindende Formen, wahrscheinlich um Cladosporien handelt, wird dieser Boden fortwährend an Stickstoffverbindungen angereichert. Darum kann HENRY (1908, Seite 220) mit Recht sagen: „La forêt constitue la meilleure caisse d'épargne d'azote“. Dasselbe gilt für die schon von BERTHELOT untersuchten Tonböden, wenn auch die von ihm berechneten Stickstofferträge im Vergleich zu den Ergebnissen neuerer Kulturen vielleicht etwas zu hoch ausgefallen sind.

In entsprechender Weise reichern die ja häufig bestandbildenden Leguminosen mit ihren Bakterienknöllchen den Boden mit N-Verbindungen in grossem Stile an, so dass sie der Landwirt zur sogenannten Gründüngung verwendet. Dasselbe leisten die ausgedehnten Bestände von Ericalen (*Erica spec.*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium spec.* usw.) auf Torf- und Sandböden, und ohne Zweifel auch die von den Äplern zu Unrecht als schädliches Unkraut betrachteten Alpenrosengebüsche. Ebenso reichern offenbar die ausgedehnten Buschwälder oder Macchien der Mittelmeerländer mit ihren Erdbeerbäumen (*Arbutus spec.*) den Boden mit N-Verbindungen an, da auch diese eine Mycorrhiza enthalten, nicht zu vergessen die strauch- und baumförmigen Rhododendren der subtropischen und tropischen Gebirge. Wo die Orchideen massenweise vorkommen, werden auch ihre N-bindenden Mycorrhizen bedeutungsvoll. In den Subtropen und Tropen dienen die oft riesigen Leguminosenbäume mit den Bakterienknöllchen ihrer Wurzeln der Stickstoffbindung, ebenso wie die Ardisien und Pavetten, welche die stickstoffassimilierenden Bakterien in den Blattknöllchen enthalten. Im Schlick des Meeres wies KEUTNER (1905) und im Schlamm des Genfersees PALMANS (1926, S. 174) N-bindende Bakterien nach.

So darf man wohl sagen: Jede Zone und jede Formation, jeder Boden und jedes Gewässer hat seine speziellen Stickstoffbildner, die sich allerdings, soviel wir bisher wissen, ausschliesslich aus der Gruppe der Bakterien und der Pilze rekrutieren. Diese alle leisten der Vegetation und damit auch der Tierwelt und dem Menschen durch ihre fortgesetzte Assimilation des molekularen Stick-

stoffs und durch die Speicherung seiner Verbindungen einen überaus wichtigen Dienst.

Genau in derselben Weise, wie die grünen Pflanzen das Gleichgewicht der Kohlensäure und ihren Kreislauf regulieren, so erhalten die stickstoffbindenden Bakterien und Pilze das Gleichgewicht zwischen gebundenem und molekularem Stickstoff, und sichern gleichzeitig den Kreislauf dieses Elements, eine der Hauptbedingungen für die Fortdauer des Lebens auf unserm Planeten.

Literatur-Verzeichnis

- 1885 BERTHELOT: C. R. de l'Acad. Sciences, Paris; Bd. 101, II, S. 775—783.
1893 — Ebenda, Bd. 116, S. 842.
1909 BURGEFF: Die Wurzelpilze der Orchideen, Jena, G. Fischer.
1920 CZAPEK: Biochemie der Pflanzen, II. Aufl. 1920, 2. Bd., S. 192 ff.
1912 VAN FABER: Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 51, S. 285.
1914 — Ebenda, Bd. 54, S. 243.
1893 FRANK: Botan. Zeitung, Bd. 51, S. 139—156.
1908 FROEHLICH: Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 45, S. 256—302.
1888 GAUTIER et DROUIN: C. R. de l'Acad. Sciences, Paris; Bd. 113, S. 820.
1891 — Ebenda, Bd. 113, S. 820.
1902 GERLACH u. VOGEL: Cbtt. f. Bakt., II. Abt., Bd. 9, S. 817 und 880.
1886 HELLRIEGEL: Tagebl. Naturforsch. Vers. Berlin (1886), S. 290.
1889 — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 7, S. 131.
1925 HENRICI u. SENN: Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., Heft 34, S. 110—141.
1908 HENRY: Les sols forestiers, Paris.
1862 JODIN: C. R. de l'Acad. Sciences, Paris, Bd. 55, S. 612.
1905 KEUTNER: Wissensch. Meeresunters. Neue Folge, Bd. 8, Abt. Kiel, S. 27—55.
1925 KOSTYTSCHEW et RYSKALTCHOUK: C. R., Paris, Bd. 180, I, S. 2070—2072.
1900 MAGNUS: Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 35, S. 205—268.
1911 MIEHE: Abhandlg. math.-phys. Kl. k. sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 32, S. 312.
1926 PALMANS: Bulletin Soc. Bot. Genève. Vol. 18, S. 161—174.
1895 PURIEWITSCH: Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 13, S. 342—345.
1915 RAYNER: Annals of Botany, Vol. 29, S. 97—133.
1901 SAIDA: Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 19, S. (107)—(115).
1911 STAHEL: Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 49, S. 579—614.
1908 STOKLASA: Cbtt. f. Bakt., II, Bd. 21, S. 484 und 620 ff.
1904 TERNETZ: Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 22, S. 267—274.
1907 — Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 44, S. 353—408.
1893 WINOGRADSKY: C. R. de l'Acad. Sciences, Paris, Bd. 116, S. 1385—1387.
1894 — Ebenda, Bd. 118, S. 353—355.
1902 — Cbtt. f. Bakt. II, Bd. 9, S. 53.
1926 WOLFF: Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 66, S. 1—34.