

22. B. Frank: Ueber den Dimorphismus der Wurzelknöllchen der Erbse.

Hierzu Tafel IX.

Eingegangen am 21. März 1892.

In seiner Arbeit über die Wurzelknöllchen der Erbse geht PRAZMOWSKI ¹⁾ auch auf die chemische Natur der Bacteroiden ein. Ein Zeichen der Degeneration der Knöllchenbakterien sei auch die „Bildung lichtbrechender Körnchen“ in den Bacteroiden, was BEYERINK als Bläschenbacteroiden bezeichnet habe. Diese Formen seien bei *Pisum* selten, häufiger bei *Trifolium* und *Medicago*. Solche Bacteroiden zeigen sich, wenn man die Knöllchen längere Zeit in Wasser lege, von höchst zartem Umriss und seien ganz mit lichtbrechenden Körnchen erfüllt, manchmal ganz in solche umgewandelt. Durch Methylviolett werden diese Körnchen nicht tingirt, während Bakterien und Bacteroiden damit gefärbt werden; von concentrirter Schwefelsäure werden sie unter rosenrother Färbung gelöst, mit Jod werden sie intensiv braun, von Kalilauge nicht angegriffen. Nach PRAZMOWSKI stellen sie eine eigenthümliche Form von Eiweissstoffen dar, und die „Umwandlung des Bacterienkörpers in besondere Eiweisssubstanzen“ sei eine der Veränderungen, welche die Bakterien unter dem Einflusse der Pflanze erleiden.

Diese Angaben beruhen auf einer in mehrfacher Beziehung ungenauen Untersuchung und fehlerhaften Schlussfolgerung. Ihre Richtigstellung hat mich zugleich zu einem überaus bemerkenswerthen, bisher noch ganz unbekanntem Verhältniss in der Pilzsymbiose der Leguminosen geführt.

Ich schicke eine Darstellung der gewöhnlichen Bacteroiden voraus, wie sie etwa bei *Lupinus luteus* und jedenfalls bei der Mehrzahl der Papilionaceen gefunden werden, und wie ich sie bereits in FRANK und TSCHIRCH, Wandtafeln für den Unterricht in der Pflanzenphysiologie, Tafel XXXIV und dem dazu gehörigen Text gegeben habe. In den ersten Anlagen der Wurzelknöllchen, sowie in den Meristemzellen der

1) Die Wurzelknöllchen der Erbse. Landwirthsch. Versuchsstationen XXXVII. pag. 206.

wachsenden Knöllchen ist das Protoplasma ganz mit den noch unveränderten Bacterienzellen des *Rhizobium Leguminosarum* erfüllt; es sind kurze Stäbchen, 0,6 bis 1,2 μ lang, in regelmässiger Vermehrung durch Theilung begriffen, durch Jod so gut wie garnicht färbbar, wohl aber mit den gewöhnlichen Bacterien-Färbmitteln gut tingirbar. In dem in den Dauerzustand übergegangenen Bacteroidengewebe sind die Zellen erfüllt mit grösstentheils degenerirten Spaltpilzzellen, die dadurch zu Bacteroiden geworden sind. Dieselben sind bis zu 3 μ lang und entsprechend dicker geworden, haben meist unregelmässig längliche, oft die bekannte γ -förmige, bei *Trifolium* oft dick keulenförmige Gestalt und verhalten sich gegen Jod und gegen die Bacterientinctionen noch ebenso. Aber auch in diesen Zellen des fertigen Bacteroidengewebes finden sich neben Bacteroiden auch noch nicht degenerirte Bacterien in typischer ursprünglicher Grösse, Form und Theilungsstadien, welche auch später zurückbleiben, wenn die eigentlichen Bacteroiden resorbirt werden. Was die stoffliche Natur der gewöhnlichen Bacteroiden anlangt, so muss sie derjenigen der nicht degenerirten Bacterien im Wesentlichen gleich sein. Die starke Tinctionsfähigkeit z. B. mit Anilinblau spricht für Eiweissstoffe. Wenn man die so tingirten Bacteroiden genauer untersucht, so findet man, dass häufig ein Theil ihrer Körpersubstanz aus einer stärker tingiblen Substanz besteht: er färbt sich dunkelblau, während der übrige Theil des Körpers heller erscheint; die betreffenden Partien machen sich auch am ungefärbten Bacteroidenkörper meist durch eine etwas stärkere Lichtbrechung kenntlich. Meistens haben sie die Form von Einschlüssen, welche als runde oder schwach längliche Körner je nach der Grösse des Bacterienkörpers einzeln, zu zwei oder mehreren in demselben liegen, bei den γ -förmigen besonders in der Nähe der Enden der Strahlen. Bei den grossen keulenförmigen Bacteroiden von *Trifolium* liegen die stark chromatischen Einschlüsse oft in Mehrzahl unter der Peripherie oder eine gleichförmige peripherische Schicht hat diesen Charakter, oder es ist auch der ganze Bacteroidenkörper aus stark färbbarer Substanz gebildet. Weder Alkalien noch Säuren, noch auch andere Lösungsmittel bringen an diesen beiden Bestandtheilen eine Veränderung hervor. An einen Vergleich mit Sporen ist natürlich nicht zu denken. Wohl aber schien es mir angezeigt zu sein, diese Einschlüsse zu vergleichen mit den neuerlich von ERNST¹⁾ unterschiedenen sogenannten sporogenen Körnern der Bacterien. Dieselben sollen durch Hämatoxylin gefärbt werden, und mit warmer alkalischer Methylenblaulösung und nachheriger Behandlung mit kalter Bismarckbraunlösung sollen sie schwarzblaue Mischfärbung annehmen, in siedenden Flüssigkeiten,

1) Ueber Kern- und Sporenbildung in Bakterien. Zeitschrift für Hygiene. V. Heft 3. pag. 428.

selbst wenn es reines Wasser ist, sollen sie sich auflösen. Aber alle diese Reactionen treffen bei der chromatischen Substanz der Bacteroiden nicht zu. Bei Behandlung von Bacteroiden mit einer salzsäurehaltigen Glycerinlösung von Pepsin, welche kräftig verdauend wirkt, fand ich selbst nach 48 stündiger Einwirkung bei 38—40° C. gar keine Veränderung; die Bacteroiden gaben darnach noch genau dieselben Tinctionsbilder wie vorher.

Die chromatische Substanz der Bacteroiden muss also der übrigen Körpersubstanz derselben chemisch nahe verwandt, vielleicht nur eine concentrirtere, dichtere Form derselben sein. Jedenfalls gehört sie zu den Eiweissstoffen, und zwar muss sie wegen ihrer Unverdaulichkeit mit den Nucleïnen verwandt sein, wie dies ja von den Eiweissstoffen der Bacterien überhaupt bekannt ist; trotzdem muss das Protoplasma der Wurzelknöllchen eine fermentative lösende Wirkung auf sie ausüben, da sie hier zuletzt verdaut werden. Die Bacteroiden sind also unter Hypertrophie, d. h. unter vermehrtem Wachsthum und vermehrter Eiweissbildung degenerirte Bacterien und insofern analog dem in ähnlicher Weise degenerirten Pilze in den Anschwellungen der Erlenwurzeln, den man *Frankia subtilis* genannt hat.

Die Erbse hat ausser diesen gewöhnlichen Bacteroiden noch eine zweite, morphologisch und vor allen Dingen chemisch wesentlich abweichende Form. Beide Bacteroidenformen kommen in der Regel auch in zweierlei Arten von Wurzelknöllchen vor, welche an jedem Individuum zugleich vorhanden zu sein pflegen. Die Erbse hat dimorphe Wurzelknöllchen.

An einer erwachsenen Erbsenpflanze unterscheiden wir leicht zwei Formen von Knöllchen (Fig. 1): 1. kleine ungefähr halbrunde, meist unverzweigte, etwa 2 bis 3 mm gross werdende Knöllchen, 2. längliche, wiederholt gabelig oder lappig verzweigte, daher zu grossen, korallenähnlichen Complexen heranwachsende Knöllchen; die Complexe bleiben im Ganzen von ungefähr sphärischem Umfang, erinnern daher an die Wurzelanschwellungen der Erlen und können bis $1\frac{1}{2}$ cm Durchmesser erreichen. Die ersteren enthalten die gewöhnlichen Bacteroiden, die zweiten die andere Form, von welcher hier die Rede sein soll. Auch die Vertheilung der beiden Knöllchenarten am Wurzelsystem zeigt gewisse Unterschiede; die kleinen Knöllchen sind an der Pfahlwurzel ziemlich gleich vertheilt, d. h. sie gehen bis in die tieferen Partien derselben, ebenso sind sie auch in ziemlicher Anzahl an den Seitenwurzeln vorhanden. Die grossen Knöllchen treten meist in geringerer Anzahl auf, sind aber trotzdem ihrer Grösse wegen das auffallendere Gebilde; sie sitzen gern in der oberen Region der Pfahlwurzel, kommen jedoch auch an Seitenwurzeln vor, aber dann auch besonders an solchen, die aus dem oberen Theile der Pfahlwurzel entspringen.

Der wichtigste Unterschied der beiden Knöllchenarten ist der,

dass in den grossen Knöllchen eine ganz eigenthümliche Art von Bacteroiden enthalten ist. Wenn man Schnitte durch das Bacteroidengewebe solcher Knöllchen betrachtet, so sieht man zwar auch die Zellen dicht mit einem Inhalt erfüllt; der letztere macht aber auf den ersten Blick den Eindruck wie eine Masse kleiner Stärkekörnchen; die Zellen sehen so aus wie vielfach in Reservestoffbehältern diejenigen Zellen, die mit kleinkörniger Stärke vollgepfropft sind. Untersucht man diese Substanz genauer, so überzeugt man sich, dass diese stärkeähnlichen Körnchen nichts anderes als Einschlüsse mächtig gewachsener Bacteroidenkörper sind. Die letzteren erscheinen 1,2 bis 3 μ gross, meist von kugelförmiger, manchmal unregelmässig rundlicher oder etwas länglicher Form. Ihr Körper ist an sich von demselben Lichtbrechungsvermögen wie der der gewöhnlichen Bacteroiden, er enthält aber einen oder zwei oder drei ziemlich kugelförmige Einschlüsse von glänzender, stark lichtbrechender Beschaffenheit, ganz an diejenigen von Stärkekörnern erinnernd, welche meist so gross sind, dass sie den Hauptbestandtheil des ganzen Körperchens ausmachen und dass man bei flüchtiger Betrachtung nur diese stärkeartigen Körperchen und nichts von der anderen Substanz, in der sie eingebettet sind, zu sehen glaubt. Diese Gebilde sind unzweifelhaft dieselben, welche PRAZMOWSKI schon beobachtet hat, denn die von demselben dafür angegebenen Reactionen, die ich Eingangs angeführt habe, treffen für dieselben zu. Aber die Annahme dieses Forschers, dass sie aus einer eigenthümlichen Form von Eiweissstoffen bestehen, trifft nicht zu; es sind überhaupt keine Eiweissstoffe, sondern es handelt sich hier um Stärkemehl, und zwar um diejenige Form, welche man als die durch Jod rothwerdenden Stärkekörner bezeichnet. Die folgenden Angaben werden dies, wie ich glaube, beweisen.

Wenn sich Eiweissstoffe mit Jod färben, so nehmen sie höchstens eine gelbe Farbe an, das Eiweiss der Bacterien und Bacteroiden färbt sich sogar kaum oder sehr blass mit Jod. Die in Rede stehenden Einschlüsse werden aber schon mit verdünnten Jodlösungen intensiv braun bis röthlichbraun, durch Chlorzinkjod sogar tief rothbraun bis schwarz gefärbt. Gegen ihre Eiweissnatur spricht ferner die absolute Unfähigkeit der Farbstoffaufspeicherung. Wenn man nach der gewöhnlichen Bacterien-Tinctionsmethode diese Körper mit Anilinblau behandelt, so bekommt man die höchst charakteristischen Bilder, wie sie in Fig. 6 dargestellt sind. Das ganze Eiweissgerüst des Bacteroids färbt sich intensiv blau, die Einschlüsse aber sind absolut farblos; vergleicht man die Bilder mit den Jodpräparaten (Fig. 5), so entspricht die durch Jod nicht gefärbte Hülle dem durch Anilinblau tingirten Theile, die durch Jod gebräunten Einschlüsse den hier farblos gebliebenen Partien. Schliesst man solche mit Anilinblau tingirte Präparate in Canadabalsam ein, so werden die nicht gefärbten Einschlüsse so schwach

lichtbrechend, dass sie wie Vacuolen erscheinen, während die tingirten Eiweisssubstanzen noch stark lichtbrechend bleiben. Höchst bemerkenswerth ist ferner, dass die stärkeartigen Einschlüsse durch Schwefelsäure augenblicklich rapid aufquellen und sich lösen. Ebenso werden sie durch Chloralhydrat rasch gelöst; der Inhalt unverletzter Zellen erscheint dann zu einem homogenen Kleister aufgequollen. Dagegen werden Bacterien und gewöhnliche Bacteroiden durch diese Flüssigkeiten nicht verändert. Durch Kali werden jedoch diese Einschlüsse nicht bemerkbar angegriffen, auch nicht durch Kochen im Wasser; sie zeigen darnach keine besondere Veränderung und behalten auch ihre Färbbarkeit mit Jod bei. Allein das gleiche Verhalten zeigen ja auch gerade die kleinen Körnchen der gewöhnlichen, durch Jod blau werdenden Stärke. Ebenso scheint es von geringem Belang, dass Calciumnitrat, welches nach A. MEYER die rothe Stärke langsam aufquellen lässt, auf unsere Körper keinen bemerkbaren Einfluss ausübt. Durch Behandlung mit Speichel bei 40° C. erhielt ich an manchen dieser Körnchen Corrosionsbilder, ähnlich wie bei Stärkekörnern, indem sie von der Oberfläche aus wie angenagt oder eckig aussehen. Indessen ist die Einwirkung nur eine langsame. Mit Malzextract konnte ich bei ca. 30° C. selbst nach 4 Tagen keine bemerkbare Veränderung finden; freilich waren aber dabei auch die gewöhnlichen blau werdenden Stärkekörnchen, die auch in Geweben der Wurzelknöllchen vorkommen, noch nicht verschwunden. Ein verschiedenes Verhalten der Stärkekörner gegen die Fermente deutet wohl eher auf verschiedene chemische Modificationen oder moleculare Zustände derselben und kann gegen ihre chemische Natur im Allgemeinen nichts beweisen.

Was aber noch besonders für die Stärkenatur der fraglichen Gebilde spricht, das ist ihr optisches Verhalten. Es wurde schon erwähnt, dass sie in Wasser liegend dieselbe Lichtbrechung und daher das gewöhnliche Aussehen von Stärkekörnchen zeigen. Besonders wichtig aber erscheint ihre Doppelbrechung; im Polarisations-Mikroskope leuchten sie bei gekreuzten Nicols im dunklen Gesichtsfelde deutlich auf, verhalten sich also hierin wie echte Stärkekörner; freilich ist die Erscheinung an den kleinsten Körnchen nicht deutlich, aber die grösseren zeigen sie unverkennbar.

Die in Rede stehenden Körperchen sind also am nächsten verwandt mit derjenigen Modification der Stärkekörner, die man als die durch Jod roth werdenden bezeichnet und welche nach A. MEYER¹⁾ ausser echter Stärkesubstanz mehr oder weniger grosse Mengen von Amylodextrin und Dextrin enthalten.

Es ist daher auch passend die beiden Arten von Wurzelknöllchen, die wir hier kennen gelernt haben, nach der stofflichen Verschieden-

1) Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1886. pag. 337 und 1887. pag. 171.

heit ihrer Bacteroiden zu unterscheiden und die gewöhnlichen als Eiweissknöllchen, die anderen als Amylodextrinknöllchen zu bezeichnen.

Es war zu erwarten, dass die stoffliche Verschiedenartigkeit der Bacteroiden auch in dem procentischen Stickstoffgehalte der beiden Knöllchenformen sich ausdrücken müsse, und wenn dies der Fall wäre, so würde dies eine kräftige Bestätigung der hier gegebenen chemischen Deutung sein. Es wurden sowohl Amylodextrinknöllchen als Eiweissknöllchen von der Erbse und zum Vergleich Knöllchen von *Phaseolus nanus*, die stets den Charakter von Eiweissknöllchen haben, untersucht. Nachdem die gesammelten Knöllchen bei 100° C. getrocknet waren, wurden sie pulverisirt und zur Analyse verwendet. Nach den von Herrn Dr. OTTO ausgeführten Bestimmungen ergab sich folgender Stickstoffgehalt in Procenten der Trockensubstanz:

Amylodextrinknöllchen der Erbse	4,828 pCt. N.
Eiweissknöllchen der Erbse	6,936 „ „
Eiweissknöllchen der Buschbohne	7,440 „ „

Dieses Resultat, wonach die Eiweissknöllchen viel reicher an Stickstoff sind, als die Amylodextrinknöllchen, ist so, wie es erwartet werden musste unter der Annahme, dass die Einschlüsse jener eigenthümlichen Bacteroiden nicht aus Eiweissstoffen, sondern aus Kohlenhydraten bestehen.

Bezüglich der sonstigen Verhältnisse der Amylodextrinknöllchen der Erbse bemerke ich noch, dass in keinen anderen Punkten ausser den schon erwähnten ein Unterschied von den Eiweissknöllchen besteht. Insbesondere findet sich auch hier an der Spitze der Knöllchen ein gewöhnliches Meristem, dessen Zellen auch von den bekannten, stark lichtbrechenden, plasmatischen Fäden durchzogen sind, einen grossen Zellkern besitzen und in ihrem Protoplasma von den gewöhnlichen kleinen Bacterien durchsäet sind, welche in diesem Zustande von Jod kaum gefärbt werden (Fig. 2). Beim Uebergange in das entwickelte Bacteroidengewebe, also in dem Stadium, wo, wie gewöhnlich, vorübergehend eine Anzahl mit Jod blau werdende Stärkekörner an einzelnen Stellen der Peripherie des Protoplasmakörpers auftreten, ist die Zelle schon reichlicher mit Bacteroiden erfüllt (Fig. 3); letztere sind jetzt schon im Verhältniss zu den Bacterien in den Meristemzellen grösser geworden, bis zu 1,2 μ , und in vielen derselben unterscheidet man bereits einen noch kleinen, stark lichtbrechenden, mit Jod braun werdenden Einschluss, den Anfang eines Amylodextrinkörnchens. Dieser Zustand verwandelt sich sehr rasch in den fertigen, wo die Zelle ganz erfüllt ist mit den nun erwachsenen und auch mit ihren Einschlüssen fertig gebildeten Bacteroiden, wie sie oben beschrieben worden sind (Fig. 4). Das mächtige Anwachsen der Bacteroidenkörper in Folge

der Vergrößerung ihrer Amylodextrineinschlüsse erinnert also an das ganz ähnliche Verhalten von Chlorophyllkörnern, wenn in ihnen mächtige Stärkeinschlüsse sich bilden; der Körper selbst wird durch das Wachsen der Einschlüsse ausgeweitet und vergrößert sich.

Bemerkenswerth scheint mir der Umstand zu sein, dass auch in den Amylodextrinknöllchen Bacteroiden von gewöhnlicher Art, die also nur aus Eiweiss bestehen, vorhanden sind. Sie liegen in einiger Anzahl immer zwischen den Amylodextrin-Bacteroiden, wie aus unseren Figuren 4—6 ersichtlich ist, in denen zugleich auch dargestellt ist, dass auch, wie es sonst in den Wurzelknöllchen zu sein pflegt, ganz unverändert gebliebene, nicht degenerirte Bacterien zwischen den Bacteroiden sich befinden.

Man darf, nach dieser Thatsache zu urtheilen, es wohl so auffassen, dass die Nachkommen des in die Wurzel eingewanderten Rhizobium grösstentheils hypertrophisch degeneriren und zwar stofflich nach zwei verschiedenen Richtungen, woraus die Eiweiss- und die Amylodextrin-Bacteroiden resultiren. Man könnte wohl auch daran denken, dass hier zwei specifisch verschiedene Spaltpilze in die Wurzel einwandern und sich dann in dieser doppelten Form weiter entwickeln, wofür jedoch vorerst kein bestimmter Anhalt vorliegt.

Für die soeben berührte Frage möchten vielleicht auch noch folgende Beobachtungen in Betracht kommen. Während in den Amylodextrinknöllchen immer auch gewöhnliche Eiweissbacteroiden enthalten sind, werden in den echten Eiweissknöllchen in der Regel die Amylodextrin-Bacteroiden vollständig vermisst. Ich habe jedoch, freilich selten, auch intermediäre Bildungen gefunden, wo Knöllchen, die ihrer Gestalt nach Eiweissknöllchen hätten sein müssen, unter den in Uebersahl vorhandenen gewöhnlichen Eiweissbacteroiden in geringer Menge auch solche mit Amylodextrin-Einschlüssen enthielten. Immerhin ist dies nur an grösseren Knöllchen, die also auch schon ihrer Gestalt nach einen Uebergang zu den Amylodextrinknöllchen bildeten, zu finden gewesen. Nach den von PRAZMOWSKI angegebenen Reactionen kommen Amylodextrineinschlüsse manchmal auch in Bacteroiden von *Trifolium* und *Medicago* vor. Auch hatte mein Schüler MORCK ¹⁾ bei der vergleichenden Untersuchung der Bacteroiden der Leguminosen bei *Trifolium pratense* und *Cytisus Laburnum* Einschlüsse, die durch Jod braun werden, gefunden, ohne dass uns damals ihre chemische Natur näher bekannt war. Aber ein Dimorphismus der Knöllchen ist bei diesen Pflanzen nicht vorhanden, wie ich denn bis jetzt einen solchen überhaupt noch bei keiner anderen Papilionacee ausser der Erbse gefunden habe.

Ob die Erbsenpflanze überall beide Knöllchenformen erzeugt, oder

1) Ueber die Formen der Bacteroiden. Leipzig 1891.

ob die Amylodextrinknöllchen fehlen können, vermag ich noch nicht zu entscheiden. Ein bestimmtes Verhältniss zwischen beiden existirt nicht. Manchmal findet man nur wenige von den charakteristischen Amylodextrinknöllchen; ein anderes Mal ist ihre Entwicklung eine sehr starke. Ebenso ist die Zahl der Eiweissknöllchen bisweilen auf nur wenige kleine beschränkt; an anderen Individuen wieder finden sie sich besonders an der Pfahlwurzel in grosser Menge, und manche erreichen dabei eine zwei- bis dreiknopfige, fast korallenförmige Gestalt, so dass sie den anderen etwas ähnlicher werden.

Die ersten Knöllchen, welche die junge Erbsenpflanze erzeugt, scheinen immer Eiweissknöllchen zu sein; später geht die Bildung derselben weiter und schreitet nach den tieferen Theilen der Pfahlwurzel und nach den Seitenwurzeln fort; die vielen kleinen, kugeligen, an den Seitenwurzeln sitzenden, gehören auch zu ihnen. Die Amylodextrinknöllchen kommen etwas nach den ersten Eiweissknöllchen zum Vorschein.

Wenn ein Spaltpilz Stärkemehl bildet, so wird man dies mit Recht für etwas Sonderbares halten. Sucht man nach einem ähnlichen Vorkommen bei Kryptogamen, so würde nur an die sogenannte Florideenstärke zu denken sein, die ja in ihrem Verhalten am meisten mit den durch Jod roth werdenden Stärkekörnern verwandt ist. An das Verhalten von *Clostridium* oder *Amylobacter*, sich mit Jod violett zu färben, wenn Stärkemehl oder Cellulose dem Pilze als Nahrung geboten sind, dürfte zwar gedacht werden, insofern als wir es dort auch mit einem Spaltpilz zu thun haben. Allein dort handelt es sich erstens um die gewöhnliche, durch Jod blau werdende Stärke und auch nicht um bestimmt geformte, im Innern des Bakterienkörpers wachsende Einschlüsse in Körnerform wie im vorliegenden Falle, denn sie polarisiren nicht, sondern nur um die Aufnahme eines gelösten Nahrungsstoffes seitens des Spaltpilzes. Ich glaube, dass die Entstehung bestimmt geformter, eigenthümlicher, organisirter Stärkekörner in den Bacteroiden überhaupt nicht mehr als reiner Lebensact eines Spaltpilzes betrachtet werden darf, sondern dass wir hier schon den degenerirenden Einfluss der Wirthspflanze auf ihren Symbionten vor uns haben, und dass sich also auch in dieser Beziehung meine Auffassung bestätigt, wonach das Rhizobium unter Aufgabe seiner eigentlichen Bacterien-Eigenschaften innerhalb der Nährpflanze sich von dieser so umformen lässt, als wenn es zu einem Bestandtheile der Zellen geworden wäre, in denen es eingeschlossen ist. Unter diesem Gesichtspunkte betrachtet würde die Bildung der Amylodextrinkörner in den Bacteroiden viel eher als ein Lebensact der Leguminose zu betrachten sein.

Nicht ohne Interesse muss die Frage nach der etwaigen biologischen Bedeutung der besonderen Knöllchenform bei der Erbse sein. Das normale Schicksal der Amylodextrinknöllchen ist dem der Eiweiss-

knöllchen gleich: auch sie werden gegen Ende der Vegetationsperiode entleert. Die betreffenden Bacteroiden sammt ihren Einschlüssen werden dann grösstentheils resorbirt. Die Amylodextrinkörnchen werden dabei immer kleiner, bekommen unregelmässige Contur, sehen aus wie corrodirt und lösen sich endlich ganz auf. Man muss hiernach sagen, dass die Pflanze die Substanz auch dieser degenerirten Bacterien sich aneignet, also nicht bloss, soweit dieselbe aus Eiweissstoffen, sondern auch soweit sie aus Kohlenhydraten besteht. Gewiss zeigt dieser Fall, dass die physiologischen Verhältnisse der Pilzsymbiose der Leguminosen nicht so einfacher Art sind, wie man wohl gedacht hat.

Auffallend war es mir, dass die allermeisten Amylodextrinknöllchen der Erbse, wenigstens an den Localitäten, von denen ich mein Material entnahm, schon frühzeitig mancherlei Thieren des Erdbodens zum Opfer fielen, während die Eiweissknöllchen verschont wurden. Jene zeigten sich meist durch Fliegenmaden, Fäulnissanguillulen und dgl. manchmal vollständig ausgehöhlt, oft von der Befestigungsstelle des Knöllchens ausgehend, so dass also der reiche Inhalt solcher Knöllchen für die Pflanze überhaupt verloren war. Man könnte darnach versucht sein, solche Knöllchen als Köder für schädliche Thiere zu betrachten, welche dadurch von anderen Theilen der Wurzel abgeleitet werden.

Pflanzenphysiologisches Institut der Königl. landwirthschaftlichen Hochschule zu Berlin.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. Wurzel einer Erbsenpflanze mit Wurzelknöllchen. Die Amylodextrinknöllchen *a* durch Grösse und Gestalt von den Eiweissknöllchen unterschieden.
- „ 2. Jüngstes Stadium einer Zelle des Bacteroidengewebes aus einem Amylodextrinknöllchen, mit Jod gefärbt. Das Protoplasma, welches einen deutlichen Zellkern enthält, ist erfüllt mit noch fast unveränderten Spaltpilzen.
- „ 3. Aelteres Stadium einer solchen Zelle, wo in den Bacteroiden bereits die jetzt noch kleinen Einschlüsse sichtbar werden, welche sich durch Jod rothbraun färben; in der Peripherie des Protoplasmas, welches noch eine Vacuole enthält, liegen gewöhnliche, grosse, durch Jod blau werdende Stärkekörner, welche bald wieder verschwinden.
- „ 4. Fertiges Stadium einer Bacteroidenzelle mit zahlreichen Amylodextrinbacteroiden und zugleich mit Eiweissbacteroiden erfüllt. Fig. 2—4 480 fach vergrössert.
- „ 5. Eine Anzahl Bacteroiden aus einer solchen Zelle, mit Jod behandelt; ausser gewöhnlichen Eiweissbacteroiden sind die mit Amylodextrinkörnern versehenen Bacteroiden in ihren wichtigsten Formen dargestellt. 1380fach vergrössert.
- „ 6. Ebensolche Bacteroiden, mit Anilinbau tingirt und in Canadabalsam eingebettet. Die in Fig. 5 nicht gefärbten Eiweissbacteroiden und aus Eiweiss bestehende Partien der Amylodextrinbacteroiden sind jetzt tief blau gefärbt, die dort braun und stark lichtbrechend erscheinenden Amylodextrineinschlüsse sind hier absolut farblos. 1380 fach vergrössert.

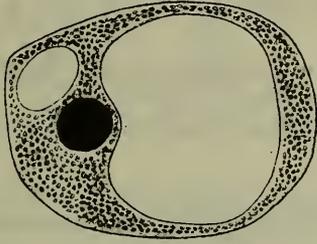


Fig. 2.

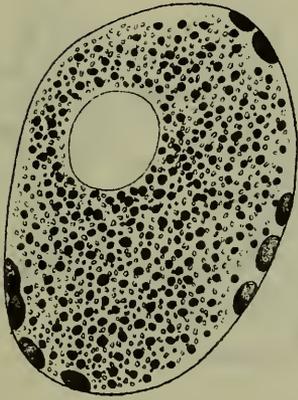


Fig. 3.

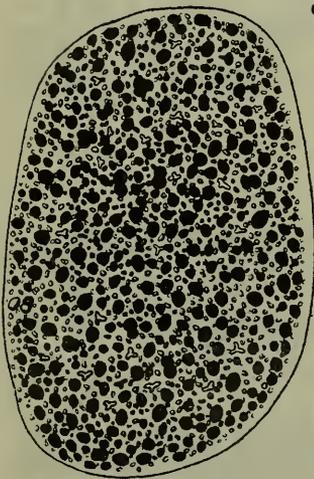


Fig. 4.

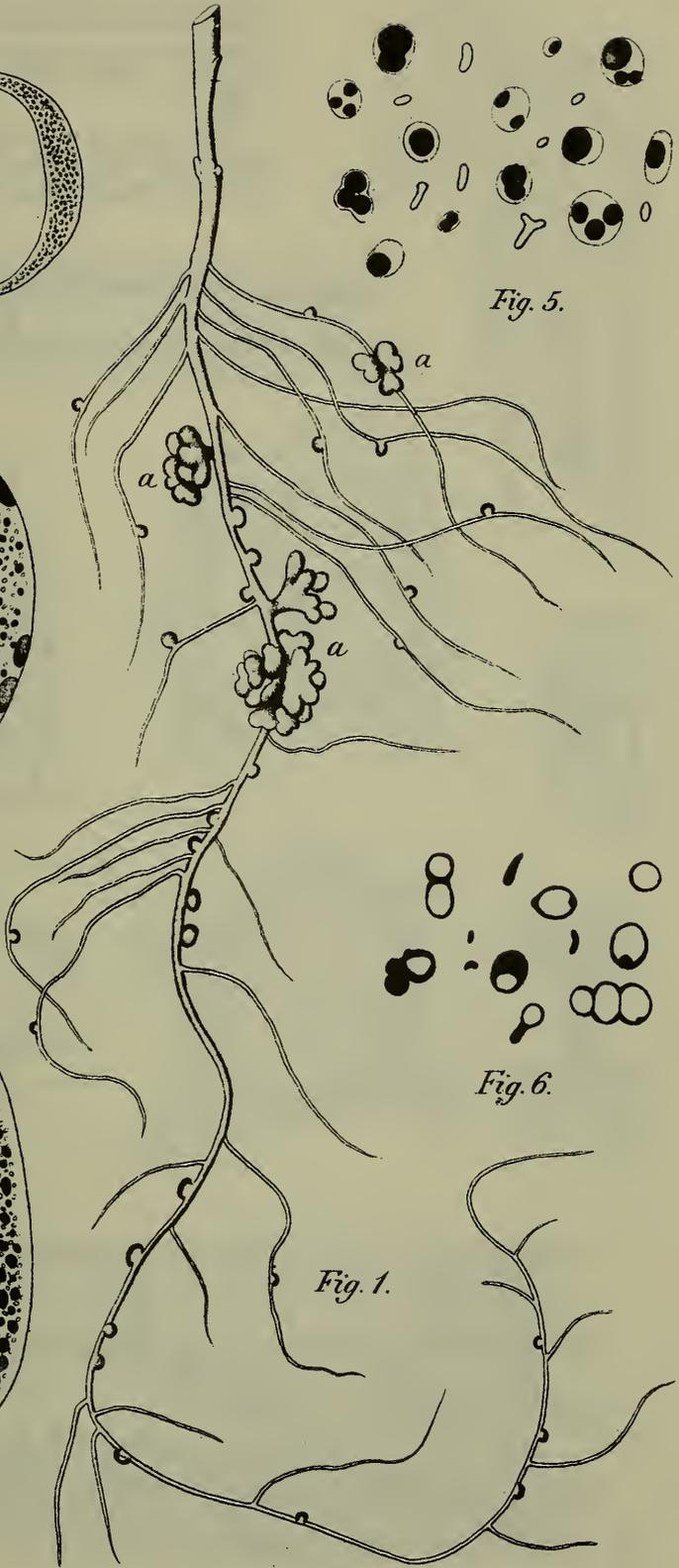


Fig. 1.

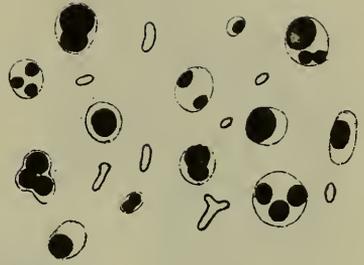


Fig. 5.



Fig. 6.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Frank B.

Artikel/Article: [Ueber den Dimorphismus der Wurzelknöllchen der Erbse.
170-178](#)