

ÖSTERREICHISCHE
BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

Herausgegeben und redigiert von Dr. Richard R. v. Wettstein,
Professor an der k. k. Universität in Wien.

Verlag von Karl Gerolds Sohn in Wien.

LX. Jahrgang, No. 2.

Wien, Februar 1910.

Studie über Phagocytose in den Wurzelknöllchen der
Cycadeen.

Von Franz Zach (Wien).

(Mit Tafel II.)

Gelegentlich der Arbeiten über die endotrophe Mykorrhiza von *Elaeagnus*¹⁾ etc. und *Sempervivum* wurden zur Orientierung auch die als „Luftwurzeln“ aufgefaßten Knöllchen der Cycadeen durchgesehen. Das Auftreten von eigenartigen braunen Körpern, welche in den Zellen dieser Knöllchen gefunden wurden und die lebhaft an die bei *Elaeagnus* etc. beschriebenen Exkretkörper erinnerten, veranlaßten mich, auch die Cycadeen nach dieser Richtung hin genauer zu untersuchen. Da die hiebei gemachten Beobachtungen unsere Kenntnis von dem Verdauungsvorgange und der Bildung der Exkretkörper vervollständigen und ergänzen und die Sache auch phytopathologisch von Interesse ist, besonders wenn man sie vom Standpunkte der Immunität auffaßt, wie es Noël Bernard²⁾ in einer kürzlich erschienenen anregenden Studie versucht hat, so mögen die Untersuchungen im folgenden mitgeteilt werden.

Bekanntlich treten diese Knöllchen an den nahe der Erdoberfläche gelegenen Wurzeln auf oder an solchen, die sich über die Erdoberfläche emporgehoben haben. Ihr Entstehen scheint an die Anwesenheit von reichlicher atmosphärischer Luft geknüpft zu sein, da sie auch an den untersten Wurzelenden aufgefunden werden können, wenn diese, die Erde verlassend, aus dem Boden des Gartentopfes heraustreten. Sie beherbergen, wenn auch nicht

¹⁾ Franz Zach, Über den in den Wurzelknöllchen von *Elaeagnus angustifolia* und *Alnus glutinosa* lebenden Fadenpilz. (Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wissensch., mathem.-naturw. Klasse, Bd. CXVII, Abt. I.) — Derselbe, Untersuchungen über die Kurzwurzeln von *Sempervivum* und die daselbst auftretende endotrophe Mykorrhiza (ebenda, Bd. CXVIII, Abt. I.).

²⁾ Noël Bernard, Remarques sur l'immunité chez les plantes. (Bulletin de l'Institut Pasteur, Tom. VII., 1909.)

immer¹⁾, in einer eigenen, auffallend ausgebildeten Zone des Rindenparenchyms eine *Anabaena*²⁾, (*Anabaena Cycadearum* Reinke = *Nostoc commune* Schneider). Die Zellen dieser Zone sind stark radial gestreckt, pallisadenartig und lassen auffallend große, miteinander in Verbindung stehende Zwischenräume frei, welche von der *Anabaena* bewohnt werden. Diese Zone bildet in der Regel einen geschlossenen Mantel, ist aber an der Vegetationsspitze immer unterbrochen, da sich dort nie eine *Anabaena* ansiedelt. Neben der Blaualge wurden hin und wieder, also nur gelegentlich, in den Knöllchen auch Bakterien und Pilze gesehen, ohne daß diese, ebensowenig wie die *Anabaena*, als Erreger dieser Wurzelbildungen in Anspruch genommen werden könnten.

Das zur Untersuchung benötigte Material wurde mir in liebenswürdiger Weise vom Herrn Direktor Dr. R. v. Wettstein aus dem botanischen Garten der k. k. Universität in Wien zur Verfügung gestellt, wofür ich hier meinen besten Dank sage.

Der Studie wurden die Verhältnisse zugrunde gelegt, welche sich bei *Cycas revoluta* beobachten ließen; doch wurden auch die anderen zu Gebote stehenden Formen berücksichtigt, die, wie es sich zeigte, in ihrem Verhalten dem Eindringling gegenüber von der vorgenannten *Cycas* in nichts abwichen.

Es war nach der Anwesenheit der braunen Körper schon von vorneherein wahrscheinlich, daß auch hier wieder in geeigneten Fällen ein Hyphomycet nachgewiesen werden konnte. Derselbe lebt intracellulär. Gelegentlich läßt er sich durch mehrere Zellen verfolgen, in denen er anscheinend planlos das Plasma durchzieht, da er durch keinen ersichtlichen Faktor, auch nicht durch den Kern, in seiner Richtung beeinflusst erscheint. Die Hyphen sind bis 5 μ dick, deutlich gegliedert, einzelne Glieder sind, wie es scheint, aufgebläht (Fig. 1). Während ein Teil des Hyphenstranges nach erfolgter Infektion die Zelle wieder verläßt, um in eine neue Zelle einzudringen und so die Infektion weiterzutragen, verbleibt der andere, der wohl in der Regel eine seitliche Abzweigung des Hauptstranges vorstellen mag, in der Zelle, wo sich die Hyphen baumförmig verästeln und sich in komplizierter Weise winden und zusammenknäueln. Noël Bernard sieht darin, daß die Wirtszelle den Pilz beeinflusst, eine derartige Wachstumsform anzunehmen, ein wirksames Schutzmittel der Pflanze, um eine Infektion weiterer Gewebspartien zu verhindern, da, wie in gleichen Fällen festgestellt worden ist, diese verzweigten Pilzfäden nie eine neue Zelle infizieren können.

¹⁾ Die *Anabaena* fand ich nur in den Knöllchen von *Cycas revoluta*, nicht aber bei *Ceratozamia mexicana*, *Ceratozamia robusta*, *Macrozamia Denisoni*, *Encephalartos Hildebrandtii* und *Dioon edule*.

²⁾ C. v. Tubeuf, Pflanzenkrankheiten durch kryptogame Parasiten verursacht (1895), pag. 564—565. — K. Goebel, Organographie der Pflanzen (1898), pag. 482—483; daselbst weitere Literaturangaben.

Diese Pilzknäuel sind es nun vor allem, die verdaut werden und unter Bildung von Exkretkörpern verschwinden; der Vorgang der Verdauung, der ziemlich lückenlos festgestellt werden konnte, spielt sich in folgender Weise ab.

Die stark gewundenen Fäden des Pilzknäuels beginnen in ihren Wandungen zu verquellen und streckenweise miteinander zu verschmelzen. Zu gleicher Zeit oder vielleicht schon vor Beginn dieses Quellprozesses ballt sich das vom Pilz durchzogene Plasma der Wirtszelle zusammen, das dann, wenn nur ein Teil des Plasmas daran beteiligt ist, mit den eingeschlossenen, in Auflösung begriffenen Hyphen wie ein „Nahrungsballen“ im übrigen anscheinend intakten Plasma der Wirtszelle eingebettet liegt. Daß hier das Zellplasma an der Bildung dieser Ballen aktiv beteiligt ist und daß nicht etwa durch das Auftreten von seitenständigen Vakuolen an der Grenze von Plasma und Ballen letzterer zusammengeschoben wird, erhellt daraus, daß um diese Zeit überhaupt keine Vakuolen gebildet werden und die später erscheinenden Flüssigkeitsräume im Exkretkörper als Folge des Verdauungsvorganges auftreten. Die Vakuolen sind also an dem Entstehen dieser Ballen vollständig unbeteiligt und rein sekundärer Natur. Durch die aktive Betätigung des Plasmas erinnert der Vorgang besonders lebhaft an die tierische Phagozytose. Anfangs farblos oder schwach gelblich gefärbt entziehen sich die Ballen leicht der direkten Beobachtung, doch gelingt es durch geeignete Zusätze, sie sichtbar zu machen. Fig. 2 zeigt einen Teil eines solchen mit Jodtinktur behandelten Ballens von der Fläche aus gesehen. Übereinstimmende Bilder ergaben auch Schnitte von *Elaeagnus*-Knöllchen nach Behandlung mit Chloralhydratlösung (Fig. 3). Selbstverständlich beginnt die Verquellung und Auflösung der Hyphen an der Peripherie des Ballens und schreitet von hier nach innen zu fort; dabei werden gleichzeitig die eingeschlossenen Hyphen immer mehr gegen die Ballenmitte zusammengepreßt, bis sie schließlich oft dicht aneinander zu liegen kommen. Ist auf diese Weise peripher die ganze Masse bereits homogen geworden, so kann man im Innern die Hyphen noch immer längere Zeit hindurch erkennen. Allmählich verschwinden aber auch sie, bis schließlich nur mehr riß- und sprungähnliche Zeichnungen darauf hinweisen, daß hier Hyphen vorhanden gewesen sind. Verschwinden auch diese letzten Spuren, dann ist der ganze Ballen zu einem mehr oder weniger kompakten Gebilde geworden, das als Fremdkörper in der Zelle liegen bleibt und eben als Exkretkörper angesprochen wird.

Oft beobachtet man an den Ballen eine äußere helle, weil weniger dichte und meist schon homogene Zone und einen inneren dichteren und daher dunkleren Kern, in dem die Hyphen noch längere Zeit nachzuweisen sind. Diese hellere Zone übertrifft meist um das Mehrfache des Volumens den dunkleren Kern und scheint sogar manchmal die ganze Zelle zu erfüllen. Die Bildung des Ballens kann aber in gewissen Fällen auch unterbleiben. Wenn

nämlich der ganze Zellinhalt mit Pilzknäueln durchsetzt ist, dann kann es vorkommen, daß das Plasma nicht mehr imstande ist, diese Pilzknäuel zusammenzudrängen. Es verquellen dann die Hyphen an Ort und Stelle, werden aber weiter nicht aufgelöst und man kann sie so später, wenn das Zellplasma geschwunden ist, oft noch in ihrer charakteristischen Verzweigung und Knäuelung studieren, nur sind sie natürlich gequollen, streckenweise miteinander verschmolzen und lassen nur an manchen Punkten noch ein Lumen erkennen. An die Stelle der Hyphen ist eben ein gleichgestalteter Exkretkörper getreten.

Die Eigenschaften der Exkretkörper und die weiteren Veränderungen, welche diese erleiden, wurden schon an anderer Stelle¹⁾ ausführlich besprochen. Sie sind, wie ein leichter Druck auf das Deckgläschen lehrt, anfangs weich, zähflüssig, elastisch und lassen meist zahlreiche größere und kleinere Vakuolen auftreten, in denen sich zur Zeit ein leichter, beweglicher Flüssigkeitsinhalt findet. Derselbe stellt wohl die letzten verwertbaren Stoffe vor, die dem Exkretkörper entzogen werden können. Was ihre äußere Form anbelangt, so ist sie wegen der anfänglich zähflüssigen Konsistenz eine recht mannigfaltige. Die Grundform ist wohl der Tropfen und die Kugel, die sich auch am häufigsten finden. Die Figuren 4 bis 10 sollen davon eine Vorstellung geben. Die Körper liegen entweder einzeln herum oder sie verschmelzen mehr oder weniger mit einander zu großvakuoligen Gitterkugeln oder zu kleinvakuoligen schwammartigen Körpern u. s. f. Auch in Form von Wandbelagen (Fig. 9), flockenartigen Gebilden oder kompakten, wenig vakuolisierten, gezackten und oft eine ganze Zelle ausfüllenden Klumpen finden sie sich u. dgl. Die Zacken, die an den Körpern sehr auffallend sind, entstehen teils durch Schrumpfen derselben, teils, und das ist die Hauptsache, dadurch, daß am Rande des nicht verfestigten Exkretkörpers viele Vakuolen eng nebeneinander nach außen durchbrechen und sich nicht mehr schließen, so daß ihre Trennungswände stehen bleiben und in Form der Zacken vorspringen. Bemerkenswert ist ferner auch das Auftreten von Exkretkörpern, welche mittels gequollener Hyphen in der Zelle aufgehängt erscheinen (Fig. 10) usf.

Wie schon früher erwähnt, sind die Exkretkörper anfangs ganz ungefärbt und nur durch Behandlung mit Jodtinktur etc. sichtbar zu machen. Auch nehmen sie zu dieser Zeit keine Farbstoffe an. Später verfestigen sie sich aber, wobei sie sich anfangs gelblich färben, später aber sich bräunen und jetzt die Fähigkeit erhalten, mit zunehmender Färbung in gesteigertem Maße Farbstoffe aufzuspeichern, wie Anilin-Safranin, Säurefuchsin etc. Die Verfestigung geht natürlich je nach der Größe des Körpers verschieden rasch vor sich. So kommt es, daß der Körper noch vor Beendigung der Verdauung vollständig verhärten kann und dann

¹⁾ L. c.

in seinem Innern noch gut erkennbar deutliche Hyphen beherbergt. Die zähflüssigen Stadien sind auch wieder wie bei *Elaeagnus* etc. in Alkohol und Chloroform löslich. Es empfiehlt sich infolgedessen, womöglich lebendes Material und dieses in Wasser zu untersuchen oder wenigstens nicht Alkohol zur Konservierung zu verwenden, da dieser die Exkretstoffe, wenn sie nicht schon total verhärtet sind, fast gänzlich auflöst, oder doch mindestens zum Quellen bringt, was eventuell beirren kann. Diese Störung macht sich häufig auch unangenehm bemerkbar bei Anwendung alkoholischer Reagentien. Zuletzt verlieren die Exkretkörper aber wieder, wenn sie vollständig fest geworden sind, ihre Löslichkeit und Quellbarkeit und damit auch die Färbbarkeit. Ihre Vakuolen sind zu dieser Zeit entleert. Sie sind dann gelbe bis dunkelbraune, horn- oder bernsteinähnliche amorphe Massen mit entsprechendem mattem Glanz und oft feiner konzentrischer Schichtung, die in alten Wurzelteilen oft so zahlreich auftreten, daß sich ihre Anwesenheit schon dem freien Auge kundgibt. Macht man nämlich durch ein solches Organ einen Schnitt, so sieht man schon mit bloßem Auge zahlreiche rotbraune Punkte, eben die Exkretkörper, und zwar innerhalb der *Anabaena*-Zone.

Der Verdauungsprozeß vollzieht sich also hier genau so wie bei *Elaeagnus* u. dgl. und bei *Sempervivum* und zweifellos noch bei vielen anderen Pflanzen und führt auch überall zu gleichen sichtbaren Endprodukten, die so charakteristisch sind, daß man schon aus ihrem Auftreten allein immer auf eine überstandene Pilzinfektion wird schließen können.

Während des geschilderten Vorganges zeigt der Kern der infizierten Zelle wieder Veränderungen, wie sie als Degenerationserscheinungen in ähnlichen Fällen schon vielfach beschrieben worden sind. Anfänglich rundlich, nimmt er unter Volumenvergrößerung eine schwach amöboide Gestalt an oder streckt sich stark in die Länge und zieht sich zu einer an beiden Enden zugespitzten Spindel aus Fig. 1 und 11 oder aber er zeigt eine weitgehende Lappung (Fig. 12), die bis zur Amitose führen kann (Fig. 13). Dieser Fall ist allerdings seltener zu beobachten. Das Plasma kann sich längere Zeit erhalten und den Exkretkörper in sich eingeschlossen beherbergen; im allgemeinen ist aber seine Lebensdauer sowie die des Kernes im Vergleiche mit einer gesunden Zelle offenbar infolge einer vom Pilze ausgehenden Giftwirkung stark gekürzt und über lang oder kurz gehen sie beide zugrunde, wenn sie nicht schon von allem Anfang an zur Bildung des Ballens aufgebraucht worden sind. Die Zelle selbst zeigt keine nennenswerten Größenzunahme.

Die meist reichlich angespeicherte Stärke wird aufgelöst. Die Stärkekörner häufen sich in der Regel um den Zellkern herum an und verquellen etwas. Behandelt man sie jetzt mit Jod, so tritt Blaufärbung nur mehr in ihrem Innern ein, während sich ihr Rand

braun färbt, wie H. Hartig¹⁾ es schon für die Stärkekörner der Eiche bei Infektion mit *Telephora perdis* beschrieben hat. Später verschwindet die Stärke gänzlich.

Auffallend ist der große Reichtum des infizierten Gewebes an oxalsaurem Kalk, der in großen Drusen oft neben reichlich vorhandenen Exkretkörpern auftritt. Er wächst mit dem Grade der Infektion, indem die stärkst infizierten Gewebe auch die größten Mengen an Kalkoxalat aufweisen. Bekannt ist die für Hyphomyceten disponierende Wirkung der Oxalsäure. Sie mag auch hier, bevor sie in fester Form ausgeschieden wurde, mitgewirkt haben, die Widerstandskraft der Zelle zu schwächen und diese für das Eindringen des Pilzes zu disponieren, wie dies z. B. auch Stoklasa²⁾ für den Wurzelbrand der Zuckerrübe annimmt.

Es verdient noch hervorgehoben zu werden, daß die Zellen der Vegetationsspitze vom Pilze nie infiziert werden. Ebenso bleiben auch die Zellen der *Anabaena*-Zone zumeist verschont, wenigstens findet man in ihnen nur selten Exkretkörper, während außer- und innerhalb dieser Zone die Parenchymzellen der Rinde reichlich infiziert sein können. Hiezu kommt noch die mit der ersten gleichlautende Tatsache, daß bei den übrigen neben *Cycas revoluta* untersuchten Formen, bei denen allen die Fähigkeit der Phagocytose nachgewiesen werden konnte, nur ältere Wurzelteile und Knöllchen immer eine Infektion aufwiesen, während die jüngsten weder Pilze noch Exkretkörper zeigten und auch kein oder nur wenig Kalkoxalat führten. Die jugendlichen Gewebe müssen also von Haus aus vermöge der ihnen eigenen Zusammensetzung ihrer Säfte immun sein gegen Pilzinvasion. Im Falle der *Anabaena*-Zone ist es aber schwer zu entscheiden, ob die Zellen derselben die Fähigkeit der Phagocytose verloren oder ob sie durch den Einfluß der Blaualge wieder eine ziemlich weitgehende Widerstandskraft erlangt haben. Ich möchte mich für das letztere entscheiden, da ich freie Hyphen in den Zellen dieser Zone nicht finden konnte.

Die große Ähnlichkeit der *Cycas*-Knöllchen, speziell der von *Cycas revoluta* mit den Wurzelknöllchen von *Elaeagnus*, *Alnus* u. dgl. und die große Gleichförmigkeit der in beiden Fällen sich abspielenden phagocytischen Prozesse könnten im ersten Augenblick den Gedanken erwecken, daß hier eine ähnliche Symbiose vorliege wie bei den genannten Pflanzen; doch das gänzliche Fehlen in den jugendlichen Organen bei der Mehrzahl der Cycadeen sowie das gelegentlich nur bezirksweise Auftreten der Infektion sagen deutlich, daß der Pilz nicht als Erreger der Knöllchen betrachtet werden darf und auch nicht als Symbiont, sondern als Parasit aufgefaßt werden muß, der gelegentlich ältere, wie es scheint, durch

¹⁾ Zitiert nach C. v. Tubeuf.

²⁾ Stoklasa Jul., Wurzelbrand der Zuckerrübe (Zentralbl. f. Bakteriologie, II. Abt., 1898), zitiert nach P. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd. I (1909), pag. 223.



Chromolaena odorata (L.) DC.

Stamm

Stamm

THE LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

Stoffwechselprodukte geschwächte Gewebspartien angreift, worauf die Zelle durch Phagozytose reagiert. Es gibt aber hier nicht eigene, hiezu besonders bestimmte Phagozyten, wie sie z. B. Noël Bernard in seiner Studie bei den Orchideenembryonen hervorhebt, sondern es erscheint jede Rindenzelle mit der Fähigkeit ausgerüstet, gegebenenfalls als Phagozyt in Aktion treten zu können.

Nachtrag.

Nachdem die Abhandlung schon in Druck gegangen war, wurde ich auf die Arbeit von Dr. Claudio Fermi und Dr. Buscaglioni aufmerksam: „Die proteolytischen Enzyme im Pflanzenreiche“ (Zentralblatt für Bakteriologie, II. Abt., V. Bd.).

Die Resultate derselben ergänzen in gewissem Sinne die von mir gewonnenen Ergebnisse.

Die Verfasser ließen Organe verschiedenster Pflanzen auf Gelatine einwirken und schlossen auf die Anwesenheit von proteolytischen Enzymen in diesen Organen, wenn dieselben die darunter liegende Gelatine zu lösen vermochten.

Bezüglich der *Cycas*-Wurzeln sagen sie nun pag. 126: „Die Wurzelverdickungen von *Cycas*, die *Anabaena* enthalten, wirken stark verflüssigend, während umgekehrt die im Wachstum begriffenen und normal gebauten Wurzelextremitäten derselben Pflanze keine Reaktion auf Gelatine ausüben.“ Sie dürften demnach wohl mit *Cycas*-Knöllchen gearbeitet haben, in denen gerade phagozytische Prozesse abließen.

Erklärung der Tafel II.

Vergrößerung: Reichert, Homog. Imm. 1/12, Apert. 1·35, Fig. 1, Ok. 2, Fig. 2 bis 13, Ok. 4.

Fig. 1. *Cycas revoluta*. Zelle mit Hyphen und Exkretkörpern, Zellkern spindelig gestreckt.

Fig. 2. *Cycas revoluta*. Teil der Oberflächenansicht eines in Verdauung begriffenen Ballens; Hyphen verästelt, gequollen und teilweise miteinander verschmolzen. Behandlung mit Jodtinktur.

Fig. 3. *Elaeagnus angustifolia*. Hyphen gequollen und miteinander verschmolzen. Behandlung mit Chloralhydratlösung.

Fig. 4 bis 10. *Cycas revoluta*. Verschiedene Formen von Exkretkörpern.

Fig. 11. *Cycas revoluta*. Spindeliger Kern aus einer infizierten Zelle.

Fig. 12. *Cycas revoluta*. Gelappter Kern aus einer infizierten Zelle.

Fig. 13. *Cycas revoluta*. Kern in Amitose aus einer infizierten Zelle.

Einige bemerkenswerte Flechtenparasiten aus dem Pinzgau in Salzburg.

Von Dr. Karl v. Keissler (Wien).

Im Verlaufe eines für wissenschaftliche Zwecke bestimmten Aufenthaltes im Pinzgau in Salzburg während des Sommers 1909

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [060](#)

Autor(en)/Author(s): Zach Franz

Artikel/Article: [Studie über Phagocytose in den Wurzelknöllchen der Cycadeen. 49-55](#)