© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

führen. Ich bemerke nur, daß RENNER unter einer Generation (scilicet Wechselgeneration) einen von zwei „obligaten Keimzellen" eingefaßten Entwicklungsabschnitt, der ein einigermaßen ansehnliches Wachstum zeigt, versteht. Es würden also bei dieser Fassung des Begriffes zwar die Gallwespen (Heterogonie) nicht aber die Salpen (Metagenesis) darunter fallen. RENNER hatte eben bei seiner Darstellung lediglich die Pflanzen im Auge. Mit Rücksicht auf historische wie auch allgemein biologische Gesichtspunkte möchte ich aber nochmals mit Entschiedenheit dafür eintreten, daß auch die Metagenesis mit in den Generationswechselbegriff einbezogen wird. Das wesentliche ist die periodische Wiederholung von verschiedenen Entwicklungsabschnitten, die durch einen Fortpflanzungsakt begrenzt werden. Die Art der Fortpflanzungsmittel kommt als differentia specifica erst in zweiter Linie. Auch HARTMANN schließt keineswegs, wie RENNER meint, Metagenesis und Heterogonie aus dem allgemeinen Generationswechselbegriff aus, wie ja bereits aus den vorstehenden Seiten erhellt.

---

53. Hugo Miehe: Über die Knospensymbiose bei Ardisia crispa.

(Eingegangen am 12. Oktober 1916.)

Nachdem in der ersten ausführlichen Mitteilung[1]) über die merkwürdige Symbiose zwischen der Myrsinazee *Ardisia crispa* und Bakterien ein abgeschlossenes anatomisches und morphologisches Bild des symbiontischen Kreislaufes gegeben worden war, mußte es das Ziel der weiteren Untersuchungen sein, die physiologische Bedeutung der Symbiose, die ich absichtlich noch gänzlich offen gelassen hatte, aufzuklären. Ich wandte mich zunächst den Bakterien zu und isolierte aus keimenden Samen zwei Mikroorganismen, von denen der eine mit Wahrscheinlichkeit als identisch mit dem echten Symbionten bezeichnet wurde[2]). Diesen Isolierungs-

1) MIEHE, H., Javanische Studien. V. Die Bakterienknoten an den Blatträndern von *Ardisia crispa* A. DC. Abhandl. d. Mathem.-Phys. Klasse d. Königl Sächs. Ges. der Wissensch. Bd. XXXII. Nr. IV. 1911.

2) MIEHE, H., Weitere Untersuchungen über die Bakteriensymbiose bei *Ardisia crispa*. I. Die Mikroorganismen. Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. 53. p. 1. 1913.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

versuch der Bakterien mußte der Versuch begleiten, die Pflanze selber zu isolieren, um dann das symbiontische System durch Impfung wieder zusammenzufügen. Solche Studien wurden bereits im Jahre 1911 begonnen und in den folgenden Jahren bis zum Ausbruch des Krieges fortgesetzt. Da aus äußeren Gründen leider das nunmehr fertig vorliegende Manuskript über diese das *Ardisia*-problem vorläufig abschließenden Untersuchungen erst nach geraumer Zeit wird erscheinen können[1]), erlaube ich mir, auf den folgenden Blättern einen ganz kurzen Bericht über einige Ergebnisse zu geben.

Unter den vielfach variierten Versuchen, die Pflanze von ihren ständigen Begleitern zu befreien, erwies sich nur die Sterilisierung durch Hitze als erfolgreich. Ich unterwarf Samen, Stecklinge und bewurzelte Topfpflanzen einer zweitägigen Erwärmung auf 40 Grad.

Was zunächst die Samen angeht, so überstanden sie diese Erwärmung sehr gut. Sie keimten ebenso rasch und mit demselben Keimprozent aus wie normale Samen. Auch die erste Entwicklung solcher stets mit einer großen Zahl von Samen angestellten Kulturen zeigten in den ersten vier Monaten keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den parallelen Normalkulturen. Dann aber begann sich eine außerordentlich merkwürdige Erscheinung einzustellen und allmählich immer mehr auszuprägen: die aus erhitzten Samen hervorgehenden Keimlinge bleiben, nachdem sie einen höchstens bis zu einem vierblättrigen Stadium gehenden Entwicklungszustand erreicht haben, in ihrem Wachstum stehen, d. h. sie strecken sich nicht weiter und bilden keine normalen Blätter mehr. Dafür beginnen die Achselknospen anzuschwellen, die dann im Verlauf von Jahren immer mehr zunehmen, sich mit Periderm umkleiden und zu großen Knollen werden. Solche Zwergpflänzchen sind dann mit derben, höckrigen Knöllchen besetzt.

Ganz dasselbe tritt ein, wenn beblätterte abgeschnittene Zweige der Erhitzung unterworfen und dann gesteckt werden. Sie bilden ein sehr kräftiges Wurzelwerk aus, bleiben aber in der Entwicklung der oberirdischen Teile vollkommen stehen. Dafür beginnen auch hier die Achselknospen anzuschwellen. Sie umgeben sich mit etlichen schuppigen Niederblättchen, wandeln sich aber bald in derbhüllige Knollen um. Indem diese dann periodisch immer neue kleine Knöspchen treiben, die in derselben Weise wie

1) Ebenfalls in den Jahrb. f. wissensch. Botanik.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

oben zu Höckern werden, entstehen höchst sonderbare, korallen- oder blumenkohlartige Wucherungen. Dabei bleibt die Pflanze unter dauerndem Dickenwachstum des Stammes jahrelang am Leben, zuletzt in ganz blattlosem Zustande, nachdem sie ihre ursprüngliche Beblätterung ganz eingebüßt hat.

Endlich erhitzte ich auch größere Topfpflanzen, aber nur apikal; die basal außerhalb der Erhitzungszone gelegenen Achselknospen wurden jedesmal, wenn sie austreiben wollten, entfernt. Auch diese Pflanzen zeigten, abgesehen von einigen, hier nicht näher zu erörternden Eigentümlichkeiten, das gleiche Verhalten wie die erhitzten Steck- und Keimlinge, indem sich die Achselknospen zu derben Höckern umgestalteten.

Da die Möglichkeit nahe lag, daß der ganz unerwartete Effekt der Erhitzung als unmittelbare Folge dieser selbst zu deuten wäre, wurde eine wahllos herausgegriffende Zahl anderer Samen und Topfpflanzen der gleichen Behandlung unterworfen. Alle diese Objekte aber starben entweder ab oder sie wuchsen ganz normal weiter, ohne je eine an das obige Bild erinnernde Störung zu zeigen.

Sehr merkwürdig und für die Deutung der auffallenden Hemmungserscheinungen wichtig war nun die Tatsache, daß auch in normalen Aussaaten von *Ardisia* ganz regelmäßig Zwerg- und Kümmerformen auftreten, die sich genau so wie jene nach Erhitzung allgemein erzielten verhalten.

Die mikroskopische Untersuchung der Hitze- und der spontanen Krüppel ergab, daß die Vegetationspunkte niemals, die Blättchen (soweit, wie das bei manchen Sämlingen die Regel ist, anfänglich noch welche angelegt werden) nur ganz ausnahmsweise einmal Bakterien enthalten. Dabei waren aber die Blattknötchen ganz normal ausgebildet, ihre Ausgestaltung vermag also ohne die Anwesenheit der Bakterien vor sich zu gehen. Irgend eine parasitäre Ursache der knolligen Mißbildungen war nicht aufzufinden; für die Erklärung ihrer Entstehung würde ja auch die allgemeine Hemmung sämtlicher Knospen völlig ausreichen.

Auf Grund einer ausführlichen, kritischen Ueberlegung, die im einzelnen hier nicht wiederholt werden soll, bin ich zu der Auffassung gelangt, daß es die Abwesenheit der Bakterien ist, welche die auffallenden Hemmungserscheinungen verursacht. In dem einen Falle sind sie künstlich vernichtet, im anderen spontan ausgeblieben. Daß dies letztere gerade leicht in den Samen geschehen kann, hängt mit den Besonderheiten des symbiontischen Kreislaufes zusammen, der gerade bei der Samenbildung durch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eine kritische Phase geht. In der Tat kann man nicht selten Samen finden, welche keine oder nur offenkundig tote Bakterien enthalten.

Die Richtigkeit obiger Auffassung vorausgesetzt, mußte nunmehr der Versuch gemacht werden, die beiden Komponenten durch Impfung wieder zu vereinigen. Als Impfmasse wurden Reinkulturen des früher ausführlich beschriebenen und studierten *Bac. foliicola* sowie Bakterienaufschwemmungen benutzt, die direkt aus Knospen und Blattknoten hergestellt wurden. Trotz oft wiederholter und vielfach variierter Versuche ist es aber nicht geglückt, eine normale Entwicklung vorbehandelter Keimlinge resp. Stecklinge hervorzurufen, die sicher als eine Folge der Impfung anzusprechen gewesen wäre. Die Entscheidung dieser Frage wird nämlich dadurch sehr erschwert, daß ein kleiner Teil der künstlich oder natürlich bakterienfreien Pflanzen ausnahmsweise später in einzelnen Knospen zum normalen Wachstum zurückkehren kann. Das beruht offenbar darauf, daß der Erfolg der Sterilisierung nicht absolut zu sein braucht. Der strenge Beweis für die Richtigkeit der obigen Annahme fehlt also einstweilen noch, wie auch der Legitimitätsnachweis des seinerzeit isolierten Bacillus unmöglich gemacht wird und damit auch einstweilen die Möglichkeit entfällt, aus den ermittelten oder noch zu ermittelnden physiologischen Eigenschaften dieses Keimes einen Anhalt für die Deutung der Lebensgenossenschaft zu gewinnen.

Einige Kulturversuche hatten den Zweck, über die Frage zu orientieren, ob die *Ardisia* etwa ebenso unabhängig von dem im Boden gegebenen Stickstoff ist, wie die Leguminose. Es ging aus den Versuchen wenigstens soviel hervor, daß die *Ardisia* sehr deutlich und dankbar auf die Darreichung von Stickstoff im Boden reagiert, daß sie sich also hierin von der Leguminose unterscheidet. Eine tiefer gehende Untersuchung der Beziehung der *Ardisia* zum Stickstoff wurde durch den Umstand verhindert, daß ja die Entfernung der Bakterien eine vollkommene Hemmung der Entwicklung bedingt.

Was nun die physiologische Deutung der Symbiose anlangt, so läßt sich auf dem Boden unserer Schlüsse nur die ganz allgemeine Feststellung machen, daß die normale Entwicklung der *Ardisia* und damit auch die Existenzfähigkeit der Art gänzlich abhängig ist von den Bakterien. Freilich ein unerwartetes und merkwürdiges Resultat! Fehlen die Bakterien, so treten Hemmungserscheinungen auf, die aber nicht allgemein jeden Wachstumsvorgang betreffen, sondern nur das Streckungswachstum der Achse und die Entwicklung der Blätter. Die Wurzeln, das Dickenwachstum sowie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die meristematische Tätigkeit der Vegetationspunkte werden nicht beeinträchtigt. Welche Hemmung die primäre ist, ist vorläufig nicht zu entscheiden. Desgleichen muß es auch unbekannt bleiben, worin der notwendige Einfluss der Bakterien auf das normale Wachstum beruht. Eine gewisse Analogie bieten die Gallen, doch wären es bei *Ardisia* merkwürdigerweise die normalen Formbildungsvorgänge, die in die Abhängigkeit einer fremden Reizwirkung geraten wären. Die in ihren anatomisch-morphologischen Merkmalen ganz auffallend mit der Ardisiensymbiose übereinstimmende Rubiazeensymbiose, wie sie von v. FABER[1]) genauer studiert wurde, gibt uns keine Hinweise, da sie nach den Feststellungen dieses Autors auf einer vollkommen anderen physiologischen Basis beruht. Sie soll in physiologischer Hinsicht vollständig der Leguminosensymbiose entsprechen.

Die Symbiose bei *Ardisia* läßt sich zusammen mit den analogen Erscheinungen bei den Rubiazeen und auch bei *Azolla* unter eine Kategorie der „zyklischen Symbiosen" ordnen, gegenüber den anderen Fällen von Symbiose, deren gemeinsames Merkmal das Fehlen des geschlossenen, auch durch die Samen hindurchgehenden Zyklus ist und die man als azyklische Symbiosen bezeichnen könnte. Zyklische Symbiosen können sich nur in den Knospen herstellen, wie eine einfache Überlegung ergibt; man könnte sie deshalb auch mit dem in der Überschrift gewählten Namen „Knospensymbiosen" bezeichnen. Möglicherweise gibt es auch Knospensymbiosen, die nur auf die Vegetationspunkte des Sprosses beschränkt sind, bei denen also die in die Blätter verlaufenden Nebengeleise ganz fehlen. Ob hierher ein von v. FABER[2]) erwähnter Fall gehört, ist sehr wohl möglich, aber nicht sicher, da die Bakterienhaltigkeit der Samen noch nicht feststeht. Vielleicht lassen sich bei systematischer Suche auch in der einheimischen Flora Knospensymbiosen finden, die dann neue Anregungen geben und dieses gewiß interessante Problem einer endgültigen Lösung zuführen könnten.

---

1) FABER, F. C. VON, Das erbliche Zusammenleben von Bakterien und tropischen Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 51. p. 285. 1912.

2) a. a. O. p. 364.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: 34

Autor(en)/Author(s): Miehe Hugo

Artikel/Article: Über die Knospensymbiose bei Ardisia crispa. 576-580