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

38. J. Brunchorst: Ueber die Knöllchen an den Leguminosenwurzeln.

(Vorläufige Mittheilung.)

Eingegangen am 24. Juli 1884.

Es dürfte schwer halten, ein pflanzliches Gebilde zu finden, welches im Laufe der Zeit mehr verschiedenartige Erklärungen und Deutungen erhalten hat, wie die an den Wurzeln aller Leguminosen sich allgemein findenden grösseren oder kleineren knollenförmigen Gebilde. Successive sind sie seit ihrer Entdeckung durch Malpighi als Insektengallen, als Sclerotien, als Lenticellen, als vegetative, unter Umständen austreibende Knospen, als Pilzgallen und endlich als Eiweiss-bildende und -speichernde Organe gedeutet worden. Diejenige Auffassung, welche von den letzten Forschern, welche sich mit der Sache beschäftigt haben, gehegt wird, ist die, dass man es mit Pilzgallen zu thun hat. Besonders die Arbeiten von Woronin[1]), Eriksson[2]) und Frank[3]) dienten dieser Ansicht zur Stütze, ja man darf sagen, dass nach den genannten Arbeiten diese Deutung die einzig wissenschaftlich berechtigte und begründete war, aus dem Grunde, weil dieselbe allein im Stande war, den durch mikroskopische Untersuchung der Knöllchen aufgefundenen thatsächlichen Verhältnissen Rechnung zu tragen. Die entgegengesetzte Meinung, dass die Knöllchen normale, in den Haushalt der Pflanze hineingehörende Gebilde seien, welche besonders für die Stickstoffernährung Bedeutung haben, wird von verschiedenen landwirthschaftlichen Botanikern und von de Vries vertreten, von den ersteren, ohne dass sie irgend einen Grund für ihre Annahme beigebracht hätten, von dem Letzteren, ohne dass er bei seiner Erklärung in irgend einer befriedigenden Weise den ganz merkwürdigen, constanten, organischen Inhaltsstoffen der Zellen in den Knöllchen Rechnung getragen hätte. Von der Richtigkeit der bis jetzt also allein wissenschaftlich begründeten Ansicht ausgehend, dass ich einen Pilz und ein demselben dienendes Cecidium vor mir hatte, ausgehend, unternahm ich auf Veranlassung des Herrn Prof. Frank eine nähere Untersuchung der Knöllchen, besonders um der Entwickelung dieses so merkwürdig verbreiteten Pilzes etwas näher auf die Spur zu kommen. Der erste Theil der Arbeit musste deshalb eine mikroskopische Unter-

1) Mem. de l'acad. de St. Petersbourg. 1866.
2) Acta Univ. Lundensis. 1874.
3) Bot. Ztg. 1879. p. 377.

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

suchung sein. Die Resultate dieser Untersuchung ergaben mit Sicherheit, dass die Knöllchen normale, im Stoffhaushalte der Pflanze eine Rolle spielende Organe sind, und dass deshalb der grössere und wichtigere Theil meiner Arbeit physiologischer Natur sein und darauf hinausgehen musste, die Rolle der Gebilde für die Ernährung näher nachzuweisen. Der Abschluss der Ernährungsversuche wird aber noch einige Zeit auf sich warten lassen, so dass es mir wünschenswerth erschien, die Resultate des bereits als abgeschlossen zu betrachtenden mikroskopischen Theiles zur Veröffentlichung zu bringen. Ausführlicher, und von Zeichnungen erläutert, werde ich in der in den landwirthschaftlichen Jahrbüchern erscheinenden Arbeit auch den anatomischen Theil behandeln, ebenso wie ich wegen der früheren Ansichten über die Knöllchen auf dieselbe Arbeit verweise. Hier sollen nur ganz kurz die wichtigsten Resultate dargelegt werden, ich kann aber nicht umhin, zuerst der Arbeiten meiner Vorgänger kurz zu gedenken.

Woronin ist der erste gewesen, welcher die Knollen einer Leguminose, und zwar die der gelben Lupine, anatomisch näher untersucht hat. Er fand als charakteristische Eigenthümlichkeit der Knollen, dass die Zellen einer inneren Gewebemasse mit sehr kleinen stäbchenförmigen Körpern erfüllt waren, welche aus angeschnittenen Zellen sich in der Flüssigkeit vertheilen. Er hebt die Aehnlichkeit dieser Gebilde mit Bacterien hervor, und nimmt an, dass dieselben aus von aussen eingedrungenen Keimen entstanden seien. Mit Recht legt er dabei kein Gewicht darauf, dass er eine eigentliche Keimung nicht beobachtet habe und hält die morphologische Aehnlichkeit mit Bacterien für beweisend für die pilzliche Natur der Stäbchen. In einer schwedischen Dissertation behandelt Eriksson[1]) ausführlich die Geschichte der Knöllchen und namentlich die Gewebeanatomie derselben, besonders bei *Vicia Faba.* Bei dieser Pflanze, wie bei mehreren anderen, die er untersuchte, findet er die „bacterienähnlichen" Körper Woronin's, wenn auch in bedeutend veränderter Form, und die Pilznatur derselben bekommt hier eine sehr wichtige weitere Stütze dadurch, dass wirkliche Pilzhyphen in dem Zellinneren aufgefunden werden, und zwar nach E. constant in den jüngeren meristematischen Theilen der Gewebe, wo nur wenig „Bacterien" vorhanden sind, gar nicht in den hinteren älteren Theilen, wo dagegen äusserst reichlich sich die sogenannten Bacterien finden. So lange man blos die „bacterienähnlichen" Körperchen Woronin's in den Knollen kannte, hätte ein auf dem constanten Vorkommen und der grossen Verbreitung unter allen Leguminosen gestützter Zweifel an der Gallennatur der Knöllchen wohl eher Platz greifen können, nachdem aber Gebilde unzweifelhaft pilzlicher Natur, die Hyphen von Eriksson als constante Elemente der Knöllchen hingestellt wurden, war es sehr schwer, etwas anderes anzunehmen, als

1) Acta Univ. Lundensis. 1874. Ref. Bot. Ztg. 1874.

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

dass man es mit Mycocecidien zu thun hat, um so mehr, weil ein Antagonismus in der Häufigkeit der Hyphen und „Bacterien" in den verschiedenen Regionen der Knöllchen stattzufinden scheint, so dass im Meristem viele Hyphen und wenig Bacterien, in den älteren Theilen viele Bacterien und wenig oder gar keine Hyphen vorhanden sind. Dieser Antagonismus legt es nahe, ein Abstammen der „Bacterien" von den Hyphen anzunehmen, und wenn man von der pilzlichen Natur der ersteren überzeugt ist, dann kann kein begründeter Zweifel daran aufkommen, dass die Knöllchen wirkliche Gallen sind, von dem in zwei verschiedenen Formen auftretenden Pilze erzeugt. In der That hat Niemand bis jetzt die pilzliche Natur der kleinen, bacterienähnlichen Körperchen angezweifelt, und es kann deshalb nicht wundern, dass sowohl Frank[1]) wie Kny[2]), als auch Prillieux[3]) trotz des konstanten Vorkommens der Knollen, dieselben als Gallen betrachteten, welche für die Pflanze selbst keine Bedeutung haben; de Vries[4]) ist der einzige, der, auf das constante Vorkommen und die grosse Verbreitung gestützt, die Knöllchen als entschieden normale Bildungen aufgefasst wissen will, er kann aber diese Auffassung, die meiner Meinung nach auch die richtige ist, nur sehr schlecht mit den mikroskopischen Verhältnissen in Uebereinstimmung bringen.

Frank liefert in der genannten Arbeit einen sehr wichtigen Beitrag zur Kenntniss der Knöllchen. Er constatirt das Vorkommen der „Bacterien" oder „Sprosszellchen", wie er sie nennt, für mehrere neue Species, und findet auch bei den meisten die Pilzhypen Erikssons, bei *Lupinus* hat er sie jedoch nicht gesehen. Da er die Pilznatur der Bacterien als sicher hinnimmt kann er bei dem constanten Vorkommen derselben den ursächlichen Zusammenhang mit den Knöllchen natürlich nicht bezweifeln, und wird durch Versuche mit ausgeglühter, also sterilisirter Erde, wo die Knöllchen nicht auftraten, noch mehr zu der Ueberzeugung geführt, dass die Knöllchen Pilzgallen sind.

In der oben citirten, ungefähr gleichzeitig erschienenen Arbeit von Prillieux, schliesst sich dieser vollständig der Meinung Kny's an, wonach die „Pilzhyphen" Eriksson's Plasmodiumstränge sein sollen. Was weder Eriksson noch Frank bestimmt zu behaupten wagten, weil sie nicht gesehen hatten, dass die „Bacterien" an den Pilzsträngen sich entwickeln, das scheint Prillieux unzweifelhaft nach seinen positiven Beobachtungen. Leider kennt er nicht *Lupinus*, wo keine Pilzhyphen zu finden sind und wo deshalb die „Sporen" (die bacterienähnlichen Körperchen) in ganz anderer Weise, ohne irgend eine sichtbare pilzliche Grundlage entstehen müssen.

1) Bot. Ztg. 1879. p. 377.
2) Bot. Ztg. 1879. p. 537.
3) Bulletin de la sc. bot. de France. 1879.
4) Landw. Jahrbücher von Thiel. 1877. p. 233.

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

De Vries hält ebenso wie alle früheren Forscher die Pilznatur der „Bacterien" für unzweifelhaft, kennt auch durch die Arbeit Eriksson's das constante Vorkommen derselben bei allen untersuchten Knöllchen, glaubt aber trotz des constanten Vorkommen dieses „Pilzes" einen ursächlichen Zusammenhang mit den Knöllchen nicht nothwendig annehmen zu müssen. Schon dies ist ein sehr bedenklicher Punkt seiner Auseinandersetzung, noch unmöglicher wird seine Theorie, in der Form, die sie durch ihn erhalten hat, wenn man die Funktion der Knöllchen näher betrachtet. Dieselben sollen unabhängig von den nach ihm nur zufällig anwesenden Bacterien, eiweissspeichernde und -bildende Organe darstellen; als Stütze hierfür wird der grosse Eiweissgehalt angeführt. Er hat aber nicht beachtet, dass Eiweiss in den Knöllchen überhaupt blos in Form der massenhaft auftretenden „Bacterien" oder „Sprosszelchen" vorhanden ist, dass also der nach seiner Annahme blos zufällige Parasit der constante und einzige Eiweissträger des Organs ist. Wie vollständig ungenügend seine Theorie in dieser Form war, wird wohl schon hierdurch einleuchten.

Gelungener ist die Ansicht von Schindler[1]). Er hat die Unmöglichkeit eingesehen, ein eiweissbildendes und -speicherndes Organ anzunehmen, wo ein Parasit der einzige Träger des Eiweisses ist, und hat auch dem constanten Vorkommen Rechnung getragen, indem er die Hypothese aufstellt: es finde durch und in den Knöllchen eine Symbiose statt zwischen einem Pilz und der Leguminose. Diese Hypothese ist übrigens nur lose angedeutet und bietet grosse Schwierigkeiten, wenn man sie näher auszuführen versucht, insbesondere auch weil die Bedeutung der „Bacterien" in der Entwickelungsgeschichte des Pilzes unerfindlich ist. Ich glaube um so mehr, mich nicht weiter mit der Symbiosentheorie aufhalten zu müssen, weil Schindler dieselbe nicht, wie er ankündigte, weiter begründet hat, und weil ich hoffe, für eine weit natürlichere und einfachere Auffassung hinreichende Gründe vorführen zu können, wonach die „Bacterien" gar nicht pilzlicher Natur sind.

Macht man diese Annahme, dass die bacterienähnlichen Körperchen keine Pilze, sondern von dem normalen Plasma durch Differenzierung gebildete Eiweisskörper sind, so kann, wie es sofort einleuchtet, die Theorie de Vries's über den Zweck der Knöllchen, welche mit den Ansichten der practischen Landwirthe sehr verwandt ist, sehr wohl richtig sein. Die Schwierigkeit der Theorie lag ja eben darin, dass ein Parasit constant als das einzige Eiweiss in einem eiweissbildenden Organe einer höheren Pflanze auftrat. Keiner der vielen früheren Forscher, die über dieses Thema gearbeitet haben, haben aber meines Wissens die „bacterienähnlichen Körperchen" anders aufgefasst, wie

1) Bot. Centralblatt. 1884. Vorl. Mittheilung.

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

als Pilze. Dies hat ausser in der durch Woronin's erste Arbeit gegebenen vorausgefassten Meinung, darin seinen Grund, dass die kleinen Körperchen sehr klein sind und vielfach sehr grosse morphologische Uebereinstimmung mit gewissen Schizomyceten zeigen. Auch mag wohl der nach Eriksson's Arbeit allgemein angenommene Zusammenhang mit den unzweifelhaft pilzlichen Hyphen oder Plasmodiumsträngen zur Befestigung dieser Ansicht beigetragen haben. Ich hoffe in Folgendem genügende Gründe dafür vorbringen zu können, dass die „Bacterien" nicht als Pilze aufgefasst werden dürfen, indem sie sicher nicht mit den Hyphen zusammenhängen, und dafür, dass sie in das Leben der Pflanze selbst hineingehörende Eiweisskörper sind, welche während der Vegetation für die Ernährung eine Rolle spielen, um nach Abschluss der Vegetation aufgelöst und anders verwerthet zu werden, in ähnlicher Weise wie das sonstige Plasma anderer Pflanzenorgane oder wie die Reservestoffe mancher Organe. Was die nähere Funktion der Knöllchen und der darin enthaltenen Eiweisskörper betrifft, es lässt sich dieselbe bis jetzt nicht unzweifelhaft feststellen, wenn ich auch einige Anhaltspunkte schon gewonnen habe. Ich hoffe in der ausführlicheren Arbeit auch dieser Frage näher treten zu können.

Entwickelung der Bacteroiden. Die organisirten Eiweisskörper der ausgewachsenen Zellen des Knöllchens, die „bacterienähnlichen Körperchen", „Sprosszellchen" u. s. w., sind also meiner Meinung nach natürliche Plasmagebilde der Pflanze selbst. Es wird deshalb geboten sein, in Uebereinstimmung mit der neuen Auffassung derselben, sie auch neu zu benennen. Ich schlage den Namen Bacteroiden dafür vor, wodurch auch in dem Namen die grosse Aehnlichkeit mit wirklichen Organismen angedeutet ist, während die bis jetzt nicht erkannte Funktion der Körperchen unberücksichtigt gelassen ist.

Die Entwickelung der Bacteroiden ist bis jetzt ziemlich unklar. Prillieux ist der einzige, der sie verfolgt haben will, und der mit Bestimmtheit das Abstammen von den „Plasmodiumsträngen" behauptet. Diese Behauptung fällt endgültig damit zu Boden, dass die Bacteroiden ohne Mitwirkung von Pilzsträngen entstehen können. Bei *Lupinus*, *Phaseolus multiflorus*, *Podalyria*, *Macherium firmum*, *Inga ferruginea*, *Desmodium canadense* u. a. ist auch in den jüngsten Stadien von Pilzhyphen oder Strängen, wie überhaupt von irgend einem fremden Organismus keine Spur zu sehen. Ohne irgend welche sichtbare Mitwirkung eines fremden Organismus entstehen hier aber dieselben Eiweisskörperchen, wie bei den pilzhaltigen Knöllchen, wo sie nach der gewöhnlichen Annahme aus den Plasmasträngen hervorgehen sollten, ja man kann (besonders gut vielleicht bei *Phaseolus vulgaris*) bei derselben Pflanze Knöllchen finden, die keine Spur von den am frischen Materiale nicht zu übersehenden Pilzhyphen enthalten, während andere verhältnissmässig viele Stränge bergen. Hier müssten also bei einer

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

und derselben Species dieselben „Sporen", als welche doch die Bacteroiden nach der Pilztheorie betrachtet werden müssen, auf zwei ganz verschiedene Weisen entstehen können: in dem einen Falle aus den Pilzfäden, in dem anderen aus einem hypothetischen Pilzkörper, den Niemand gesehen hat, was wohl schwerlich Jemand annehmen wird. Vielmehr wird man aus der Thatsache, dass die Bacteroiden und die Pilzstränge nicht constant zusammen vorkommen, schliessen müssen, dass sie keine Beziehungen zu einander haben, auch wenn man beide für Gebilde wirklich pilzlicher Natur hält. Dies steht auch mit meinen Beobachtungen an den immer pilzführenden Knöllchen von *Vicia Faba*, *Trifolium* und anderen in Uebereinstimmung. Es war mir, trotzdem ich von der Vorstellung beherrscht war, dass beide Dinge, Stränge und Bacterien zusammenhängen, unmöglich, den Zusammenhang beider zu sehen. Die Bacteroiden entwickeln sich vielmehr bei allen untersuchten Leguminosen-Knöllchen, ob pilzführend oder nicht, in derselben Weise; bei den pilzführenden unabhängig von den Pilzsträngen, die jedoch den Sachverhalt unklarer und schwerer ausfindbar machen, und auch einige Störungen in dem normalen Leben der Knöllchen hervorbringen können, wie es ja bei jedem Parasiten der Fall ist, wenn er sich reichlicher entwickelt. Sehr gut kann man bei *Lupinus luteus* die successiven Stadien in der Ausbildung der Bacteroiden verfolgen.

An den Wurzeln junger Pflanzen bemerkt man an den Hauptwurzeln, breite, schwach erhöhte Verdickungen, welche von Wurzelhaaren nicht bedeckt sind. Dieselben schliessen die jungen Knöllchenanlagen ein. Auf dem Querschnitte durch eine solche Anlage, sieht man unter der Rinde der Mutterwurzel ein halbmondförmiges Gewebe, welches sich durch seinen reichlicheren Plasmagehalt von der umgebenden Rinde scharf abhebt. Setzt man Jod-Jodkaliumlösung zu, so färbt sich der mittlere Theil des Halbmondes blau, wegen der dort reichlich enthaltenen Stärke. An den beiden Spitzen des Halbmondes ist keine Stärke vorhanden, dagegen ebenso wie in dem mittleren Theile viel Plasma, so dass derselbe sich scharf sowohl von dem mittleren blauen Gewebe, wie von der beinahe ungefärbten Rinde der Anschwellung und der Wurzel abhebt.

Der Theil des halbmondförmigen Gewebes, der sich blau färbt, besteht aus Zellen, die mit Bacteroiden erfüllt sind oder wo wenigstens das Plasma sich bald in diese Körper spalten wird, in den gelb gefärbten Endparthien dagegen findet man alle Stadien in der Entwickelung der organisirten Eiweisskörperchen. Auf der Grenze zwischen Rinde und gelbgefärbten Gewebe kann meistens ein Cambium unterschieden werden, welches theils nach aussen Rindenzellen, theils nach innen die später eiweissführenden Zellen erzeugt. Die Cambiumzellen sind ziemlich plasmaarm und enthalten grosse Zellkerne. In den

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

daraus hervorgehenden nach innen liegenden sehr kleinen Zellen ist folglich anfangs auch blos ein wenig reichlicher durchsichtiger Wandbeleg vorhanden und ein sehr grosser, stark lichtbrechender Zellkern, der mittelst Fäden mit dem Wandbeleg in Verbindung steht[1]). Allmählich nimmt der Wandbeleg an Dicke zu und wird zugleich undurchsichtiger, dunkler, indem er ebenso wie die an Dicke zunehmenden Verbindungsfäden mit dem Zellkern eine feinmaschige Structur annimmt. Es spalten sich in dem früher undifferenzirten Plasma dichtere, auf dem optischen Durchschnitte fadenförmige Parthien aus, die in netzförmigem Zusammenhange mit einander stehen. Der Zellkern ist währenddem unverändert, stark lichtbrechend, und hat ein gelapptes Aussehen, indem er an den Stellen, wo er mit dem Wandbeleg durch Fäden verbunden ist, gewissermaassen ausgezogen erscheint. Der feinmaschige Wandbeleg wird immer reichlicher, bis er die ganze Zelle ausfüllt, so dass der Zellkern in einer dichten, undurchsichtigen, gelblich gefärbten Plasmamasse eingebettet liegt und nur schwer sichtbar ist. Das Plasma scheint jetzt keine netzförmige Structur mehr zu haben, sondern macht den Eindruck einer Masse dicht gedrängter gleichgrosser und gleichartiger Körner. Es ist mir nicht unwahrscheinlich, dass diese Körner in der That aus dem zwischen den Netzmaschen enthaltenen Plasma entstehen. Zuerst sind sie wahrscheinlich durch eine Zwischensubstanz mit einander verbunden oder zusammengehalten, zuletzt liegen sie aber ganz frei und von einander isolirt in dem Zellraume. Jetzt erst kann ihre Form genauer gesehen werden, indem sie aus den durchschnittenen Zellen sich in dem Präparatenwasser vertheilen und unter molekularer Bewegung herumschwimmen. Bei *Lupinus* sind sie stäbchenförmig, manchmal etwas gewunden, theils kürzer, theils länger. Am besten werden sie bei allen Species zur Untersuchung präparirt, wenn man sie ganz wie Bacterien tingirt und einschliesst. Durch Schwenken eines Schnittes in einem Wassertropfen treten sie in genügender Menge in denselben über, den Tropfen lässt man auf dem Deckglase eintrocknen, tingirt mit Anilinfarbe (z. B. Gentiana-violet), lässt wieder austrocknen und legt schliesslich in Canadabalsam ein. Die Form der Körperchen wird durch diese Präparation nicht im geringsten verändert.

Die aus Knöllchen verschiedener Leguminosen gewonnenen Bacteroiden sind nicht von derselben Form. Bei den meisten sind sie wohl einfach, langgestreckt; bei anderen aber verzweigt durch eine Art Sprossung (daher der Name Frank's „Sprosszellchen"), wodurch sie Y-Form annehmen oder gar das Bild zweier in irgend einer Weise mit einander verbundenen Y's zeigen. Neben diesen zusammengesetzten

1) Am besten treten die Structurverhältnisse des Plasmas an mit Osmiumsäure fixirten Schnitten hervor.

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

Formen kommt aber in denselben Zellen auch die ganz einfache Stabform vor, was auf Theilung der Körperchen hindeutet. Auch aus dem Grunde ist eine Vermehrung der Körperchen durch Theilung anzunehmen, weil die Zellen, wo sie zuerst auftreten, klein sind, sich später aber stark ausdehnen, und auch nach der Vergrösserung gleich dicht mit den Bacteroiden erfüllt sind, wie vorhin. Bei wieder anderen Spezies sind die Körperchen rundlich, auch die Semmelform kommt daneben vor, was ebenfalls wieder auf Theilung deutet. Die Grösse der Körperchen ist ziemlich verschieden bei verschiedenen Species.

Ebenso wie die Form der Körperchen bei verschiedenen Species nicht dieselbe ist, verändert sich auch bei einer und derselben Species die Form mit der Entwickelung. Ich habe diese Veränderung bis jetzt blos bei perennirenden Pflanzen beobachtet (sehr ausgeprägt bei *Trifol. prat.*). Wenn die Körperchen im Frühjahr in den Knöllchen der jungen Keimpflanzen[1]) entstehen, sind sie stäbchenförmig, bacterienähnlich. Allmählich nehmen sie aber stark an Grösse zu, und verändern ihre Form von der einfachen Stabform zur breiten Keulenform, und zur Kugel- oder Blasenform. Damit in Verbindung stehen auch andere ganz eigenthümliche Veränderungen, die mit der Gesammtheit der Körperchen einer Zelle vor sich gehen. Auf alle diese Details kann ich aber hier nicht eingehen, sondern verweise auf die ausführlichere Mittheilung; hier muss es genug sein, hervorgehoben zu haben, dass bei einigen Species im Laufe der Entwickelung die Bacteroiden auch eine gesetzmässige Entwickelung von einer Form zur anderen durchmachen.

Ganz ähnlich, wie ich die verschiedenen Stadien in der Ausbildung der Bacteroiden bei *Lupinus* beschrieben habe, sind dieselben bei den anderen untersuchten Arten, auch wenn die Knöllchen Pilzhyphen enthalten. Zuerst enthalten die später eiweisserfüllten Zellen bloss einen grossen, stark lichtbrechenden Zellkern, der mit dem dünnen Wandbeleg verbunden ist; allmählich gehen durch starke Vermehrung und Trübewerden des Wandbelegs daraus Zellen hervor, die mit körnigen, gelblich gefärbten Plasmastoffen dicht erfüllt sind, und zuletzt zerfällt der Inhalt dieser Zellen in die Bacteroiden, die in dem Verhältnisse wie die Zelle selbst wächst, sich vermehren.

Endliches Schicksal der Bacteroiden. Mit der Entwickelung des Wurzelsystems schreitet die Neubildung von kleinen Knöllchen, oder in den Fällen, wo nur sehr wenige, aber grosse Knollen gebildet werden, der Zuwachs dieser fort. Bei *Phaseolus*, *Vicia*, *Trifolium* und vielen anderen sitzen die Knöllchen in sehr grosser Anzahl an den feinen Nebenwurzeln, bleiben dafür aber klein. Sehr bald erreicht jedes Knöllchen seine endliche Grösse, der hintere Theil ist dicht mit eiweisshaltigen Bacteroiden führenden Zellen gefüllt, an der Spitze liegt ein jetzt wenig thätiges Cambium. In diesem schnell erreichten Ent-

1) Die Knöllchen treten hier schon an der Hauptwurzel auf, wenn blos erst die Cotyledonen und keine anderen Blätter entwickelt sind.

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

wickelungsstadium verweilen die Knöllchen während der ganzen Vegetationsperiode, auch die an der Hauptwurzel, z. B. von *Vicia sativa*, befindlichen, werden nicht viel grösser, wie die viel später angelegten, an den Nebenwurzeln, und verhalten sich genau ebenso wie diese. Wenn die Blüthezeit vorbei ist und die Ausbildung der Schoten vor sich geht, wird ja von der Pflanze wenig Substanz mehr gebildet, dagegen werden die in der Blüthe und den unterirdischen Theilen thätig gewesenen Stoffe entleert und zur Fruchtbildung verwerthet. Ebenso wie alle anderen Organe der Pflanze werden dann auch schliesslich die Knöllchen entleert.

Die Körperchen, die früher so reichlich und dicht die Zellen des inneren Gewebes erfüllten, werden allmählich unter sehr lebhafter Molecularbewegung aufgelöst und schliesslich bleiben von dem reichlichen Eiweissinhalte der Knöllchenzellen bloss ganz spärliche, desorganisirte Ueberbleibsel zurück. Nach der Entleerung collabiren die Zellen des inneren Gewebes nach und nach, blos die Rindenzellen bleiben am Leben und behalten ihre Turgescenz. Zuletzt ist das Innere ganz in eine weiche wässerige Masse verwandelt und bloss die Consistenz der Rinde erhält noch die Form der Knolle, die ohne äussere Verletzung aus einem eiweissreichen Organ in ein eiweissarmes verwandelt worden ist.

Können die Bacteroiden als Pilze aufgefasst werden? Nachdem sich die Entwickelung der Bacteroiden als unabhängig von den unzweifelhaften Pilzhyphen, die sich in manchen Knöllchen mit so auffallender Regelmässigkeit vorfinden, herausgestellt hat, ist die nächste Frage die, ob die Bacteroiden etwa in den Entwickelungscyclus eines anderen Pilzes hineingehören sollten. Ehe ich diese Frage kurz erörtere, werde ich noch einen Beweis erbringen, dass nicht irgend ein geheimnissvoller Zusammenhang zwischen Bacteroiden und Pilzsträngen stattfindet. Es ist mir in einigen Fällen gelungen, zu sehen, was aus den Hyphen selbst wird, wodurch jeder Gedanke an einen Zusammenhang beseitigt werden muss, wenn man nicht etwa schon das Fehlen der Hyphen in so vielen bacteroidenerfüllten Knöllchen als genügenden Beweis für die Nichtzusammenhörigkeit beider gelten lassen will. Die Fäden dringen in Form von Strängen in die Knöllchen ein und durchsetzen manchmal in einer graden Linie mehrere Zellen; in den Zellen selbst bilden sie Verdickungen von unregelmässiger Form und verschiedener Grösse, wachsen auch sehr allgemein zu dem Zellkern hin, mit dem sie verwachsen und aus dem sie Nahrung schöpfen. Meistens vegetiren sie in dieser Weise, solange das Knöllchen am Leben bleibt. In einigen Fällen gewinnen sie aber die Ueberhand über die Knöllchenzellen selbst und schreiten zur Sporenbildung. Dasselbe habe ich in entleerten Knollen von *Trifolium* und *Vicia sativa* gefunden. Die Anschwellungen der Pilzstränge nehmen dabei an Grösse zu. Ihr Inhalt wird körnig

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

und zerfällt in zahlreiche kleine runde Sporen die sehr deutlich verschieden sind von den Bacteroiden, und die sich nach der nicht seltenen Semmelform zu urtheilen (ebenso wie die Sporen von *Plasmodiophora Brassicae* nach Woronin) selbständig zu theilen scheinen. Was weiter aus diesen Sporen wird habe ich nicht verfolgt, es genügt aber auch für meinen Zweck zu wissen, dass die Stränge Vermehrungsorgane bilden, die von dem Bacteroiden verschieden sind, denn anders wie als Sporen kann man wohl schwerlich diese kleinen, simultan gebildeten Körperchen auffassen.[1]) Liegt nun irgend ein Grund vor, um die Bacteroiden als Pilzsporen oder Pilzorgane irgend welcher Art aufzufassen? Ich glaube nein. In der ganzen oben dargestellten Entwickelung derselben greift auf keinem Punkte ein sichtbares, den Knöllchenzellen selbst fremdes Element ein. Die Bacteroiden scheinen sich aus dem ganz normalen Inhalte der Zellen heraus zu differenzieren. Wenn man à tout prix ein fremdes Element hinzudenken will, dann müsste man annehmen, dass ein fremder Plasmakörper, etwa ein Myxamöbe, in die Wurzel eindringe, dort mit dem normalen Zellinhalte verschmelze, denselben inficire und zu reichlicheren Theilungen veranlasse, an welchen das Pilzplasma selbst in unsichtbarer Form theilnehme, um sich nachher auf Kosten des Plasmas der Wirthzelle zu ernähren und sich dann erst in Form der Bacteroiden der Beobachtung zugänglich zu machen. Ein solches Verhalten eines Pilzes ist ja denkbar, nach dem was wir über verschiedene, den Chytridiaceen angereihte Pilze, wissen, dagegen liesse sich dann das endliche Auflösen der Bacteroiden im Innern der von lebendiger unverletzter Rinde umgebenen Knöllchen schwer verstehen. Bei *Plasmodiophora* z. B. verwest die ganze von dem Pilze hervorgebrachte Anschwellung, Rinde und alles, und es bleibt blos eine bröckliche Masse von Pilzsporen, die das Ganze dicht erfüllt, übrig;

1) Die Natur und Verwandtschaft dieses unzweifelhaften Pilzes hat für meine Arbeit wenig Bedeutung. Es scheint mir aber wahrscheinlich, dass die Hyphen, wie Kny annimmt, Plasmodiumstränge sind. Auf der anderen Seite ist es unzweifelhaft, dass sie wirklich, wie Frank angiebt, mit einer Membran umgeben sind, dieselbe ist als doppelt contourirte Hülle oft sehr deutlich zu sehen, allein die Veränderungen, welche die Pilzfäden rein passiv durch die Streckung der Wirthzellen, erleiden, und die ganz ungleiche Dicke, die sie an verschiedenen Stellen haben, ebenso die unregelmässigen Knoten deuten meiner Meinung nach bestimmt darauf hin, dass die Membran blos eine dichtere Plasmahülle ist Auch verschwindet dieselbe bei dem Zerfall des Inhaltes der Knoten in Sporen ganz. Den Pilz als *Schinzia* zu benennen, dürfte deshalb wohl nicht richtig sein. Die Nägeli'sche *Schinzia* stimmt nach den Abbildungen ohne Zweifel mit dem in den Wurzelgallen von Cyperaceen gefundenen Pilze nahe überein und dieser dürfte wohl in den Verwandschaftskreis der Ustilagineen hineingehören, also ein unzweifelhafter Hyphenpilz sein. Aber auch die von Kny benutzte Bezeichnung *Plasmodiophora* ist wenig zutreffend, weil das für unseren Pilz so charakteristische Stadium, wo er in Form von Strängen in dem Gewebe vegetirt, bei dem Typus der Gattung *Plasmodiophora* (*P. Brassicae* Woron.) vollständig fehlt.

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

hier dagegen bleibt die Rinde bis zuletzt erhalten als ob die Pflanze sich dagegen sichern wollte, dass ihr die davon eingeschlossenen Stoffe durch Diffusion verloren gingen und das innere fault auch nicht, sondern die Zellwände bleiben erhalten, blos der Inhalt verschwindet, wie es in jedem normalen Organe der Pflanze beim Abschluss der Vegetation geschieht. Der mikroskopische Befund deutet deshalb mit Bestimmtheit darauf hin, dass die Bacteroiden Gebilde sind, welche von der Pflanze selbst zu irgend einem Zwecke erzeugt sind, und welche nach Erfüllung ihres Zweckes resorbirt werden indem die werthvolle Eiweisssubstanz zur Fruchtbildung verwerthet wird. Dass die Knöllchen selbst blos der Bacteroiden wegen da sind kann nicht bezweifelt werden, die mit denselben erfüllten Zellen nehmen den grössten Raum der Knöllchen ein, und sie fehlen in keinem Knöllchen, welches eine gewisse Entwickelung erreicht und ein gewisses Alter nicht überschritten hat. Wenn die Bacteroiden als normale von dem Zellplasma der betreffenden Knolle ohne fremde Mitwirkung erzeugte Gebilde aufgefasst werden, muss folglich auch das Knöllchen selbst als normales Organ betrachtet werden. Auf der anderen Seite können viele Gründe angeführt werden, welche es wahrscheinlich machen, dass die Knöllchen, auch ohne Rücksicht auf die Inhaltsstoffe, als normale Organe gelten müssen, und welche deshalb darauf zurückschliessen lassen, dass die davon unzertrennlichen Bacteroiden der Pflanze selbst angehören. Erstens kommt dabei die grosse Verbreitung innerhalb der Familie der Leguminosen in Betracht: sie finden sich in allen Gruppen der Papilionaceen und, wenn nicht bei allen, bei sehr vielen Caesalpiniaceen und Mimosaceen, und zweitens das konstante Auftreten. Bei einer Species, wo sie vorkommen, scheinen sie unter gewöhnlichen Vegetationsbedingungen nie oder sehr selten zu fehlen, während das häufige Fehlen in Wasserkultur zeigt, dass sie nicht nothwendig sind um eine Pflanze zu vollständiger Entwickelung zu bringen. Sie finden sich in allen Böden und in allen Gegenden, so dass, wenn man annehmen würde, ein Pilz wäre die Ursache der Anschwellungen, man dessen Keimen eine rein ubiquistische Verbreitung zuschreiben müsste. Ja man würde beinahe genöthigt sein eine grössere Anzahl gleich verbreiteter, nirgends fehlender Pilze annehmen zu müssen von denen ein jeder blos eine bestimmte Leguminose befallen könnte. Der *Trifolium*pilz z. B., der keulenförmige „Sporen“ haben würde, müsste sich in allen Böden in reichlichster Verbreitung vorfinden, wenn auch seit Jahren kein Klee auf dem betreffenden Boden vorhanden gewesen war, und müsste blos darauf warten, dass einmal Klee gesäet würde, um sich an den Wurzeln desselben reichlich zu entwickeln. Ebenso der andere Pilz der *Vicia*knöllchen, welcher verzweigte „Sporen“ bildet, ebenso der *Ononis*pilz mit grossen runden Sporen u. s. w. Wo man auch diese Leguminosen aussät, immer treten ja die Knöllchen mit den bei den verschiedenen Species so verschiedenen „Bac-

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

teroiden" oder nach dieser Auffassung „Sporen" auf. Schon diese Verbreitung allein würde es unwahrscheinlich machen, dass man in den Knöllchen Pilzgallen vor sich hat; und dann das feine systematische Wahlvermögen des betreffenden gallenbildenden Pilzes, der schon nach den Wurzeln, die doch auch bei den Leguminosen so äusserst verschieden sind, müsste erkennen können was für einer natürlichen Familie die betreffende Pflanze angehört, und die verschiedenen Leguminosenwurzeln von den ihnen doch sicher oft in chemischer und anatomischer Beziehung so ähnlichen Wurzeln anderer krautartiger und Holzpflanzen müsste unterscheiden können, um dann gerade in die Wurzeln dieser einen natürlichen Familie einzudringen. Ein solches systematisches Gefühl, anders kann ich es nicht bezeichnen, bei einem Pilze ist sonst nicht bekannt und wäre äusserst wunderbar. Der Mycorhizapilz Franks, an den man wegen gewisser Analoga am ehesten denken kann, weil er sich ja auch wesentlich auf eine Gruppe beschränkt, hält sich zwar wesentlich an Cupuliferen, befällt aber, wie man auch von jedem Pilz erwarten muss, andere Pflanzen von ähnlichem Vorkommen und ähnlichem Baue; hält sich mit anderen Worten nicht an die systematische Stellung der Pflanzen bei der Wahl eines Wirthes sondern an die physiologische und anatomische Aehnlichkeit, befällt deshalb z. B. blos Bäume oder Sträucher, keine Kräuter. Der hypothetische Leguminosenpilz (ich sage „der" weil die Annahme einer grossen Anzahl doch zu unmöglich ist) würde sich dagegen nicht im geringsten darum kümmern ob Kraut ob Baum, sondern sich grade ausschliesslich an Leguminosen, halten, eine Gruppe wo auch keinerlei grosse chemische Uebereinstimmung herrscht, und das chemische Verhalten müsste doch gerade für einen Pilz von Wichtigkeit sein, der, wie unser hypothetischer Pilz sich so wenig um anatomische Verhältnisse kümmert, dass er Holzpflanzen ebenso gut wie echte Wasserpflanzen (*Neptunia*) befällt.

Natürlich würden die aus der Verbreitung geholten Gründe nicht an und für sich genügen um die nichtpilzliche Natur der Knollen zu beweisen; in Verbindung mit dem, was wir jetzt über die Entwickelung und das Schicksal der geformten Eiweisskörper der Knöllchenzellen wissen, gewinnen aber diese Gründe an Werth und zwingen meiner Ansicht nach zu der Annahme, dass wir es in den Knöllchen mit normalen Organen der Leguminosen, in den Bacteroiden mit ebenso normalen Organen des Zellplasmas zu thun haben. Es muss dabei immer festgehalten werden, was nach allem unzweifelhaft ist, dass die Knöllchen nur der Bacteroiden wegen da sind, nur durch sie eine Existenzberechtigung haben.

Funktion der Knöllchen. Absolute Sicherheit erlangt selbstverständlich die hier aufgestellte Ansicht erst dann, wenn es gelungen sein wird den Zweck der Knöllchen, ihre physiologische Funktion für die Pflanze, nachzuweisen. Aus den bisherigen Angaben und aus meinen

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

bisherigen Versuchen lässt sich darüber nur wenig und meist nur negatives sagen.

Der nächstliegende Gedanke ist, dass die Knöllchen blos eiweissspeichernde Organe sind; dies behauptet auch Nobbe[1]), ohne einen Grund anzuführen. Uebrigens ist man ja gewöhnt, unterirdische Knollenbildungen als Reservestoffbehälter zu betrachten; allerdings speichern die sonst bekannten Knollen wesentlich Kohlehydrate (Stärke, Inulin oder Schleim), dies schliesst aber gar nicht aus, dass die Leguminosen, deren Samen ja auch äusserst eiweisshaltig sind, mehr Vortheil aus der Aufspeicherung von den ihnen zur Fruchtbildung so wichtigen Eiweissstoffen haben könnten und dieselben durch die Bacteroiden in organisirter Form, analog den Stärkekörnern speichern. Es sind aber verschiedene Thatsachen, welche eine solche Annahme unmöglich oder sehr unwahrscheinlich machen. Ich habe die Knöllchen schon an *Trifolium*-Keimpflanzen auftreten sehen, welche blos erst ihre Kotyledonen entfaltet hatten und blos mit Hülfe dieser assimilirten, und es ist doch sehr wenig wahrscheinlich, dass die Pflanze schon in diesem Jugendstadium, wo sie eine so starke Organbildung vor sich hat, überschüssige Stoffe besitzen sollte, die sie für den späten Zweck der Fruchtbildung, oder gar für die Organbildung im nächsten Jahre ablagern könnte. Auch wäre es wohl ohne Beispiel, dass einjährige Pflanzen (*Lupinus*, *Vicia* u. A.) den Bedarf vegetativer Reservestoffbehälter haben sollten. Mir sind wenigstens keine eigentlichen Speicherorgane an einjährigen Pflanzen bekannt. Wenn an solchen Knollen gebildet werden, dienen dieselben immer zur Vermehrung der Pflanze, was ja für die Leguminosenknöllchen nicht zutrifft. Auch ist der Gesammtgehalt von Eiweiss in den Knöllchen einer Pflanze, gegenüber dem Eiweissgehalt der Samen und der übrigen Theile, nicht so gross, dass es plausibel erscheint, dass die Pflanze, blos um dieses Eiweiss kurze Zeit aufzuheben, eigenthümliche Organe ausbilden sollte.

Auch der Bau der Knöllchen und die Stoffvertheilung in denselben deuten auf eine andere und wichtigere Funktion als die, blos als Ruhestätten für Eiweisskörper zu dienen. In allen Knollen kommen während der ganzen Vegetation Kohlehydrate vor, meistens Stärke; nicht in solchen Mengen und solcher Vertheilung, dass man an eine Speicherung auch dieses Stoffes denken könnte (z. B. sind die Stärkekörner immer ziemlich klein, während Reservestärke ja in grossen Körnern vorkommt). Diese Stärke ist in ganz eigenthümlicher Weise in den Knöllchen vertheilt. Es giebt hier zwei Typen. Bei dem einen (*Lupinus*) ist das ganze innere Gewebe eiweisshaltig, bacteroidenerfüllt, und in den eiweisshaltigen Zellen selbst findet sich eine wandständige einschichtige Lage Stärkekörner. Bei dem anderen Typus (z. B. *Phaseolus*, *Faba*) sind in dem inneren Gewebe der Knolle zweierlei Zellen zu unter-

1) Landw. Versuchsst. 1868. p. 98 Note.

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

scheiden. Die einen sind gross, blos bacteroidenführend, zu Gruppen von 2 — 3 oder etwas mehr vereinigt, und zwischen diesen Gruppen, dieselben trennend, liegen kleinere Zellen mit spärlichem Plasmainhalt, welche aber während der kräftigen Vegetation sehr stärkeerfüllt sind. Der mit Jod tingirte Querschnitt einer solchen Knolle erinnert stark an einen Gehirndurchschnitt, indem die Lücken zwischen den Windungen von den Zügen kleiner stärkeführender Zellen repräsentirt werden. Auch die Rindenschicht dicht um das Eiweissgewebe enthält meistens viel Stärke. Gerbstoff kommt in manchen Knöllchen vor, theils, wie es scheint, die Stärke vertretend und in einer Vertheilung genau wie diejenige der Stärke bei dem zweiten Typus. Beide der erwähnten Anordnungen der Kohlehydrate in dem eiweissführenden Gewebe scheinen einen und denselben Zweck zu haben: die fertigen bacteroidenführenden Zellen mit stickstofffreien Baustoffen auf möglichst kurzem Wege zu versorgen und dieselben möglichst allseitig und vollständig mit stärkehaltigen Zellen in Berührung zu bringen.

Denkbar ist es ja, dass diese Vertheilung der Stärke blos den Zweck haben könnte, den Zellen die zum Wachsthum nöthigen Baustoffe zuzuführen. Eine Streckung der schon bacteroiderfüllten Zellen findet ja statt und in Verbindung damit eine Zunahme des Eiweissgehaltes, eine Vermehrung der Bacteroiden, und hierbei könnte man Stärke als Baustoff denken, um dadurch die Vertheilung zu verstehen. Wenn dies aber der Fall sein sollte, dann wären die Knöllchen nicht mehr ausschliesslich Eiweiss speichernde, sondern wesentlich auch Eiweiss bildende Organe, die aus den einfachen Stickstoffverbindungen des Bodens und den durch Assimilation erzeugten Kohlehydraten, Eiweiss erzeugen würden, welches später der Fruchtbildung zu gute käme. Es ist aber wenig wahrscheinlich, dass die Pflanze, welche doch wohl in allen ihren Zellen die Fähigkeit besitzt, aus anorganischen stickstoffhaltigen Substanzen und Kohlehydraten Eiweiss zu bilden, auch noch besondere eigenthümlich und complicirt gebaute Organe, wie die Knöllchen, blos zu diesem Zwecke einrichten sollte, besonders auch, weil die in den Knöllchen gebildeten Eiweissstoffe durch ihre geringe Menge, gegenüber den in den Samen abgelagerten Eiweissmengen, wenig in Betracht kommen. Die eben erwähnte Auffassung der Funktion der Knöllchen vertritt übrigens de Vries.[1]) Er hält sie für Organe, welche geringe Mengen Stickstoffnahrung (anorganische) aufnehmen sollen, und zu Eiweissstoffen verarbeiten. Es werden dafür ein paar Versuche angeführt, deren Richtigkeit ich nach eigenen Versuchen bezweifle, und welche auf jeden Fall nicht die Schlussfolgerungen erlauben, welche de Vries daraus zieht.

Ein Bedenken gegen diese wie gegen meine eigenen Versuche, werde ich hier erwähnen. De Vries glaubt ohne weiteres, aus dem Auf-

1) l. c. p. 399.

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

treten der Knöllchen unter gewissen Ernährungsbedingungen und aus dem Ausbleiben unter anderen, auf die Funktion schliessen zu dürfen; weil er gefunden hat, dass sie in stickstofffreien oder blos Spuren von Stickstoffnahrung enthaltenden Lösungen auftreten, schliesst er, dass sie dazu da sind um „äusserst geringe Spuren von Stickstoffverbindungen aufzunehmen". Es ist diese Art des Schliessens nicht so ganz ohne weiteres als sicher anzusehen, aber wir haben eben zuerst keinen anderen Anhaltspunkt, um die Funktion herauszufinden, und nach Analogien ist es ja nicht unwahrscheinlich, dass man wirklich berechtigt ist, aus dem Nichtauftreten eines Organes unter gewissen Umständen zu schliessen, dass es unter denselben Umständen seine Funktion nicht erfüllen konnte oder brauchte. Immerhin muss man solche Schlüsse mit grosser Vorsicht anwenden und auf das nicht regelmässige, mehr sporadische Auftreten kein Gewicht legen. Aus dem ganz constanten Auftreten der Knöllchen unter gewissen Ernährungsbedingungen ist man, glaube ich, deshalb sehr wohl berechtigt und gezwungen zu schliessen, dass sie auch unter diesen Bedingungen in Funktion sind, so z. B. im Boden, dagegen wird man aus dem sporadischen und zufälligen Auftreten in anorganischer Nährlösung, weit eher den Schluss ziehen können, dass sie hier, auch wenn sie auftreten, funktionslos sind, als den entgegengesetzten. Dieses sporadische, das Gepräge der Zufälligkeit tragende Auftreten der Knöllchen in den gewöhnlichen Wasserculturen, ist von allen Beobachtern hervorgehoben, de Vries ist der einzige, welcher darin eine Gesetzmässigkeit gefunden zu haben meint, indem sie in Lösungen mit sehr wenig Stickstoff sich reichlich bilden sollen, in concentrirtereren Stickstofflösungen nicht, trotzdem dass in dem ersten Falle die Gesammtentwickelung der Pflanze eine schlechte war.

Versuche, wo so wenig Stickstoff geboten ist, dass die Pflanze verhungert, wie bei de Vries, sind für die natürlichen Verhältnisse nicht beweisend, da ja doch im Boden, wo die Knöllchen sich reichlich entwickeln, gewöhnlich so viel Stickstoff geboten ist, dass eine vollständige Ernährung stattfindet. In meinen Versuchen mit *Vicia Faba* habe ich deshalb immer so viel Stickstoff gegeben, dass eine Ernährung möglich war, sonst aber die Stickstoffconcentration der Nährlösung sehr variirt, während überall die anderen Stoffe in gleicher Menge vertreten waren. In diesen Versuchen, welche sowohl mit $(NH_4)_2SO_4$ wie mit KNO_3 als Stickstoffnahrung durchgeführt wurden, konnte im Auftreten der Knöllchen keine Abhängigkeit von der Stickstoffconcentration constatirt werden.

Auch der Bau unserer Gebilde scheint nicht auf die von de Vries behauptete Aufnahmethätigkeit hinzuweisen. Eine Pflanze im Boden hat doch als vorzüglich aufnehmende Organe die Wurzelhaare; dass „zur Aufnahme äusserst geringer Spuren" von Stickstoff, noch andere Organe und zwar runde Knollen ohne Wurzelhaare nöthig, oder auch blos vortheilhaft sein sollten, ist nicht glaublich. Auch setzt die de Vries-

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

sche Theorie voraus, dass die Knöllchen bei Bodencultur nur in stickstoffarmen Boden auftreten, dies ist aber ganz entschieden nicht der Fall. In Moorboden z. B. entwickeln sie sich reichlich, in sterilem, wenig stickstoffhaltigem Sand dagegen nicht.

Ich kann hier einen ganz interessanten Versuch anführen, welcher bei einer und derselben Pflanze die Abhängigkeit der Knöllchenbildung von der Bodenbeschaffenheit zeigt und zwar nicht eine solche Abhängigkeit wie de Vries' Theorie verlangt. Gewöhnlich sind immer bei der Lupine die Knöllchen in der obersten Bodenschicht am reichlichsten entwickelt, meistens sitzt sogar ein sehr grosses Knöllchen dicht am Wurzelhalse. Lässt man nun eine Lupine sich in einem Boden entwickeln, welcher so zusammengesetzt ist, dass die Wurzel erst eine ca. 26 *cm* hohe, sterile Sandschicht durchwachsen muss, um dann erst eine Schicht fertilen Moorbodens zu treffen, dann entwickeln sich die Knöllchen, die im gewöhnlichen Boden sicher alle an den obersten 26 *cm* langen Theil der Wurzel sitzen würden, erst in der Moorbodenschicht, dort aber sehr reichlich. Kommt die Wurzel dann wieder in Sand, so hört die Knöllchenbildung auf. Dies beweist, wenn der Schluss von dem Auftreten auf die Funktion erlaubt ist, dass die Knöllchen nicht dazu da sind, um „geringe Spuren" von anorganischem Stickstoff aufzunehmen, in welchem Falle sie doch in der Sandschicht sich gebildet hätten.

Der Versuch deutet aber auch gleichzeitig auf eine Abhängigkeit der Knöllchenbildung von dem Gehalt des Bodens an organischen Stoffen hin. In dem stark humosen Moorboden kommen sie vor, in dem keine organische Substanzen enthaltenden Sand nicht. Mit dieser Ansicht, dass die Knöllchen eine Beziehung zu den organischen Substanzen des Bodens haben könnten, stehen die Resultate der Wasserculturen in Uebereinstimmung, indem das sporadische Auftreten in den organische Stoffe blos spurenweise oder gar nicht enthaltenden Nährlösungen, wie oben hervorgehoben, auf Funktionslosigkeit hindeutet. Auch liesse sich diese Ansicht mit der landwirthschaftlichen Erfahrung, dass die Leguminosen in besonders hohem Grade stickstoffbildende Pflanzen sind und den Boden an für andere Pflanzen nutzbarem Stickstoff nicht erschöpfen, im Einklang bringen. Darauf werde ich übrigens hier nicht näher eingehen, ich will blos noch andeuten, wie man sich eine Beziehung der Knöllchen zur Ernährung denken könnte. Die Beweise für die Richtigkeit oder Unrichtigkeit der hier angedeuteten Hypothesen, werden meine zum Theil schon angefangenen Versuche ergeben.

Es ist ja gewiss, dass sich Pflanzen ohne anorganischen Stickstoff (HNO_3 oder NH_3) entwickeln können, wenn ihnen gewisse stickstoffhaltige organische Stoffe geboten werden, dass sie z. B. mit Harnstoff, Hippursäure oder Glycocoll fortkommen, wenn sie sich auch schlechter entwickeln, wie mit den genannten anorganischen Verbindungen. Man

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

könnte sich nun vorstellen, dass die Leguminosen in den Knöllchen Organe hätten, welche ihnen, mehr wie anderen Pflanzen, die Fähigkeit gäben, irgend welche stickstoffhaltigen organischen Stoffe des Bodens zu verwerthen, dass den Bacteroiden in den Knöllchenzellen etwa die Rolle eines von der Pflanze gebildeten organisirten Fermentes zukäme, welches die Fähigkeit hätte, aus den von den Laubblättern erzeugten Kohlehydraten und dem aus dem Boden aufgenommenen organischen Stickstoff Eiweiss zu erzeugen, das dann in löslicher Form den wachsenden, Eiweiss verbrauchenden Theilen der Pflanze zugeführt wird. Mit einer solchen Funktion würde die Stärkevertheilung in den Knöllchen in der besten Uebereinstimmung stehen, ebenso wie die landwirthschaftliche Erfahrung von der Stickstoffassimilation der Hülsenfrüchte.

Ob die im Boden vorhandenen Humusstoffe selbst stickstoffhaltig sind oder nicht, scheint nicht ganz sicher; vielleicht könnte auch an eine Verwerthung dieser stark kohlenstoffhaltigen Stoffe gedacht werden, so dass die Knöllchen aus den Humusstoffen und einer stickstoffhaltigen Verbindung Eiweiss erzeugen könnten.

Dies sind natürlich bis jetzt blos hypothetische Annahmen, die durch Versuche geprüft werden müssen, als Resultat meiner Untersuchung muss ich ansehen, dass die Knöllchen normale Organe der Leguminosen sind, welche für die Ernährung Bedeutung haben, und dass die Bacteroiden (bacterienähnlichen Körper oder „Sprosszellchen“ der Autoren) normale Gebilde des Zellplasmas sind, durch welche die Funktionen der Knöllchen vermittelt werden, indem sie etwa nach Art eines aus wirklichen Organismen gebildeten, sogenannten organisirten Fermentes, thätig sind. Es kann, wenn man eine solche Thätigkeit der Bacteroiden annimmt, nicht verwundern, dass dieselben im Aussehen und chemischen Verhalten sich wirklichen Organismen, Bacterien, so nähern, dass sie bis jetzt mit denselben verwechselt worden sind, während ihre oben dargelegte Entwickelung und ihr Auflösen am Ende der Vegetation zeigt, dass sie Gebilde des Plasmas der Leguminosen selbst sind; die ähnliche physiologische Funktion führt ja meistens morphologische Aehnlichkeit mit sich. Immerhin ist es ein sehr interessanter Fall, dass das Plasma höherer Pflanzenzellen eine so organismenähnliche Form annehmen kann. Könnten sich die Bacteroiden ausserhalb der Zelle vermehren und theilen, was sie in den bisherigen Versuchen zwar nicht gethan haben, ohne dass die Möglichkeit unter anderen Bedingungen deshalb ganz ausgeschlossen ist, so wäre dadurch ein eigenthümliches Licht auf die Grenze zwischen Organismen und organisirten Eiweissstoffen geworfen.

Pflanzenphysiologisches Institut der Landwirthschaftl.
Hochschule in Berlin.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1885

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Brunchorst J.

Artikel/Article: Ueber die Knöllchen an den Leguminosenwurzeln 241-257