

Über Symbiose von Bakterien mit Pflanzen.

Von Hugo Miehe.

Das älteste und einzige allgemein bekannt gewordene Beispiel einer Vergesellschaftung von Bakterien und Pflanzen bieten die Leguminosen. Wie allgemein bekannt ist, dringen gewisse Bakterien (*Bacillus radicicola*), die sich im Erdboden erhalten, gewöhnlich durch die Wurzelhaare in das Rindengewebe der Leguminose ein, vermehren sich in den Zellen einer bestimmten Gewebsschicht sehr üppig, und indem dies Gewebe sich durch regere Zellteilung vergrößert, tritt das ganze Gebilde als sehr verschiedenartig gestaltetes knoten- oder geschwulstartiges Anhängsel an der Wurzel hervor. Ganz anderer Art sind die Symbiosen, über die ich im folgenden einen kurzen Bericht geben möchte. Das erste Beispiel wurde von A. Zimmermann¹⁾ bekannt gegeben; da jedoch seine Untersuchung in wichtigen Punkten unvollständig geblieben ist, sei es mir hier gestattet, an einen anderen Fall anzuknüpfen, der, was wenigstens die anatomisch-morphologische Seite anbetrifft, als befriedigend aufgeklärt bezeichnet werden kann²⁾.

Ardisia crispa DC., eine im tropischen Ostasien beheimatete Myrsinacee von buschartigem Habitus, besitzt an den Rändern ihrer ledrigen lineallanzettlichen Blätter 30—50 knotige Verdickungen, die in regelmäßigen Abständen angeordnet, ein zierliches Perlenornament bilden. Diese Blattrandknoten sind erfüllt von dichten Bakterienmassen, wie schon eine flüchtige Untersuchung lehrte. Die genauere Prüfung ergab nun folgenden eigenartigen, mit der Pflanze eng verbundenen Lebenszyklus der Bakterien. Auf sämtlichen Sprossvegetationspunkten finden sich über dem Scheitel und dementsprechend zwischen den jüngsten Blattanlagen schleimige Zoogloen des symbiontischen Bakteriums. An den Rändern der jungen Blätter treten auffallend frühzeitig, d. h. lange vor ihrer anatomischen Ausdifferenzierung große Spaltöffnungen auf. In diese wachsen die (unbeweglichen) Bakterien hinein und gelangen in eine unter der Spalte befindliche mit Sekret unbekannter Art erfüllte Lakune. Als bald — das Blättchen ist nur wenig älter und noch ganz in der Knospenlage — wird die Spalte durch Wachstumsvorgänge der benachbarten Zellen verschlossen, und die Lakune durch kräftige Gewebswucherung nach der Tiefe verlagert, wo sie rings von eigenartigen schlauchförmigen Zellen umgeben ist. Nunmehr beginnen auch die Bakterien sich üppig zu vermehren und

1) A. Zimmermann, Über Bakterienknoten in den Blättern einiger Rubiaceen. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, Bd. 37, S. 1, 1902.

2) H. Miehe, Javanische Studien. V. Die Bakterienknoten an den Blatträndern der *Ardisia crispa* A. DC. Abhandl. d. k. S. Gesellsch. d. Wissensch., math.-phys. Kl. XXXII, IV 1911, p. 399—431.

füllen die Lakune in dichten Mengen an, diese selbst vergrößert sich dadurch, dass die Schlauchzellen auseinanderweichen. Indem nun die Bakterien in dieses schließlich reich ausgestaltete Interzellularsystem nachrücken, entsteht das charakteristische Bild, das der fertige Knoten darbietet. Seine ganze zentrale Partie ist von Bakterien besetzt, welche in dichter Packung die großen Zwischenräume der nur an wenigen Stellen noch miteinander zusammenhängenden Schlauchzellen ausfüllen. Die Form der Bakterien hat sich auffallend verändert. Während am Vegetationspunkt und in der Primärlakune dünne, langgestreckte und stets unverzweigte Formen angetroffen werden, sind die Bakterien der Knoten dicker und unregelmäßig verzweigt, oft auch schlangenartig gebogen. Sporen werden nie gebildet. Die Bakterienvegetation erhält sich während der ganzen Lebensdauer des Blattes, eine nachträgliche Öffnung der Knoten tritt nicht ein. Die Untersuchung der Samen ergab, dass sie schon die Bakterien enthalten, und zwar liegen sie zwischen dem Embryo und dem hornigen Endosperm, das den Keim rings umhüllt. Dementsprechend ließ sich feststellen, dass die Bakterien sich auch auf den Blütenvegetationspunkten finden, im besonderen konnte man verfolgen, wie sie bei der Vorwölbung der Karpelle in die junge Fruchtknotenhöhle eingeschlossen werden. Leider ließ sich vorläufig nicht ermitteln, wie sie in den Embryosack hineingelangen, doch kann man nach der Lagerung innerhalb des Samens wenigstens soviel sagen, dass dies wirklich der Fall sein muss. Damit ist der Kreislauf geschlossen. Die Infektion des Samens gelingt mit einer solchen Sicherheit, dass ich bei etwa 100 Sämlingen keinen bemerkte, der nicht an seinen Blättern die bekannten mit Bakterien erfüllten Knoten besessen hätte. Es liegt also eine außerordentlich feste und zwar eine erbliche Symbiose vor. Es ist dies der erste Fall dieser Art; denn die Leguminosenbakterien müssen ja die Pflanze immer wieder in ihrem individuellen Leben infizieren. Sie müssen sich somit im Erdboden aufhalten und halten sich wirklich hier auf, während der *Ardisia-Symbiont* dies nicht braucht. Es ist deshalb auch unwahrscheinlich, dass er außerhalb der Pflanze vorkommt.

Außer bei *Ardisia crispa* finden sich Randknoten bei sämtlichen von Mez in dem Subgenus *Crispardisia* vereinigten *Ardisien*. Das sind 30 Arten. Dazu kommen noch die beiden Genera *Amblyanthus* und *Amblyanthopsis*. Wengleich wohl nur in einzelnen Fällen wirklich das Vorhandensein der früher als Eiweißausscheidungen bezeichneten Bakterien festgestellt worden ist, können wir doch mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit annehmen, dass sich alle diese Pflanzen ähnlich verhalten, wie die *Ardisia crispa*. Sämtliche mit Bakterienknoten versehene *Myrsinaceen* bewohnen ein zusammenhängendes Gebiet, nämlich das Monsungebiet des paläotropischen Florenreiches.

Wie ich schon in einer vorläufigen Mitteilung³⁾ bemerkte, bieten die Verhältnisse bei *Ardisia crispa* soviel Analogien mit denjenigen bei den Zimmermann'schen Rubiaceen, dass eine weitgehende Übereinstimmung beider Erscheinungen wahrscheinlich war. In der Tat wurde durch einen kurze Zeit nach meiner vorläufigen Mitteilung veröffentlichten, summarischen Bericht von Fabers⁴⁾ diese Vermutung in vollem Maße bestätigt. Zimmermann hatte bei verschiedenen Arten der Rubiaceengattung *Pavetta*, insbesondere bei der am genauesten untersuchten *Pavetta lauceolata* folgendes festgestellt. Die erste Anlage der Knoten, die hier regellos über die Blattfläche verstreut sind, und deren Bau eine weitgehende Übereinstimmung mit dem oben geschilderten der *Ardisia* besitzen, wird an ganz jungen Blättern sichtbar, die sich noch (entsprechend der Rubiaceenblattstellung) mit ihren Oberseiten berühren. Auch hier finden sich große, auffallend früh angelegte Spaltöffnungen oberhalb der ersten interzellulär angesammelten Bakterienmasse. Später wird die Spalte gewöhnlich (aber nicht immer) geschlossen, die Bakterien breiten sich in einem aus locker verbundenen schlauchartigen Zellen bestehenden Gewebe interzellulär aus, und das ganze Gebilde tritt schließlich als Höcker auch äußerlich an dem Blatte hervor. Mit geringfügigen Unterschieden verhalten sich ebenso die Knoten bei *Pavetta angustifolia* und *P. indica*, sowie nach Valeton die von *Psychotria bacteriophila* und nach v. Faber die von *Pavetta Zimmermanniana*. Auch die von H. Winkler in Borneo aufgefundene *Pavetta oligantha* besitzt Knoten, die wohl denen der übrigen Pavetten an die Seite zu setzen sind. Etwas abweichend sind die ebenfalls von Zimmermann beschriebenen Bakterienknoten bei der Rubiacee *Grumilea micrantha*. Sie stehen nämlich vorwiegend nur an dem Hauptnerven, den sie als längliche Wülste auf beiden Seiten begleiten. Ganz ähnlich verhält sich die ganz kürzlich von F. Boas⁵⁾ untersuchte *Psychotria umbellata*, auf deren Blättern sich zu beiden Seiten des Mittelnerven 4,5 cm lange und ziemlich breite, flachgedrückte Schwielen von der Mitte des Blattes bis zur Basis herabziehen und sogar noch eine Strecke weit auf den Blattstiel übergreifen, während längs des oberen Endes der Rippe einzelne längere oder kürzere Wülste verlaufen. Von besonderem Interesse ist dieser, sowie der gleichzeitig von demselben Autor bekannt ge-

3) Miehe, Die sogenannten Eiweißdrüsen an den Blättern der *Ardisia crispa* A. DC. Ber. d. Deutschen Botan. Gesellsch. Bd. XXIX, 1911 (eingegangen 22. März), p. 156—157.

4) F. C. von Faber, Über das ständige Vorkommen von Bakterien in den Blättern verschiedener Rubiaceen. Bull. d. Département de l'Agriculture aux Indes Néerlandaises Nr. XLVI, (Mai) 1911, 3 S.

5) F. Boas, Zwei neue Vorkommen von Bakterienknoten in Blättern von Rubiaceen. Ber. d. Deutschen Botan. Gesellsch. Bd. 29, (7. Juli) 1911, p. 416—418.

machte Fall bei *Psychotria alsophila*, die sich den Pavetten ähnlich verhält, noch dadurch, dass nunmehr auch in einem ganz anderen Gebiet der Tropen, nämlich in Kamerun diese merkwürdigen Pflanzen nachgewiesen worden sind.

Während Boas nur die fertigen Knoten untersuchte, sind die ersten Beobachtungen Zimmermanns insofern wesentlich umfassender, als er auch die Entwicklungsgeschichte verfolgt hat. Trotzdem sind auch sie unvollständig geblieben, da auf einen etwaigen mit der Pflanze fest verbundenen Lebenszyklus der Bakterien, wie er erstmalig für die *Ardisia crispa* festgestellt wurde, keine Rücksicht genommen ist. Zimmermann meint, die Bakterien haben sich zwischen den jungen Blättern angesammelt und infizierten diese dauernd, nimmt infolgedessen auch eine vorsichtige Haltung in bezug auf die Deutung der Erscheinung als Symbiose ein. Aus der oben erwähnten Publikation v. Fabers ergibt sich jedoch, dass in der Tat eine solche vorliegt. Er fügt nämlich den Zimmermannschen Beobachtungen die neue hinzu, dass die Bakterien schon auf den Vegetationspunkten hausen und auch in den Samen übergehen⁶⁾. Allerdings zeigt sich gegen *Ardisia crispa* insofern ein Unterschied, als sie nur zwischen Samenschale und Endosperm vorkommen, also offenbar nicht in den Embryosack selber eindringen⁷⁾.

Wie die Symbiose physiologisch zu deuten ist, darüber ist vorläufig noch nichts sicheres zu sagen. Was zunächst den anatomischen Befund angeht, so bietet er viel weniger als Anpassungen aufzufassende Eigentümlichkeiten, als man erwarten sollte. Die erste Anlage der Bakterienknoten bei *Ardisia crispa* — und wir können dasselbe auch wohl für die übrigen Pflanzen annehmen — kann man mit voller Sicherheit als Hydathode bezeichnen, und die fertigen Knoten sind demzufolge nichts anderes als Hydathoden, deren stark entwickeltes Epithem von Bakterien erfüllt ist. Daraus folgt auch, dass die auffallend frühe Anlage der Spaltöffnungen keine Anpassung ist, da sie ganz allgemein für Hydathoden charakteristisch ist. Wohl aber ist ihr unmittelbar nach dem Eindringen der ersten Bakterien einsetzender Verschluss merkwürdig und vielleicht bedeutungsvoll, da er ohne Analogie ist. Es macht den Eindruck, dass ob der Apparat wie eine Art Falle wirkt. Immerhin müssen wir annehmen, dass bei so engem räumlichen Vereintsein gegenseitige Beziehungen vorliegen. Die nächstliegende Vermutung ist die, dass die Bakterien Stickstoff assimilieren, oder besser, dass das symbiontische System ähnlich wie die Leguminosen den freien

6) Genauere Details werden allerdings noch nicht gegeben.

7) Ein Umstand, der wahrscheinlich die experimentelle Trennung der beiden Symbionten sehr begünstigen wird.

Stickstoff binden kann. v. Faber gibt an, dass einige Vorversuche in der Tat Anhaltspunkte für diese Ansicht ergeben haben; doch muss man Ausführlicheres darüber abwarten. Auch meine eigenen inzwischen eingeleiteten Versuche lassen noch keine hinreichend eindeutigen Resultate sehen. Sehr wichtig ist natürlich die Ermittlung der Ernährungsansprüche der Bakterien selber. Leider ist die Reinzucht der *Ardisia*-Bakterien trotz vielfältiger Versuche nicht geglückt; doch gibt v. Faber an, dass er die Bakterien von *Pavetta indica* und *Psychotria bacteriophila* rein gezüchtet habe, so dass man vielleicht zuerst über diese Symbiosen etwas näheren Aufschluss bekommen wird. Ebenso wichtig wäre es, die Pflanzen von ihren Bakterien zu trennen. Auch dies scheint bei *A. crispata* sehr schwierig zu sein, da auch die ruhenden Achselknospen sich als stets infiziert erwiesen und Adventivsprosse aus Stamm- resp. Wurzelkallus sich bisher nicht in meinen Versuchen haben erzielen lassen. Die Erscheinung als Parasitismus aufzufassen, liegt gar kein Grund vor; diskutabel wäre aber die Ansicht, dass es sich um einen Fall von Kommensualismus handelt, der in besonderen Eigentümlichkeiten der Pflanze begründet ist und sich zufällig hergestellt und immer inniger ausgestaltet hat. Ich will jedoch hier nicht weiter darauf eingehen. Zum Schluss möchte ich noch auf die Ähnlichkeit dieser Symbiosen mit derjenigen hinweisen, die bei den Azollen vorkommt. Wie Goebel angibt, finden sich die symbiontischen Algen bereits oberhalb der Makrospore; sie folgen dann nach Strasburger dem wachsenden Vegetationspunkt und werden bei der Anlage der Blätter in die Hohlräume eingeschlossen. Wir haben hier also denselben eng an die Pflanze gebundenen Lebensgang vor uns, wie bei den Ardisien und Pavetten.

Vorläufige Mitteilung über „Regeneration und Transplantation bei *Criodrilus*“.

Von Dr. Lothar Gottlieb Tirala.

Ich habe im Juni 1908 am 2. zool. Institut der Wiener Universität eine Arbeit über „Regeneration und Transplantation bei *Criodrilus*“ vollendet, die infolge verschiedener widriger Umstände erst in den nächsten Monaten veröffentlicht werden wird. Da nun Untersuchungen anderer über dasselbe Objekt in der nächsten Zeit erscheinen werden, will ich meine Ergebnisse in kurzem zusammenfassen. *Criodrilus lacuum* regeneriert sowohl Vorder- als Hinterende, wobei die Zahl der regenerierten Segmente nicht konstant, sondern abhängig ist von der Zahl der abgeschnittenen Segmente; besonders deutlich ist dies ungefähr in den ersten 20 Segmenten, bei denen die Zahl der regenerierten Segmente genau der Zahl

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [32](#)

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

Artikel/Article: [Über Symbiose von Bakterien mit Pflanzen. 46-50](#)