

# Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

**Dr. M. Reess**      und      **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

**Dr. J. Rosenthal**

Prof. der Physiologie in Erlangen.

---

24 Nummern von je 2 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 16 Mark.  
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

---

**IX. Band.**

15. April 1889.

**Nr. 4.**

---

**Inhalt:** Keller. Die Wurzelknöllchen der Leguminosen. — O. Zacharias, Bericht über eine zoologische Exkursion an die Kraterseen der Eifel. (Schluss.) — von Lendenfeld, Das System der Spongien. — Kowalevsky. Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane (Nachtrag).

---

## Die Wurzelknöllchen der Leguminosen.

1. A. Tschirch, „Beiträge zur Kenntnis der Wurzelknöllchen der Leguminosen“. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, V. Jahrgang.
2. A. Prażmowski, „Ueber die Wurzelknöllchen der Leguminosen“. Botanisches Centralblatt, Bd. 36, 1888 (IV. Quartal).
3. M. W. Beyerinck, „Die Bakterien der Papilionaceenknöllchen“. Bot. Zeitung, 46. Jahrgang, Nr. 46—50.

Die Literatur über diesen Gegenstand ist eine so umfangreiche geworden, das Interesse, das ihm die Botaniker zugewandt haben, ein so bedeutendes, dass eine zusammenfassende Orientierung an der Hand dieser drei neuesten Veröffentlichungen um so gerechtfertigter sein mag, als durch die beiden letzten Arbeiten das Rätselhafte der Erscheinung, die Ursache ihrer Entstehung, wenn nicht endgiltig gelöst, so doch der Lösung um ein erhebliches genähert wird. Die drei Arbeiten sind auf alle Fälle drei wichtige Etappen im Studium der Wurzelknöllchen.

Als allgemein verbreitete Vorkommnisse in der Familie der Papilionaceen will sie Tschirch als normale Bildungen betrachten, die in zwei entwicklungsgeschichtlich differenten Formen auftreten, als Anschwellungen des zentralen Wurzelbündels (*Lupinus*) und als seitlich der Wurzel ansitzende Knöllchen (alle übrigen von T. untersuchte Leguminosen). An der Bildung der Knöllchen des ersten Typus hat die Rinde keinen Anteil. Sie gehen vielmehr durch lebhaftige Teilung aus 2—3 Reihen parenchymatischer Zellen hervor, welche zwischen dem Siebteile und der Endodermis liegen. Das Zentrum der Anschwellung nimmt ein auf dem Querschnitte halbmondförmiger Gewebekörper ein, welcher die bald für Bakterien, bald für geformte Eiweißkörper oder Bakteroiden erklärten

Körperchen enthält. Nach T.'s Beobachtungen fällt ihre Bildung mit der Entfaltung der Laubblätter zusammen oder folgt doch dieser bald. Um die Zeit der Samenreife geht ihre Entleerung vor sich, indem zunächst die mittlern Teile der Anschwellung gelöst werden. Zur Zeit der Samenreife ist die Entleerung vollendet, die Knöllchen sterben ab.

Die Knöllchen des zweiten Typus gehen aus der Rindenpartie hervor, welche unmittelbar außerhalb der Endodermis liegt. Den zentralen Teil bilden die Bakteroidenzellen. Bei den mehrjährigen Pflanzen nimmt ein fortwachsendes Bakteroidengewebe die Spitze ein, während weiter zurück später alles entleert wird; bei den einjährigen, deren Knöllchen schnell zu voller Größe heranwachsen, wird zur Zeit der Samenreife dasselbe völlig entleert.

Die bakterienartigen Gebilde im Zellinnern des Bakteroidengewebes sind keine Organismen, keine Bakterien. Ihre Kultur „auf festem und flüssigem Substrat, auf fester und halbflüssiger Gelatine unter Zusatz aller möglichen Nährsubstanzen“ gelingt nicht, ebenso wenig die „eines Extraktes der Knöllchen selbst und des Bodens“. „Weiter wird man in der Auffassung, man habe es mit geformten Inhaltsbestandteilen zu thun, durch den stets zu beobachtenden Vorgang der Auflösung bestärkt.“ Die Entwicklungsgeschichte derselben, welche sie als ein „aus dem Plasma durch Differenzierung desselben“ entstehendes Produkt erkennen lässt (Brunchorst), spricht ebenfalls gegen ihre Bakteriennatur, und endlich ihre mit den gewöhnlichen Gestalten der Bakterien nur selten übereinstimmende Form. Das Fehlen der Knöllchen in sterilisiertem, also wohl auch „chemisch verändertem“ Boden zeigt nur, „dass die Knöllchen in einer gewissen, direkten oder indirekten Beziehung zu den Bodenbestandteilen stehen.“ Sie sind geformtes Eiweiß, welches wegen der verhältnismäßig großen Resistenz gegenüber von Reagentien nicht ein Ferment sein kann. „Fermente pflegen gegen Reagentien nur wenig beständig sich zu erweisen und selbst bei geringen chemischen Eingriffen der Zersetzung anheimzufallen. Nur die pilzlichen Fermente machen hiervon eine Ausnahme. Unter diese sind ja aber die Bakteroiden nicht zu rechnen, da sie, wie auch aus ihrem ganzen Verhalten Reagentien gegenüber hervorgeht, keine Pilze sind.“

Ein zweites eigenartiges Element der Knöllchen, die „Hyphen“, scheint denselben hin und wieder zu fehlen (*Lupinus*), also nicht als konstanter Begleiter der Bakteroiden aufzutreten. Allgemein fasst man sie als Pilze, entweder Hyphen oder Plasmodienstränge, auf. Tschireh bezweifelt ihre Pilznatur. Wohin sind sie zu rechnen? „Gegen Reagentien verhalten sie sich ziemlich indifferent. Durch Jod werden sie lichtgelb und körnig, wie überhaupt alle stärkern Reagentien ihr sonst so homogenes Aussehen in ein körniges verwandeln. Farbstoffe speichern sie wenig. Sie lösen sich weder in Chlorzinkjod, noch den Mineralsäuren, selbst in Schwefelsäure und

Salpetersäure und chlorsaurem Kali nicht; auch nicht in Kali; Jod und Schwefelsäure färbt sie nicht blau. Ihr Verhalten stellt sie in die Nähe der Eiweißstoffe.“

Folgendes sind die wichtigsten Momente ihrer Entwicklungsgeschichte (bei *Robinia*). In den äußern Rindenpartien erscheinen die Fäden zunächst als rundliche Protuberanzen, die an der Membran ansitzen. Oft treten sie in unmittelbarer Nähe des Zellkerns auf, ohne dass jedoch „Beziehungen ihrer Entstehung zum Zellkern“ mit Sicherheit nachgewiesen wären. In den weiter nach innen liegenden Zellen ragen die Protuberanzen in den Zellraum hinein und „durchziehen unter wiederholten, oft sehr bizarren Krümmungen den Raum der Zelle“. Am Ende sind sie oft kropfig angeschwollen. Noch weiter innen erscheint die Protuberanz als wurmförmig gekrümmter und gewundener Faden.

Ueber die Beziehung der Bakteroiden zu diesen Hyphen gewann T. keinen sichern Einblick. „Ein direktes Hervorgehen der Bakteroiden aus den Fäden konnte ich in keinem Falle mit Sicherheit einwurfsfrei konstatieren, vielmehr gewinnt man aus zahlreichen Bildern den Eindruck, als ob die Fäden sich auflösen, dann das Plasma sich differenziert und die Bakteroiden bildet.“

Das Fadenstadium erschiene sonach gewissermaßen als ein Vorläuferstadium zur Bakteroidenbildung, das aber in den Fällen, wo die Fäden fehlen, auch übersprungen werden kann.

Worin besteht die Funktion der Knöllchen? Sie werden als Eiweißbildner und Eiweißspeicher aufgefasst. Letzteres nimmt auch T. an, er schließt es namentlich aus dem Umstande, dass ihr Inhalt zur Zeit der Samenreife von der Pflanze verbraucht wird. Gegen die Annahme einer Symbiose zwischen Pilz und höherer Pflanze sind natürlich alle die Gründe anzuführen, welche bereits gegen die Bakteriennatur der Bakteroiden und die Pilznatur der „Hyphen“ angeführt wurden. Absorptionsorgane können sie nicht sein, da die äußersten Zellen der Knöllchen stets verkorkt sind. Seine Anschauung, dass die Knöllchen vorübergehende Reservestoffspeicher sind, begründet Verf. etwa in folgender Weise. In stickstoffärmerem Boden entstehen sie in reichlichen Mengen als in stickstoffreichem, im Beginn der Vegetationsperiode bilden sie sich, füllen sich nach und nach, erreichen zur Blütezeit den Höhepunkt ihrer Entwicklung und werden zur Samenreife entleert. „Die Pflanze braucht viel Stickstoff, aber erst zu einer spätern Zeit. Sie durchstreicht aber weite, stickstoffarme Bodenstrecken (normale Standorte der *Papilionaceae*). Sie werden daher, um den für die Samenbildung nötigen Stickstoff aus jeder der durchstrichenen Schichten sich völlig zunutze machen zu können, irgendwo einen vorläufigen Speicher für denselben bedürfen. Diese Speicher sind die Knöllchen, die nach und nach, je nachdem die Pflanze Stickstoff zugeführt erhält, sich bilden. Tritt dann bei

der Samenbildung das starke Stickstoffbedürfnis hervor, so werden die Speicher geleert.“ Der Umstand, dass statt eines großen viele kleine Knöllchen an einem Individuum entstehen, ermöglicht eine Entleerung, „die sich völlig an das allmähliche Reifen verschiedener Fruchtanlagen anpasst, denn wenn die Entleerung eines Knöllchens vor sich geht, pflegt dieselbe ohne Aufenthalt zu Ende geführt zu werden.“ Schnelle Entleerung sichert die Kleinheit der Bakteroiden. Die Natur des Reservestoffbehälters der Knöllchen äußert sich auch im anatomischen Bau. Durch die sie umschließende oft dicke Korkschicht und das Fehlen der Wurzelhaare werden dieselben nach außen völlig abgeschlossen, während die Lage der Gefäßbündel und deren Verzweigung die Stoffzufuhr nach beiden Richtungen hin in sehr vorteilhafter Weise regelt. Woher das in Form von Bakteroiden abgelagerte Eiweiß stammt, ist schwer zu sagen. Sollte die chemische Natur der Bakteroiden jenen Gliedern der Eiweißgruppe konform sein, welche nur im Dunkeln entstehen, dann dürften die Knöllchen auch als Eiweißbildner in Anspruch genommen werden.

Vielfach in diametralem Gegensatz zu Tschirch's Untersuchungsresultaten stehen die Resultate, zu denen Prażmowski gelangte. Er stellt sich in erster Linie die Frage: Sind die Knöllchen normale Bildungen der Leguminosenwurzel, oder werden sie durch Infektion von außen erzeugt? Die Antwort auf diese Frage gibt er mit folgenden Worten: „In allen den Töpfen, welche nach der Sterilisierung mit wässrigem Erdauszug infiziert waren, bildeten sich sowohl an der Hauptwurzel, wie auch an den Nebenwurzeln recht zahlreiche Knöllchen: ihre Zahl war besonders groß (20—30) dann, wenn der Erdauszug nicht filtriert wurde, aber auch dann noch ziemlich bedeutend, wenn zur Infizierung ein filtrierter Erdauszug gebraucht wurde. In gleicher Weise fanden sich zahlreiche und wohl ausgebildete Knöllchen an den Wurzeln derjenigen Pflanzen, welche in mit zerriebenem Bakteroidengewebe der Knöllchen infizierten Töpfen gewachsen waren. Dass sie sich auch in den Kontrolltöpfen, welche mit nicht sterilisierten Materialien angefüllt waren, entwickelt haben, braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden; nur das wäre zu erwähnen, dass sie sich in Gartenerde äußerst zahlreich, im Flusssand sehr spärlich gebildet haben. Dagegen konnte in allen Töpfen, welche nach erfolgter Sterilisation mit ausgekochtem Wasser begossen wurden und nicht infiziert waren, bei sorgfältigster Durchmusterung der Wurzeln nicht ein einziges Knöllchen aufgefunden werden.“ So gehen also T. und P. in ihren Anschauungen von Anfang an auseinander. Und da der Versuch, zumal wenn er stets ein übereinstimmendes Resultat hat, vor bloßen Erwägungen die Vorhand hat, so scheint es uns, dass Prażmowski beizupflichten sei. Die Infektion vollzieht sich nur im jugendlichen Zustande der Wurzeln. Wie stellt sich die mikroskopische Untersuchung zu den Kulturversuchen? Werden

Knöllchen in frühesten Stadien ihrer Entwicklung, wo sie kaum mit der Lupe als Anschwellungen zu erkennen sind, untersucht, „so findet man an dieser Stelle eigentümliche, gewöhnlichen Pilzhypphen nicht unähnliche Fäden, welche Wurzelhaare und Epidermis durchwachsend in das subepidermale Gewebe der Wurzel eindringen.“ Diese Pilzfäden, durch starken Lichtglanz ausgezeichnet, erscheinen in unversehrtem Zustande als homogene, in sanften Krümmungen und Biegungen verlaufende Schnüre. Reagentien lassen sie als einfache, unseptierte Schläuche erscheinen, deren plasmatischer Inhalt „mit winzigen stäbchenförmigen Körperchen gemengt“ ist. Ein Teil der Fäden verändert sich zu verschieden gestalteten Blasen und Schläuchen. Bersten deren Membranen unter dem Einflusse von Quellung verursachenden Reagentien, dann quillt der plasmatische Inhalt hervor, der auch die kleinen stäbchenförmigen Körperchen in großer Menge enthält. „Gegen Reagentien verhalten sie sich ebenso wie die sogenannten Bakteroiden des Knöllchens, und sie sind auch nichts weiter als jugendliche Bakteroiden.“

Sobald die Pilzfäden in die tiefern Schichten der Rinde eingedrungen sind, beginnt infolge lebhafter Zellteilung die Anschwellung für das bloße Auge schon sichtbar zu werden, und das Knöllchen zeigt auch schon die differenten Gewebepartien, welche dasselbe späterhin kennzeichnen. Die äußere Zone, welche den Vegetations-scheitel des Knöllchens bildet, besteht aus kleinen, dem Anscheine nach pilzfreen Zellen, im innern Parenchym sind die Zellen größer. Sie enthalten „zahlreiche Pilzfäden, die in vielfachen Windungen und Krümmungen verlaufen und sich stellenweise zu blasenförmigen Anschwellungen von verschiedener Gestalt und Größe erweitern.“ Dazwischen treten Zellen mit dunkel gefärbtem, stark körnigem Inhalte auf, die ersten Anfänge des Bakteroidengewebes. „Es sind dies wahre Bakteroidenzellen, denn werden dieselben durch Druck oder auf andere Weise geöffnet, so ergießt sich aus ihnen ein schleimiger fadenziehender plasmatischer Inhalt, in welchem Myriaden von Bakteroiden schweben.“ In diesem Stadium erscheinen sie stets als einfache Stäbchen.

So ist also das Bakteroidengewebe derjenige Teil des Knöllchens, in welchem der „Knöllchenpilz“ sich am stärksten entwickelte, und die Bakteroiden selbst sind keine geformten Eiweißkörper, „sondern sie stellen „innere Gebilde des Pilzplasmas“ dar, welche lange Zeit vor Entstehung des Bakteroidengewebes in den Pilzfäden und Pilzschläuchen enthalten sind.“

Die anfänglich äußerst kleinen, einfach stäbchenförmigen Bakteroiden nehmen mit der Entwicklung des Knöllchens an Größe zu; oftmals sind sie zu zwei und mehr mit einander verbunden, ein Umstand, welcher für ihre Vermehrung durch Spaltung zu sprechen

scheint, wenn schon dieselbe direkt nie wahrgenommen wurde. Die endgiltige Form, welche dieselben annehmen, ist für verschiedene Wirte verschieden; stäbchenförmig sind sie bei *Phaseolus* und *Lupinus*, gabelig oder verzweigt bei *Pisum*, *Vicia* und *Medicago*, einfach und birnförmig bei *Trifolium*.

Die weitere Entwicklung der Knöllchen ruft auch in den Bakteroidenzellen wichtige Veränderungen hervor. In ihnen treten in größerer Zahl Vakuolen auf, während sich die Zellen gleichzeitig vergrößern. Jene bilden schließlich einen zentralen Zellsafttropfen, „während das Plasma mit den Bakteroiden sich gegen die Wand zurückzieht und deutlich netzige Struktur annimmt. In diesem Zustande geben die Bakteroidenzellen beinahe dasselbe Bild wie die von *Plasmiodiophora Brassicae* durchwucherten Zellen der Kohlwurzel kurz vor der Sporenbildung.“ Vielleicht, dass auch beim Knöllchenpilz die netzige Struktur des Bakteroidenplasmas das Vorstadium der Sporenbildung ist. Bei der Erbse sah Verfasser im gleichen Schnitte „neben Bakteroidzellen mit netziger Struktur des Plasmas andere Stadien der Sporenbildung bis zu fertig gebildeten Sporen.“ Dies sind Kolonien von Bakteroiden, welche durch etwas Plasmasubstanz zusammengehalten werden. Sie haben nunmehr wieder die Form winzig kleiner stäbchenförmiger Körper. „Die Bakteroiden kehren also zur Zeit der Sporenbildung zu ihrer ursprünglichen Form eines kleinen, einfachen Stäbchens zurück.“

Die Frage nach dem Wesen der Bakteroiden und der Rolle, die ihnen im Leben des Pilzes zukommt, kann auch Prażmowski nicht durch Experimente beantworten, wie er auch über die Bedeutung der Knöllchen sich nicht in bestimmter Weise äußert.

Beyerinck steht insofern auf dem gleichen Boden wie Prażmowski, als er die Entstehung der Papilionaceenknöllchen ebenfalls auf die Infektion der Wurzeln zurückführt, wenn er auch im einzelnen sehr erheblich von ihm abweicht. Er stellte sich wesentlich zur Aufgabe, die Natur des infizierenden Organismus klar zu legen. Zur vorläufigen Orientierung geben wir folgende Sätze der Einleitung zu seiner Abhandlung wieder: „. . . Zur Umgehung jeder Zweideutigkeit hebe ich schon hier hervor, dass diese Bakteroiden aus einer von außen in die Wurzeln einwandernden Bakterienart, welche ich *Bacillus Radicicola* nenne, entstehen und nicht, wie Brunchorst meint, autonome Bildungen des pflanzlichen Protoplasmas sind. Die Bakteroiden sind metamorphe Bakterien, welche ihre Entwicklungsfähigkeit verloren haben und als geformte Eiweißkörperchen fungieren können. Sie sind durch eine kontinuierliche Bakterienreihe von stufenweise ungleicher Vegetationskraft mit der normalen Form von *Bacillus Radicicola* verbunden.“

In 13 Abschnitten bespricht Verf. die Stellung und Struktur der Knöllchen; ihr Schicksal, namentlich die Entleerungserscheinungen;

das Bakteroidengewebe und die Bakteroiden; die Entstehung der Knöllchen durch Infektion; die Kultur des *Bacillus Radicicola* aus den Knöllchen; den Bau und die Lebensverhältnisse dieses Bakteriums, seine verschiedenen Varietäten; die Entwicklung der Bakteroiden und der Schleimfäden; das Vorkommen der Bakteroiden an andern Stellen als in den Knöllchen, ihre Reviviscenz; das Vorkommen des *Bacillus Radicicola* außerhalb der Knöllchen, die Art und Weise der Infektion, die Funktion der Papilionaceenknöllchen und die Ernährungsbedingungen von *Bacillus Radicicola*.

Es kann natürlich nicht in der Aufgabe unserer orientierenden Darlegung liegen, alle diese Abschnitte in gleicher Einlässlichkeit zu referieren, zumal es dienlicher sein wird, bei den vielen wesentlich verschiedenen Anschauungen des Verf. gegenüber jenen anderer Autoren etwas zu verweilen.

Die Knöllchen als umgewandelte Wurzelorgane sind in der Regel in den Seitenwurzelreihen angeordnet. Ihre gewöhnliche Stellung ist an der Basis der Seitenwurzeln. „Die Spalten in der primären Rinde, welche bei der Seitenwurzelbildung entstehen, sind nämlich die eigentlichen Eingangspforten für *Bacillus Radicicola*, welcher von da aus die nächsten rhizogenen Zellen infiziert. Die Knöllchen machen zwei Phasen durch, die der Entwicklung und die der Erschöpfung. Während des ersten Zustandes werden die in die Zellen eingedrungenen Bakterien mehr oder weniger vom Protoplasma eingeschlossen. Dabei verlieren sie ihre Vegetationskraft, verwandeln sich schließlich in die wachstumsunfähigen Bakteroiden. Die nicht eingeschlossenen Bakterien bleiben wachstumsfähig. Die Erschöpfung kann auf zweierlei Weise stattfinden: Dieselbe beruht entweder auf einem Entleerungsvorgang durch die Pflanze, wobei wachstumsunfähige Reste zurückbleiben können, oder auf Bakterienüberwucherung, wobei in den Zellen neben überaus zahlreichen leicht kultivierbaren Individuen von *Bacillus Radicicola* auch wachstumsunfähige Bläschenbakteroiden entstehen.

Wie Tschirch, so sieht auch Verf. in den Bakteroiden „geformte Eiweißkörperchen“. Ihre Entstehung aber erklärt er in ganz anderer Weise. „Die Pflanze züchtet sie zum Zwecke lokaler Eiweißanhäufung aus *Bacillus Radicicola*.“ Sie sind also „Organe des pflanzlichen Protoplasmas, entstanden aus eingewanderten Bakterien.“

In bezug auf Entleerung und Schicksal, dem sie schließlich anheimfallen, sind drei Bakteroidenformen unterscheidbar: die normalen auch von den andern Autoren unterschiedenen, die im typischen Bakteroidengewebe angetroffen werden — die Hemmungsbakteroiden, die außerhalb des Bakteroidengewebes fast in allen übrigen Zellen der Knöllchen oft auch in andern Wurzelteilen vorkommen — und die Bläschenbakteroiden, welche infolge starker Bakterienvermehrung im Bakteroidengewebe sich bilden. Die Hemmungsbakteroiden sind zweiarmig, aber viel kleiner als die normalen.

Der überall im Boden anwesende *Bacillus Radicicola*, welchen Verf. bei seinen Kulturen aus den Knöllchen in mehr oder weniger bedeutenden Mengen erhielt, infiziert die Wurzeln und verursacht dadurch die Knöllchenbildung. „Wahrscheinlich ergießen die Papilionaceenwurzeln gewisse Stoffe in den Boden, welche *B. Radicicola* anlocken, und bei ausbleibender Knöllchenbildung dürfte diese Absonderung eine abnorme gewesen sein oder gänzlich gefehlt haben.“ In humusreichem Boden unterbleibt die Knöllchenbildung oder sie ist spärlich, wohl deshalb, weil der den Bacillus reichlich enthaltende Humusboden Stoffe enthält, „welche diese Bakterien ebenso stark anlocken wie die Papilionaceenwurzeln und daher der Infektion vorbeugen.“

Die Kultur des *B. Radicicola* aus den Knöllchen geschah auf Gelatine, welcher nach sorgsamer Sterilisation der Rinde die zerriebenen Knöllchen beigemischt waren, oder indem auf die Schichte der unvermischten Gelatine Impfstrieche von dem Inhalte der Knöllchen gezogen wurden. Auf armen Nährböden erfolgt ein schnelles Wachstum. Solche Kulturen brachten die Erkenntnis, dass wenn auch die aus verschiedenen Papilionaceenarten kultivierten Bakterien nicht alle völlig identisch sind, sie doch immerhin nur einer Art angehören. Aus der Vegetationskraft der erhaltenen Bakterienkolonien, d. h. aus ihrer Größe, kann man auf die vorkommenden Formen schließen. „Je größer die erstern sind, desto mehr besitzen die Stäbchen und Schwärmer normale Bakterienform, je kleiner dagegen, desto mehr werden die Elemente der Kolonie den verzweigten Bakteroiden ähnlich.“ Die Vegetationskraft der Kolonien steht in umgekehrtem Verhältnis zur „Länge der Zeit, während welcher die in die Zellen hineingewanderten Bakterien sich in dem Cytoplasma eingeschlossen befanden.“ Die Kultur lange eingeschlossener erzeugt Kolonien, deren Elemente die größte Annäherung an die Bakteroidenform zeigen.

Der *Bacillus Radicicola*, aus dem die sonderbar gestalteten Bakteroiden von *Vicia*, *Ervum*, *Trifolium*, *Pisum*, *Medicago*, *Penista Melilotus* hervorgehen, bildet kleine, im Durchmesser etwa  $\frac{1}{4}$  mm haltende wässerige Kolonien. Die größern derselben bestehen aus einer Mischung von Stäbchen und Schwärmern. Erstere sind  $4 \mu$  lang und  $1 \mu$  dick. Außerordentlich klein sind die Schwärmer ( $0,9 \mu$  lang und  $0,18 \mu$  breit), kleiner als die kleinsten pathogenen Mikroben. Diese Kleinheit mag wohl die Annahme rechtfertigen, „dass *B. Radicicola* in die geschlossenen Pericambiumzellen der Papilionaceenwurzeln einzudringen vermag, ohne irgend eine Läsion zu verursachen oder vorzufinden.“ Die Schwärmer sind gewöhnlich bakteroidenähnlich oder kugelig-dreieckig. Ihr hinteres Ende besitzt einen Geißelfaden. Die kleinen Kolonien enthalten Stäbchen, die eine Reihe von Uebergangsbildungen zwischen den gewöhnlichen Stäbchen und den Bakteroiden



zeigen. Die echte Bakteroidenform tritt in diesen Kolonien allerdings nur selten auf. Die kleinen Stäbchen sind unsymmetrisch spindelförmig, indem sie in der Mitte einseitig gebuckelt erscheinen. Die Stäbchen zeigen hier meist keine Eigenbewegung. Ihnen sind zahlreiche, schnell sich bewegende Schwärmer beigelegt.

Vergleichen wir die wenig differenzierten Bakteroiden (*Phaseolus*, *Ornithopus*, *Lotus*, *Cytisus*, *Robinia*, *Lupinus*, *Caragana*) mit den zugehörigen Bacillen, „so ergibt sich als einzig direkt wahrnehmbarer Unterschied die Gegenwart der Schwärmer in den Kolonien, während dieselben gewöhnlich in den Bakteroidenpräparaten fehlen.“ Die Schwärmer sind den gewöhnlichen beweglichen Stäbchen ähnlicher.

Beiden Typen wohnt nun zwar eine nicht unerhebliche erbliche Kraft inne. Aber zwei verschiedenen Arten entsprechen sie doch nicht, denn „die Reihen der aus jeder besondern Papilionacee zu züchtenden Bacillenkolonien weisen identische Glieder auf.“

Auf die Wiedergabe der einlässlichen Beschreibung der verschiedenen Varietäten des *Bacillus Radicicola* können wir an dieser Stelle verzichten.

Fragen wir weiter nach der Entwicklung der „Schleimfäden“ („Hyphen“ anderer Autoren) und der Bakteroiden. Mit Pilzhyphe haben erstere nach Beyerinck absolut nichts zu thun. Sie erscheinen vielmehr als Produkte der Kerntomen, wie sie denn auch die Verbindung zwischen den Kernen darstellen. Die ersten Entwicklungszustände der Bakteroiden stimmen vollkommen mit den Schwärmern überein. Durch eine Reihe von Uebergangsstadien sind sie mit den fertigen Bakteroiden, die sich netzartig an einander reihen, verbunden.

Der genetische Zusammenhang zwischen Bakterien und den Bakteroiden wird namentlich auch durch das gelegentliche Vorkommen von Bakteroiden an andern Stellen wie in Knöllchen und durch deren Reviviscenz erwiesen. Die in andern Wurzelzellen vorkommenden Bakteroiden sind kleiner als jene des Bakteroidengewebes. Sie gehören zu der früher erwähnten Form der Hemmungsbakteroiden. So können also alle Zellen der Wurzelrinde Bakteroiden erzeugen, allein sie thun dieses nur für so weit, als Bakterien in dieselben eingedrungen sind. „Daraus muss notwendigerweise geschlossen werden, dass die Bakteroiden aus Bakterien und nicht aus Mikrosomen entstehen.“

Die Reviviscenz d. h. das Werden schnell beweglicher Bakterien aus jungen in allseitig geschlossenen Zellen ruhenden Bakteroiden beobachtete Verf. in Präparaten der Knöllchen von *Caragana arborea*.

Nach den bisherigen Darlegungen wurde der *Bacillus Radicicola* aus den Knöllchen auf geeignetem Nährboden kultiviert. Verf. konnte denselben aber auch aus allerlei Wasser- und Bodenproben isolieren. Da derselbe weder Zellulose aufzulösen vermag, noch Stärke verändert, so kann das Eindringen der Schwärmer nur durch die in der

Zellwand vorhandenen Poren geschehen. Vielleicht hat man hier an die Heitzmann'schen Löcher zu denken, durch welche die Protoplasma-körper zweier benachbarter Zellen mit einander in Verbindung stehen.

Die Knöllchen haben nach Verf. zweifellos eine ernährungsphysiologische Funktion, wenn auch natürlich der Nutzen dieser lokalen Eiweißanhäufung für die verschiedenen Papilionaceen sehr ungleich sein wird. „Groß erscheint derselbe für die einjährigen Kräuter, wo die Entstehung der Knöllchen eine frühzeitige, die Bakterienbildung und die spätere Entleerung eine regelmäßige, die Gesamtmasse der Knöllchen und der Bakteroiden in bezug auf die Masse der Nährpflanze eine nicht unbedeutliche, die Differenzierung der Bakteroiden eine sehr vollkommene ist. Untergeordnet dagegen erscheint der Nutzen bei den baumartigen Formen, bei welchen die Knöllchen erst spät und unregelmäßig erscheinen, ja oft gänzlich fehlen, und bei welchen die an sich weniger differenzierten Bakteroiden mehr der unregelmäßigen Entleerung durch das Vorhandenbleiben wachsender Bakterien anheimfallen, so dass wir dabei an rudimentäre Organe zu denken veranlasst werden.“ Sind die Knöllchen den Bakterien nützlich? Für den Fall, dass die Knöllchen der Bakterienerzeugung anheimfallen, will Verf. den Nutzen für unwiderleglich erachten. „Die Knöllchen zerfallen dabei schließlich unter Befreiung der eingeschlossenen Bakterien und fungieren deshalb als Brutstellen, durch welche die Bakterienzahl im Boden gehoben und für die Bakterien schädliche Einflüsse vielleicht überstanden werden.“ So kommt also diesen Knöllchen eine doppelte Funktion zu. „Die Papilionaceenknöllchen sind Bakteriencydien, nützlich für die Nährpflanze, insoweit die normalen Bakteroiden als Eiweißvorrat fungieren, — nützlich für die Bakterien, insoweit die zahlreichen mit wachstumsfähigen Bakterien erfüllten Knöllchen bei deren Absterben als Herde für die Verbreitung der Bewohner fungieren müssen.“

Der *Bacillus Radicicola* wirkt nicht stickstoffbindend. Da ferner die ursprüngliche Infektion nur zu einer ganz unbedeutenden Vermehrung der Körpersubstanz der Pflanze Veranlassung gibt, so kann der Nutzen der Bakterien nicht auf einer Stickstoffanhäufung auf Kosten von außen in die Knöllchen einwandernder Stoffe beruhen. Eine Bedeutung erlangt der Bacillus durch sein Verhalten zu den Nährstoffen, welche schon in der Pflanze gegenwärtig sind. Er vermag „im Gegensatze zu dem pflanzlichen Protoplasma auf Kosten von Asparagin ohne die Gegenwart von Kohlenhydraten üppig zu wachsen, d. h. diesen Körper in eine Proteinsubstanz umzubilden.“ So verwerten also die Papilionaceen in den Wurzeln, in denen das Protoplasma, der Mithilfe des Lichtes bar, kein Eiweiß zu bilden vermag, hierzu Bakterien. Die Knöllchenbildung stellt somit einen Fall symbiotischer Vereinigung dar.

Dr. Robert Keller (Winterthur).

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1889-1890

Band/Volume: [9](#)

Autor(en)/Author(s): Keller Robert

Artikel/Article: [Die Wurzelknöllchen der Leguminosen 97-106](#)