

## Die Symbiose der Pflanzen als chemisches Problem.<sup>1)</sup>

Von

Dr. Julius Zellner, Wien XVII.

Die Symbiose der Pflanzen ist ein Gegenstand von so bedeutendem Interesse, daß es nicht wundernehmen kann, wenn sich Physiologen und Biologen vielfach und eingehend mit demselben beschäftigt haben. Angesichts der mannigfachen und erfolgreichen Arbeit, welche auf diesem Gebiet geleistet worden ist, erscheint es auffallend, daß über die chemische Seite des Problems verhältnismäßig wenig Daten vorliegen und daß die Fragen: Wie sind die miteinanderlebenden Pflanzen chemisch zusammengesetzt? Wodurch unterscheiden sie sich in chemischer Beziehung? Welche Stoffe nehmen sie voneinander auf? Welche Stoffe scheiden sie aus? Wie werden diese Substanzen umgewandelt? — nur sehr unvollständig, teilweise gar nicht beantwortet werden können. Natürlich liegt das zum Teil an der Schwierigkeit des Gegenstandes, aber zweifellos läßt sich mit den gegenwärtig zur Verfügung stehenden Methoden ein tieferer Einblick in die hier obwaltenden Verhältnisse gewinnen, als es bisher geschehen ist.

Die folgende Darstellung kann daher nur ein sehr lückenhaftes Bild des Gegenstandes geben.<sup>2)</sup>

Zunächst seien zur besseren Übersicht die wichtigsten Gruppen symbiontischer Pflanzen zusammengestellt:

- |   |   |   |
|---|---|---|
| <ol style="list-style-type: none"> <li>1. Stickstoff assimilierende Bakterien und phanerogame Pflanzen,</li> <li>2. Mykorrhizapilze und höhere Pflanzen,</li> <li>3. Flechten (Pilze und Algen),</li> </ol> | } | <p>Symbiose im engeren Sinn, mutualistische Symbiose.</p> |
|---|---|---|

<sup>1)</sup> Vortrag, gehalten am 6. Februar 1912 in der chemisch-physikalischen Gesellschaft in Wien.

<sup>2)</sup> Bezüglich der Quellennachweise habe ich — soweit es angängig war — mich der Kürze wegen auf die Sammel-literatur beschränkt, von der aus die Originalarbeiten zugänglich sind.

- |  |   |               |
|--|---|---------------|
| 4. parasitische Pilze und ihre Wirte,        | } | Parasitismus. |
| 5. phanerogame Hemiparasiten und ihre Wirte, |   |               |
| 6. phanerogame Holoparasiten und ihre Wirte, |   |               |

Was die erste Gruppe anbelangt, so findet die Symbiose in der Weise statt, daß sich an den Wurzelfasern verschiedener Pflanzen kleine Knöllchen bilden, in deren parenchymatischen Zellen sich massenhaft Bakterien (*Bacterium radicumicola*, *Bejerinckii* u. a.) vorfinden. Solche Gebilde kommen insbesondere bei den Leguminosen vor, jedoch auch bei Elaeagnaceen, Rhinanthaceen, Koniferen und Cycadeen, und es zeigen sich hierbei Übergänge zur folgenden Gruppe.

In einer Zeit, als man sich über die Natur der Wurzelknöllchen noch nicht im Klaren war und dieselben für normale Organe der Leguminosen hielt, hat Troschke<sup>1)</sup> solche Gebilde an Lupinen zugleich mit den Wurzeln untersucht und dabei Folgendes gefunden:

	Wurzelknöllchen		Wurzel	
Wasser . . . . .	86,95 %		76,81 %	
Asche . . . . .	7,51 "	} auf Trocken- substanz berechnet.	4,07 "	} auf Trocken- substanz berechnet.
Rohfett . . . . .	5,33 "		1,31 "	
Rohfaser . . . . .	9,43 "		52,95 "	
Gesamt. Stickstoff . . . . .	7,25 "		1,13 "	
Rohprotein . . . . .	45,31 "		7,16 "	
Eiweiß . . . . .	31,59 "		5,02 "	
Stickstofffreie Extraktstoffe	32,42 "		34,61 "	

Troschke sah auf Grund seiner Untersuchung die Wurzelknöllchen als Speicherorgane an, wozu infolge des hohen Fett- und Eiweißgehaltes hinreichende Veranlassung vorlag. Später ist von physiologischer Seite der einwandfreie Beweis erbracht worden, daß die in den Knöllchen lebenden Bakterien den Luftstickstoff assimilieren und daß die dabei gebildeten Stickstoffverbindungen größtenteils den Symbionten zugute kommen.

Leider wissen wir über die Art dieses merkwürdigen Vorganges nichts. Doch können wir uns denselben (in seinen ersten Stadien) doch wohl nur als oxydativen Prozeß mit Salpetersäure oder Nitraten als Endprodukt oder als reduktiven mit Ammoniak als Endprodukt vorstellen. Die Synthetisierung der Eiweißkörper aus den einfachen Stickstoffverbindungen wird aber nicht durch die Bakterien, sondern durch deren Wirte bewerkstelligt. Daß die stickstoffbindenden Bakterien keine Proteinstoffe bilden können, geht daraus hervor, daß sie in Reinkultur ohne Eiweißdarreichung nicht gedeihen. Umgekehrt erhalten sie von der Wirtspflanze Eiweiß und zwar so reichlich, daß sie sogenannte Mästformen bilden, welche allerdings schließlich zugrunde gehen und ihren protoplasmatischen Inhalt in die Wirtszellen entleeren, ein Vorgang, der an die Phagozytose (s. u.) erinnert. Außerdem liefern die Wirt-

<sup>1)</sup> Iust. botan. Jahresber. 1884. I. p. 61.

pflanzen noch den Bakterien Kohlehydrate (Zucker), welche, wie Kulturversuche ergeben haben, für das Gedeihen der Bakterien wesentlich sind und entfernen schädliche Nebenprodukte (Exkrete) aus der Umgebung derselben. Als Gegenleistung empfangen die Wirtspflanzen die durch die Bakterien gebildeten Stickstoffverbindungen, welche sie größtenteils zum Aufbau ihrer Proteinstoffe verwenden. Der hohe Stickstoffgehalt der Leguminosen war schon frühzeitig den Agrikulturchemikern aufgefallen und bildete den Ausgangspunkt für die eben besprochenen Untersuchungen. Auch bei dem Zustandekommen der Symbiose spielen chemische Vorgänge mit. Die Wurzelhaare scheiden Stoffe (darunter Kaliumphosphat) aus, welche chemotaktisch wirken, so daß die im Boden befindlichen Stickstoffbakterien sich binnen kurzer Zeit um die Wurzelhaare sammeln; nun scheiden die Bakterien ihrerseits Stoffe aus, welche Veränderungen (Einrollung) der Wurzelhaare bewirken. Hiltner<sup>1)</sup> gelang es, diese Angriffsstoffe durch Filtration durch Chamberlandkerzen zu isolieren. Wahrscheinlich befindet sich ein zelluloselösendes Enzym (eine Zytase) darunter, vermöge dessen die Bakterien in die Wurzelhaare eindringen.

Noch weniger geklärt sind unsere chemischen Kenntnisse bezüglich der zweiten Gruppe. Hier besteht die Symbiose darin, daß die Wurzeln höherer Pflanzen von Pilzmyzelien überzogen oder durchdrungen sind. Ist der Pilz bloß als ein peripherer Mantel vorhanden, dessen Hyphen nicht ins Innere des Wirtes dringen, wie dies z. B. bei vielen Waldbäumen der Fall ist, so heißt die Mykorrhiza ektotroph, im andern Falle, wenn der Pilz auch in die Zellen des Wurzelgewebes eindringt oder nur in demselben lebt, endotroph. Die Natur aller in Frage kommenden Pilze ist nicht völlig sichergestellt; in vielen Fällen handelt es sich um Spaltpilze (z. B. bei *Alnus*, *Myrica*, *Elaeagnus*), in andern Fällen um höhere Pilze (Fadenpilze, z. B. bei *Podocarpus*, *Cryptomeria*, Ericineen, Orchideen).

Eine Hauptfunktion der Mykorrhizapilze scheint die Versorgung der Wirtspflanzen mit Wasser zu sein, wodurch für die letzteren eine Vereinfachung der für die Transpiration und Wasseraufnahme nötigen Einrichtungen (Wurzelverzweigung, Leitungsbahnen etc.) resultiert. In manchen Fällen, z. B. bei Orchideenpilzen, scheint diese Wasserlieferung dadurch bewirkt zu werden, daß die Pilzhyphen in den benachbarten Wirtszellen die Stärke durch ein diastatisches Ferment zu Zucker abbauen und dadurch eine osmotisch stärker wirkende Lösung in der Pflanze erzeugen, welche das Zuströmen von Wasser aus dem Boden verursacht.<sup>2)</sup> Daß mit diesem Wasser auch lösliche Mineralsalze in die Wirtspflanzen übergehen, ist wohl selbstverständlich. Bei Pflanzen mit herabgesetzter Transpiration, wie es die fast durchgängig mit Mykorrhiza behafteten Orchideen sind, muß aber infolge der verlangsamten Wasserzirkulation der Eintritt der nötigen Nährsalze in konzentrierterer

<sup>1)</sup> Arbeiten a. d. kais. Gesundheitsamt. 1900. I. p. 177.

<sup>2)</sup> Burgeff, H., Die Wurzelpilze der Orchideen.. 1909. p. 184 ff.

Lösung erfolgen wie bei rein autotrophen Gewächsen und es ergibt sich die Schwierigkeit, zu erklären, wie die Aufnahme solcher, osmotisch stark wirksamer Stoffe erfolgt. In den Orchideen selbst kommt die besondere Art der Ernährung durch den geringen Gehalt an Asche und Kalziumoxalat, durch relativ reichen Zucker- und geringen Stärkegehalt und durch das häufige Vorkommen schleimiger Kohlehydrate zum Ausdruck.

Bei den Bewohnern von sehr stickstoffarmen Substraten, Hochmooren und tiefem Humus, wie z. B. *Alnus*, Ericaceen u. a., mag die Assimilation des freien Luftstickstoffes durch die Wurzelpilze von Bedeutung sein<sup>1)</sup>; bei vielen andern Mykorrhizen, so bei denen vieler Waldbäume und Orchideen, findet eine Assimilation des Luftstickstoffes sicher nicht statt. Solche Mykorrhizapilze gehen in Reinkultur auf stickstoffreiem Nährboden zugrunde. Hingegen gedeihen sie (wenigstens diejenigen der Orchideen) auf ammonsalzhaltigem Nährboden gut, weniger eignen sich Nitrate, hingegen wirken Pepton und Salep günstig. Es ist also anzunehmen, daß sie aus dem Boden Ammonsalze und vielleicht auch stickstoffhaltige Abbauprodukte des Humus von komplizierterer Natur aufnehmen. Ebenso werden auch Kohlehydrate aufgenommen. Dies geht daraus hervor, daß es unter den mit Mykorrhiza behafteten Pflanzen Holoaprophyten gibt, welche infolge des völligen oder hochgradigen Mangels an Chlorophyll nicht assimilieren können und daher auf anderweitige Zufuhr von Kohlehydraten angewiesen sind (*Neottia*, *Monotropa* u. a.). Da den Wurzeln höherer Pflanzen das Vermögen der Fermentabscheidung völlig abgeht<sup>2)</sup> und direkt assimilierbare Kohlehydrate im Humus wohl nicht vorhanden sind, so ist es sehr wahrscheinlich, daß die Pilzhyphen Fermente ausscheiden, welche unlösliche und unaufgeschlossene Nährstoffe des Bodens abbauen. Von solchen Fermenten sind bisher allerdings nur Emulsine in größerer Verbreitung nachgewiesen, Zytasen nur ganz ausnahmsweise gefunden worden. Die in Orchideenpilzen aufgefundenen Diastasen, Invertasen und Maltasen haben, sowie die gleichfalls vorkommenden Proteasen und Tyrosinasen wohl nur für den internen Stoffumsatz Bedeutung.

Bei den endotrophen Mykorrhizen tritt außerdem in gewissen Zellen ein höchst merkwürdiger Prozeß — die sogenannte Phagozytose — ein, welche darin besteht, daß die Pilzhyphen in einem bestimmten Stadium vom Wirte förmlich aufgezehrt werden. Dabei spielen sich jedenfalls mannigfache chemische Prozesse — vorwiegend fermentativer Natur ab, wobei die Bildung schleim- und fettähnlicher Stoffe als intermediärer Produkte zu beobachten ist.<sup>3)</sup> Das Resultat ist eine weitgehende Resorption sämtlicher Pilzstoffe, insbesondere der Eiweißkörper und die Abscheidung eigentümlicher

<sup>1)</sup> Euler, Grundlagen u. Ergebnisse der Pflanzenchemie. Tl. II. 1909. p. 142 ff.

<sup>2)</sup> Czapek, Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. XXIX. 1896.

<sup>3)</sup> Zach, Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. CXVII. 1908. p. 973.

Exkretssubstanzen, welche sich durch große Resistenz gegen chemische Agentien auszeichnen.

Die Vorteile, welche die Mykorrhizapilze aus der Symbiose ziehen, dürften, soweit sie chemischer Natur sind, in der reichlichen Zufuhr leicht assimilierbarer Kohlehydrate (Stärke beziehungsweise Zucker) bestehen.

In der dritten Gruppe symbiontischer Pflanzen, in den Flechten, stellt sich uns der vollkommenste Typus der Symbiose dar; hier erscheinen die beiden zusammenlebenden Organismen als gleichwertige Komponenten zu einem völlig einheitlichen Gebilde vereinigt und zwar so vollkommen, daß man lange Zeit die Flechten als einheitliche Organismen betrachtete. Der eine Symbiont gehört zumeist der Gruppe der Schlauchpilze (Ascomyceten), der andere den Gruppen der blaugrünen (Phycochromaceen) oder chlorophyllgrünen Algen (Chlorophyceen) an. Wenn auch nicht gerade die in Symbiose lebenden Arten chemisch genauer studiert sind, so können wir uns doch aus den sonstigen Befunden ein ungefähres Bild von der chemischen Zusammensetzung der in Frage stehenden Pflanzengruppen bilden. Dieses gestaltet sich etwa folgendermaßen:

	Algen (mit spezieller Rücksicht auf Chlorophyceen u. Phycochromaceen)	Pilze (bes. Askomyzeten)	Flechten
Mineralstoffe	Quantitative Zusammensetzung ziemlich wechselnd: häufig große Mengen Kalk (als Oxalat und Karbonat), bisweilen hoher Gehalt an Magnesia. Häufig auch Fe-speicherung in der Zellwand und im Inhalt ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ). Kali relativ wenig, ebenso Phosphorsäure. Kieselsäure bisweilen reichlich	Quantit. Zusammensetzung ziemlich gleichförmig: viel Kali und Phosphorsäure, meist wenig Kalk, oft mehr Magnesia als Kalk; Eisen nur in geringer Menge, ebenso Kieselsäure	Quantit. Zusammensetzung vom Substrat abhängig. Bisweilen hoher Kalkgehalt (als Oxalat), auch Eisenoxyduloxydverbindg. Auch Kieselgehalt manchmal erheblich
Fette	nicht näher bekannt, aber reichlich vorhanden	reich an freien Fettsäuren, Kp. der Phytosteringruppe stets vorhanden, auch Lezithin verbreitet, wahrscheinlich auch Zerebrine	nicht genauer bekannt
Kohlehydrate	Stärke, Glykogen, Cyanophyci Chitin, aber fraglich	Pilzschleim, gummiartige Kohlehydrate, Mannit, Mykose, Dextrose	Lichenin, Isolichenin, Everniin, Erythrit (als Ester), Usnein
Zellwand	bei Grünalgen Zellulose, bei Cyanophyceen Chitin, aber fraglich	Membran gibt keine Zellulosereaktion, enthält stets Chitin	Chitingehalt mehrfach nachgewiesen, aber sehr schwankend; Cellulose wahrscheinlich vorkommend. Pentosane vorhanden

	Algen (mit spezieller Rücksicht auf Chlorophyceen u. Phycchromaceen)	Pilze (bes. Askomyzeten)	Flechten
Protein- stoffe	Rohprotein ziemlich reichlich. Chemische Beschaffenheit nicht näher bekannt	Robprotein sehr reichlich, die dasselbe bildenden Stoffe nicht näher bekannt	nicht bekannt
Fer- mente	proteolytische Fermente, Invertasen, Diastasen	Fermente fast aller Typen vorhanden	außer Diastasen nichts bekannt
Basen	nicht bekannt	Basen der Trimethylammoniumgruppe.	nicht bekannt
Säuren	Oxalsäure	Fumarsäure, Oxalsäure, Weinsäure?	Fumarsäure, Oxalsäure, Weinsäure?
Gerb- stoffe	anscheinend ziemlich verbreitet	selten und nur in geringen Mengen.	vorhanden
Farbstoffe	Chlorophyll, in den Phycchromaceen Phycocyan, daneben Karotine	kein Chlorophyll, bisweilen Karotine und andere chemisch nicht näher bekannte Stoffe	Chlorophyll, auch Phycocyan, manchesmal Karotine.
Flechten- stoffe	nicht vorhanden	nicht vorhanden	vorhanden <sup>1)</sup>

Aus dieser, wenngleich sehr lückenhaften Zusammenstellung, geht doch mit Bestimmtheit hervor, daß die chemischen Bestandteile der Flechten durchaus nicht die einfache Summe der in den Algen und Pilzen vorhandenen Stoffe sind, sondern daß durch die Symbiose tiefgreifende Änderungen in der Zusammensetzung und im Stoffkreislauf der zusammenlebenden Organismen bedingt werden. Insbesondere scheint der Pilzsymbiont in höherem Grade hiervon berührt zu werden als die Alge. So hat man an den Hyphen mannigfaltige Ausscheidungen: kohlsauren Kalk, oxalsauren Kalk, harzartige Stoffe und insbesondere jene merkwürdige Gruppe spezifischer Substanzen getroffen, welche als Flechtenstoffe<sup>2)</sup> schon lange bekannt und Gegenstand vielfacher chemischer Untersuchungen gewesen sind. Diese Körper haben sauren Charakter und sind häufig Farbstoffe (von gelber Farbe). Von einigen ist eine nahe Beziehung zum Orcin (1,3 dioxy 5 methyl benzol), Betaorcin (1,3 dioxy 2,5 dimethyl benzol) und zur Orsellinsäure (2 methyl 4,6, dioxybenzoesäure 1) nachgewiesen. Orcin selbst kommt auch als solches in Flechten (*Rocella*, *Leca-*

<sup>1)</sup> Lit. Czapek, Biochemie d. Pflanzen. 1905. — Zopf, die Pilze. 1890. — Zellner, Chemie d. höheren Pilze. 1907. — Wester, Studien über das Chitin [Dissert.]. Groningen 1909.

<sup>2)</sup> Lit. Beilstein. 3. Aufl. Bd. 2 u. Ergänzungsbd. 2. — Zopf, die Flechtenstoffe. 1907. — Czapek, Biochem. der Pflanzen. II. p. 501 ff.

nora) vor. Andere Körper dieser Gruppe zeigen wieder eine ganz andere Konstitution, wenn auch aromatischer Natur (so z. B. die in *Evernia vulpina* vorkommende Vulpinsäure und die in *Evernia prunastri* beobachtete Pinastrinsäure), noch andere dürften hingegen von aliphatischer Struktur sein wie die weitverbreitete Usninsäure. Meist liegen diese Stoffe in freiem Zustand, bisweilen auch als Ester des Erythrits vor. Im ganzen sind etwa 140 derselben unterschieden, wenn auch nicht näher studiert, doch dürfte eine genauere Untersuchung ihre Zahl verkleinern; etwa fünfzig sind genauer untersucht, von einigen wenigen besitzt man die Konstitutionsformeln.

Das Merkwürdige liegt nun darin, daß weder bei den Algen noch bei den Pilzen je ein Stoff gefunden worden ist, welcher den Flechtenstoffen zugezählt werden könnte. Ja nicht einmal irgendwelche Stoffe, von denen aus die Bildung jener Körper ihren Ausgang nehmen könnte, ließen sich bisher auffinden. Ebenso dunkel wie ihre Herkunft ist auch ihre biochemische Bedeutung. Einerseits betrachtet man sie als exkrementäre Stoffe, da sie häufig sowie oxalsaurer Kalk an den Hyphen ausgeschieden werden, andererseits hält man sie für Antiseptica, welchen irgend eine biologische Bedeutung zukommt. Hier liegt noch ein weites Feld pflanzenchemischer Forschung fast unbebaut. Auch sonst sind die chemischen Vorgänge der Flechtensymbiose noch wenig bekannt. Das eine steht wohl fest, daß der chlorophyllhaltige Algensymbiont Kohlenstoff assimiliert und daß die gebildeten Kohlehydrate teilweise dem Pilz zugute kommen. Der letztere mag vielleicht den meist im Innern des Thallus vorhandenen Algen Mineralstoffe und Wasser liefern. Völlig dunkel ist die Herkunft und die Gewinnung des Stickstoffs, insbesondere bei den auf nacktem Gestein lebenden Formen. Zwar scheint aus Kulturversuchen<sup>1)</sup> hervorzugehen, daß gewisse Flechtenalgen (*Nostoc*) den Luftstickstoff assimilieren können; auch bei manchen höheren Pilzen ist die Bindung atmosphärischen Stickstoffs höchst wahrscheinlich. Es ist aber doch auch die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß die auf Gestein lebenden Flechten das Ammoniak der atmosphärischen Luft zur Deckung ihres Stickstoffbedarfes heranziehen können.

Die vierte Gruppe symbiontischer Pflanzen ist die größte und in chemischer Beziehung mannigfaltigste; sie umfaßt die auf Pflanzen schmarotzenden Pilze, und wir wollen nun an einigen Beispielen den Chemismus des eigentlichen Parasitentums näher studieren. Wir haben hier die Möglichkeit, etwas tiefer einzudringen, da uns in einigen Fällen die Zusammensetzung der beiden Symbionten mit hinreichender Genauigkeit bekannt ist. Beginnen wir mit dem allbekannten Mutterkorn (*Claviceps purpurea*) und dem Roggenkorn (*Secale cereale*), aus dem es sich entwickelt.

<sup>1)</sup> Heinze, Centralbl. f. Bakt. Bd. II. p. 16.

	Mutterkorn	Roggenkorn
Fett	Fett 30 %, flüssig, Olein, Palmitin, Butyrin, Glyceride von Oxysäuren, Cholesterin, Ergosterin	Fett 1,7 %, flüssig, Olein, Palmitin, Stearin, Cholesterin, Lecithin, Galaktin (0,5 %)
Kohlehydrate	Mykose 1 %, Mannit, Dextrose, amorphe Kohlehydrate	Dextrose ?, Saccharose (2—8 %), Stärke ca. 60 % Laevulin (Synanthrose) im jungen Fruchtknoten bis 45 %, später auf 5—6 % abnehmend. Laevosin ( $4 C_6H_{10}O_5 + H_2O$ ), Secalose ( $\beta$ Laevulin) $C_{18}H_{32}O_{16}$ im unreifen Korn 2—3 %; Secalan (gummiartig), $\alpha$ und $\beta$ Amylan (Dextrine)
Zellwand	Keine Zellulose, hingegen Chitin 2,3 %	Cellulose, Araban, Xylan, Methylpentosan, Metaraban ?, Rohfaser 2,2 %
Proteinstoffe	Proteinstoffe (nicht untersucht) ca. 2 %	Proteide 8,6 %, in Alkohol lösl. Gliadin, Glutenin, weniger Conglutin (Edestin)
Fermente	Diastase, Lipase, Emulsin	Diastase
Basen	Methylamin, Trimethylamin, Cholin, Betain, Ergotinin (= Kornutin, Secalin etc.) $C_{35}H_{39}N_5O_5$ und Hydroergotinin (= Ergotoxin) $C_{35}H_{41}N_5O_6$ . Ferner Vernin $C_{16}H_{20}N_8O_8 + 3H_2O$ etc. Oxyphenylaethylamin und Ergothionin $C_9H_{15}O_2N_3S + 2H_2O$	Cholin (Lecithin)
Säuren	Milchsäure, Leucin, Asparagin? Sekalinaminosulfosäure $C_{15}H_{26}O_{15} (NH_2) (SO_3H)$ , Sekalonsäure $C_{14}H_{14}O_6$	nicht bekannt
Farbstoffe	Sklerojodin, Sklererythin, Fuskosklerotinsäure, Skleroxanthin, Sklerokristallin	nicht vorhanden
Asche	3—9 %	1,8—2,3 %
Wasser (lufttrocken)	4—10 % <sup>1)</sup>	6—10 % <sup>2)</sup>

An dieser Zusammenstellung ist vor allem auffallend die fundamentale Verschiedenheit in der chemischen Zusammensetzung der beiden Symbionten. Ohne zunächst darauf einzugehen, sei als nächstes

<sup>1)</sup> Zellner, Chemie d. höheren Pilze. 1907. Ferner Chem. Zentralbl. 1909. II. 833 u. 1474.

<sup>2)</sup> Wehmer, Pflanzenstoffe. 1911. p. 58.

Beispiel der Maisbrand (*Ustilago Mayds*) und sein Wirt der Mais betrachtet:

	Maisbrand	Mais
Fett	Fett 1,4 ‰, ergosterinartige Stoffe, Lecithin, hauptsächlich flüssige Fettsäuren, nicht näher untersucht	Fettes Öl, im Samen 4–5 ‰, Sitosterin, Lecithin, hauptsächlich flüssige Fettsäuren: Ölsäure, Linolsäure, aber auch Palmitin- und Arachinsäure neben anderen noch zweifelhaften Säuren
Kohlehydrate	Mannit, Erythrit (zus. 0,8 ‰) Glukose, gummiartiges Kohlehydrat (als Kaliverbindung)	Saccharose, Invertzucker, Stärke (bes. im Korn), dextrinartiges Kohlehydrat
Zellwand	in Alkali lösliche Membransubstanzen, Chitin, keine Cellulose	Zellulose, Xylan, Galaktan, Arabinoxylan (Pentosane reichlich)
Proteinstoffe	Wenig wasserlösl. Eiweiß, sonst nichts bekannt	Zein (Glutenfibrin), Edestin (Phytovitellin); Maysin, ein spezif. Eiweißkörper; Maisalbumin
Fermente	invertierendes Ferment, fettspaltendes Ferment	Fettspaltendes Ferment, Diastase, Maltase, peptolytisches Ferment (sämtlich in der Frucht)
Basen	Ustilagin (kristallisierend), amorphe Base	nichts bekannt
Säuren	eine kristallisierende, spezif. Säure	Milchsäure (Spur im Samen), Mayzensäure (spezif. Substanz), Phytin (Anhydrooxymethylen-di-phosphorsaures oder inosit-hexaphosphorsaures Calcium und Magnesium)
Gerbstoffe Farbstoffe	Gerbstoff und ein Phlobaphen vorhanden	Gerbstoff (im Korn)
Sonstiges	Harz	äther. Öl (im Korn)
Asche	4,1 ‰, arm an Kieselsäure <sup>1)</sup>	Asche reich an Kieselsäure (bes. bei Blättern und Stengel) <sup>2)</sup>

Auch hier zeigt sich eine tiefgehende Verschiedenheit in der chemischen Zusammensetzung.

Nun sei noch ein Baumschmarotzer (*Trametes suaveolens*) und sein Wirt (Salixarten) betrachtet:

<sup>1)</sup> Zellner, Monatshefte f. Chemie. 1910. p. 441.

<sup>2)</sup> Wehmer, Pflanzenstoffe. 1911. p. 38.

	Trametes	Weide (haupts. Rinde und Holz)
Fette	Fett, ergosterinart. Stoffe	nichts bekannt
Kohlehydrate	Mykose, Glukose, gummiartiges Kohlehydrat, keine Ligninsubstanz, keine Zellulose, Pentosane	Ligninsubstanz
Gerbstoffe	Phlobaphen, Gerbstoff	Gerbstoff (bes. in d. Rinde)
Harz	vorhanden	vorhanden
Fermente	diastatisches F., glykosidspaltendes F., invertierendes F., maltosespaltendes F.	Salicase (in den Blättern)
Sonstiges	flüchtiger, nach Anis riechender Stoff <sup>1)</sup>	Salicin (Glukosid) <sup>2)</sup>

Vergleicht man nunmehr diese Pflanzenanalysen zusammengehöriger Wirt- und Gastpflanzen, so ist das Hauptergebnis dieser Vergleichung, daß die wenigsten Stoffe unverändert aus dem Wirt in den Gast übergehen. Dies findet nur bei einigen sehr verbreiteten Stoffen wie Traubenzucker, Fettsäuren, Mineralstoffen etc. statt. Die chemische Zusammensetzung der Pilze ist also vor allem andern durch ihre systematische Stellung bestimmt. Darauf weisen viele chemische Eigentümlichkeiten hin, welche die genannten Pilze sowohl miteinander als auch mit nicht parasitischen Pilzen gemeinsam haben wie die chitinhaltige Gerüstsubstanz, Fette mit freien Ergosterinen und hohem Gehalt an freien Fettsäuren, Mykose, Mannit, Trimethylamin und Trimethylammoniumbasen etc., andererseits die Abwesenheit von Stärke, Glukosiden und eigentl. Alkaloiden.

In zweiter Linie ist das Substrat bestimmend. Insbesondere zeigt sich die Enzyymbildung der Parasiten abhängig von der chemischen Beschaffenheit seines Wirtes. So z. B. enthalten die auf Bäumen lebenden Pilze übereinstimmend glykosidspaltende Fermente, Diastasen und Maltasen, welche in Holz und Rinde befindliche Stärke und Glukoside abbauen, das Mutterkorn enthält eine Diastase, welche die Stärke des Kornes hydrolysiert, der Maisbrand eine Invertase, welche den reichlich im Mais vorkommenden Rohrzucker spaltet usw. Aber auch andere Stoffe können aus dem Substrat — wenn auch unter chemischer Veränderung — aufgenommen werden; dies ist besonders auffällig bei den Pilzen, welche auf harzreichen Hölzern leben, wie z. B. bei

<sup>1)</sup> Zellner, Monatshefte f. Chemie. 1907.

<sup>2)</sup> Wehmer, Pflanzenstoffe. 1911. p. 125.

*Polyporus pinicola* oder *officinalis*, bei welchem letztern der Harzgehalt bis zu 60 Proz. steigen kann.

Drittens gibt es Stoffe spezifischer Art, welche nur ganz vereinzelt vorkommen, wie z. B. mehrere Substanzen des Mutterkorns, Ustilagin und Erythrit des Maisbrandes u. a.

Was die Art des Angriffes anbelangt, so sind wir durch zahlreiche Arbeiten ziemlich darüber aufgeklärt, daß dieser vorzugsweise fermentativer Natur ist; einige dieser Fermente wandern in den Wirt hinüber und bringen dort unlösliche Stoffe in lösliche Form (Diastasen, Cytasen), bei anderen ist es wahrscheinlich, daß sie Endoenzyme sind (Lipasen?), bei anderen ist es fraglich, ob sie im Wirt oder im Gast oder in beiden tätig sind. Da offene Anastomosen zwischen Pilz und Nährpflanze meines Wissens nicht beobachtet worden sind, vielmehr die mikroskopische Beobachtung zeigt, daß der Zellinhalt der in das fremde Gewebe eindringenden Hyphen bis in die feinsten Endigungen hinein die charakteristischen Eigenschaften des Pilzplasmas aufweist, so ist es sicher, daß kein direkter Safttritt aus dem Wirt in den Pilz erfolgt, sondern alle Substanz auf osmotischem Wege transportiert und im Pilz rasch umgewandelt wird (wenn dies nicht schon früher geschehen ist), da man gewisse Stoffe (Stärke, Rohrzucker, Glykoside, Gerbstoff), welche in erheblichen Mengen in dem umgebenden Gewebe der Nährpflanze sich vorfinden, im Pilzgewebe nicht nachweisen kann.

Außer der enzymatischen Wirkung und der Osmose müssen aber noch andere Prozesse vor sich gehen, da auch der Übergang von Stoffen aus dem Wirt in den Pilz nachgewiesen ist, deren Transport durch diese beiden Kräfte nicht erklärt werden kann. So ist z. B. bekannt, daß Baumpilze, welche auf harzreichen Substraten leben, große Mengen (bis über die Hälfte ihres Eigengewichtes) an Harzen enthalten. Dies ist um so auffallender, als die Harze keine Nährstoffe sind, und erweckt den Anschein, als ob dieselben mit anderen Stoffen gleichsam als Ballast in den Pilz hinüberwandern und sich in diesem (unter chemischer Veränderung) allmählich anreichern, während die Nährstoffe verbraucht werden. Dadurch ist natürlich eine biologische Funktion dieser Stoffe nicht ausgeschlossen.

Mit der Auflösung und Ansaugung von Stoffen aus der Nährpflanze scheint die Einwirkung des Pilzes auf sein Substrat nicht erschöpft zu sein. Es ist höchstwahrscheinlich, daß außer den Fermenten auch andere Stoffe, welche gewissermaßen Exkreme der Pilze sind, abgesondert werden. Diese Stoffe können indifferenten Natur oder sie können für den Gast giftig sein. Entweder saugt der Pilz den Wirt aus, d. h. er entzieht ihm Stoffe, ohne ein Äquivalent dafür zu bieten, doch auch ohne Gift auszuscheiden; Zersetzung und Zerstörung sind die natürliche Folge, doch muß dieser Prozeß nicht mit auffälliger äußerer Veränderung verbunden sein. Hierher gehören z. B. viele Baumpilze. Oder der Pilz vergiftet seinen Wirt, d. h. er scheidet Stoffe aus, welche pathologische Wachstumserscheinungen (Schrumpfungen, Krebse,

Gallen etc.) hervorrufen. Welcher Art diese Stoffe sind, welche den Bakterientoxinen ähnlich zu wirken scheinen, läßt sich nicht mit Bestimmtheit sagen. Erwägt man jedoch, daß in den der vorigen Gruppe angehörigen Pilzen keine, wohl aber in den krankhaften Wachstumsformen hervorrufenden Arten, wie Mutterkorn, *Claviceps microcephala*, Maisbrand, giftige Basen gefunden wurden, so drängt sich die Vermutung auf, daß es diese letzteren sind, deren Ausscheidung den Reiz zu krankhaftem Wachstum darstellt.<sup>1)</sup>

Was die eigentlichen Pilzgallen anbelangt, so hat die nähere Untersuchung der von *Exobasidium Vaccinii* Woron. hervorgebrachten, sehr auffälligen Gallenbildungen auf den Blättern der Alpenrose (*Rhododendron ferrugineum*) ergeben, daß die chemischen Unterschiede zwischen den Blättern und den Gallen — qualitativ betrachtet — sehr gering sind, daß hingegen quantitativ bedeutende Differenzen zu beobachten sind: die Galle ist ärmer an Terpenen und Harz, Chlorophyll und Gerbstoff, hingegen reicher an Zucker (Invertzucker) und amorphen Kohlehydraten sowie an organischen Säuren. Es scheint eine Anreicherung osmotisch wirksamer Stoffe stattzufinden.<sup>2)</sup>

Sehr wenig bekannt sind die chemischen Prozesse, welche mit den angesaugten Nährstoffen in den Pilzen sich abspielen. Am ehesten können wir uns eine Vorstellung von der Umwandlung der Kohlehydrate machen. Da es sichergestellt ist, daß das Endprodukt des enzymatischen Abbaues der in den Wirtspflanzen vorhandenen Kohlehydrate hauptsächlich Traubenzucker ist, so muß wohl von diesem die Bildung des Mannits, der Mykose und der Polysaccharide ihren Ausgang nehmen. Daß auch hierbei (reduzierende und revertierende) Fermente mitspielen, ist wohl sehr wahrscheinlich. Was die Verarbeitung der Fette betrifft, so steht jedenfalls die Tatsache, daß die Pilzfette reich an freien Säuren sind und daß fettspaltende Fermente in sehr allgemeiner Verbreitung nachgewiesen wurden, mit diesem Vorgang im Zusammenhang, ohne daß sich jedoch etwas Bestimmteres darüber sagen ließe. Bezüglich der Verarbeitung der anderen aus dem Substrat aufgenommenen Stoffe (z. B. Eiweißkörper, aromatische Spaltungsprodukte der Glykoside, Gerbstoffe, Mineralsubstanzen etc.) können derzeit kaum Vermutungen ausgesprochen werden.

Wie oben angedeutet, scheint ein wesentlicher Unterschied zwischen saprophytischer und parasitischer Lebensweise — chemisch genommen — nicht zu bestehen. Wenn dies auch in vielen Beziehungen begreiflich erscheint, so ist doch andererseits zu erwarten, daß der Angriff auf den lebenden Organismus schärfere Mittel erfordert wie der auf den toten und daß wir bei Verfeinerung der Methodik doch auf Unterschiede kommen dürften.

Bezüglich der beiden letzten Gruppen symbiontischer Pflanzen können wir uns kürzer fassen. Die Hemiparasiten besitzen Chloro-

<sup>1)</sup> Bezügl. des Vorausgehenden siehe Zellner, Monatsh. f. Chemie. 1910.

<sup>2)</sup> Noch unveröffentlichte Untersuchung des Verfassers.

phyll und können daher einen Teil der ihren Körper aufbauenden Stoffe durch Assimilation erzeugen (so z. B. die Mistel, viele Rhi-  
 nanthaceen), während die Holoparasiten (z. B. *Orobanche*, *Lathraea*,  
 die Rafflesiaceen) bezüglich ihres gesamten Stoffbedarfes auf ihren  
 Wirt angewiesen sind. Die beiden Gruppen sind übrigens nicht  
 scharf geschieden. Unsere chemischen Kenntnisse von diesen bei-  
 den Gruppen sind sehr lückenhaft, obwohl sich der Untersuchung  
 hier keine besonderen Schwierigkeiten entgegenstellen dürften.  
 Was die Halbparasiten anbelangt, so dürfte es sich in erster Linie  
 um die Beschaffung der unorganischen Nährstoffe handeln. Diese  
 Pflanzen haben meist wenig oder gar nicht entwickelte Wurzeln,  
 so daß sie aus dem umgebenden Erdreich keine Salze aufnehmen  
 können. Statt dessen besitzen sie eigentümliche Saugapparate —  
 Haustorien —, mittels deren sie anderen Pflanzen oder anderen  
 Individuen ihrer Art Säfte entziehen. In einem Falle, nämlich bei  
 der Mistel (*Viscum*) ist eine Untersuchung der Mineralstoffe im  
 Vergleich zu denjenigen der Wirtspflanzen angeführt worden.

	Von <i>Viscum</i> befallenes Holz der			<i>Viscum</i> auf		
	Pappel	Robinie	Tanne	Pappel	Robinie	Tanne
Rindenasche	3.04	2.06	1.61	3.46	2.13	3.14
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	4.77	3.45	7.89	26.29	12.03	13.11
SO <sub>3</sub>	1.49	0.78	2.80	2.09	2.74	3.35
SiO <sub>2</sub>	5.81	11.77	2.03	4.79	6.41	1.22
Cl	1.64	1.73	1.27	1.47	2.02	Spur
CaO	66.47	75.04	67.43	32.56	45.39	27.13
MgO und Mn <sub>3</sub> O <sub>4</sub>	8.20	2.51	7.12	9.21	6.72	12.19
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	2.38	1.88	1.02	5.41	2.20	1.52
K <sub>2</sub> O	6.56	2.35	8.40	16.09	15.90	30.79
Na <sub>2</sub> O	2.68	0.47	2.03	2.04	2.59	Spur <sup>1)</sup>

Es zeigt sich, daß die Aschenstoffverhältnisse der Mistel  
 ziemlich unabhängig von denen der Wirtspflanzen sind und mehr  
 Ähnlichkeit mit denjenigen grüner Pflanzenteile als denen des  
 Holzes besitzen. Dies geht besonders aus den relativ hohen Werten  
 für Phosphorsäure und Kali hervor bei gleichzeitiger Erniedrigung  
 des Kalkgehaltes. Ganz ähnliches findet man auch bei der Klee-  
 seide (einem Holoparasiten); die Asche<sup>2)</sup> derselben ist weit reicher  
 an Kali, meist auch an Phosphorsäure, hingegen ärmer an Kalk

<sup>1)</sup> Czapek, Biochemie der Pflanzen. 1911. II. p. 813.

<sup>2)</sup> Wehmer, Pflanzenstoffe. 1911. p. 641.

als die ihrer Wirtpflanzen (Klee, Nessel, Hanf). Da der Parasit mit seinem Wirt in osmotischer Verbindung steht, so müssen aus physikalischen Gründen auch andere Stoffe außer den Mineralsubstanzen in den Gast übergehen, welche dem letzteren zugute kommen können, selbst dann, wenn er derselben nicht unbedingt bedarf. In manchen Fällen scheint es aber, daß Substanzen mit aufgenommen werden, welche für den Parasiten schädlich sind. So ist es wohl zu erklären, daß die Mistel auf Pappeln, Tannen und Äpfelbäumen vorzüglich, auf Birken, Buchen und Platanen gar nicht gedeiht. Bei den Holoparasiten ist es selbstverständlich, daß sie ihren Wirt mit Hilfe von Fermenten auch hinsichtlich organischer Nährstoffe ausbeuten, und in einem Falle (bei der Kleeseide, *Cuscuta*)<sup>1)</sup> ist das Vorhandensein einer Diastase und einer Zytase in den Haustorien auch tatsächlich nachgewiesen.

Erwähnenswert wäre noch, daß man in den meisten phanerogamen Holoparasiten (*Monotropa*, *Lathraea* u. a.) Stärkekörner antrifft, welche durch Jodlösung nicht blau, sondern wein- oder braunrot gefärbt werden. Dieselben scheinen wasserreicher und weniger hoch kondensiert zu sein wie gewöhnliche Stärke. Sie werden als Amylodextrinstärke bezeichnet, sind aber nicht auf parasitische Pflanzen beschränkt.<sup>2)</sup>

Im Ganzen sind wir über die chemischen Vorgänge bei der Symbiose höherer Pflanzen noch wenig orientiert und es liegt hier noch ein weites Feld biochemischer Forschung fast un bebaut. Doch ist bei dem wachsenden Interesse für pflanzenchemische Probleme mit Bestimmtheit zu hoffen, daß wir unter weiterer Vervollkommnung der pflanzenchemischen Analyse und mit Heranziehung physikalisch-chemischer Methoden in absehbarer Zeit in die chemischen Prozesse der Pflanzensymbiose einen näheren Einblick gewinnen werden als er uns gegenwärtig möglich ist.

---

<sup>1)</sup> Wehmer, Pflanzenstoffe. 1911. p. 641.

<sup>2)</sup> Euler, Pflanzenchemie. 1908. I. p. 60.

---

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [BH\\_28\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Zellner Julius

Artikel/Article: [Die Symbiose der Pflanzen als chemisches Problem. 473-486](#)