

Symbiose und Krankheit bei den Pflanzen

Autor(en): **Jaag, Otto**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali**

Band (Jahr): **123 (1943)**

PDF erstellt am: **05.08.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-90440>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Symbiose und Krankheit bei den Pflanzen

Von

Prof. Dr. OTTO JAAG, Zürich

Im Jahre 1867 stellte SIMON SCHWENDENER die aufsehenerregende Behauptung auf, dass die Flechten (Lichenes) nicht einen Formenkreis einheitlicher Pflanzen darstellen, sondern dass jeder Flechtenkörper als ein Doppelwesen aufzufassen sei, zusammengesetzt aus zahlreichen Zellen einer Alge und einem Pilz, die beide in inniger Gemeinschaft zusammenleben.

Seither gelang sowohl die pilzfreie Kultur vieler Flechtenalgen als auch die algenfreie Kultur zahlreicher Flechtenpilze; Schritt für Schritt vervollkommneten sich bis in die neueste Zeit hinein die Versuche, durch künstliche Vereinigung von Algen und Pilzen Flechtenkörper zu erlangen, und wenn bisher diesen Versuchen auch noch nicht ein voller Erfolg beschieden war, so dürften wir doch nicht mehr weit davon entfernt sein, in vitro Flechten synthetisch aufbauen zu können, die nach Aussehen und innerem Aufbau den in der Natur gewachsenen Formen vergleichbar sind. Jedenfalls kann heute die Doppelnatur der Flechten als bewiesen betrachtet werden.

In welchem Verhältnis stehen die beiden Partner zueinander? In dieser Frage gehen die Meinungen weit auseinander. Zahlreiche Theorien, die alle auf bestimmte Erscheinungen im Flechtenleben gegründet sind, stehen sich zum Teil diametral gegenüber. Im Vorliegenden soll der Versuch gemacht werden, sie alle auf einen gemeinsamen Nenner zu bringen.

Am verbreitetsten ist zurzeit die Ansicht, dass in der Flechtengemeinschaft die beiden Partner in einem harmonischen Verhältnis zusammenleben, dass jeder dem andern das gebe, was dieser brauche und dass durch diese mutualistische Symbiose eine physiologische Einheit entstehe, dank deren das Doppelwesen im Kampf

ums Leben erfolgreicher sei als jeder der beiden Partner für sich allein. Diese Auffassung wird durch folgende Tatsachen gestützt: Der Pilz, der in seinem dichten Hyphengeflecht Wasser und, darin gelöst, Mineralstoffe mit starken Kräften zurückhält, liefert der Alge einen Teil der Bausteine, aus denen sie Kohlehydrate, Eiweiss usw. aufzubauen vermag, die nicht nur sie allein, sondern auch den Pilz ernähren. Im weiteren ist auf einen bisher völlig unberücksichtigt gebliebenen, für die Flechtenbildung aber ausschlaggebenden Faktor, den wirksamen Lichtschutz, hinzuweisen, den die Algen im Pilzgeflecht geniessen. Ohne diesen Schutz wären aerophile Grünalgen, die fast ohne Ausnahme Schattenformen sind und unter direkter Besonnung rasch zugrunde gehen, nicht fähig, an den Wuchsorten der Flechten zu gedeihen. Dank ihm aber erlangen die Flechten neue Fähigkeiten, die ihnen erlauben, die unwirtlichsten Standorte, die auf unserm Planeten vorkommen, zu besiedeln.

Dieser Auffassung einer mutualistischen Symbiose stehen hauptsächlich zwei weitere Theorien gegenüber, die beide in der Flechtengemeinschaft nicht eine mutualistische, sondern eine antagonistische Symbiose sehen wollen. Nach der einen dieser Auffassungen muss der Flechtenpilz als der Parasit der Alge betrachtet werden, während nach der zweiten in umgekehrter Weise der Pilz der gebende, die Alge der nehmende Teil ist, dass also, so paradox dies klingen mag, die grüne, autotrophe Alge als der Parasit des chlorophyllfreien, heterotrophen Pilzes zu betrachten wäre.

Für die erstere dieser Auffassungen spricht die Tatsache, dass in Flechten auf nacktem Gestein der Pilz gar keine andere Möglichkeit hat, als mittels Appressorien und Haustorien seine Nahrung vollständig aus den Assimilationsprodukten der Alge zu ziehen. Nekrotische Zonen, Haufen abgetöteter Algen im Flechtenthallus deuten ebenfalls auf einen Parasitismus des Pilzes auf den Algen hin. Die auffallende Erscheinung, dass Algenzellen, die vom Pilz befallen werden, lebenskräftiger aussehen, sich rascher teilen und mitunter ein Mehrfaches ihrer natürlichen Grösse erreichen können, wird zu erklären versucht durch die Annahme eines Abhängigkeitsverhältnisses, in dem (dem Helotismus der Römer vergleichbar) die Alge vom Pilz « gut gehalten » werde, um von ihm um so besser ausgenützt werden zu können.

Die nach der andern Seite hin extreme Auffassung eines Parasitismus der Alge auf dem Pilz fusst auf der Tatsache, dass Flech-

tenalgen in rein mineralischen Nährlösungen nur mit Mühe zur Entwicklung zu bringen sind, während eine Zugabe von Zucker, Aminosäuren, Pepton usw. ihr üppiges Wachstum zur Folge hat. Es wird dabei angenommen, dass der Pilz die Alge mit diesen Stoffen, die er selbst zum grössten Teil aus dem Substrat ziehe, versorge.

Allen diesen Theorien haftet viel anthropozentrische Betrachtungsweise, viel Spekulation an, und unsere Aufgabe besteht nun darin, die Erscheinungen, auf denen sie basieren, kritisch zu prüfen, durch neue Beobachtungen zu vertiefen und zu versuchen, die Flechtengemeinschaft biologisch besser zu fassen. Dabei müssen wir weniger vom fertig ausgebildeten Flechtenkörper als vielmehr von den ersten Anfängen der Lichenisation ausgehen.

Flechten können auf sozusagen jedem festen Substrat entstehen, vorausgesetzt, dass der Wuchsort unter verhältnismässig starker Belichtung stehe. Je reicher der Lichtgenuss, um so vollkommener und typischer ist der Flechtenkörper ausgebildet. An lichtschwachen Stellen dagegen kommen Flechten nicht zur Entwicklung, oder sie bleiben auf der Stufe der Halbflechten, pulverig-staubiger « *Lepraria* »-Formen, stehen. Dies sind aber nicht lichtscheue Organismen, wie vielfach angenommen wird; im Gegenteil, sie wuchsen nur deshalb nicht zu fertigen Flechten heran, weil ihnen das Licht fehlte. In Parkanlagen, Friedhöfen usw. unserer Städte und Dörfer finden wir meist die dem Lichte zugekehrte Seite von Bäumen und Gedenksteinen von Flechtenwuchs bedeckt. Auf der der direkten Besonnung abgewandten Seite dagegen fehlen diese. Dort finden wir einen grünen Belag freier Algen. Nicht dass dort der Pilzpartner fehlen würde. Die Grosszahl der Algenzellen ist auch hier von Pilzen befallen. Vieltausendfach wird Flechtenbildung versucht. Aber allen diesen Versuchen ist der Erfolg versagt, weil der Lichtgenuss des Wuchsortes zu gering ist. Im Tropengebiet, wo die am Boden einfallende Lichtmenge im allgemeinen geringer ist als in unsern Breiten (Absorption der Strahlung in einer dichten Wasserdampfhülle), wird der Lichtgenuss erst recht zum begrenzenden Faktor der Flechtenbildung.

Ist hinsichtlich der Belichtung ein Standort der Flechtenbildung günstig, so entscheidet sein Benetzungsgrad darüber, ob Flechten entstehen können oder nicht. Auf dem nackten Gestein

z. B. gelangen in der grossen Mehrzahl der Fälle Flechten nur zur Entwicklung an Stellen, die ausser von Nebel und Tau nur von dem an Ort und Stelle niedergehenden Regen benetzt werden, während in den hinsichtlich der Dauer der Benetzung begünstigten Abflussbahnen des Riesel- und Sickerwassers (Tintenstriche) freie Algen vorkommen. Im Grenzgebiet zwischen diesen beiden Arealen der Flechten und der Algen zeigen sich insofern Anfänge der Lichenisation, als Pilzmyzelien in die Algenlager hineinwachsen, Zelle um Zelle befallen und abtöten, so dass schliesslich nur die tote Lagergallerte zurückbleibt. In diesem Gebiet mittleren Benetzungsgrades führt also der Befall durch parasitische Pilze zu einer Krankheit der Algen mit letalem Ausgang, während in dem unmittelbar daneben liegenden trockeneren Gebiete der Befall durch dieselben Pilze nicht den Tod der Alge zur Folge hat, sondern sie zu vermehrter Teilung und zu gesteigerter physiologischer Tätigkeit anregt und zur Bildung eines Flechtenkörpers zwingt. Diese Verhältnisse lassen sich in der Weise deuten, dass im Gebiet des höchsten Benetzungsgrades der Tintenstriche die Algen gegen parasitische Pilze resistent sind, im trockensten Gebiet ausserhalb der Rieselwasserbahnen sind die Algen nicht resistent; aber sie erweisen sich gegenüber der Wirkung des Pilzbefalls als immun, während ihnen in dem dazwischenliegenden Grenzgebiet diese Immunität fehlt. Wir können nicht entscheiden, ob der Pilz in diesem Falle in einem höhern Grade virulent sei, oder ob die Alge über geringere Abwehrmittel verfüge, um sich des Pilzes zu erwehren, als im trockenen Areal. Diese Abhängigkeit der Wirkung des pilzparasitären Befalls vom Benetzungsgrad des Substrats findet aber verblüffend ähnliche Parallelen in der Pflanzenpathologie, z. B. bei der Welkekrankheit der Tomaten.

Die Vereinigung von Pilzen und Algen zu Flechten ist keine zufällige. Nur ganz bestimmte Pilze sind der Flechtenbildung fähig, und einem bestimmten Pilz ist immer eine ganz bestimmte Alge zugeordnet. Dies kann nichts anderes bedeuten, als dass der Flechtenpilz in der Wahl der zu parasitierenden Alge ausserordentlich wählerisch ist. Er steht in seiner Wirtswahl in keiner Weise hinter den höchst spezialisierten parasitischen Pilzen, z. B. den Uredineen u. a. zurück. Auch in dieser Hinsicht lässt sich der Befall von Algen durch Flechtenpilze in Parallele setzen zu demjenigen von parasitischen Pilzen auf höhern Pflanzen.

Damit eine Flechte sich bilden kann, bedarf es also zunächst des Befalls eines parasitischen Pilzes auf einer für ihn anfälligen Alge, darüber hinaus aber noch ganz bestimmter Umweltbedingungen, von denen es abhängt, was für ein Schicksal den beiden im Kampf stehenden Partnern beschieden ist. Am Anfang der Flechtensymbiose steht unzweifelhaft das parasitische Verhältnis zweier Organismen und dementsprechend ein Kampf der beiden um die Herrschaft über den andern. Unter diesem Gesichtswinkel müssen wir die Erscheinungen, die zu den zahlreichen Flechtentheorien geführt haben, betrachten.

1. Sicherlich liegt dem Angriff des Pilzes eine Art Anlockung, Stimulierung durch die zu befallende Alge zugrunde. Wir denken dabei an die Ausscheidung von Wuchsstoffen, Vitaminen oder Nährstoffen; beweisen können wir dies freilich vorläufig noch nicht; aber es ist nicht einzusehen, wie sonst der Pilz untrüglich den kürzesten Weg zu den Algenzellen fände und wo er die Kraft hernähme, die dichte Gallerte, in die sie (namentlich bei den Blaualgen) eingeschlossen sind, zu durchstossen. In andern Fällen pflanzlicher Symbiose, z. B. bei der Mykorrhiza der Waldbäume, sind solche, den Symbionten zum Angriff stimulierende Stoffe nachgewiesen worden (Phosphatide usw.). Eine solche Ausrichtung des Parasiten auf die Wirtspflanze ist aber keineswegs als ein besonderes Merkmal der Symbiose aufzufassen, liegt doch wohl in den meisten Fällen von Pilzparasitismus eine solche Stimulierung zugrunde: Zunehmende Feuchtigkeit nach dem Blattinnern beim Eindringen des Keimschlauchs durch die Spaltöffnung; zunehmende Konzentration ausgeschiedener Mineralstoffe bei der Durchdringung der Kutikula usw.

Ist die Infektion einer Alge einmal erfolgt, so trifft für die Flechten dieselbe Grundauffassung zu, wie sie in der Pflanzenpathologie und in der Human- und Veterinärmedizin gilt, dass ein lebender Körper, der von einem Parasiten befallen wird, mit allen verfügbaren Mitteln bestrebt ist, diesen abzuschütteln.

2. Wenn, wie wir bereits erwähnten, der durch den Pilzbefall auf der Flechtenalge ausgelöste Reiz zur Zellvermehrung, zu gesteigerter physiologischer Tätigkeit und zur Hypertrophie der befallenen Zellen in der Weise gedeutet wird, dass dies auf eine besondere Förderung (« gute Behandlung ») der Alge durch den Pilz

zurückzuführen sei, so kann dieser Anschauungsweise nicht zugestimmt werden. Alle derartigen Erscheinungen : Hypertrophie der befallenen Zellen, erhöhte Teilungsrate, erhöhte Temperatur, gesteigerte Assimilation usw. sind bekannt als ganz allgemeine Folgeerscheinungen pilzparasitären Befalls. Auch die Abhängigkeit solcher Reaktionen vom inneren Zustand der im Kampf stehenden Partner und von den Umweltbedingungen ist ein bekanntes Merkmal vieler Infektionskrankheiten. Dass ein geschwächter Körper gegen eine Infektion anders reagiert als ein gesunder, gilt beim Pflanzenpathologen wie beim Arzt als eine alte gesicherte Tatsache. Alle derartigen Erscheinungen im Leben der Flechten lassen sich zwanglos einfügen in die allgemeinen Äusserungen parasitären Befalls.

3. Zu den auffallendsten und zugleich verwirrendsten Erscheinungen, die der Befall einer Alge durch einen Flechtenpilz zur Folge hat, gehört die bei den meisten Flechten überaus weitgehende morphologische Veränderung, die, verglichen mit den beiden Partnern, der Flechtenkörper darstellt. Während bei mikroskopischer Betrachtung die Natur der Alge mehr oder weniger deutlich zu erkennen ist, zeigt sich der Pilz im Flechtenthallus derart verändert, dass es in den meisten Fällen bis heute nicht möglich war, ihn im System der Pilze einzuordnen. Dieser charakteristischen Form und ihrer auffallenden Konstanz ist es zuzuschreiben, dass die Flechten bis in die neuere Zeit hinein als eine besondere Klasse, als « Lichenes », neben Algen und Pilzen im System der blütenlosen Pflanzen fortbestehen konnten. Dies ist ja recht auffallend, nachdem sich doch gezeigt hat, dass Flechten nicht Arten im Linnéschen Sinne sein können, sind sie doch nichts anderes als das Produkt aus dem Befall eines parasitischen Pilzes auf einer Alge, zweier Pflanzen also, von denen jede ihre eigene Stammesgeschichte hinter sich hat. Auch die total neue Thallusform, die die Flechten charakterisiert, müssen wir deuten als eine Folge des parasitären Befalls. Sie stellt eine Morphose, eine « Mykomorphose » dar, die ihrer Formkonstanz wegen mit den hochentwickelten Insektengallen auf höhern Pflanzen verglichen werden kann.

Es fehlt wiederum nicht an Beispielen aus der Pflanzenpathologie, die unsere Auffassung stützen helfen. Ausserordentlich vielgestaltig treten dort in Form organischer, histologischer, zytolo-

gischer, morphologischer und physiologischer Veränderungen die Folgen eines Pilzbefalls auf höhern Pflanzen in Erscheinung. So verursacht der Befall der jungen Kohlpflanze durch den Pilz *Plasmodiophora brassicae* eine Hypertrophie der infizierten Zellen. Auf der durch den Erreger des Krebses (*Synchytrium endobioticum*) befallenen Kartoffelknolle werden nicht die befallenen Zellen selbst, sondern ihre Nachbarzellen zu vermehrter Teilung angeregt, woraus krebsige Geschwulste entstehen. Noch viel weiter geht die Auswirkung des parasitären Befalls bei der Zypressenwolfsmilch durch einen Rostpilz (*Uromyces pisi*), wobei der ganze Habitus der Wirtspflanze fast bis zur Unkenntlichkeit verändert wird. Nächstverwandte Pilze zeigen sich in der Wahl der Wirtspflanze, in dem zu befallenden Organ und in der Auswirkung (Mykomorphose) ausserordentlich verschieden (*Taphrina deformans*: Kräuselung und Verfärbung der Pfirsichblätter; *Taphrina pruni*: Deformierung der Zwetschgen; *Taphrina cerasi*: Hexenbesen auf dem Kirschbaum).

So müssen wir nicht erstaunt sein, wenn der Befall der Algen durch spezifische parasitische Flechtenpilze zu ausserordentlich vielgestaltigen und gleichzeitig formkonstanten Flechtenkörpern führt. In dieser Weise lässt sich auch die Morphologie und Anatomie der Flechten von der Seite der Pflanzenpathologie her erklären.

4. In der Vielgestaltigkeit der Flechtenkörper lässt sich ein allgemeines ordnendes, formgebendes Prinzip erkennen: die Tendenz, die Algenzellen in eine Lage zu bringen, in der sie das einfallende Licht optimal auszunützen vermögen. Die Flechten verhalten sich in dieser Hinsicht wie die meisten höhern Pflanzen, die durch Wachstumsvorgänge im Stengel, Blattstiel usw. die Lichtstellung der assimilierenden Organe regulieren. Da bei diesen Pflanzen Wuchsstoffe diese Regulation steuern, ist daran zu denken, dass die Placierung der Algen und damit die Formgestaltung der Flechten auf ähnliche, vom Licht gesteuerte und durch Wuchsstoffe ausgelöste Wachstumsvorgänge zurückzuführen ist. Auf diesem Wege wäre die Tatsache zu erklären, dass unter schwacher Belichtung Flechtenbildung unmöglich ist oder dass diese auf der Stufe der unvollständig durchgebildeten, « leprösen » Formen der sogenannten Halflechten stehen bleibt. Die vermuteten Wirkstoffe, deren Bildung von der Belichtung abhängig ist, sind aber

erst noch nachzuweisen, und es ist gegebenenfalls festzustellen, von welchem der beiden Partner und unter welchen Bedingungen sie gebildet werden.

5. Für den Fall der Flechten kann die Auffassung einer mutualistischen Symbiose zu Recht bestehen bleiben, wenn wir das Endergebnis dieser Vergesellschaftung zweier Organismen zum Kriterium ihres Abhängigkeitsverhältnisses wählen. Hinter ihr aber versteckt sich der dauernde Lebenskampf einer anfälligen Alge gegen einen aggressiven parasitischen Pilz.

Unter den mit Hinsicht auf die Flechten in den Vordergrund gerückten Gesichtspunkten sind nun weitere pflanzliche Vergesellschaftungen, die als Symbiose aufgefasst werden, zu prüfen.

Die Baummykorrhiza. Vielfach sind die feinen Wurzeln der Nadel- und Laubhölzer unserer Wälder von einem Mantel von Pilzfäden umhüllt. Diese dringen mehr oder weniger tief ins Rindengewebe der Wurzel ein und erfüllen dort die Zellen mit dichten Knäueln. Im Gegensatz zu den Flechten zieht diese Vergesellschaftung nicht eine auffällige Formveränderung des Doppelwesens nach sich. Wie dort ziehen auch hier beide Partner Nutzen aus ihrer Vereinigung. Aber auch bei der Baummykorrhiza steht am Anfang der Symbiose der Befall der Wirtspflanze durch einen parasitischen Pilz. Hypertrophie der befallenen Zellen und ihres Kerns, Abwehrreaktionen, die in der Abtötung und Verdauung der am weitesten vordringenden Hyphen und in der Zurückdrängung des Pilzes in Erscheinung treten, sind die sichtbaren Symptome des Kampfes beider Partner um die Herrschaft über den andern. Wie bei den Flechten entscheiden weitgehend die Umweltbedingungen und die momentane Disponiertheit, das gegenseitige Kräfteverhältnis beider Partner über den Ausgang dieses Kampfes. Wächst z. B. der Mykorrhizapilz unter ungünstigen Bedingungen (hoher pH-Wert des Waldbodens), so vermag ihn die Wirtspflanze abzuschütteln, wie umgekehrt der Pilz eine geschwächte Wirtspflanze abzutöten vermag.

Bakterienknöllchen der Leguminosen. Alle Hülsenfrüchtler haben die Fähigkeit, als Folge einer Bakterieninvasion an ihren Wurzeln Knöllchen zu bilden. In ihrem Gewebe werden die Bakterien ernährt, und diese stapeln im Wurzelinnern Stickstoffverbindungen auf, die sie aus dem molekularen Stickstoff der Boden-

luft aufbauen und die zum einen Teil der Wirtspflanze, zum andern Teil dem Boden zugute kommen.

Auch in diesem Fall hängt die Möglichkeit einer Infektion durch artspezifische Bakterien weitgehend von der Vitalität der Wirtspflanze ab. Stickstoffarmut der Nährlösung fördert, Stickstoffreichtum dagegen erschwert oder verhindert den Befall. Die erste erfassbare Reaktion der Wirtspflanze, die in der Folge der Bakterieninvasion in Erscheinung tritt, besteht in einer Umhütung der in Gallertschläuche eingeschlossenen Bakterien durch eine zellulose Hülle. Wir sehen hierin den Versuch der Abkapselung der Infektionsherde. Treten die Bakterien aber ins Zellplasma über, so werden die Zellen des Perizykels zu vermehrten Teilungen angeregt, wodurch das eigentliche Knöllchengewebe entsteht. Die Infektion zieht also wie bei den Flechten eine Biomorphose nach sich. Wiederum hypertrophieren die befallenen Zellen samt ihrem Kern; aber auch die Bakterien selbst erleiden Veränderungen. Ihr Körper nimmt X-, Y-, T- und Keulenformen an, die unter der Bezeichnung Bakteroiden bekannt sind. Dies sind nicht Degenerationsformen, sondern Kampfformen, Biomorphosen, mobilisiert, aktiviert und deformiert durch die Gegenaktion der Wirtszellen. Wo diese keine Reaktion gegen den Befall zeigen, wie z. B. bei der Bohne, unterbleibt auch die Bildung von Bakteroiden.

Bei den Wurzelknöllchen der Leguminosen lässt sich besser als in andern pflanzlichen Symbiosen die Art der Kampfstoffe, die den befallenen Zellen zur Verfügung stehen, feststellen. Der Preßsaft, der aus dem bakterienerfüllten Gewebe gewonnen wird, zeigt gegenüber den arteigenen Knöllchenbakterien spezifische Agglutinationswirkung, gleich wie auch das Serum, das durch Einspritzung von Knöllchenbakterien im Kaninchenblut erhalten wird. Die befallenen Zellen verfügen also über Antikörper, Immunstoffe, und verhalten sich der Bakterieninvasion gegenüber ähnlich wie tierische Zellen. Schliesslich scheidet das Knöllchengewebe noch proteolytische Fermente, Lysine, aus, die die Bakterienkörper und schliesslich die Wirtszellen selbst auflösen und verdauen. Die Wirtszellen gehen also mitsamt dem Parasiten zugrunde, und ihre wertvollen Inhaltstoffe samt dem durch die Bakterien aufgestapelten Stickstoff kommen, wenigstens teilweise, der Wirtspflanze zugute.

Den Weg ins Wurzelgewebe finden nicht nur sogenannte « nützliche », Stickstoff bindende Bakterien. Auch andere, rein parasitäre Arten dringen in die Rindenzellen der Wirtswurzel ein, ja es scheint sogar, dass diese die Invasion der eigentlichen symbiontischen Bakterien (*Bacterium radicumicola*) erleichtern oder gar erst ermöglichen. Auch sind Bakterienstämme bekannt, die wohl Knöllchen bilden, ohne aber die Fähigkeit zu besitzen, molekularen Stickstoff zu binden.

Im Falle der Knöllchenbakterien auf Leguminosen unterliegt das gegenseitige Abhängigkeitsverhältnis von Parasit und Wirt einem dreimaligen Wechsel. Es beginnt als einseitiger Parasitismus der Bakterien, ändert dann zu einer mutualistischen Symbiose, während welcher Periode Stickstoff angereichert wird, und endet schliesslich mit dem Tod und der Verdauung des Symbionten.

Aus allen bisher erwähnten Beispielen, die in grosser Zahl vermehrt werden könnten, zeigt sich uns die pflanzliche Symbiose nicht als ein gegenseitiges Geben, sondern als ein ausschliessliches Nehmen, so lange, als der eine Partner die Kraft besitzt, dem andern etwas zu entreissen.

Die hier erörterten Gesichtspunkte haben nicht nur für die Vergesellschaftungen von heterotrophen (Bakterien, Pilzen) mit autotrophen Pflanzen (z. B. Blütenpflanzen), sondern auch für diejenigen von heterotrophen mit andern heterotrophen Pflanzen (manche Farnprothallien) sowie bei der Samenkeimung der Orchideen Gültigkeit.

In allen diesen Erscheinungen zeigen sich krankheitsschaffender Parasitismus und mutualistische Symbiose als Formen des Zusammenlebens zweier Organismen, die sich in ihrem Endergebnis, nicht aber in ihren Ursachen voneinander unterscheiden. Von der Seite beider Partner müssen ganz bestimmte Bedingungen erfüllt sein, damit das Verhältnis einer mutualistischen Symbiose zustande kommen kann. Erbliche Anlage (Konstitution), Disposition und Umweltbedingungen entscheiden darüber, ob ein Pilz oder ein Bakterium befähigt sei, eine Wirtspflanze zu befallen. Sie entscheiden auch über die Auswirkung dieses Befalls, die abhängt von der Virulenz des Pilzes und von der Gesamtheit der Kräfte, die die Wirtspflanze dem Parasiten entgegenzustellen vermag (Immunität).

Das Wesen der Symbiose besteht darin, dass die Wirtspflanze gegen ihren Parasiten tolerant ist. Zwar nimmt sie wie jeder lebende

Organismus, der von einem andern befallen wird, den Abwehrkampf auf. Dieser ist aber nur so weit von Erfolg begleitet, als der Parasit der Wirtspflanze keinen Schaden zuzufügen vermag und als, als mittelbare oder unmittelbare Folge dieses Kampfes, Nebenwirkungen in Erscheinung treten, die für das Konsortium günstig sind. Die Aussenbedingungen, die die Disposition und das momentane Kräfteverhältnis der beiden Partner wesentlich beeinflussen, entscheiden letzten Endes darüber, zu welchem Erfolg dieser Dauerkampf führt, ob unter geeigneten Bedingungen ein physiologisches Gleichgewicht entstehe, die mutualistische Symbiose, aus der beiden Partnern gesteigerte Lebenskraft erwächst, oder ob einer von ihnen über den andern die Oberhand gewinne.

Vermögen wir die Wechselbeziehungen, die zwischen beiden Symbionten bestehen, in einigen wesentlichen Punkten heute ziemlich klar zu übersehen, so unterliegt es doch keinem Zweifel, dass die Beziehungen viel komplizierter sein müssen, als es bisher den Anschein haben mochte. Noch liegt fast völliges Dunkel über den Fragen von der Bedeutung, die den Wirkstoffen, Wuchsstoffen und Vitaminen in der pflanzlichen Symbiose zukommt. Ein Arbeitsgebiet liegt hier vor uns ausgebreitet, das gebieterisch nach intensiver Bearbeitung drängt.

Das Studium der Abhängigkeit und der Wechselbeziehungen zwischen den Symbionten, Parasit und Wirtspflanze, verbindet die Arbeitsgebiete der Morphologie, der Physiologie, der Systematik und der Pathologie und steht damit mitten drin in den grossen Fragen der allgemeinen Biologie.