

Mikroorganismen im Boden

2., unveränderte Auflage
Nachdruck der 1. Auflage von 1966

Prof. Dr. Ing. Václav Káš

Originalarbeit für die Neue Brehm-Bücherei
aus dem Tschechischen übersetzt von Ing. Arnošt Karst
Originaltitel: Mikroorganismy v půdě

Mit 37 Abbildungen und 2 Tafeln

Umschlagbild: Querschnitt durch das Wurzelknöllchen von Klee,
Bakteroidenparenchym
Original V. Káň

2., unveränderte Auflage
Nachdruck der 1. Auflage von 1966

Alle Rechte vorbehalten, insbesondere die der
fotomechanischen Vervielfältigung oder Übernahme
in elektronische Medien, auch auszugsweise.

© 2011 Westarp Wissenschaften-
Verlagsgesellschaft mbH, Hohenwarsleben
<http://www.westarp.de>

Gesamtherstellung: Westarp, Hohenwarsleben

Inhalt

Allgemeines über die Verbreitung der Mikroorganismen in der Natur	5
Definition, kurze Geschichte und Aufgaben der Bodenmikrobiologie	6
Der Anteil der Mikroben an der Entstehung des Bodens	13
Der Boden als Umwelt für die Entwicklung und Tätigkeit der Mikroben	19
Entstehung der Bodenmikroben	19
Charakteristik des Bodens als Umwelt für die Mikroben	23
Einfluß verschiedener ackerbaulicher Maßnahmen auf den Boden	34
Zahl und Arten der Mikroben im Boden	44
Zur Methodik der Mengen- und Artenbestimmung der Bodenmikroben	46
Anzahl und Verteilung der Mikroben im Bodenprofil	49
a) Bakterien	50
b) Aktinomyzeten	56
c) Pilze	58
d) Algen	60
e) Protozoen	64
Die Leistungen der Mikroben im Stoffkreislauf der Natur	68
Der Kohlenstoffkreislauf	69
a) Zersetzung der Zellulose und ihrer Begleitstoffe (Hemizellulosen, Lignine)	71
b) Zersetzung der Pektinstoffe	81
c) Zersetzung von Fetten und wachsartigen Stoffen	82
d) Oxydation von Kohlenwasserstoffen und verschiedenen aromatischen Verbindungen	83
e) Zersetzung von Stärke und einfachen Glyziden	84
„Echte“ Gärungen	85
„Unechte“ Gärungen	87
Der Stickstoffkreislauf	88
a) Ammonisierung	92
Der Abbau der Eiweißstoffe	92
Zersetzung von Harnstoff, Harnsäure und Hippursäure	98
Zersetzung des Kalkstickstoffs	100
Zersetzung von Chitin	100
b) Nitrifikation	101
c) Denitrifikation	105
d) Die Bindung des Luftstickstoffes	109
durch Bakterien in Symbiose mit höheren Pflanzen	109
durch frei lebende Bodenbakterien	127
1. anaerobe Bakterien	127
2. aerobe Bakterien	130
3. andere aerobe Mikroben	138
e) Der Kreislauf der mineralischen biogenen Elemente	140
Schwefelkreislauf	141
Phosphorkreislauf	146
Kaliumkreislauf	148
Biolithogenese	149

Humusbildung und Humuszersetzung im Boden	152
Die Wechselbeziehungen zwischen Mikroben und Pflanzen	160
Die Rhizosphäre und ihre Bedeutung	160
Bodenmüdigkeit und Mittel zur ihrer Beseitigung	168
Die Symbiose und ihre praktische Verwertung	174
Mykorrhiza	174
Die epiphyte Mikroflora der Pflanzen	182
Abwehr der Pflanzen gegen krankheitserregende Mikroben	189
Selbstreinigung des Bodens	193
Literatur	195
Sachverzeichnis	203

Allgemeines über die Verbreitung der Mikroorganismen in der Natur

Wenn von den Mikroben behauptet wird, daß sie einfach überall vorkommen, ist das so zu verstehen, daß man wirklich beinahe in jeder Umwelt irgendwelche Mikroben findet. Wir kennen sehr bescheidene und widerstandsfähige Mikroben, aber auch sehr empfindliche und sehr anspruchsvolle, wie sie besonders in der Reihe der Krankheitserreger auftreten.

Zuerst glaubte man, daß das Hauptmedium, aus dem die Mikroben in das Wasser, den Boden und an andere Stellen gelangen, die Luft ist. Zu dieser Ansicht verleitete der Umstand, daß die Infektion¹ eines sterilisierten¹ Milieus am häufigsten aus der Luft erfolgt. Sehr bald wurden aber Methoden zum Zählen der Mikroben ausgearbeitet, und jetzt zeigte sich, daß der Boden ein bedeutend wichtigerer Aufenthaltsort der Mikroben ist. Während ein Liter Luft in der Regel nicht einmal 100 Mikroben enthält, werden in 1 cm³ Boden einige Hundert Millionen gezählt. Durch die Luft werden die Mikroben nur übertragen, im Boden dagegen finden die meisten von ihnen eine geeignete Lebensumwelt. Wir müssen hier also eine Umwelt unterscheiden, in der sich die Mikroben nur kürzere oder längere Zeit aufhalten, und eine Umwelt, in der sich die Mikroben vermehren und ihre Tätigkeit entwickeln können. Auch vollkommen reines Wasser ist nur ein vorübergehender Aufenthaltsort und ein Überträger der Mikroben.

Die allgemeine Verbreitung der Mikroben in der Natur ist vor allem durch ihre ungewöhnliche Vermehrungsfähigkeit, ihre bewundernswerte Anpassungsfähigkeit an die verschiedensten Lebensbedingungen und ihre äußerst kleinen Abmessungen zu erklären. Dank ihrer geringen Größe dringen sie auch in die feinsten Poren ein und werden auf Staubteilchen mit dem Luftstrom über große Entfernungen getragen. Nur deswegen gibt es so viele kosmopolitische Mikroben, die wir in allen Teilen der Welt finden können.

Ein häufiger Überträger der Mikroben ist auch das fließende Wasser, das ganz besonders bei der Ausbreitung verschiedener Epidemien eine wichtige Rolle spielt. Zur Verbreitung der Mikroben und besonders der Krankheitserreger unter ihnen tragen auch verschiedene Lebewesen und namentlich Insekten bei. Ein nicht weniger bedeutender Faktor sind die sich immer stärker entwickelnden internationalen Beziehungen mit einem regen Austausch von Waren und Menschen. Schließlich vermehrt der

¹ Infektion — Verunreinigung durch Mikroben (Ansteckung) — Sterilisieren — Befreiung des Milieus von lebenden Mikroben, am häufigsten durch Wärme.

Mensch gewisse nützliche Mikroben auch mit Absicht, um ihre Tätigkeit für seine Zwecke zu nutzen.

Obwohl die meisten Mikroben typische Kosmopoliten sind, ist jedoch die geographische Breite und das Klima für ihre Verbreitung nicht ohne Einfluß. Es ist ganz natürlich, daß in einem feuchten und warmen Klima nicht nur viele Pflanzen und Tiere gut gedeihen, sondern auch die Mikroben. Die kalten und besonders die arktischen Gebiete sind arm an Mikroben, und zwar nicht nur hinsichtlich der Menge, sondern auch hinsichtlich der Anzahl der Arten. Die geographische Lage und das Klima bedingen auch gewisse Änderungen der Eigenschaften der Mikroben, so daß wir, wie der sowjetische Mikrobiologe J. N. Mischustin zeigte, von ökologisch¹-geographischen Mikrobenrassen sprechen können.

Aber auch in ein und demselben Gebiet hängt die Menge und die artliche Zusammensetzung der Mikroflora von den Standortbedingungen, ganz besonders von der Vegetation, dem Verhältnis von Luft und Wasser im Boden, der Bodenreaktion und anderen Faktoren ab. So überwiegen z. B. in den meist sauren Waldböden Pilze, in den Ackerböden Bakterien und in den alkalischen Böden Aktinomyzeten. Die Menge und besonders die artmäßige Zusammensetzung der Mikroben in verunreinigten Wässern ist ein zuverlässiger Kennwert für die Stufe und Art der Verunreinigung. Ein anderes Beispiel für die entscheidende Wirkung der Umwelt ist die Entwicklung bestimmter unschädlicher und schädlicher Bakterienarten auf der Körperoberfläche und im Körper von Menschen, Pflanzen und Tieren, wie der Darmbakterie *Escherichia coli* in den Därmen von Menschen und Tieren, der Staphylokokken auf der Haut, der Gonokokken auf den Geschlechtsorganen u. a.

Definition, kurze Geschichte und Aufgaben der Bodenmikrobiologie

Die Mikrobiologie des Bodens als eines grundlegenden Produktionsmittels ist eine der Hauptkomponenten der landwirtschaftlichen Mikrobiologie, die sich mit den an der landwirtschaftlichen Grundproduktion beteiligten Mikroben befaßt. Von den weiteren Komponenten gehört hierher besonders die Mikrobiologie der Düngemittel, hauptsächlich des Stallungs, und die Mikrobiologie der Futtermittel.

Als S. N. Winogradsky am Ende seines erfolgreichen Wirkens eine Bilanz seiner Arbeit anstellte und das Wesen der Bodenmikrobiologie erwog, schrieb er unter anderem: „Die Mikrobiologie des Bodens kann nicht auf die Morphologie und Physiologie der Mikroben beschränkt werden, genauso wie sie sich nicht mit biochemischen Studien begnügen darf. Ihre Grundlagen sind eher ökologischer Natur.“ Diese Charakteristik ist um so schwerwiegender, da Winogradsky an der Wiege dieser wis-

¹ Ökologie — Lehre von den Beziehungen zwischen den Organismen und ihrer Umwelt.

senschaftlichen Disziplin stand, selbst in wesentlichem Ausmaß zu ihrer Entfaltung beitrug und beinahe siebenzig Jahre ihrer Entwicklung verfolgen konnte. Wenn die Bodenmikrobiologie die sich im Boden abspielenden mikrobiellen Prozesse wahrheitsgetreu festhalten soll, muß sie nach Winogradsky diese Prozesse so studieren, daß sie den Grundcharakter und das Wesen ihrer Existenz respektiert und gleichzeitig auch die Kompliziertheit der Umwelt, in der sie verlaufen, mit in Erwägung zieht. Das bedeutet, daß die Mikrobiologie keinesfalls nur die isolierten Bodenmikroben untersuchen wird, sondern vor allem ihre Lebensgemeinschaften (Biozöosen), die Prozesse, die sie hervorrufen, und ihre Beziehungen zu den klimatischen, biotischen und Bodenfaktoren, auch mit Rücksicht auf die Produktionstätigkeit des Menschen. Die Richtigkeit dieser Schlüsse wird durch die gesamte Entwicklung der Bodenmikrobiologie bestätigt.

Die Bodenmikrobiologie ist einer der jüngsten Zweige der Mikrobiologie. Am ältesten ist die medizinische Mikrobiologie, ihr folgt die technische Mikrobiologie, die Mikrobiologie der Gärungsvorgänge. Aber auch ihre Entwicklung begann ungefähr erst zweihundert Jahre, nachdem der Holländer Antoni van Leeuwenhoek (1683) die Mikroben entdeckte, und zwar durch die Forschungen des unsterblichen französischen Mikrobiologen Louis Pasteur (1822—1895), der die Menschheit im wahrsten Sinne des Wortes das Reich der Mikroben zu beherrschen lehrte. Er zeigte den Menschen die Wege, wie die Leistungen der nützlichen Mikroben richtig auszunützen sind und wie sie sich vor denen schützen sollen, die ihr Leben bedrohen oder der Menschheit anderweitig schaden.

Der Mensch kämpfte aber schon seit jeher mit mehr oder weniger Erfolg gegen die krankheitserregenden Mikroben (durch Quarantänemaßnahmen gegen die Ausbreitung von Epidemien und sogar durch primitive Impfmethode gegen Pocken) oder gegen anderweitig schädliche Mikroben (Konservierung von Nahrungsmitteln) und verwertete im Gegenteil die Tätigkeit der nützlichen Mikroben (bei der Gärung von Getränken, der Auflockerung von Teig durch Säuerung, bei der Herstellung von Milchprodukten, bei der Freilegung der spinnbaren Fasern aus Lein und Hanf durch Tauröste oder Einwässern und anderem), ohne daß er allerdings die Existenz der Mikroben ahnte. Sehr bemerkenswert ist die Ausnutzung von Mikroben zur Verbesserung der Bodenfruchtbarkeit. Der römische Schriftsteller Columella rät den Bauern schon im 1. Jahrhundert v. u. Z. in seinem landwirtschaftlichen Buch, für die Düngung der Felder gewisse Schmetterlingsblütler, namentlich Lupinen, zu verwenden, denn sie unterstützen die Fruchtbarkeit des Feldes und bieten ihm die beste Düngung. Erst in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wurde diese günstige Einwirkung der Schmetterlingsblütler von den deutschen Forschern Hellriegel und Wilfahrt (1888) durch die Symbiose der Schmetterlingsblütler mit Knöllchenbakterien, die die Fähigkeit haben, den Luftstickstoff zu binden, erklärt.

Die bahnbrechenden Arbeiten P a s t e u r s auf dem Gebiete der Physiologie und Biochemie der Mikroben, die durch die Ausarbeitung einer Methodik für das Studium der Mikroben in Reinkulturen ermöglicht wurden, beeinflussten gleichfalls die Entwicklung der Bodenmikrobiologie. Ohne Zweifel trug auch der jüngere Zeitgenosse P a s t e u r s, der deutsche Arzt Robert K o c h (1843—1910), der besonders durch die Entdeckung des Tuberkuloseerregers und der Erreger anderer Infektionskrankheiten berühmt wurde, in großem Maße zu dieser Entwicklung bei, und zwar wiederum hauptsächlich als Schöpfer einer neuen Technik der Mikrobiologie (der Verwendung fester Nährböden, die die Isolierung der Mikroben aus ihrer Umwelt und ihre Züchtung in Reinkultur erleichtern). In seinem Institut in Berlin begannen seine Mitarbeiter bereits im Jahre 1881, sich mit der gesamten Bodenmikroflora und ihrer Verbreitung in den verschiedenen Bodentypen und Bodenhorizonten zu befassen. 1877 entdeckten die französischen Forscher S c h l o e s i n g und M ü n t z den mikrobiellen Charakter der Nitratbildung (der Nitrifikation) im Boden. Der deutsche Forscher E. W o l l n y beginnt 1880 mit Untersuchungen der Tätigkeit der Mikroben im Boden und besonders der Zersetzung der organischen Stoffe, der russische Forscher P. A. K o s t y t s c h e w erkennt in den Jahren 1882—1885 die wichtige Aufgabe der Pilze für die Humusbildung im Boden, der russische Botaniker D. I. I w a n o w s k y, der 1892 als erster ein Virus als Erreger des Tabakmosaiks entdeckt, veröffentlicht schon ein Jahr vorher die erste systematische Übersicht der damaligen Kenntnisse über die Bodenmikrobiologie, in der er viele originelle Ansichten über die verschiedensten Probleme dieses jungen Wissensgebietes bringt, besonders über die Metabiose, das Nacheinanderleben der Mikroben bei der Zersetzung komplizierter organischer Stoffe, über die gegenseitigen Beziehungen der Mikroben und der höheren Pflanzen in ihrer Ernährung, über den Stickstoffkreislauf, die biologische Sorption der Nährstoffe und andere, deren Richtigkeit später experimentell bestätigt wurde. Den Hauptanteil an der Entwicklung der Bodenmikrobiologie hat ohne Zweifel S. N. W i n o g r a d s k y (1856—1953), ein Mitglied des Pasteurinstitutes, der sich besonders durch die Entdeckung der autotrophen Schwefelbakterien (1887), der Eisenbakterien (1888) und der Nitrifikationsbakterien (1890), ferner der frei im Boden lebenden luftstickstoffbindenden anaeroben Bakterie *Clostridium pasteurianum* (1895), der aeroben, zellulosezersetzenden Bakterien und hauptsächlich durch die Ausarbeitung einer Spezialmethodik für die Bodenmikrobiologie und durch seine Forschungen auf dem Gebiet der Ökologie der Bodenmikroflora (siehe oben) große Verdienste erwarb. Weiter ist der holländische Mikrobiologe M. W. B e i j e r i n c k (1852—1931) zu erwähnen, der durch die Entdeckung der aeroben, luftstickstoffbindenden Bodenbakterie, des sogenannten *Azotobacter chroococum* (1901), und die Isolierung der Knöllchenbakterien, die in Symbiose mit den Schmetterlingsblütlern Luftstickstoff binden, bekannt ist. Von den russischen Mikrobiologen ist fer-

fer W. L. Omeljansky (1867—1928) zu nennen, der als erster die anaerobe Zersetzung der Zellulose und deren Erreger untersuchte, sich auch mit der Zersetzung der Pektinstoffe, der Physiologie und der Verbreitung der luftstickstoffbindenden Bakterien im Boden befaßte und ein Lehrbuch „Die Grundlage der Mikrobiologie“ (1909) schrieb, das schon in zehn Auflagen erschien, auch in fremde Sprachen übersetzt wurde und als eines der besten mikrobiologischen Lehrbücher in der Weltliteratur angesehen werden kann. Von den deutschen Mikrobiologen ist wenigstens F. Löh nis (1874—1931) anzuführen, der Autor eines umfangreichen Werkes „Handbuch der landwirtschaftlichen Bakteriologie“ (1910), ferner eines hervorragenden Lehrbuches „Vorlesungen über landwirtschaftliche Bakteriologie“ (1913) und des ersten methodischen Handbuches „Landwirtschaftlich-bakteriologisches Praktikum“ (1911), der hauptsächlich durch seine Arbeiten über die Entwicklungszyklen der Mikroben, speziell des Azotobakters, bekannt ist. Bemerkenswert ist besonders seine Verurteilung der Bestrebungen, in der Bodenmikrobiologie womöglich schnell praktisch verwertbare Ergebnisse zu erzielen, z. B. durch Ausnutzung spezifischer luftstickstoffbindender Bakterien. Er betonte vollkommen richtig, daß gute und zuverlässige Ergebnisse für die Praxis nur durch tiefgreifende, theoretisch gut fundierte Forschungen zu erreichen sind. Dies gilt vor allem für die Aufgabe der Mikroben im Stoffkreislauf und bei der Bildung der Bodenfruchtbarkeit. Auch in der weiteren Entwicklung der Bodenmikrobiologie sehen wir, daß diese Grundsätze nicht eingehalten wurden und es dann oft zu Enttäuschungen kam. Von den amerikanischen Bodenmikrobiologen ist besonders S. A. Waksman zu erwähnen, der sich hauptsächlich mit der Teilnahme der Mikroben an der Humusbildung befaßte (bekannt ist seine Lignoproteintheorie), ein umfangreiches Handbuch über Bodenmikrobiologie „Principles of soil microbiology“ schrieb (die erste Ausgabe erschien 1926 und eine neuere 1943) und der gemeinsam mit Schatz und Buggi das Antibiotikum Streptomycin entdeckte, wofür ihnen der Nobelpreis erteilt wurde. Von den tschechischen Forschern gehört in die Reihe der Pioniere der Bodenmikrobiologie J. Stoklasa (1857—1936), der besonders vom Gesichtspunkt der Pflanzenernährung für eine komplexe, dynamische Betrachtung des Bodens eintrat. Das bezeugt seine Studie über die Bedeutung der Mikroben für die Bildung und Fruchtbarkeit des Bodens, über ihre entscheidende Aufgabe im Stoffkreislauf der Natur und dadurch auch in der Pflanzenernährung. Ich möchte hier nur seine umfangreiche Arbeit „Biochemischer Kreislauf des Phosphations im Boden“ (Berlin 1911), seine Studie über den Kohlenstoffkreislauf, seine Studie über die Mächtigkeit der Bodenatmung, d. h. über die Menge der durch die mikrobielle Zersetzung der organischen Stoffe in verschiedenen Böden frei werdenden Kohlendioxidmenge und ihre Bedeutung für die Pflanzenernährung, seine Studien über luftstickstoffbindende Bakterien und über die Bedeutung der Mikroflora der Rhizosphäre erwähnen. Stoklasa hat auch gezeigt,

daß die Mikroben nicht nur Nährstoffe für die Pflanzen freimachen, sondern auch große Mengen pflanzenaufnehmbarer Nährstoffe binden können (biologische Nährstoffsorption) und sie so wenigstens zeitweilig den Pflanzen entziehen. Als einer der ersten untersuchte er auch den Einfluß radioaktiver Strahlungen auf verschiedene mikrobielle Prozesse im Boden.

Es ist interessant festzustellen, daß in der technischen und in der landwirtschaftlichen Mikrobiologie, und also auch in der Bodenmikrobiologie, zum Unterschied zur medizinischen Mikrobiologie, die durch den Einfluß Pasteurs und seiner Nachfolger sich sehr lange überwiegend mit praktischen Problemen befaßte, schon in den Anfängen ihrer Entwicklung das grundlegende Studium der biologischen Eigenschaften der Mikroben, ihrer Physiologie und Biochemie, betont wurde. Das ist erklärlich, da auf diesem Gebiet der Mikrobiologie derartige Kenntnisse auch für die Lösung praktischer Aufgaben unentbehrlich waren. So gelang z. B. Winogradsky die Isolierung der Nitrifikationsbakterien nur deshalb, da er ihre streng autotrophe Lebensweise erkannte. Um so mehr waren diese Kenntnisse für die Untersuchung des Anteils der Mikroben am Stoffkreislauf in der Natur, an der Humusbildung, beim Studium der gegenseitigen Beziehungen der Mikroben in der natürlichen Umwelt, besonders im Boden, ihrer Beziehungen zu den Pflanzen und anderem mehr vonnöten.

Die weitere Entwicklung der Bodenmikrobiologie bildet ein sowohl vom theoretischen als auch praktischen Gesichtspunkt an bedeutenden Entdeckungen sehr reicher Abschnitt, wie wir aus den weiteren Kapiteln dieses Buches ersehen werden.

Häufig werden bisher Mikroben nur als Schädlinge betrachtet, die zahlreiche ansteckende Krankheiten bei Menschen, Tieren und Pflanzen hervorrufen, den Verderb von Nahrungsmitteln verursachen und auch sonst nur Schaden bringen. Diese Schädwirkungen werden aber durch die Tätigkeit der nützlichen Mikroben vielfach übertroffen. Wir unterscheiden in der Lebensgemeinschaft, der Biozönose, Produzenten, das sind hauptsächlich die grünen Pflanzen, die aus Kohlendioxid, Wasser und mineralischen Nährstoffen unter Ausnutzung der Sonnenenergie eine neue organische Masse bilden, ferner Konsumenten, d. h. den Menschen und die anderen Lebewesen, die zu ihrem Leben schon fertige organische Stoffe wie Glyzide, Eiweiße, Fette und andere benötigen, und schließlich Destruenten (früher auch Reduzenten genannt), d. h. Mikroben, deren Hauptaufgabe die Zersetzung der organischen Masse ist, wodurch in der Natur die Grundstoffe, die sogenannten biogenen Elemente, aus denen sich die organische Masse zusammensetzt, in den Stoffkreislauf der Natur zurückkehren. Ohne diese Tätigkeit der Mikroben, überwiegend der Bodenmikroben, wäre ein Leben völlig unmöglich. Unsere Erde wäre schon lange ein riesiger Friedhof, denn die abgestorbenen Körper der Pflanzen und Lebewesen würden unzersetzt bleiben, und es beständen keine Grundstoffe für die Entstehung neuen Lebens. Der sowje-

tische Akademiker W e r n a d s k y schätzt die Gesamtmenge an organischer Masse auf unserer Erdkugel auf ungefähr 1000 Quadrillionen Tonnen. Auch wenn wir bei allen Organismen der Einfachheit halber mit einer durchschnittlichen Lebenslänge von 100 Jahren rechnen würden, würde sich die organische Masse aus einer derart riesigen Menge in unglaublichem Maße ansammeln. Schon P a s t e u r drückte diesen Gedanken durch die Worte aus: „Ohne Mikroben wäre das Werk des Todes nicht vollendet.“

D. I. I w a n o w s k y, einer der Pioniere der Bodenmikrobiologie, schrieb schon in seiner Arbeit „Über die Tätigkeit der Mikroorganismen im Boden“ (1889) folgendes: „... die physikalischen und chemischen Faktoren (Sauerstoff, Wasser, Wärme und Licht), denen noch vor kurzem der ausschließliche Einfluß auf die chemischen Veränderungen des Bodens zugeschrieben wurde, treten gegenwärtig immer mehr in den Hintergrund; ihre Aufgabe ist meistens nur zweitrangig, denn sie wirken auf die chemischen Prozesse lediglich insofern, soweit von ihnen das Leben der mikroskopischen Organismen abhängig ist. Wer sich in der heutigen Zeit mit dem Studium der chemischen Veränderungen im Boden befassen will, muß seine Aufmerksamkeit auf die Erkenntnis des Lebens und der Tätigkeit dieser kleinsten Lebewesen richten. Und hier zeigt sich, daß besonders die Vorgänge, von denen die Bodenfruchtbarkeit am meisten abhängt, und die daher vor allem unser Interesse verdienen, am stärksten mit der Lebenstätigkeit der Mikroorganismen verbunden sind. Die höheren Pflanzen und die mikroskopischen Organismen stehen in einer derartig engen gegenseitigen Beziehung, daß die einen ohne die anderen nicht denkbar sind.“ Die Richtigkeit dieser Wertung der Leistung der Mikroben im Boden wurde und wird durch die neuen Forschungen stets von neuem bestätigt. Es zeigt sich immer deutlicher, daß es ohne gründliche Kenntnis des Charakters und des Verlaufes der mikrobiellen Prozesse im Boden nicht möglich ist, nicht nur die verschiedensten theoretischen, sondern auch praktische Fragen der Erhöhung der Bodenfruchtbarkeit und der Sicherstellung einer ständigen und optimalen Ernährung der Pflanzen richtig zu lösen.

Durch die Zersetzung der organischen Masse (Ernterückstände, Falllaub im Wald, Stalldung, Komposte, Gründüngung und andere), d. h. durch die Mineralisierungsvorgänge, gehen die biogenen Elemente aus den organischen in mineralische Bindungen über, die von den Pflanzen aufgenommen werden können. Das hierbei gebildete Kohlendioxid, sowohl das freie, gasförmige als auch das in Wasser gelöste Kohlendioxid, bildet die Kohlenstoffquelle für die Pflanzen. Die Mikroben machen auch die Nährstoffvorräte im Boden frei, wo sie überwiegend in einer für die Pflanzen nicht aufnehmbaren Form sind, beispielsweise das Kalium in den Alumosilikaten und der Phosphor in den unlöslichen Phosphaten. Selbst die Verwertung einiger Mineraldüngemittel ist nur durch die Hilfe der Mikroben möglich, z. B. des Kalkstickstoffs, bei dem der Stickstoff

im Kalziumzyanamid organisch gebunden ist und erst über Harnstoff zu Ammoniakstickstoff umgewandelt werden muß. Gewisse frei oder in Symbiose mit Pflanzen lebende Mikroben (die Knöllchenbakterien bei den Schmetterlingsblütlern) und verschiedene Pilze in der bei Pflanzen allgemein verbreiteten endotrophen Mykorrhiza (siehe im weiteren) haben die Fähigkeit, elementaren Stickstoff aus der Luft zu binden und tragen dadurch wesentlich zur Stickstoffernährung der Pflanzen bei. Diese allseitige Beteiligung der Bodenmikroben an der Pflanzenernährung ist besonders bei Waldböden sehr wichtig, die zum Unterschied von den Ackerböden wenigstens bisher nicht regelmäßig gedüngt werden. Die Teilnahme der Mikroben an der Sicherstellung der Pflanzenernährung wird jetzt als ein von der Tätigkeit des Menschen unabhängiges Naturgesetz erklärt. Natürliche Pflanzenbestände bestanden und bestehen ohne Kultureingriffe und ohne Verwendung von Düngemitteln. Genauso kam auch die Landwirtschaft lange Zeit ohne Düngemittel aus. Wenn wir die Teilnahme der Bodenmikroben an der Sicherstellung der Pflanzenernährung ausschließen würden (sterile Pflanzenkulturen), fänden wir keine anderen Nährstoffquellen, die dann das Leben und die Entwicklung der Pflanzen ermöglichen würden.

Die Mikroben können aber mit den Pflanzen hinsichtlich der notwendigen Nährstoffe auch in Konkurrenz stehen, was sich dann allerdings im Ertrag ungünstig bemerkbar macht. Wir sprechen hier von einer biologischen Sorption der Nährstoffe, die bei Stickstoff am häufigsten ist. Sie tritt besonders dann ein, wenn eine größere Menge stickstoffarmer organischer Stoffe in den Boden gelangt, beispielsweise durch Düngung mit Stalldung mit einem unverrotteten Strohanteil, denn die stark vermehrte zersetzende Mikroflora deckt den mangelnden Stickstoff, den sie für den Aufbau der körpereigenen Eiweißstoffe benötigt, aus den Stickstoffvorräten im Boden. Dieser Stickstoff wird für die Pflanzen erst nach dem Absterben und der Zersetzung der Mikroben zugänglich.

Es wurde festgestellt, daß die Mikroben auch verschiedene Biostimulatoren, Auxinstoffe, Vitamine und ähnliche, bilden, die entweder schon zu Lebzeiten der Mikroben oder nach ihrem Absterben und ihrer Zersetzung in den Boden gelangen. Diese Stoffe, die die Pflanze mit ihren Wurzeln aufnimmt, können dann auf ihr Wachstum stimulierend einwirken (daher der Ausdruck Wuchsstoffe). Zur Erleichterung des Kampfes ums Dasein bilden zahlreiche Mikroben verschiedene Stoffe, sogenannte Antibiotika, wie Penizillin, Streptomysin und eine sehr zahlreiche Reihe ähnlicher heute schon bekannter Stoffe, die die Entwicklung anderer Mikroben unterdrücken. Derartige antibiotische Stoffe kann die Pflanze durch ihr Wurzelsystem in den Körper aufnehmen, wo sie dann ihre Widerstandsfähigkeit gegen krankheitserregende Mikroben erhöhen können.

Die erwähnten günstigen und ungünstigen Beziehungen der Mikroben zu den Pflanzen machen sich am stärksten in der nächsten Umgebung

der Wurzeln, in der sogenannten Rhizosphäre¹ bemerkbar, wo auch um ein Vielfaches mehr Mikroben sind als im Boden ohne Vegetation. Es zeigte sich, daß der Einfluß der Wurzelexkrete jeder Pflanze auf den Boden und die Bodenmikroflora, sei es nun in günstiger oder ungünstiger Richtung, in hohem Maße spezifisch ist. Wenn wir dieselbe Pflanze einige Jahre hintereinander auf dem gleichen Feld anbauen, steigert sich ihr ungünstiger Einfluß so stark, daß eine sogenannte Bodenmüdigkeit eintritt, die sich in einem starken Absinken der Erträge und in der Regel auch in einer außergewöhnlichen Vermehrung verschiedener Krankheiten und Schädlinge zeigt. Durch das Studium der Wechselbeziehungen zwischen den Bodenmikroben und den Pflanzen gewannen wir Erkenntnisse, die es ermöglichen, die Zusammensetzung der Rhizosphäre-Mikroflora zu regeln (durch geeignete Fruchtfolgen und durch Bakterisierung², besonders mit der komplexen Mikroflora) und die Böden durch Verwertung der nützlichen Antagonismen³ zur Unterdrückung der pathogenen Mikroben wieder gesund zu machen.

Der Kern der Mikrobiologie ist die Gesetzmäßigkeit der Einheit des Organismus und der Umwelt. Die Umwelt gibt durch ihre Dynamik einen ständigen Anstoß zu verschiedenen Änderungen der Organismen, aber auch die Organismen verändern unentwegt ihre Umwelt, d. h., sie bringen sich eigentlich auch selbst in neue Lebensbedingungen. Es handelt sich hier um einen gesetzmäßigen Ablauf der Vorgänge in der dialektischen Gesamtheit Umwelt—Organismus, in der Ursache und Wirkung dauernd ihre Plätze tauschen. Wir müssen daher nicht nur die Eigenschaften der Organismen und ihre Anforderungen in jedem ihrer Entwicklungsstadien an die Umwelt genau kennen, sondern auch die Umwelt als Gesamtheit, d. h. alle Faktoren, die sie formen, und zwar nicht nur in ihrer statischen, sondern auch in ihrer dynamischen Gesamtheit. Wir können also dieses Kapitel damit schließen, daß auch die Bodenmikrobiologie ein wichtiger Bestandteil der systematischen, dialektischen Erforschung nicht nur der bestehenden Umwelt ist, sondern auch warum sie besteht und hauptsächlich wie sie sein könnte und sein sollte.

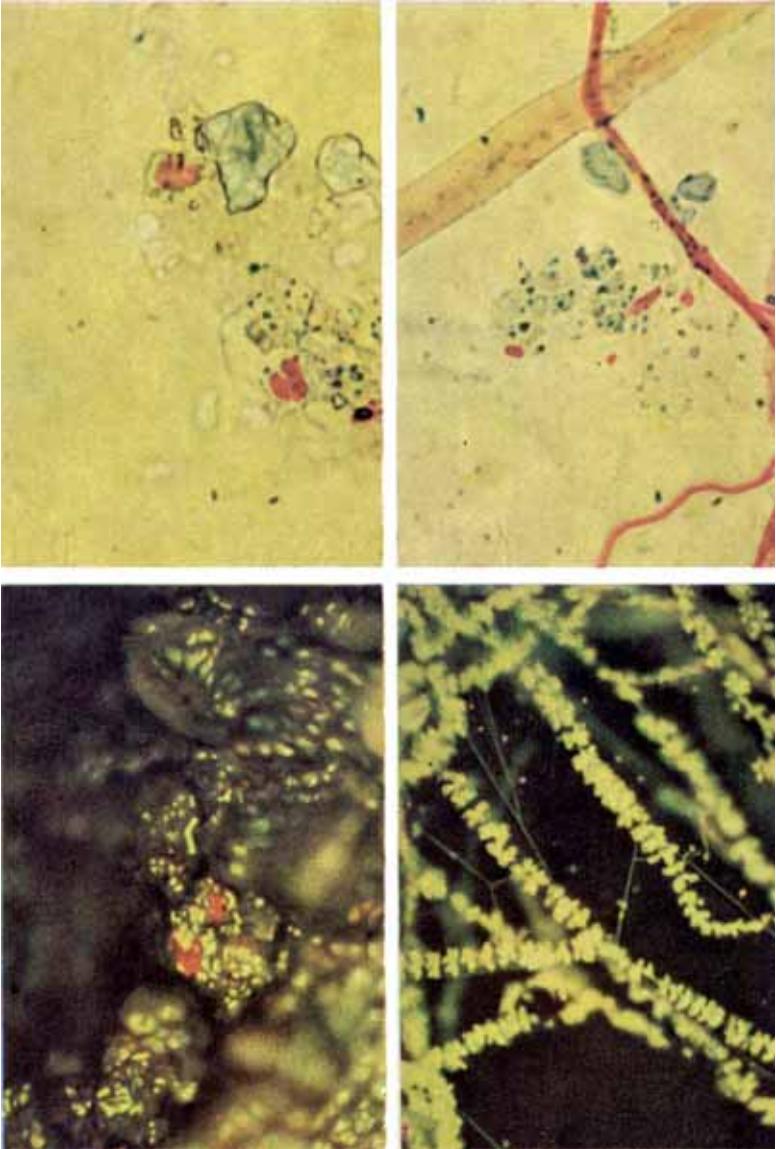
Der Anteil der Mikroben an der Entstehung des Bodens

Der bedeutende sowjetische Mikrobiologe D. M. Nowogradsky sagt mit Recht, daß die Entwicklung der Bodenmikrobiologie in zwei Etappen zerfiel. In der ersten wurde der Boden mehr oder weniger nur

¹ Die Benennung stammt von dem deutschen Forscher Hiltner (1904).

² Bakterisierung — Impfung des Bodens oder der Samen mit Kulturen gewisser nützlicher Mikroben, z. B. mit spezifischen Knöllchenbakterien (siehe im weiteren).

³ Antagonismus der Mikroben — Hemmung oder Abtötung eines Mikroorganismus durch einen anderen.



Tafel I. Mikroorganismen im Boden: Klatschpräparate nach Ch o l o d n y — a) Bakterien auf den Bodenpartikelchen, b) Bakterien und Pilzhyphen im Boden. Mikrophotographien im Mikroskop nach K u b i e n a ; c) Kolonien einer Myxobakterie (rot) auf dem Bodenpartikelchen, d) Fruktifizierende Hyphen von *Arthrobotrys* im Bodenhohlraum. (Orig. V. K á š)

duen ab. Die Mineralschichten sind bedeutend ärmer bis sehr arm. (J. N o - s e k , 1954).

Die Leistung der Mikroben im Stoffkreislauf der Natur

Es wurde bereits erwähnt, daß die Mikroben ein unentbehrliches Glied der Biozönose in der Natur sind. Die Hauptproduzenten der organischen Stoffe auf der Erde, die grünen Pflanzen, können diese Stoffe nur aus den mineralischen Formen des Kohlenstoffes (CO_2), des Stickstoffes (Ammonsalze und Nitrate) und anderer biogener Elemente bilden, und daher muß der Boden und die Luft diese unentbehrlichen Organogene dauernd in ausreichender Menge und aufnehmbarer Form enthalten. Da die biogenen Elemente aber nur in sehr beschränkten Mengen in einer für Pflanzen aufnehmbaren Form vorkommen, ist dies nur dann möglich, wenn sie nach dem Absterben der Pflanzen wieder frei werden, wenn sie auf der Erde einen Kreislauf durchmachen, bei dem sie aus organischen Formen in anorganische übergehen und umgekehrt. Nur dann wird das intensive Wachstum der Pflanzen als Bedingung des produktivsten Lebens gewährleistet sein. Nach W i l j a m s ist das Leben eine ständige Folge von Aufbau und Abbau der organischen Substanz. Der Wechsel dieser Vorgänge verursacht, daß die in der Natur in verhältnismäßig beschränkter Menge vorhandenen biogenen Elemente unerschöpflich sind. Die Synthese und die Zersetzung der organischen Substanz ist die Grundlage des kleinen biologischen Kreislaufes der biogenen Elemente, Kohlenstoff, Stickstoff und Aschensubstanzen. Die löslichen Formen der biogenen Elemente (der Aschensubstanzen) im Boden, die durch die Verwitterung entstehen, würden, wenn keine Pflanzen wären, durch die Niederschläge in das Meer gespült werden und würden sich zum Großteil nur an dem sogenannten großen geologischen abiotischen Kreislauf beteiligen, und zwar mit Hilfe der Reste des Lebens im Meer¹.

Die Leistung der Mikroben im kleinen Kreislauf beruht hauptsächlich im Abbau der organischen Substanz. Wenn dieser bis in die einfachsten Komponenten verläuft (Mineralisierung), werden gemeinsam C in der Form von CO_2 , N als NH_3 und Aschensubstanz frei. Falls wir von einem Kohlenstoff-, Stickstoff- und Aschenkreislauf sprechen, geschieht dies einerseits einer besseren Übersicht halber, andererseits auch deswegen, weil jeder Kreislauf seine besonderen Eigenschaften hat.

Eine der schwersten Aufgaben der Bodenmikrobiologie ist die Bestimmung der optimalen Stufe der verschiedenen mikrobiellen Prozesse. Diese Aufgabe wurde bisher nicht zufriedenstellend gelöst. Es handelt

¹ Im Meer beteiligen sich die biogenen Elemente an der Entwicklung des Planktons und der Fische, so daß sie wenigstens teilweise wiederum in den biologischen Kreislauf, in das Leben der Pflanzen, Tiere und Menschen, gelangen.

sich um einige Komplexe von Faktoren (den Komplex der Umweltbedingungen, die Beziehungen der Mikroben untereinander und zu den Pflanzen u. a.), deren Analyse auf beinahe unüberwindbare Schwierigkeiten stößt. Es zeigt sich, daß ein solcher Zustand am günstigsten ist, bei dem alle mikrobiellen Prozesse in bezug auf die Ernährung der pflanzlichen Bestände harmonisch verlaufen, was durch eine wechselseitige Abstimmung der einzelnen Faktoren bedingt ist. So ist z. B. eine vollkommene Mineralisierung nicht die optimale Abbaustufe der organischen Substanz, denn sie würde zu einer Verarmung des Bodens an Humus führen, der ein unentbehrlicher Faktor der Bodenfruchtbarkeit ist.

Der Kohlenstoffkreislauf

Es besteht kein Zweifel, daß der Kohlenstoffkreislauf, entsprechend seiner Wichtigkeit und Kompliziertheit, an erster Stelle steht, da der Kohlenstoff die Hauptkomponente der ganzen lebenden Materie ist. Der überwiegende Teil des Kohlenstoffs in den Pflanzen stammt aus dem Kohlendioxid der Luft. Ebermayer berechnete, daß die grünen Pflanzen diesen Vorrat ungefähr innerhalb von zwanzig Jahren verbrauchen würden¹. Daß die CO₂-Menge in der Luft praktisch beständig ist, ist eine Folge der dauernden Ergänzung dieses Gases. Die Kohlendioxidquellen sind zum einen anorganischer, zum anderen organischer Natur. Im ersten Fall handelt es sich um die vulkanische Tätigkeit und das aus den Mineralquellen entweichende CO₂, im zweiten um das bei der Verbrennung von Kohle, Holz, Torf und anderen Brennstoffen frei werdende und hauptsächlich durch die mikrobielle Zersetzung der organischen Substanz entstehende CO₂. Die ersten Kohlendioxidquellen haben eine geringe Bedeutung, am wichtigsten sind die vitalen Quellen, unter denen den Mikroorganismen die Hauptaufgabe zufällt, wie aus der folgenden Zusammenstellung ersichtlich ist:

Anteil an der CO₂-Produktion in %

Atmung der Menschen	1
Atmung der Tiere	1
Verbrennung	1
Gärungsmikroben	1
Mikroben in Gewässern (einschließlich Abfallwässer)	11
Mikroben im Boden	85

Das durch die mikrobielle Umsetzung der organischen Substanz im Boden frei werdende Kohlendioxid genügt völlig zur Deckung des Kohlendioxidverbrauches der Pflanzen. Es wurde festgestellt, das ungedüng-

¹ Diese Schätzung ist eher zu hoch, denn der Kohlendioxidverbrauch der Wasserpflanzen wurde nicht berücksichtigt.

ter Ackerboden annähernd 0,4 g CO₂ je Stunde und Quadratmeter ausatmet, also 4 kg CO₂ je Hektar in einer Stunde und 9 600 kg CO₂ je Hektar in drei Monaten, d. h. während der üblichen Vegetationsdauer. Die normale Getreidemenge (einschließlich der Wurzelmasse) beträgt je Hektar ungefähr 6 000 kg Trockensubstanz mit rund 40 % C, was einer Aufnahme von etwa 8 800 kg CO₂ entspricht. In gut gedüngten (hauptsächlich mit den grundlegenden Wirtschaftsdüngern) und sorgfältig bearbeiteten Böden ist die Menge an frei werdendem CO₂ wenigstens doppelt so hoch. Waldböden atmen infolge des höheren Gehalts an organischer Substanz durchschnittlich fünfmal stärker als Ackerböden. An der Atmung des Bodens beteiligen sich auch die Wurzeln der Pflanzen, allerdings in geringem Maße. Bei Getreide atmen die Wurzeln ungefähr 20—30 % der Gesamtkohlendioxidmenge aus. Mit der Bodenatmung gelangt nicht das gesamte, durch die Zersetzung der organischen Substanz und die Atmung der Mikroben und Wurzeln entstehende CO₂ in die Atmosphäre. Ein Teil bleibt im Boden, ein Teil löst sich im Wasser und ein Teil wird in den Karbonaten und Bikarbonaten gebunden. Die Umsetzung der organischen Stoffe durch die Mikroben hat verschiedene Benennungen: Verwesung, Vermoderung, Verrottung, Gärung und Fäulnis. In den ersten drei Fällen handelt es sich um eine Zersetzung unter Luftzutritt, Gärung und Fäulnis verlaufen unter anaeroben Bedingungen.

J. S t o k l a s a sprach schon in den Jahren 1902—1905 die Vermutung aus, daß die Pflanzen das freie, in Wasser gelöste oder an verschiedene Salze gebundene Kohlendioxid durch ihre Wurzeln aufnehmen können. Es handelt sich ja hauptsächlich um das bei der mikrobiellen Umsetzung der organischen Substanz frei werdende CO₂. Im Jahre 1952 veröffentlichten A. A. K u r s a n o w und Mitarbeiter die Ergebnisse einer Arbeit, bei der sie auf Grund von Versuchen mit NaHCO₃, NaCO₃ und Kohlensäure mit dem Kohlenstoffisotop C¹⁴ zu dem Schluß gelangten, daß die Pflanzen den Kohlenstoff nicht nur bei der Photosynthese im CO₂ aus der Atmosphäre aufnehmen, sondern auch aus dem Boden in der Form von Karbonaten und Kohlensäure (H₂CO₃), und daß ferner diese Art der Kohlenstoffaneignung, die sogenannte heterotrophe CO₂-Assimilation, genauso wichtig ist wie die erste. Ein Teil des durch die Wurzeln aufgenommenen Kohlenstoffs tritt schon in den Wurzeln sehr schnell in komplizierte organische Verbindungen ein, ein großer Teil geht in die grünen Organe der Pflanzen über und wird hauptsächlich in den Blättern bei Anwesenheit von Licht photosynthetisch assimiliert. Das Kohlendioxid im Boden wird von einer Reihe autotropher Mikroben und auch von heterotrophen Mikroben verwertet (bei diesen geht es ebenso um eine heterotrophe CO₂-Assimilation).

Die größte Bedeutung im Kohlenstoffkreislauf hat die Zersetzung der Zellulose und Lignine. In den Pflanzenresten beträgt der Gehalt an Zellulose 45—50 % der Trockensubstanz. In der organischen Substanz im Boden und im Torf sind annähernd 1500 Billionen Tonnen Kohlenstoff

enthalten, wovon ungefähr die Hälfte auf Zellulose entfällt. Die Zellulose kann einer Reihe von Mikroben als alleinige Quelle der Kohlenstoffernährung dienen.

a) *Zersetzung der Zellulose und ihrer Begleitstoffe
(Hemizellulosen, Lignine)*

Die Zellulose ist ein sehr widerstandsfähiges, unlösliches Polysaccharid mit der chemischen Formel $(C_6H_{10}O_5)_n$, das den Hauptbestandteil der pflanzlichen Zellwände bildet und ihnen Festigkeit und Halt verleiht. Der Grundbaustein der Zellulose ist d-Glukose, die in der Stellung 1,4 mit einem weiteren Glukosemolekül zu dem Disaccharid Zellobiose verbunden ist, das lange Ketten bildet, die dem Zellulosemolekül seinen fibrillären Charakter verleihen. Das Molekulargewicht der Zellulose schwankt je nach ihrem Ursprung in einem breiten Bereich, von 250 000 bis zu beinahe 2 000 000. In der Natur treten gemeinsam mit der Zellulose in der Regel noch weitere verwandte Stoffe, sogenannte Begleitstoffe auf, besonders Hemizellulosen, Pektin- und Ligninstoffe, Harze, Öle u. a., was ihre mikrobielle Zersetzung beeinflusst. Besonders Lignozellulosen zersetzen sich schwer, dann folgen Pektzellulosen, und am leichtesten zersetzen sich von Hemizellulosen begleitete Zellulosen.

Bei der mikrobiellen Zersetzung, und zwar sowohl unter aeroben als auch unter anaeroben Bedingungen, handelt es sich um eine enzymatische, hydrolytische Spaltung, in der ersten Etappe durch das Ektoenzym Zellulase in das Disaccharid der Zellobiose. In der zweiten Etappe wird die Zellobiose durch das Endoenzym Zellobiase (Beta-Glukosidase) in zwei Moleküle Glukose zerlegt. Gewisse Forscher sind der Ansicht, daß bei der Hydrolyse auch direkt Glukose ohne die Entstehung von Zellobiose gebildet werden kann. Das System der zellulolytischen Enzyme ist bisher nicht genügend untersucht, es wird sich wahrscheinlich um einen Komplex von Enzymen handeln. Nach der Theorie von Reese und Mitarbeitern bestehen wenigstens zwei Zellulasen (C_1 , C_x), die die Zellulose stufenweise über Zellobiose bis zu Glukose zersetzen. Nach der Theorie von Whitaker geht es nur um ein die Zellulose in Zellobiose spaltendes Enzym.

Es wurde schon erwähnt, daß die Zellulose für eine Reihe von Mikroben die einzige Quelle der Kohlenstoffernährung sein kann. Derartige Mikroben nennen wir obligat zellulolytische Mikroben. Es gibt aber bedeutend mehr fakultativ (gelegentlich) zellulolytische Mikroben, die hinsichtlich der Kohlenstoffquellen polyphag sind. Zellulose können nicht nur zahlreiche Bakterien zersetzen, sondern auch viele Schimmelpilze und höhere Pilze, in geringerem Maße Aktinomyzeten und Protozoen. Dies geschieht entweder unter Luftzutritt oder unter Luftabschluß. Vom Gesichtspunkt des Kohlenstoffkreislaufes in der Natur ist die aerobe Zellulosezerersetzung, deren endgültiges Produkt Kohlendioxid und Wasser ist, bedeutend wichtiger.

Es ist daher interessant, daß die anaerobe Zersetzung der Zellulose, die meistens Zellulosegärung genannt wird, früher erkannt und gründlicher untersucht wurde. Das war ein Verdienst des russischen Mikrobiologen V. O m e l i a n s k y , dessen erste Arbeit über den Verlauf und die Erreger der Zellulosegärung bereits 1895 veröffentlicht wurde. Er beobachtete, daß es sich um zwei verschiedene Bakterien und um zwei Arten der Gärung handelt, und zwar um Wasserstoff- und Methangärung, die unter natürlichen Bedingungen in der Regel gleichzeitig verlaufen. Bei beiden Gärungsprozessen entsteht Essigsäure und Buttersäure, in geringerem Maße auch Äthylalkohol, von gasförmigen Produkten Kohlendioxid, bei der Wasserstoffgärung Wasserstoff und bei der Methangärung anstelle des Wasserstoffs Methan. Die Erreger beider Gärungsarten sind sporulierende Stäbchenbakterien, beide bilden Terminalsporen (*Plectridium*). Den Erreger der Wasserstoffgärung nannte er *Bac. cellulosaes hydrogenicus* (Länge 10—12 μ), den Erreger der Methangärung *Bac. cellulosaes methanicus* (viel kürzer). L e h m a n n und N e u m a n n änderten den Namen des ersten in *Bac. fossicularum*, des zweiten in *Bac. methanigenes*.

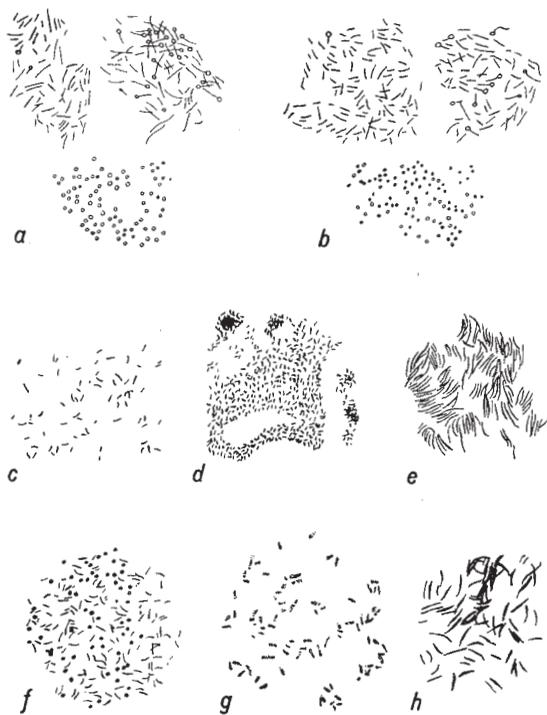


Abb. 12. Zellulosezerset-
zende Bakterien: a) *Bac.*
cellulosaes hydrogenicus,
b) *Bac. cellulosaes*
methanicus,
c) *Cellvibrio fulva*,
d) *Cellvibrio viridis*,
e) *Cytophaga lutea*,
f) *Myxococcus cellulosaes*
(*Cytophaga hutchinsonii*),
g) *Sorangium* sp.,
h) *Chondromyces*
aurantiacus

Später wurde festgestellt, daß O m e l i a n s k y nicht mit reinen Kulturen arbeitete. Gewisse Forscher betrachten nur die Wasserstoffgärung als eigentliche Zellulosegärung. Methan kann sich sekundär durch die Reduktion des Kohlendioxids entwickeln oder durch die weitere Spaltung der Essig- und Buttersäure. Außer der Essigsäure, die das hauptsächlichste Stoffwechselprodukt ist, und der Buttersäure, die sich nur weniger bildet, kann auch Ameisensäure, Milchsäure und im Pansen der Wiederkäuer ausnahmsweise Propionsäure entstehen. Die optimale Temperatur für die Zellulosegärung ist 30—40 °C. Die besten Stickstoffquellen sind Ammoniumsalze und Nitrate, von den organischen Formen Aminosäuren und Peptone nur in sehr schwacher Konzentration.

Von den weiteren isolierten, fakultativ zellulolytischen Bakterien sind das obligat anaerobe *Clostridium naviculum* und das fakultativ anaerobe *Clostridium myxogenes* zu erwähnen, die durch die Fähigkeit, Luftstickstoff zu binden, interessant sind. Außerdem kommen in der Natur auch zahlreiche thermotolerante und thermophile zellulolytische Bakterien vor, die unter anaeroben Bedingungen leben, von den thermotoleranten besonders die obligat zellulolytische, von K h o u v i n (1923) aus den Exkrementen isolierte Bakterie *Bac. cellulosa dissolvens*, die auch in mit Wirtschaftsdünger gedüngten Böden häufig ist und die Zellulose am besten bei einer Temperatur von 35—51 °C zersetzt. Im Pferdedung wurde das thermophile *Clostridium thermocellum* gefunden, ein fakultativ anaerobes, kleines sporenbildendes Stäbchen ($5 \times 0,4 \mu$), für das die Optimaltemperatur 60—65 °C ist. Nach A. I m s c h e n e t z k y können sich die thermophilen, zellulolytischen Bakterien nur in Symbiose mit anderen Bakterien entwickeln.

Die Zersetzung der Zellulose unter Luftabschluß kann mit einer gleichzeitigen Denitrifikation verbunden sein (siehe im weiteren). Voraussetzung ist die Symbiose von zellulolytischen Bakterien mit Denitrifika-



Abb. 13. *Bac. cellulosa dissolvens*, anaerobe zellulosezersetzende Bakterie

tionsbakterien, die durch Abbau der Nitrate den für die aeroben Zellulose zersetzenden Mikroben notwendigen Sauerstoff freimachen. Die anaerobe Zellulosezerersetzung finden wir in der Natur überall dort, wo die Luft keinen Zutritt zu der angesammelten organischen Substanz hat, wie in Sümpfen, schweren staunassen Böden, auf dem Grund von Teichen und Flüssen oder in gut geschichtetem und gründlich gestapeltem Stallung. Anaerobe zellulolytische Bakterien zerstören auch die Juteumhüllung von Kabeln. Durch die Gärung von Zellulose in den Klärbehältern der Reinigungsstationen freiwerdendes Wasserstoff- und Methangas wird als sogenanntes Biogas zur Beleuchtung und Beheizung verwendet. Biogas kann auch aus Stallung gewonnen werden.

Mit der aeroben Zellulosezerersetzung befaßte sich als erster van I t e r s o n (1904). Er beobachtete, daß Filterpapierstreifen, die er auf die Oberfläche von Erde in Petrischalen legte, sich in kurzer Zeit mit gelben und braunen Flecken bedecken und allmählich zerfielen. Er isolierte eine Reihe zellulolytischer Mikroben, die von anderen Forschern noch erweitert wurde. Von Bedeutung war die Entdeckung einer besonderen, die Zellulose stark zersetzenden Bakterie durch die amerikanischen Mikrobiologen H u t c h i n s o n und C l a y t o n (1919), die sie nach der charakteristischen, in die Länge gezogenen S-ähnlichen Körperform *Spirochaeta cytophaga* benannten. Ein großes Verdienst um die Erforschung der Erreger der aeroben Zellulosezerersetzung im Boden und ihrer Ökologie hat W i n o g r a d s k y (1926—1932). Durch Verwendung von Kieselsäuregelplatten, die er mit einer mineralischen Nährstofflösung tränkte, mit Scheiben reinen Filterpapiers bedeckte und mit Körnchen des untersuchten Bodens impfte, gelang es ihm, aus den verschiedenen Böden einige neue Arten der *Spirochaeta cytophaga* zu isolieren, die sich durch Zellengröße, Bildung der Mikrozysten und Farbe unterscheiden. Er ordnete sie in eine selbständige Gattung *Cytophaga* ein, da es sich hier nicht um korkzieherartige Spirochäten handelte, setzte aber ihre Stellung im System der Bakterien nicht genau fest. Außerdem isolierte er einige Arten aus den Gattungen *Cellvibrio* und *Cellfalcicula*, die Zellulose schwächer zersetzen. Die *Cellvibria* haben die Form längerer, hörnchenförmig gebogener Stäbchen mit abgerundeten Enden, die *Cellfalciculen* entweder die Form kleiner Sichel- oder Spindeln. Durch die Arbeiten einer Reihe von Forschern, besonders von H. und S. K r z e m i e n i e w s k a (1936 und später), I m s c h e n e t z k y und S o l n c e v a (1936 und später), M i s c h u s t i n (1938), P o c h o n (1948), K ü h l w e i n (1952 und später) u. a., wurde die Gattung *Cytophaga* zu den Myxobakterien eingereiht, zahlreiche weitere zellulolytische Vertreter dieser interessanten Bakteriengruppe isoliert, die phylogenetisch den Schleimpilzen (*Myxomycetes*) sehr nahe stehen, und ihre bedeutende Aufgabe für die Zellulosezerersetzung im Boden erkannt.

Die Taxonomie der Myxobakterien ist vorläufig sehr uneinheitlich, was ohne Zweifel damit zusammenhängt, daß sie bisher hauptsächlich

nach den morphologischen Merkmalen klassifiziert wurden. Bergey (1957) reiht sie als Ordnung *Myxobacterales* ein, die er in fünf Familien unterteilt: *Cytophagaceae*, *Archangiaceae*, *Sorangiaceae*, *Polyangiaceae* und *Myxococcaceae*, Krasilnikow (1948) als Klasse *Myxobacteriae* mit einer Ordnung *Myxobacteriales* und den Familien *Myxococcaceae*, *Archangiaceae*, *Polyangiaceae*, *Sorangiaceae* und *Promyxobacteriaceae* (letztere bilden weder Zysten noch Fruchtkörper). Gleichfalls Pochon (1958) faßt sie als Klasse *Myxobacteriales* auf, die er in drei Ordnungen unterteilt: 1. *Myxococcales* mit einer Familie *Myxococcaceae*; 2. *Angiococcales* mit den Familien *Archangiaceae*, *Sorangiaceae* und *Polyangiaceae*; 3. *Asporangiales* mit einer Familie *Cytophagaceae* und zwei Gattungen: *Sporocytophaga* (bilden Mikrozysten) und *Cytophaga* (bilden keine Mikrozysten).

Zum Großteil handelt es sich um fakultativ zellulolytische, mesophile Bakterien mit einem breiten Bereich der optimalen Reaktion (pH von 6,0—6,5—8,5). Die vorteilhafteste Stickstoffquelle für die meisten Bakterien sind Ammonsalze und Nitrate. Einige können auch Harnstoff, Aminosäuren und schließlich in geringerem Maße Peptone ausnutzen. J. Kozová (1961), die sich mit der Zellulosezersetzung in Stalldung, Komposten sowie im Boden befaßte, stellte aber fest, daß die Vertreter der Gattungen *Myxococcus*, *Angiococcus*, *Polyangium* und *Sorangium* organischen Stickstoff in der Form von Harnstoff und seltener aus Pep-

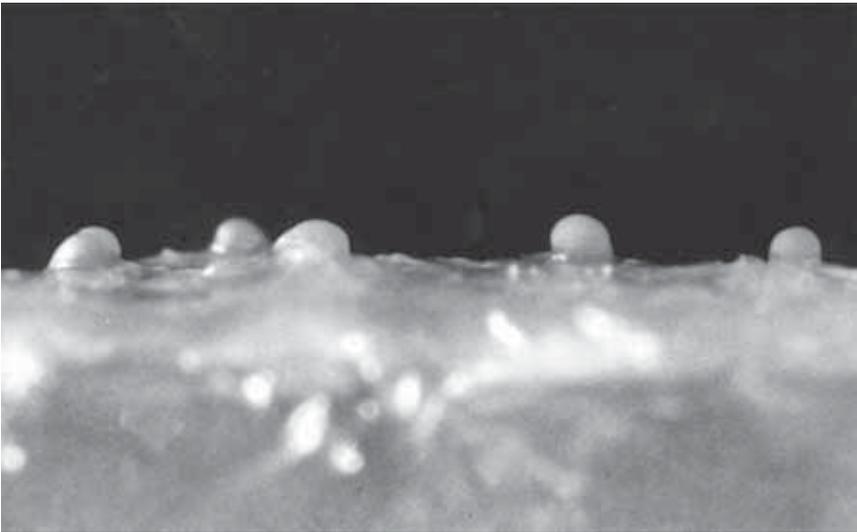


Abb. 14. Fruchtkörper der Gattung *Myxococcus*. Vergr. 45×.
(Orig. J. Kozová)

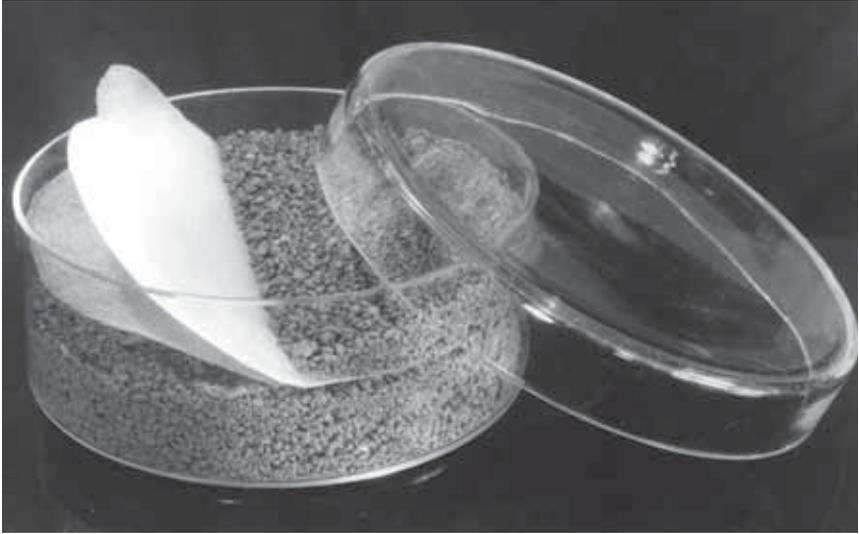


Abb. 15. Zellulosezersetzung im Boden: in den Boden eingelegte Filterpapierscheibe, geschützt mit Silongewebe. (Orig. J. K o z o v á)

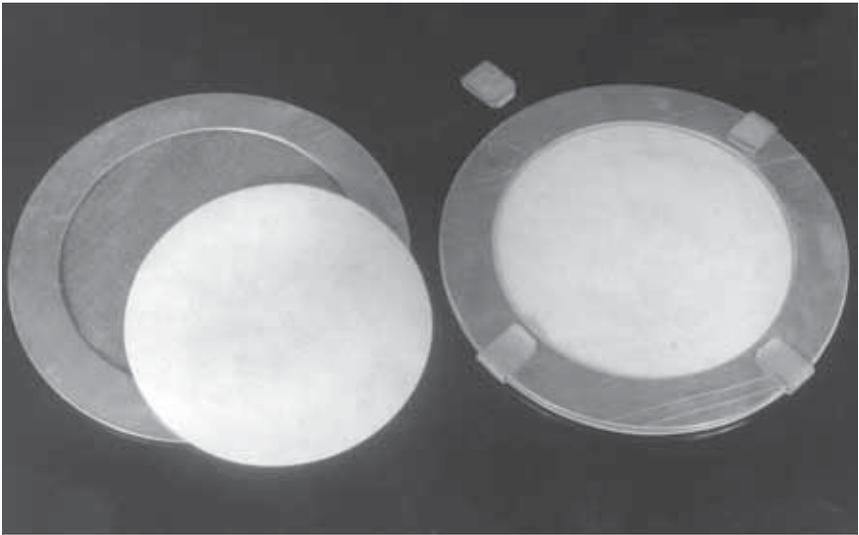
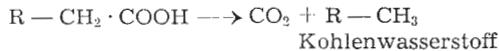


Abb. 16. Zellulosezersetzung im Boden: mit Silongewebe geschützte Filterpapierscheibe vor dem Einlegen in die Ackerkrume. (Orig. J. K o z o v á)

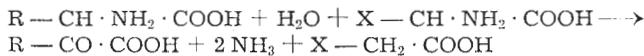
Die Reduktionsdesaminierung, die unter anaeroben Bedingungen, z. B. durch die Einwirkung von *Bac. putrificus* verläuft, wobei Fettsäuren entstehen:



Die entstandenen Fettsäuren dekarboxylieren häufig:



Die oxydative Reduktionsdesaminierung ist eine besondere Art der gegenseitigen Desaminierung von zwei Aminosäuren, die 1934 von Stickland bei *Clostridium sporogenes* entdeckt wurde; sie ist gleichzeitig die Energiequelle für diese Bakterien:



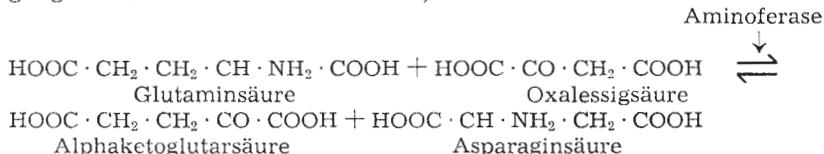
Die Aminosäure R wirkt als H⁺ Donator, die Aminosäure X als H⁺ Akzeptor.

Die Desaminierung unter Bildung ungesättigter Säuren, bei der das Ammoniak unmittelbar von den einzelnen Aminosäuren abgespalten wird.



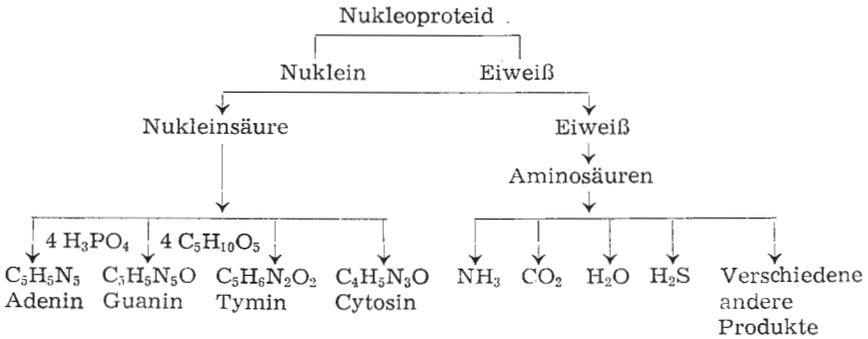
Dieser Desaminierungstyp wurde in den Kulturen verschiedener fakultativ anaeroben Bakterien bei ihrer Einwirkung auf Asparaginsäure beobachtet, wobei Ammoniak und Fumarsäure entstanden.

Eine wichtige Reaktion im Aminosäurestoffwechsel ist die Transaminierung, die auf einer Übertragung der Aminogruppe aus der Aminosäure in die Ketosäure beruht. Es handelt sich um eine Umkehrreaktion, bei der Enzyme, die Aminoferasen (Transaminasen) genannt werden, als Katalysator wirken. Eine notwendige Bedingung ist die Teilnahme von Dikarbonaminosäure oder Dikarbonketosäure. Als Beispiel führen wir die Transaminierung der Glutaminsäure in Asparaginsäure an (diese zwei Säuren und besonders die Glutaminsäure sind die Ausgangsstoffe für die Transamination):



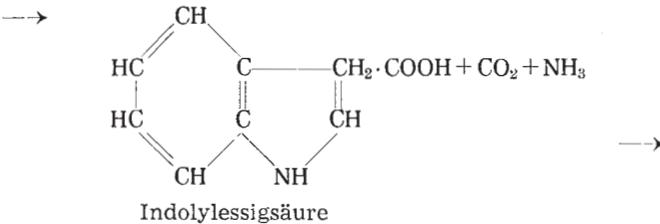
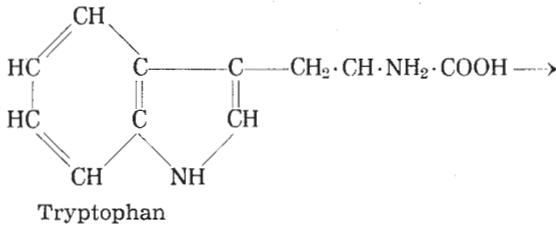
Die Endprodukte der Eiweißzersetzung sind Wasser, Kohlendioxid, Ammoniak und Schwefelwasserstoff, von den anderen biogenen Elementen besonders Phosphor. Er entsteht durch die Zersetzung der Nukleo-

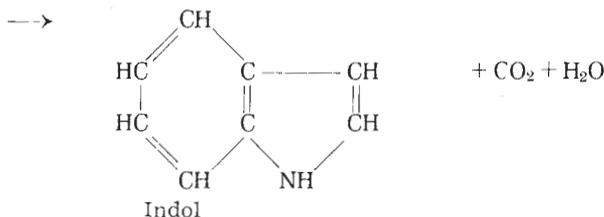
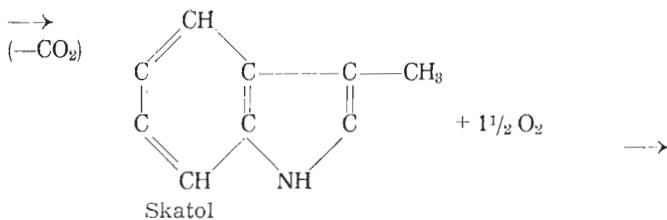
proteide, die mit ihrer Hydrolyse in Nucleinsäure und den Eiweißkomplex beginnt:



Durch die Hydrolyse der Nucleinsäure entstehen Phosphorsäure, vier Moleküle organischer Basen und Pentose. Der Schwefelwasserstoff bildet sich durch die Zersetzung der Schwefel enthaltenden Aminosäuren, beispielsweise des Cystins. Manchmal entwickelt sich auch Methylmercaptan $\text{CH}_3\cdot\text{SH}$ oder Mercaptane eines anderen Typs, die gleichfalls unangenehm riechen.

Bedeutend mehr widerlich riechende und giftige Stoffe sind unter den Übergangsprodukten der Eiweißzersetzung. Die charakteristischen Fäulnisprodukte entstehen durch die Zersetzung von Aminosäuren der aromatischen Reihe, wie Tyrosin, Phenylalanin und besonders Tryptophan, aus dem sich durch die teilweise Oxydation seiner Seitenkette über Indolyllessigsäure (Heteroauxin) Skatol und Indol bildet.





In der Bildung des Heteroauxins, das als Biostimulator wirkt, ist auch eine der Ursachen für die günstige Wirkung der Zersetzung der Eiweiße aus der organischen Substanz auf die Entwicklung der Wurzeln zu sehen.

Bei der Spaltung der Aminosäuren der Fettreihe werden Fettsäuren frei, wie Ameisensäure, Essigsäure, Propionsäure, Buttersäure und Valeriansäure. Unter Luftzutritt werden sie weiter bis zu Kohlendioxid und Wasser abgebaut, unter Luftabschluß sammeln sie sich entweder an oder verwandeln sich in Alkohole oder manche, wie die Essigsäure und die Buttersäure, vergären zu Methan und Kohlendioxid.

Von den Produkten des Eiweißabbaues ist das Ammoniak, die Quelle der Stickstoffernährung der Pflanzen und indirekt auch der Tiere, am wichtigsten. Das Ammoniak gelangt nicht vollständig in den Kreislauf, da ein größerer oder kleinerer Teil von den Mikroben zum Aufbau ihres Körpereißes verbraucht wird. Das durch die Ammonisierung freiwerdende Ammoniak kann auch in die Luft entweichen. Derartige Verluste entstehen hauptsächlich in leichten Böden mit einer geringen Sorptionskraft, wenn wir eine größere Menge organischer stickstoffreicher Substanz, beispielsweise guten Stalldung oder Gründüngung aus Leguminosen, seicht unterpflanzen.

Die Menge an freiwerdendem Ammoniak hängt hauptsächlich davon ab, wie reich die organische Substanz an Eiweiß ist. Man rechnet, daß die Mikroben für je 100 g zersetzter organischer Substanz (ungefähr 50 g Kohlenstoff) 2 g Stickstoff benötigen, was einem Verhältnis C : N = 25 : 1 entspricht¹. Wenn die organische Substanz weniger als 2% Stickstoff ent-

¹ Im Körper der Bakterien ist zwar das Verhältnis C : N gleich 5 : 1; da sie aber den überwiegenden Teil (80 %) des aufgenommenen Kohlenstoffs veratmen, brauchen sie für sämtliche Lebensvorgänge die fünffache Menge Kohlenstoff, also im Verhältnis zum Stickstoff $(5 \times 5) : 1 = 25 : 1$.



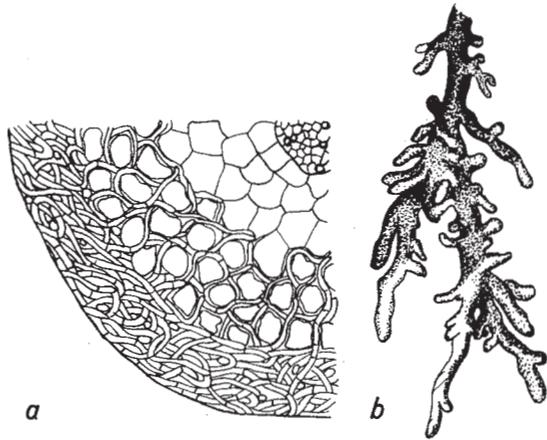
a



b

Abb. 24. Wurzelknöllchen bei der Erbse: a) Infektion aus dem Boden, b) hirntartiges Wurzelknöllchen nach der Samenimpfung. (Orig. E. H a m a t o v á)

Abb. 33. Ektotrophe Mykorrhiza: a) Schema eines Querschnittes durch das glatte Kieferwurzeln mit Mykorrhiza, die Pilzhyphen bilden einen Mantel, in den Interzellularräumen, das Hartigsche Netz, b) Korallenmykorrhiza bei der Eiche. (Nach L o b a n o w)



Weniger ausgeprägt ist die endotrophe Mykorrhiza, bei der sich keine Hülle aus Pilzfäden bildet und die Wurzelhärchen erhalten bleiben. Der Pilz ist in der Rindenschicht, wo seine Fäden in Längsrichtung zwischen den Zellen verlaufen und von dort in die Zellen des Rindenparenchyms eindringen. Hier wickeln sich die Fäden später zu knäuel-förmigen Gebilden zusammen. Diese teilen sich dann zuerst in unregelmäßige, kurzverzweigte Gebilde, die später in an Sporen erinnernde,

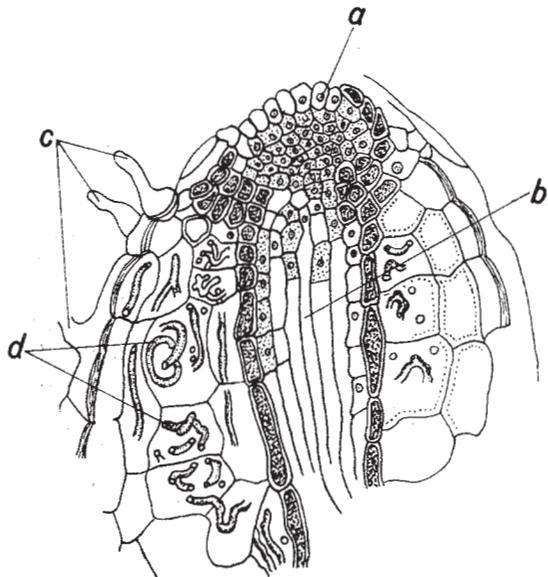


Abb. 34. Endotrophe Mykorrhiza beim Berg-ahorn: a) Meristemgewebe, b) Mark, c) Wurzelhaare, d) Pilzhyphen in den Zellen des Rindenparenchyms. (Nach G o r b u n o w a)