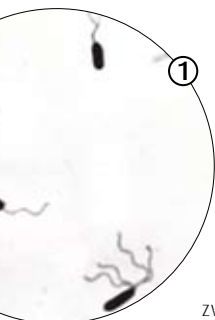


# Even voorstellen: Bacteriegallen deel 1

In eerdere afleveringen heeft Bomen aandacht besteed aan gallen op bomen. In dit en het volgende nummer wordt een specifieke groep daarvan besproken: de bacteriegallen. Dit eerste artikel gaat onder meer over de aard en indeling. Het tweede artikel behandelt de identificatie, geeft enkele voorbeelden, en bevat de literatuurlijst.

TEKST EN FOTOGRAFIE: DR. JAAP D. JANSE, AFDELING LABORATORIUMMETHODEN EN DIAGNOSTIEK, NEDERLANDSE ALGEMENE KEURINGSDIENST (NAK)



1.

Bacteriecellen met een polaire zweefhaar of flagel. Lengte van de cellen ca. 2 µm. *Pseudomonas savastanoi* pv. *fraxini*, die necrotische gallen (bastwoekerziekte) bij de gewone es (*Fraxinus excelsior*) veroorzaakt. Lichtmicroscopische opname van een zilverkleuring om de flagellen, die zeer dun zijn (0,2 µm), zichtbaar te maken.

2. Bacteriecellen onder de gewone lichtmicroscopie en gekleurd volgens Gram. Gram-negatieve (roodgekleurde), staafvormige cellen van *Pseudomonas savastanoi* pv. *fraxini*.
3. Gram-positieve, staafvormige cellen van *Rhodococcus fascians*, die organoïde gallen bij verschillende planten veroorzaakt.

## Inleiding

In dit artikel wordt een aantal van de relatief minder bekende gallen voorgesteld, die gevormd worden door echte bacteriën. In vergelijking met gallen ten gevolge van insecten, mijten of schimmels, wordt slechts een klein aantal van de bij planten voorkomende gallen veroorzaakt door bacteriën. Deze bijdrage is een grondig herziene versie van het hoofdstuk over bacteriegallen van mijn hand voor het Gallenboek, 3e druk van W.M. Docters van Leeuwen in de bewerking van 1982, en van de verkorte bijdrage over deze gallen in de bewerking van 2009.

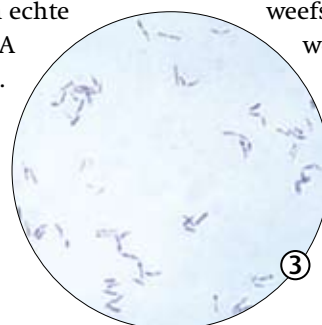
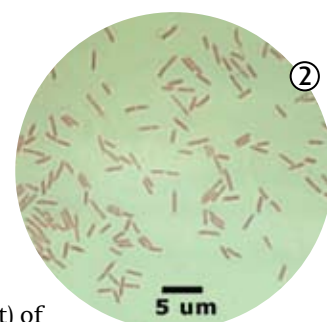
## Wat zijn bacteriën en welke soorten vormen gallen?

In de moderne taxonomische indeling maken de bacteriën deel uit van een apart rijk, de zogenaamde Prokaryotae, waartoe onder andere ook mycoplasma's, fytoplasma's en cyanobacteriën (vroeger blauwalgen genoemd) behoren, zie tabel 1. Dit is een rijk naast dat van de zogeheten Eukaryotae, met daarin de planten (inclusief schimmels), dieren en de mens. Het belangrijkste verschil is wel dat de Eukaryotae een echte celkern met chromosomen hebben, in welke laatste het erfelijke materiaal, het DNA, is opgeslagen, terwijl de Prokaryotae geen echte celkern en chromosomen hebben; het DNA bevindt zich hier 'naakt' in het celplasma. We zullen ons hier beperken tot gallen veroorzaakt door echte bacteriën, de zogenaamde eubacteria, zie tabel 1. Het cellichaam van echte bacteriën kan

verschillende vormen hebben: staafvormig, bolvormig (coccen), en spiraal- (vibrio, spirochaet) of draadvormig (groep van de actinomyceten) en is meestal niet groter dan 2-10 µm. Vaak kunnen ze zich voortbewegen met behulp van zweefharen of flagellen (afbeelding 1). De meeste bacteriën kunnen ingedeeld worden bij:

- 1 bacteriën met een dunne celwand (Gram-negatief genoemd, naar de kleuring volgens Gram, afbeelding 2)
- 2 bacteriën met een dikke celwand (Gram-positief, afbeelding 3).

Een aantal bacteriesoorten kan taaie overlevingsstructuren (sporen) vormen onder slechte leefomstandigheden en zo uitermate goed overleven. De meeste bacteriën zijn onschadelijk of zelfs nuttig voor andere organismen, maar een klein aantal kan ook ziekten bij mens, dier en ook plant veroorzaken. Soms zijn deze ziekten bij planten galziekten, maar meestal veroorzaken de bacteriën afsterving van plantenweefsels (necrose, zoals bijvoorbeeld bacterievuur, de zeer snelle necrose en afsterving van hele bomen zoals meidoorn, lijsterbes, *Cotoneaster*, appel en peer, veroorzaakt door *Erwinia amylovora*) en verstopping van vaat(transport) weefsel, zoals bijvoorbeeld de verwelkingsziekte, watermerkiekte genoemd naar de karakteristieke verkleuring in het hout, van wilg veroorzaakt door *Brenneria* (*Erwinia*) *salicis* (Janse, 2006;



<b>Macro-organismen</b>	<b>Eukarya</b> of eukaryotes	Dieren (de mens) Planten (inclusief algen en bepaalde schimmels)
<b>Micro-organismen</b>	<b>Eukarya</b> of eukaryotes	Dieren (protozoa) Planten (algen) Meeste schimmels
	<b>Prokarya</b> of prokaryotes	<b>Bacteriën</b>  Cyanobacteria <sup>a</sup> <b>Echte bacteriën<sup>b</sup></b> Rickettsias, FXLB, FPLB en chlamidias <sup>c</sup> Mycoplasma's, Fytoplasma's en Spiroplasma's <sup>d</sup>
		<b>Archaea<sup>e</sup></b> (Bacterieachtige micro-organismen die in extreme omgeving kunnen leven)

Tabel 1. Indeling van organismen en de plaats van echte bacteriën, waartoe de hier beschreven galvormende bacteriën behoren.

- a) Vroeger blauwalgen genoemd, veel in oppervlaktewater. Sommige soorten binden stikstof, soms in symbiose met planten zoals palmvarens (*Cycadales*) waarbij de wortels worden geïnfecteerd en opzwellen. De cyanobacterie produceert hier ook een neurotoxine die de plant giftig maakt. Verder ook bij mammoetblad (*Gunnera* spp.) waarbij *Nostoc punctiforme* klieren aan de basis van de bladsteel binnendringt en evenals Rhizobia intracellulair stikstof bindt. Ten slotte *Anabaena azollae* in de bladholten van grote kroosvaren (*Azolla filiculoides*).
- b) Bezitten stevige celwand, kweekbaar.
- c) Niet of moeilijk kweekbare bacteriën, vaak met dunne celwand, die ziekten bij mens en dier veroorzaken – *Rickettsias* en *chlamydia* – of bij planten – FXLB in xyleem of houtvaten, FPLB in floeem of zeevaten.
- d) Niet of moeilijk kweekbare bacteriën, vaak zonder echte celwand, slechts een celmembran, die ziekten veroorzaken bij mens, dier en plant – de fytoplasma's uitsluitend bij planten.
- e) Bacterieachtige organismen die in een extreme omgeving kunnen leven, zoals heetwaterbronnen en zoutbassins.



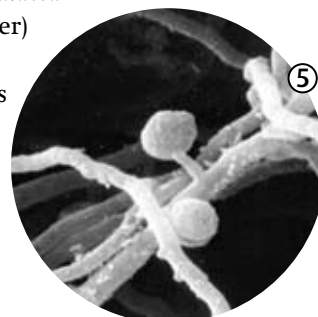
De Kam en van Tol, 1988). Er zijn zelfs bacteriën (*Bdellovibrios*) die andere bacteriën kunnen binnendringen en vernietigen, net zoals sommige virussen (bacteriofagen) dat kunnen doen. De meeste bacteriën die plantengallen veroorzaken kunnen ook buiten de waardplant geruime tijd overleven en via toeval door andere organismen, veelal insecten, via poten en monddelen naar andere waardplanten worden overgebracht. De bacterie kan de plant binnendringen via huidmondjes en/of wanneer er een wond aanwezig is. Overleven kan plaatsvinden op (epifytisch) en in (endofytisch) andere plantensoorten dan de waardplant, en ook wel vrij in de bodem.

#### Galvormende bacteriën

Er zijn zo'n tien galvormers gevonden bij plantenziekten veroorzakende bacteriesoorten. Ze behoren tot de geslachten *Pantoea*, *Pseudomonas* en *Xanthomonas*, ze zijn Gram-negatief, staafvormig en niet sporevormend. Ook vindt men galvormers in de orde Actinomycetales (= draadvormige of onregelmatig gevormde Gram-positieve bacteriën, minder juist ook wel straalschimmels genoemd), namelijk soorten van de geslachten *Streptomyces* en *Rhodococcus*. Beschrijvingen van deze bacteriën en de veroorzaakte galziekten zijn te vinden in Janse 1981, 1982, 1983 en 2006.

Vlinderbloemigen (bijvoorbeeld *Laburnum*, *Lupinus*, *Medicago*, *Trifolium*, *Vicia*, *Lathyrus* en *Lotus*) hebben kleine knolletjes op de wortels die nuttige, stikstofbindende bacteriën bevatten, die behoren tot de bacteriegroep van

de Rhizobia. Vroeger werden alle soorten in het geslacht *Rhizobium* geplaatst, maar modern taxonomisch onderzoek heeft aangetoond dat dit niet juist was; men onderscheidt nu de geslachten *Azorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mezorhizobium*, *Rhizobium* en *Sinorhizobium* (dit geslacht is inmiddels omgedoopt in *Ensifer*). Ze zijn alle staafvormig, Gram-negatief en niet-sporevormend. Tot de Actinomycetales behoren ook de stikstofbindende, draadvormige *Frankia*-soorten (afbeelding 4 en 5), die gallen bij een groot aantal, vaak tropische (pionier) planten veroorzaken, zoals *Alnus*-els, *Myrica gale*-gagel en *Hippophae rhamnoides*-duindoorn. Er zijn ook stikstofbinders beschreven bij vlinderbloemigen die niet of weinig verwant zijn aan bovengenoemde Rhizobia, namelijk *Shinella kummerowiae*, geïsoleerd van knolletjes van *Kummerowia stipulacea* (Engels: Korean Clover) en *Devosia neptuniae*, die stikstofknolletjes vormt bij *Neptunia natans*, een aquatische soort uit India. Ook zijn er stikstofbinders gevonden in de geslachten *Burkholderia*, *Methylobacterium* en *Cupriavides* (Weir 2006 en 2011).



Gallen, zogeheten Rhizothamniën, veroorzaakt door de stikstofbindende bacterie *Frankia alni* bij duindoorn (*Hippophae rhamnoides*, Eleagnaceae). De *Frankia* van duindoorn is nauw verwant aan *Frankia eleagni* die knolletjes bij *Eleagnus* spp.-olijfwilg veroorzaakt.



6. Gallen aan de bladrand van *Ardisia crenata*. Veroorzaakt door de bacterie *Phyllobacterium myrsinacearum* en/of een niet-kweekbare *Burkholderia*-soort. Foto en copyright: Chris Evans, River to River CWMA, Bugwood.org

De moeilijk kweekbare bacterie *Phyllobacterium myrsinacearum* wordt verantwoordelijk gehouden voor de vorming van gallen aan de bladrand van de wel als kamerplant gehouden *Ardisia crenata*, zie afbeelding 6 (Engels: Coral Berry) en *A. crispa*, en van bladrandgallen in de familie Myrsinaceae, en verder nog van *Pavetta zimmermanniana* (Engels: Wild Jasmin, Rubiaceae). Recentelijk werd echter een niet-kweekbare *Burkholderia*-specie voor deze bladrandgallen verantwoordelijk gesteld (Lemaire et al., 2011), zie ook hieronder. Er zijn nog veel meer tropische Myrsinaceae en Rubiaceae (in de geslachten *Psychotria*, *Pavetta* en *Sericanthe*) waarbij bladgallen zijn beschreven (voor het eerst werd al een relatie met bacteriën aangetoond in 1902 door Zimmerman); hiervan heeft men echter noch *Phyllobacterium*, noch andere bacteriën kunnen isoleren, hoewel ze wel in de gallen worden aangetroffen. De cellen van *Phyllobacterium* zwellen in plantenweefsel op evenals die van *Rhizobia*, maar fixeren geen stikstof! Bij *Psychotria kirkii*, *P. calva* en *P. nigropunctata* heeft men zo'n niet-kweekbare bacterie onlangs genetisch weten te karakteriseren en 'Candidatus *Burkholderia kirkii*', *Candidatus B. calva* en *Candidatus B. nigropunctata* genoemd (Van Oevelen et al., 2002, 2004).

### Aard van bacteriegallen

Gallen schadelijk voor de plant  
Galvormende bacteriën kunnen schadelijk zijn: er kan groeiremming of verstoring optreden en ook wel gehele of gedeeltelijke verstoring en zelfs afsterven van de waardplant. De parasitaire bacteriën leven in de plant intracellu-



7. Gallen in de vorm van sterke abnormale spruitvorming onder invloed van fytohormonen die door de bacterie *Rhodococcus fascians* zijn gevormd bij *Brassica oleracea*-spruitkool.

lair (tussen de cellen, in de intercellulaire holten) of in de door hen gedode plantencellen. Vaak zijn ze ingebed in slijm. Voorbeelden zijn gallen van *Rhodococcus fascians* (afbeelding 7), *Pseudomonas savastanoi* en *Xanthomonas populi* bij *Populus*-populier. Verder ook *Erwinia milletiae* (nu *Pantoea agglomerans* genoemd), die gallen op de stam van blauwereggen (*Wisteria floribunda*) veroorzaakt, gemeld uit Japan en op *W. sinensis*, gemeld uit Californië, VS (Opgenorth et al., 1994). Een uitzondering vormen de gallen, beter gezegd tumoren, gevormd door overdracht en incorporatie in het genoom van de plant van tumorvormende en hormoonproducerende genen – een stukje zogeheten T(umor)-DNA – door de bacterie *Agrobacterium tumefaciens* (zie hierna).

Gallen nuttig voor de plant

Soms kunnen galvormende bacteriën nuttig zijn en is de groei van de waardplant beter dan wanneer ze afwezig zijn. Er is dan sprake van symbiose. Voorbeelden zijn de eerder genoemde wortelknolletjes bij vlinderbloemigen van *Rhizobia*-soorten en wortelknollen van *Frankia*-bacteriën bij niet-Leguminosen, zoals els, gagel en duindoorn, maar ook bij tuinplanten zoals *Eleagnus* en een aantal tropische gewassen (vaak pionierplanten). In de wortelknolletjes binden de symbiotische bacteriën stikstof uit de lucht, zodat deze voor de plant beschikbaar komt, terwijl de bacteriën leven van voedingsstoffen die uit het plantenweefsel vrijkomen. De bacteriën leven hier ook intracelluair (in de cel), zonder de plantencel te doden (afbeelding 5). De hierboven beschreven bladrandgal veroorzakende bacteriën bij o.a. *Ardisia* en Rubiaceae, die geen stikstof binden, zijn blijkbaar ook nodig voor de planten, want wanneer men ze kunstmatig verwijdert (en dat is heel moeilijk) blijken slecht groeiende planten te ontstaan.

### Bouw van bacteriegallen

De meeste bacteriegallen zijn zeer eenvoudig van bouw. Het zijn histoïde (weefselachtige) nieuwvormingen. Als gevolg van hypertrofie (celvermeerdering) en hyperplasie (celvergroting) treedt een zwelling van het weefsel op. Het galweefsel is doorgaans parenchymatisch, maar differentiatie kan in de gal optreden door verkurking van cellen, de vorming van vaatweefsel (xyleem- en floëmachtinge elementen) en soms zelfs van steencellen. Wanneer de bacterie een woekering veroorzaakt, zoals *Pseudomonas savastanoi* pv. *fraxini* bij de gewone es (*Fraxinus excelsior*), die voornamelijk berust op prikkeling door wondvorming, ontstaat door een langdurige wisselwerking tussen bacterie en waardplant een sterk necrotiserende gal met daarin wondweefsel, kurkweefsel en holtes gevuld met bacteriën. Wanneer de bacterie in staat is om veel en verschillende plantenhormonen te produceren zoals *P. savastanoi* pv. *savastanoi* bij olijf (*Olea europaea*) of *Rhodococcus fascians* bij een aantal plantensoorten, ontstaat een sterk parenchymatische, gezwollen gal met hierin kurkeilandjes en bacterieholten, soms ook spruitvorming met orgaanachtige structuren, een zgn. organoïde gal (afbeelding 7). Tumoren veroorzaakt door *Agrobacterium tumefaciens* bevatten geen bacterieholtes; vaak is de bacterie niet meer aanwezig, maar zijn er wel vaatweefselementen. ■