© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten.

(Lathraea Clandestina Lam. und *L. Squamaria* L.*)*

Von Dr. **E. Heinricher,**
o. ö. Professor in Innsbruck.

Mit Tafel V—XI.

I. Die Untersuchungen früherer Forscher.

Anatomische Untersuchungen über die Haustorien der *Lathraeen* liegen zwar bereits von mehreren Forschern vor, ohne dass man indess behaupten könnte, sie hätten zu einer einigermassen erschöpfenden Kenntniss derselben geführt. Die meisten dieser Arbeiten stammen aus älterer Zeit, und der inzwischen in der Wissenschaft errungene, ausserordentliche Fortschritt, sowie die Anwendung der neueren technischen Methoden ermöglichen selbstverständlich heute die Förderung wesentlich besserer Resultate. Trotzdem weisen aber auch die Arbeiten der jüngsten Zeit, welche sich mit den Saugorganen der *Lathraeen* beschäftigen, nicht dementsprechende Ergebnisse auf. Sie verrathen sich als relativ oberflächliche Untersuchungen, welche keine wesentliche Vertiefung unserer Kenntnisse herbeiführten. Eine gewisse Flüchtigkeit zeichnet aber auch einige der älteren Untersuchungen aus und ist unverkennbar Schuld an den wenig befriedigenden, oft auch direct falschen Resultaten. Allein die weniger befriedigenden Erkenntnisse erklären sich auch aus anderen Gründen. Einerseits ist die Gewinnung des Untersuchungs-Materials eine verhältnissmässig mühsame, andererseits ist dasselbe im frischen Zustande wenig haltbar und auch eine geeignete Conservirung desselben bereitete einige Schwierigkeiten.

Die wesentlichsten Differenzirungen der Haustorien sind von Solms-Laubach[1]) am schärfsten unterschieden worden. Allerdings wurde von diesem *Lathraea* weniger berücksichtigt, aber in der Hauptsache gelten die Ergebnisse, welche er für die *Rhinanthaceen* anführt, auch für *Lathraea.*

[1]) Ueber den Bau und die Entwickelung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen. Pringsheim's Jahrb., Bd. VI. 1863.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Und *Lathraea* gehört entschieden zu den *Rhinanthaceen*! Wenn man gerade in letzterer Zeit beliebt, *Lathraea* den *Orobancheen* anzuschliessen und von den *Rhinanthaceen* zu trennen, so muss man doch sagen, dass dies ohne irgendwie zwingende Gründe geschieht, und dass dabei eine ganze Menge von, die Verwandtschaft erweisenden Momenten einfach ignorirt wird. Ich werde auf diesen Punkt aber später noch zurückkommen.

Was nun die Untersuchungen im besonderen betrifft, so würde man meinen, dass die bekannte Grösse der Haustorien von *Lathraea Clandestina*, und die bedeutende Förderung, welche daraus einer Untersuchung erwächst, dadurch Veranlassung zu einer eingehenden, erschöpfenden Bearbeitung derselben gegeben hätten. Indessen ist *Clandestina* nicht genauer untersucht worden als *Squamaria*, und nur in den gröberen Verhältnissen ist der Bau der Haustorien ermittelt. In seiner monographischen Bearbeitung der Pflanze hat Duchartre[1]) ganz unerklärlicher Weise sogar das Eindringen eines Haustorialfortsatzes in die Nährwurzeln übersehen, eine Thatsache, welche festzustellen schon dem freien Auge leicht gelingt.

Eine eingehendere Betrachtung widmete sodann der *Clandestina* Ad. Chatin in seiner, Ende der fünfziger Jahre heftweise erschienenen „Anatomie comparée des végétaux“[2]).

Er hat das Eindringen eines Haustorialfortsatzes bis an den Holzkörper der Wirthswurzeln festgestellt. Viel weiter reicht sein Verdienst nicht. Rücksichtlich des Baues der Haustorien begeht er vor allem den Fehler, dass er die sogenannten „replis préhenseurs“ für etwas constant an den Haustorien Auftretendes, dieselben Kennzeichnendes hält, während sie nur unter bestimmten Bedingungen zur Ausgestaltung gelangende Theile sind; weiters lässt er im Saugfortsatz den „cône vasculaire de renforcement“ blind enden, ohne Anschluss an den Holzkörper der Wirthswurzel zu nehmen, und hält ein an der Spitze des Saugfortsatzes gesehenes Parenchym, als „cône perforant“ bezeichnet, für einen wesentlichen und normalen Theil

---

[1]) Sur le Clandestine d'Europe. Mémoires des savans étrangers, T. X, 1848 (Présentées à l'académie des Sciences le 18. Dec. 1843); p. 447 „Dans aucun cas je n'ai pu les (die Haustorien) voir s'enfoncer dans la substance de la racine qui les nourrit“.

[2]) Die Abtheilung „Plantes Parasites“ ist 1892 neuerdings herausgegeben worden, ohne aber, dass im Texte oder an den Abbildungen irgend eine Aenderung vorgenommen worden zu sein scheint. Die ganze neuere Litteratur, welche besonders rücksichtlich der *Lathraea Squamaria* eine ziemlich bedeutende ist, blieb vollständig unberücksichtigt. Die Tafeln, welche von lithographischer Seite sehr nett und sorgfältig ausgeführt sind, bringen durchwegs sehr schematisirte, wenngleich anscheinend detaillirte Bilder, die in Wirklichkeit sehr wenig Werth besitzen. Um nur ein Beispiel anzuführen, sind in den Blatthöhlen der *Lathraea* die Schilddrüsen ganz übersehen! Die Mängel der Chatin'schen Arbeit erklären sich übrigens schon aus dem Ausspruche, dass die Untersuchungen von *Lathraea Squamaria* an Herbarmaterial angestellt wurden. So selten ist die *Squamaria* denn doch nicht, dass ein solches Vorgehen berechtigt erscheinen könnte!

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

desselben. Diesbezüglich haben schon Solms-Laubach[1]) und später Pitra[2]) ihre Einwendungen erhoben. In der That lässt sich die Abbildung des Längsschnittes durch ein Haustorium, welche Chatin auf Pl. XXI, Fig. 4 b, giebt, nur so erklären, dass er entweder (und wahrscheinlich) einen nicht genau median verlaufenden Längsschnitt irrig als solchen ansah, oder aber, dass er ein jüngeres, noch nicht völlig differencirtes Haustorium untersuchte. Die citirte, scheinbar sehr genau ausgeführte Figur ist aber auch in anderer Beziehung ausserordentlich schematisirt und geeignet, falsche Vorstellungen zu erwecken.

Weit besser ist die kurze Beschreibung, welche dann Solms-Laubach a. a. O. gab, wenngleich auch sie noch lange nicht alle die interessanten Bauverhältnisse dieses Organs hervorhebt. Es ist dies auch erklärlich, wenn man den weiten Rahmen der Solms'schen Abhandlung berücksichtigt. Das dort Mitgetheilte trifft thatsächlich meistentheils zu, und ebenso verhält es sich mit der Abbildung Fig. 6, Taf. XXXIV, welche ein Stück eines radialen, medianen Längsschnittes durch einen Haustorialfortsatz und den Anschluss desselben an die Gewebe der Wirthswurzel darstellt.

Den anatomischen Bau der Haustorien von *Lathraea Squamaria* hat zuerst Bowman[3]) beschrieben. Bowman und Unger[4]) haben ja bekanntlich, von einander unabhängig, den Parasitismus unserer Schuppenwurz erkannt. Die für seine Zeit treffliche Leistung Bowman's habe ich, besonders mit Berücksichtigung der Aufhellung über die morphologischen Verhältnisse, schon in einer früheren Abhandlung[5]) gewürdigt. Auch in anatomischer Beziehung hat er die Differenzirung im Haustorium, wenigstens in der Hauptsache, angedeutet und vor allem klar das Eindringen eines Haustorialfortsatzes in die Wirthswurzeln bis zum Holzkörper erkannt. So geben wenigstens die Bilder Fig. 1 und 2 der Tafel XXIII, wenn man das Detail im Haustorialknopf unberücksichtigt lässt, ein ganz anschauliches Bild. Manche Mängel wird man wohl dem unzulänglichen Mikroskop, mit dem Bowman gearbeitet haben dürfte, zuschreiben müssen. So erkennt er das zarte Gewebe im Haustorialknopf nicht und denkt sich daselbst die Gefässe oder Tracheiden einfach einer gelatinösen Substanz eingebettet.

---

[1]) a. a. O. S. 473.

[2]) Ueber die Anheftungsweise einiger Phanerogamen-Parasiten an ihre Nährpflanzen. Bot. Ztg. 1861. Anf. S. 71 kritisirt Pitra die Chatin'schen Bilder, und zeigt, wie der „cône perforant", welchen Chatin den Haustorialfortsätzen der verschiedensten Parasiten zuschreibt, nur aus der Betrachtung schräger, statt axiler Längsschnitte entstanden ist.

[3]) Transactions of the Linnean Society, Vol. XVI, 1833; „On the parasitical connection of Lathraea Squamaria, and the peculiar structure of its subterranean leaves". Read November 3, 1829.

[4]) Isis von Oken, Jahrg. 1833, p. 373, im Bericht über die Naturforscher Versammlung zu Wien.

[5]) Biologische Studien an der Gattung *Lathraea*. Berichte der Deutsch. Botan. Gesellsch. XI. S. 2.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Manche Bilder, so Fig. 4, Taf. XXIII, weiss er wieder nicht zu deuten, obschon sie für seine scharfe Beobachtungsgabe und Genauigkeit sprechen, und es, wie später geschehen soll — nicht schwer fällt sie mit thatsächlichen Vorkommnissen in Zusammenhang zu bringen. Andere Bilder freilich lassen sich wieder weniger gut verstehen und dürfte einiges auf Täuschung beruhen. Ueber das Eindringen des Haustorialfortsatzes schreibt er: „From its (Haustorialknopf) under surface, or point of attachment, it sends down a tap or funnel-shaped process, generally straight but sometimes curved, which penetrates through the cortical layers of the root to various depths into the alburnum, but never into the solid woody fibre". Ich würde darnach vermuthen, dass Bowman auch das Eindringen in das Holz gesehen hat, denn ich finde für „alburnum" im Lexicon die Uebersetzung mit Splint. Doch scheint es, dass die Botaniker jener Zeit einen andern Begriff mit dem Worte „alburnum" verbanden. Treviranus [1]) übersetzt obige Stelle aus Bowman's Abhandlung nahezu wörtlich und sagt: Aus der Ansetzungsfläche dringt dann weiter ein kegelförmiger Fortsatz durch die Rinde in den Bast bis zu einer verschiedenen Tiefe, aber nie bis ins Holz".

Unger scheint eingehendere Untersuchungen über *Lathraea* nicht veröffentlicht zu haben. In seinen „Beiträgen zur Kenntniss der parasitischen Pflanzen" [2]) finde ich zwar auf S. 28 den Satz „Dies (dass nämlich seine Ergebnisse von jenen Bowman's in einigen Punkten wesentlich abweichen) und der Umstand, dass diese Pflanze auch in mancher andern Beziehung einer genaueren Anatomie werth ist, bestimmen mich, meine Erfahrungen hierüber in einer besonderen Abhandlung ehestens mitzutheilen", allein diese Abhandlung scheint nie erschienen zu sein [3]).

Wohl enthalten aber seine Lehrbücher einige, *Lathraea* betreffende Abbildungen [4]). In seiner „Anatomie und Physiologie der Pflanzen" [5]) findet

---

[1]) Physiologie der Gewächse. Bonn 1835, 1. Bd. S. 384.

[2]) Erster oder anatomisch-physiologischer Theil. Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte. II. Bd. 1840.

[3]) Leitgeb verzeichnet allerdings in dem Schriftenverzeichniss, welches er Ungers Nekrolog (Mitth. des naturwiss. Ver. für Steiermark, Graz 1870) beifügt, zwei Schriften obigen Titels, wovon eine 1835, die andere 1840 erschienen sein soll. Es dürfte aber ein Irrthum unterlaufen sein; 1835 dürfte Unger die Arbeit dem Drucke übergeben haben, während der betreffende Band der Annalen erst 1840 erschien.

[4]) In den „Grundzügen der Botanik" von Endlicher und Unger, Wien 1843, ist auf S. 67 von speciellen Ausbildungsformen der Wurzeln die Rede, und werden die „Saugwurzeln" der *Lathraea* angeführt. Dabei ist in Fig. 58 eine ganz gute Abbildung einer jüngeren Pflanze gegeben; den thatsächlichen Verhältnissen vollständig entsprechend, entspringen alle Wurzeln unterhalb des Rhizoms, keine aus den Achseln der Schuppenblätter. Fig. 59 giebt in ebenso correcter Weise eine *Lathraea*-Wurzel wieder, deren Haustorien theils von der Wirthswurzel abgerissen sind, theils an derselben noch haften. Die Haustorien stehen alle im Längsverlauf der *Lathraea*-Wurzel. Ich citire diese Abbildungen, weil ich sie erst nach dem Erscheinen meiner Abhandlung (Ber. d. D. Bot. Ges. 1893) fand.

[5]) Leipzig, Wien 1855.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sich auf S. 305 in Fig. 115 „ein Saugnäpfchen einer Wurzelzaser von *Lathraea Squamaria,* in Verbindung mit einer Wurzel von *Alnus incana*" bei 25facher Vergrösserung dargestellt. Die Abbildung zeigt einen medianen Durchschnitt des Haustoriums; auch die Tragwurzel desselben und die Wirthswurzel sind parallel der Längsachse durchschnitten. Die Details im Haustorialknopf sind mangelhaft, selbst für eine schematisirte Wiedergabe; der Haustorialfortsatz erscheint gelappt (erinnert an jenen von *Clandestina,* während er bei *Squamaria* seltener diese Ausbildung zeigt), eine Auflösung seiner Endigung in Haustorialmycel ist nicht angedeutet, ebenso fehlt eine Skizzirung des Tracheidenstranges. Deutlich tritt hingegen das Versenktsein der breiten Endigung des Haustorialfortsatzes im Holze hervor. Nachdem Unger dem Gedanken Ausdruck gegeben, dass die Parasiten wesentlich „die noch wenig veränderten Nahrungsstoffe" aufnehmen, fügt er hinzu: „Es zeigen dies am besten die mit Saugnäpfchen versehenen Wurzelzasern von *Lathraea Squamaria,* die ihre Verbindungen stets nur mit dem rohen Nahrungssaft führenden Holzkörper der Nährpflanze unterhalten".

Endlich finden wir einige kurze Angaben über den Bau der Haustorien bei Pitra[1]), so wie in Fig. 7 seiner Tafel einen Haustorium-Längsschnitt mit einem Theil eines Wirthswurzelquerschnittes dargestellt. Diese Abbildung ist in Bezug auf die anatomischen Details im Aufbau des Haustoriums schon weit vollkommener als jene Bowman's oder Ungers. Man unterscheidet gut die wesentlichen, verschiedenen Gewebe. Trotzdem ist der dargestellte Schnitt kein wirklich medianer Längsschnitt; wenigstens durch den Haustorialknopf[2]) ging der Schnitt ziemlich weit ausserhalb der Mediane. Man erkennt dies aus der Form des, das Haustorium durchziehenden, quer-durchschnittenen Wurzelstranges. Pitra hält daher auch den ganzen „Tracheidenkopf"[2]) für den Wurzelstrang und theilt dem Haustorium als besondere Bildung nur das an diesen Strang ansetzende „Gefässbündel", den „Tracheidenstrang" (nach meiner Terminologie) zu. Er unterscheidet das „dünnwandige, safterfüllte Gewebe" von der Rinde. Das „Gefässbündel" der „Saugwurzel" (Haustorialfortsatz) lässt er bis an den Holzkörper der Nährpflanze vordringen, und das dünnwandige Gewebe soll mit dem Cambiumringe der Nährpflanze in Zusammenhang treten; das sind Angaben, die in Wirklichkeit nicht zutreffen. Einmal gelang ihm die Beobachtung, dass eine Senkwurzel der „*Squamaria*" in dem Holzkörper einer Nährpflanze gelagert war. Er bemerkt aber bei dieser Beobachtung: „In diesem Falle mag natürlich das Holzgewebe sich später um die Wurzel gebildet haben, da an ein Zerstören des Holzkörpers durch die parasitische Wurzel schwerlich zu glauben ist." Das active Eindringen in den Holzkörper hat

---

[1]) Ueber die Anheftungsweise einiger Phanerogamen-Parasiten an ihre Nährpflanzen. Bot. Ztg. 186; S. 64.

[2]) Vgl. meine im dritten Abschnitte gegebene Terminologie.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Pitra nicht erkannt, ebenso wird die Bildung eines Haustorialmycels nirgends erwähnt. Eine andere Beobachtung von ihm, „ausser den echten Saugwarzen bilden die Zweige der *Lathraea*-Wurzeln auf ihrer Oberfläche noch andere Wärzchen oder Knäuelchen, die keine Gefässbündel enthalten, sondern nur aus Parenchym bestehen, die aber nie an Wurzeln anderer Pflanzen festsitzen," kann ich mir nur so erklären, dass er es entweder mit abnormalen Bildungen (etwa Gallen), oder und wahrscheinlich mit histologisch nicht differencirten Entwickelungsstadien der Haustorien zu thun gehabt hat.

Aus jüngerer Zeit wären noch zu erwähnen Veröffentlichungen von Krause[1]), Massee[2]) und Hovelacque[3]). Krauses Arbeit enthält rücksichtlich der Haustorien nur einige Andeutungen über ihre Entwicklungsgeschichte. Auch Massee erweitert die Kenntnisse über den anatomischen Bau der Saugorgane kaum; doch enthält der letztere betreffende Theil wenigstens keine vagen, als Thatsachen hingestellten aber durch nichts erwiesenen Behauptungen, welche in der übrigen Arbeit reichlich vorkommen. Ebenso bringt das umfangreiche Werk von Hovelacque keinen wesentlichen Fortschritt, was erklärlich wird, wenn man erwähnt, dass von den 765 Seiten des Werkes nur 13 Zeilen den Saugorganen der *Lathraeen* gewidmet sind. Hervorzuheben wäre die Betonung des gleichen Aufbaues der Saugorgane von *Lathraea* und den übrigen *Rhinanthaceen*.

II. Das Untersuchungs-Material.

Die Beschaffung des Materials an Haustorien ist wegen der damit nothwendig verbundenen, tiefen Grabungen[4]) und der mühevollen intacten Freipräparirung aus dem umgebenden Erdreich, mit einigen Schwierigkeiten und viel Zeitaufwand verknüpft.

Von *Lathraea Clandestina*, welche eine Gebüschgruppe im Innsbrucker Botanischen Garten bewohnt, wurde zunächst durch zwei Grabungen das nöthige Material beschafft; dieselben wurden das einemal im November 1891, das zweitemal Mitte Juli 1892 vorgenommen. Soweit es sich nicht um Gewinnung besonders schöner Stücke zu makroskopischen Demonstrations-Objecten handelte, wurde die Conservirung in Alkohol vorgenommen. Diese Methode ist zu Zwecken einer anatomischen Untersuchung allerdings nicht besonders empfehlenswerth, vor allem wegen der intensiven Schwarzfärbung, welche dabei bekanntlich die Objecte erfahren. Da das schwärzende

---

[1]) Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Lathraea Squamaria* L. Inaugural-Dissertation, Breslau 1879.

[2]) On the structure and functions of the subterranean parts of Lathraea Squamaria L. Journal of Botany. Vol. XXIV. 1886.

[3]) Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculariées. Paris, G. Masson, 1888, p. 615.

[4]) Vgl. E. Heinricher, Biologische Studien an der Gattung *Lathraea*, in den Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. XI, S. 3.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Chromogen[1]) besonders vom Protoplasma der Zellen aufgenommen wird, verhindert dies an einigermassen dickeren Schnitten sehr wesentlich die Orientirung über die Bestandtheile des Zelleninhaltes. Das Conserviren in kaltem Alkohol erzielt aber, nach Erfahrungen, die ich besonders an *Lathraea Squamaria* gewonnen habe, auch nicht das intacte Erhaltenbleiben aller plasmatischen Zellbestandtheile, da das Eindringen des Alkohols offenbar zu langsam erfolgt und gewisse empfindliche Bestandtheile desshalb der Desorganisation anheimfallen.

Das weit günstigere Verfahren, Untersuchungs-Material von *Lathraeen* erst dann in Alkohol zu bringen, wenn man es vorher durch einige Minuten in siedendem Wasser gekocht hat, wodurch die Schwärzung des Materials verhindert wird, habe ich erst später — im Winter 1892, entdeckt[2]).

Um meine Untersuchungen der *Clandestina*-Haustorien nicht mit den Ergebnissen abzuschliessen, welche an diesem durch die ersten Grabungen gewonnenen geschwärzten Alkoholmaterial erzielt waren, wurde im Sommer 1894 noch durch eine dritte Grabung Material gewonnen. Von diesem kam ein Theil frisch zur Untersuchung, ein anderer wurde frisch in Schnittserien zerlegt und theils in Sublimat-Alkohol, theils in einprocentiger Chromsäure, theils in Pikrinsäure gehärtet. Endlich wurden ganze Haustorien entweder in siedendem Wasser gekocht und dann in Alkohol übertragen, oder sie wurden direct in siedenden Alkohol gebracht. Auch auf diesem Wege gelang es, wenigstens bei den mit relativ kleinen Mengen vorgenommenen Proben, die unangenehme Schwärzung des Materials zu verhindern. Ueberhaupt ist diese Conservirungsart, mit Rücksicht auf die plasmatischen Zell-Inhaltsbestandtheile, zu den besten zu zählen.

Je nach den Inhaltsbestandtheilen, um welche es sich handelt, hat aber bald das eine, bald das andere Material seine Vorzüge. Das unmittelbar in Alkohol (kalten) eingelegte lässt die Kohlenhydrate, Stärke und eine später eingehender zu besprechende, eigenartige Modification derselben, am besten verfolgen. Chromsäure- und Pikrinsäure-Härtung lassen sich nicht empfehlen. Ausscheidungen, welche Phosphorsäure enthalten, unterbleiben bei Anwendung dieser Säuren; Einschlüsse der Zellkerne, von denen ebenfalls späterhin ausführlicher die Rede sein wird, werden durch diese Säuren zwar nicht zerstört, doch empfiehlt sich die Härtung mit diesen Reagentien

---

[1]) Molisch, Das Vorkommen und der Nachweis des Indicans in der Pflanze nebst Beobachtungen über ein neues Chromogen: Sitzber. der Wiener Acad., Bd. CII. Abth. I. 1893 S. 17 des Sonderabdruckes.

[2]) Heinricher, Ueber das Conserviren von chlorophyllfreien, phanerogamen Parasiten und Saprophyten. (Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, Bd. IX. 1892 S. 321). Die von de Vries angegebene „Methode zur Herstellung farbloser Spirituspräparate" (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1889 S. 298) leistet bei *Lathraea* auch recht Befriedigendes, doch bleibt stets noch eine geringe bräunliche Färbung zurück, und scheint mir mein Verfahren noch bessere Ergebnisse zu liefern. Proben desselben haben übrigens viele Fachgenossen bei der 66. Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte in Wien gesehen, da alle dort vorgewiesenen Keimungsstufen der *Clandestina* unter Anwendung meiner Methode conservirt worden waren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aus Gründen nicht, die alsbald zur Erörterung gelangen sollen. Besseren Erfolg giebt die Verwendung von Sublimat-Alkohol, welcher die Phosphor enthaltenden Ausscheidungen nicht verhindert und auch die Zellkern-Einschlüsse fixirt. Da aber wegen der Grösse der Zellen zu dicke Schnitte nicht anwendbar sind, weil bei Verletzung der Zellen, wie sie dünnere Schnitte mit sich bringen, die Zellkern-Einschlüsse ebenfalls verschwinden, fand ich die Härtung frischer Schnitte überhaupt nicht vortheilhaft, hingegen jene ganzer Wurzeln mit Haustorien, sei es in siedendem Wasser, oder unmittelbar in siedendem Alkohol als das Beste.

Von *Lathraea Squamaria* stand mir ebenfalls unmittelbar in Alkohol (kaltem) aufbewahrtes Material zur Verfügung, das durch Grabungen im April 1892 und Mitte November desselben Jahres gewonnen war. Von letzterer Grabung herrührendes Material wurde aber auch erst nach vorherigem Sieden im Wasser, in Alkohol eingelegt. Dasselbe erwies sich als im ganzen recht brauchbar und zeigte Inhaltsbestandtheile erhalten, die in dem ohne weiteres in Alkohol gelegten nicht aufgefunden wurden. Auch von *Squamaria* wurden Schnittserien von frischem Material angefertigt und in Sublimat-Alkohol gebracht, aber ohne, dass dieses Verfahren besonders befriedigende Resultate ergeben hätte.

Endlich wurden von *Lathraea Squamaria* am 10. März 1894 auch frisch ausgegrabene Wurzeln, resp. deren Haustorien, untersucht, und liess diese Prüfung erkennen, wie ausserordentlich vergänglich gewisse Gebilde des Zellinhaltes bei *Lathraea* sind. In wenigen Stunden, nach der Reinpräparation der Haustorien, stellen sich schon Desorganisations-Erscheinungen ein. Dabei ist zu beachten, dass die Haustorialfortsätze sehr leicht abbrechen und so Wundstellen an einem beträchtlichen Theil der Haustorien entstehen. Um am frischen Objecte zu studieren, müssten also durch eine Reihe von Tagen jeweilig neue Grabungen unternommen werden. Da nun dazu stets eine besondere Excursion gehört, weil die Pflanze erst eine gute Stunde ausserhalb Innsbruck zu finden ist, indem ferner dabei immer zwei Arbeiter gebraucht werden, welche die Erdklötze dann erst nach dem botanischen Garten zu transportiren haben, da hier endlich wieder das sehr zeitraubende Herauswaschen der Wurzeln aus der Erdmasse vorgenommen werden muss, so sind diese Untersuchungen mit nicht unbedeutenden Schwierigkeiten verbunden, und möge die Andeutung derselben einige Lücken in vorliegenden Studien erklärlich erscheinen lassen.

Die Schnitte wurden sämmtlich aus freier Hand gemacht. Den Aufbau der fertigen Haustorien gelingt es auf diesem Wege festzustellen; ihre Anlage und Entwickelungsgeschichte (besonders die des Saugfortsatzes) wird aber wohl nur mit Hilfe der Einbettung und des Mikrotoms vollständig klargelegt werden können. In dieser Beziehung beschränkt sich vorliegende Untersuchung auch nur auf wenige Angaben.

Ueber Tinctionsmethoden sollen die nöthigen Bemerkungen im Texte gemacht werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

III. Der anatomische Bau der Haustorien von Lathraea Clandestina.

An den Haustorien unterscheiden wir zweckmässig den extramatricalen, ausserhalb der Wirthwurzel verbleibenden Theil, den ich als Haustorialknopf oder Haustorialanschwellung bezeichnen will, und den intramatricalen, in die Wirthswurzel eindringenden, den Haustorial- oder Saugfortsatz. Die Figuren 1 a, 2 und 3 der Taf. V zeigen drei verschiedene Haustorien in Längsdurchschnitten, und zugleich die Wirthswurzel oder Theile derselben im Querschnitt. Das Haustorium erscheint theils in der Richtung, welche senkrecht auf jener der dasselbe erzeugenden Wurzel steht, durchschnitten (1 a, 3), oder parallel zur Längsachse dieser Wurzel (2). Wie verschieden gross die Haustorien auch erscheinen (es sei speciell bemerkt, dass Fig. 3 nur halb so stark vergrössert ist wie Figuren 1 u. 2), so stimmen sie alle doch darin überein, dass sie fertig ausgebildet in allen wesentlichen Theilen differencirt sind.

Ein Unterschied fällt uns an diesen Bildern aber sofort auf. Während in Fig. 1 a oder 6 der Taf. V der Haustorialknopf mit 2 Lappen die Nährwurzel umfasst, sind solche in den Figuren 2 und 3 Taf. V höchstens andeutungsweise vorhanden, und von einem Umfassen der Wirthwurzel durch den Haustorialknopf kann gar nicht die Rede sein. In den durch die Figuren 2 und 3 dargestellten Fällen liegt der Haustorialknopf der Wirthswurzel einfach auf, und aus der Mitte dieser Contact- oder Ansatzfläche dringt der Haustorialfortsatz in das Gewebe der Wirthswurzel ein. A. Chatin[1]) hat diese in der Fig. 1 a und auch in den Figuren 4 und 6 der Taf. V vorhandenen Lappen des Haustorialknopfes auf seiner Abbildung eines Haustoriumlängsschnittes (Pl. XXI, 4 b) ebenfalls dargestellt, hält sie aber für einen wesentlichen, jedem Haustorium zukommenden Theil und bezeichnet sie als „replis préhenseurs". Es genügt mit wenigen Worten darauf hinzuweisen, dass die Bildung solcher „Zangenfortsätze" ganz und gar von der Stärke der befallenen Wirthswurzel abhängt, respective von dem Verhältniss, in welchem die Grösse der Haustorien zur Querschnittsgrösse der befallenen Wurzeln steht. Sind letztere dünn, so tritt gleichsam ein Erfassen derselben durch den Haustorialknopf ein; sind aber die Wirthswurzeln stark, dann liegen denselben die Haustorialknöpfe mit ihrer Ansatzfläche bloss auf. Die in Fig. 1 a dargestellte Wurzel hatte nur einen Querschnitt von 1,5 mm, hingegen die in Figur 2 von 6,5 mm und jene in Fig. 3 gar von 3,6 cm. Wir haben also vor allem gezeigt, dass die „replis préhenseurs", die Zangenfortsätze, eine ganz nebensächliche Erscheinung an den Haustorien sind[2]).

[1]) l. c. p. 91.

[2]) Aehnliche Verhältnisse haben Solms (a. a. O. S. 562) für die Haustorien von *Rhinanthus*, und Pitra (a. a. O. S. 69) für jene von *Thesium*, angedeutet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Unsere Bilder 1a, 2 und 3, Taf. V, zeigen aber noch eine andere Erscheinung in auffälliger Weise, die nämlich, dass der Haustorialfortsatz als besonderer Theil des Haustoriums umsomehr hervortritt, je älter die Wurzel, welcher das Haustorium aufsitzt, oder mit andern Worten, je mächtiger die Rinde der Wirthswurzel entwickelt ist. In Fig. 4, Taf. V, verschwindet der Saugfortsatz beinahe, obwohl hier eine ca. 10fache Vergrösserung angewendet ist; in Fig. 3 hingegen, welche nur eine ca. 3fache Vergrösserung wiedergiebt, erreicht er in Wirklichkeit die sehr bedeutende Länge von etwas über 6 mm, entsprechend der Mächtigkeit der Rinde an der Wirthswurzel.

Wenden wir uns nun der eingehenderen Besprechung des Baues der Haustorien zu. Vor allem ist zu bemerken, dass das Bild, welches Durchschnitte derselben darbieten, mit der Schnittrichtung sich wesentlich ändert. Zur Vereinfachung wird es sich empfehlen, zunächst nur von solchen Haustorien zu sprechen, die an Wurzeln, deren Längsachse mit jener der Wirthswurzeln ungefähr parallel ist, stehen. Der erste Schnitt, den wir betrachten wollen, ist jener mediane Längsschnitt des Haustoriums, welcher senkrecht auf der Achse der das Haustorium tragenden Parasiten-Wurzel steht, respective diese, innerhalb ihres Verlaufes im Haustorium in dieser Richtung trifft. Die Skizze eines solchen Schnittes enthält die Fig. 1 a (auch die Figuren 3 und 4), Tafel V.

Beachten wir vorerst den Haustorialknopf allein und die in demselben vorhandenen Gewebe. Zunächst unterscheiden wir an seiner Peripherie ein grosszelliges Rindenparenchym. Dieses ist in der Figur (1, a) theils gröber, theils feiner punctirt dargestellt, theils weiss gelassen, und sind die entsprechenden Partien in der Figur mit St, st u. pr. R. bezeichnet. Man sieht aus den Figuren, dass sich diese grosszellige Rinde an der der Wirthswurzel zugewendeten Seite stets verbreitert, und dass die Zangenfortsätze, wenn solche gebildet werden, aus ihr hervorgehen. Die Zellen dieser Rinde sind immer reich an Intercellularen — in manchen Fällen sind auch ganz bedeutende Luftlücken in ihr enthalten, wie z. B. in Fig. 4, Taf. V (i), wo sie besonders an der von der Wirthswurzel abgewendeten Seite des Haustoriums auffallen. — Ein lacunärer Bau zeichnet die Rinde der *Clandestina*-Wurzeln überhaupt aus. Der Grad des Hervortretens der Intercellularräume in der Rinde der Haustorien scheint aber davon abzuhängen, ob die Haustorienbildung an einer Wurzel, entweder zur Zeit, da die Differenzirung in derselben bereits weit vorgeschritten war, oder zur Zeit, wo selbe erst in den Anfängen stand, begann. Im ersteren Falle sind die Luftlücken reichlich vorhanden, wenigstens an der bei der Haustorienbildung weniger betheiligten, von der Wirthswurzel abgewendeten Seite — im letzteren Falle bleiben die Luftlücken wenig ausgebildet und werden wenig auffällig.

Bedeckt wird die Rinde in der Regel grösstentheils von tangental zur Oberfläche der Haustorien gestreckten Zellen, welche sich, entsprechend der Oberflächenzunahme, in radialer Richtung theilen (Fig. 13, Taf. IX) und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Descendenten der Hypodermis der Wurzeln sind. Die Epidermis der Wurzeln geht nämlich frühzeitig zu Grunde, und auch an letzteren wird dieselbe ersetzt durch die hypodermale Zelllage, welche von der übrigen Rinde durch die Abwesenheit von Stärkekörnern, das lückenlose Aneinanderschliessen der Zellen und die Fähigkeit derselben, sich sowohl in tangentialer als in radialer Richtung zu theilen, ausgezeichnet ist. Durch reichere Zelltheilung und eventuell bedeutende, in einer Richtung vorwiegende Zellstreckung kommt die geförderte Ausbildung der Rinde an den der Wirthswurzel zugekehrten Seiten zu Stande. Die gleichen Momente sind auch bei der allfälligen Bildung von Zangenfortsätzen wesentlich thätig.

An der der Wirthswurzel zugekehrten Fläche der Haustorien, und allenfalls an den Innen-Flanken der Zangenfortsätze, strecken sich aber frühzeitig die Epidermiszellen und bilden eine mehr oder minder pallisadenartige Schichte, welche durch Ausscheidung einer kittartigen Substanz die Befestigung des Haustoriums an der Wirthwurzel vermittelt. Wie sehr sie dieser Function gerecht wird, zeigt uns Fig. 1 a, wo sich durch Bildung von Periderm (pe) in den tieferen Schichten der Wirthswurzelrinde die äusseren Rindenpartieen als Borke abgestossen haben. Nur wo diese Borke (b) von den pallisadenartigen Zellen (p) ergriffen wurde, ist sie, von denselben festgehalten, noch vorhanden. Ich nenne diese eigenartigen Zellen, die ja in ähnlicher Ausbildung an den Saugorganen sehr verschiedener Phanerogamen-Parasiten vorkommen, Haustorialpapillen oder Ansatzpapillen. Sie sind in den schematischen Figuren der Taf. V, 1a und 3 mit p, in Fig. 2 mit a. p. bezeichnet. Die Art und Weise ihrer Ausbildung zeigen die Figuren 10, Taf. V, und 12, Taf. IX. In ersterer sind sie einem Stück Rinde der Wirthswurzel aufsitzend dargestellt, wobei die graue Zone Borke, die weisse — lebendige Rinde vorstellt. Bei h. f. haben wir uns den in die Wurzel eindringenden Haustorialfortsatz zu denken. In der Fig. 12, Taf. IX haben wir es mit einem nicht medianen Längsschnitt durch den Basaltheil eines jungen Haustoriums von *Clandestina* zu thun, der mit dem Querschnitt einer jungen Wirthswurzel in Verbindung steht (Str = ihr axiler Strang, R = Rinde). Die Haustorialpapillen sind an der rechten Seite alle dargestellt, an der linken blieb das Bild unausgezeichnet; ihre Zahl ist gering, die äussersten haben mehr trichomartiges Aussehen. In der That wachsen die Epidermiszellen an den unteren (d. i. den Wirthswurzeln zugekehrten) Hälften der Haustorien, soweit sie nicht der Contactfläche des Haustoriums mit der Wirthswurzel angehören, grösstentheils zu Trichomen aus, welche gewöhnlich sehr Wurzelhaaren gleichen und die erste Befestigung der jungen Haustorien-Anlagen an die Wirthswurzel vermitteln. Die innigere Verbindung mit diesen mittels der Haustorialpapillen der Ansatzfläche kommt erst später zu Stande. Fig. 8, Taf. V, zeigt die Endigungen zweier solcher Wurzelhaare. Sie sind meist plasmareich, enthalten einen gebräunten, etwas stärker lichtbrechenden Inhaltsstoff und zeigen an der Spitze häufig verdickte, gequollene Wandung. Wenn Epidermiszellen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gewissermassen etwas verspätet zur Bildung solcher Trichome schreiten, dann ist offenbar die Cuticula nicht mehr genügend dehnungsfähig und wird deshalb von der allein wachsthumsfähigen, aus Cellulose bestehenden und zum Wurzelhaar auswachsenden Membranparthie gesprengt, wobei die Cuticula eventuell als Kappe an der Spitze des Trichoms emporgehoben wird. Einen solchen Fall stellt Fig. 12, Taf. V, dar, wo c. k. die Cuticularkappe an der Spitze des Trichoms bezeichnet.

Betrachtet man diese Trichome an jungen Haustorien, wie sie an den Seiten desselben hervorbrechen und dann, scharf abbiegend, nach der Wirthswurzel hinwachsen, so verschliesst man sich schwer dem Gedanken, dass sie in Folge chemischer, von der Wirthswurzel ausgehender Reizung entstehen und in ihrer Wachsthumsrichtung bestimmt werden. Lässt sich der Chemotropismus der Haustorialtrichome auch wohl kaum experimentell nachweisen, so spricht für die Existenz desselben doch schon die Thatsache allein, dass, wie auch das Haustorium zur Wirthswurzel orientirt sein mag, die Haustorialhaare stets das Bestreben verrathen, auf kürzestem Wege an die Wirthswurzel zu gelangen. Es ist kaum möglich, an eine andere richtende Kraft zu denken. Nachdem wir so das Wesentliche über die grosszellige Rinde, welche die Haustorien umgiebt, besprochen haben, wenden wir uns den übrigen Gewebe-Partien zu, die wir am Haustorium unterscheiden können. In der Mitte fällt ein tracheen- und tracheidenreicher [1]) Complex auf, aus netzfaserigverdickten Elementen bestehend und in den Umrissen an einen Nagel erinnernd. Den Kopf dieses Nagels nenne ich „Tracheidenkopf", den Nagelstift „Tracheidenplatte". Zwischen dieser, der Unterseite des Tracheidenkopfes und der grosszelligen Rinde — (in den Figuren durch Bogenlinien abgegrenzt und mit h bezeichnet) — ist ein zartwandiges, hyalines Parenchym eingeschaltet, welches an Schnitten durch frische Haustorien durchscheinend ist und den Eindruck besonderen Wasserreichthums macht [2]).

Es ist zweckmässig mit dem besprochenen Haustorium-Längschnitt nun den Querschnitt der *Clandestina*-Wurzel etwas ausserhalb des Haustoriums zu vergleichen. Das Bild eines solchen ist sehr einfach; ein axiler Holztheil von kreisförmigem Umriss, rings von einer ziemlich mächtigen Rinde

---

[1]) Die meisten Autoren sprechen nur von Gefässen; Tracheiden sind aber gewiss vorhanden und überwiegen sogar entschieden an Zahl. G. Massee (On the structure and functions of the subterranean parts of Lathraea Squamaria, Journal of Botany, Vol. XXIV, 1886, p. 259) spricht wenigstens davon, dass die Querwände der Gefässe oft unvollkommen resorbirt seien.

[2]) Die von Solms für die Differenzirungen des Rhinanthaceen-Haustoriums eingeführte Terminologie „Rinde, Haustorialkern (Apical- und Basilar-Region desselben) und Haustorialfortsatz" schien mir nicht zweckmässig anzuwenden; nur den „Haustorialfortsatz" habe ich beibehalten. Es entspricht aber ungefähr meine Bezeichnung „Tracheidenkopf" der Solms'schen Apicalregion des Haustorialkerns, und „Tracheidenplatte (oder Tracheidenstrang bei Squamaria) + hyalines Gewebe" der Basilarregion.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

umgeben. Dieses Bild ändert sich nur wenig, wenn wir den Schnitt schon innerhalb des Haustoriums, aber nicht median, sondern dasselbe nur tangirend führen. Einen solchen Schnitt (natürlich senkrecht zur Richtung der das Haustorium tragenden Wurzel) zeigt Fig. 1 b, Taf. V. Wir sehen, dass hier der Wurzelstrang noch unbeeinflusst wiedererscheint; die Rinde differencirt sich in die grosszellige, primäre, und in die (auf der Abbildung) helle Zone, welche letztere secundäre Rinde und Cambium umfasst. Nach der der Wirthswurzel zugewendeten Seite treten aber schon hervor: die einseitige Zunahme der Rinde, die Zangenfortsätze und die Region, wo an den der Mediane näheren Schnitten der Haustorialfortsatz erscheint.

Es lässt sich nun leicht auch im medianen Haustoriumlängsschnitt der Gewebeantheil, der gewissermassen der Mutterwurzel zukommt, bestimmen. Die grosszellige Rinde ist am Scheitel des Haustorialknopfes (Fig. 1 a) nicht stärker, als an andern Stellen der Wurzel — diese Partie entspricht gleichsam normaler Wurzelrinde. Aber auch im Tracheidenkopf ist ein Theil als zur Wurzel gehörig erkennbar. Ein Stück am Scheitel des Kopfes, in der Gestalt eines Kreisausschnittes oder annähernd halben Kreises und darüber umschrieben, zeigt querdurchschnittene Tracheen, welche also senkrecht zu ihrem Längsverlauf getroffen werden, so wie am Querschnitt einer Wurzel, sie repräsentiren den Gefässstrang der Wurzel im Haustorium. Die übrigen Tracheen und Tracheiden sind unregelmässiger orientirt; diese, sowie die zwischen ihnen vorhandenen, dünnwandigen Parenchymzellen, ferner das hyaline Parenchym unter dem Tracheidenkopf und die Tracheidenplatte, endlich die einseitig vermehrte Ausbildung des grosszelligen Rindenparenchyms und seiner Differenzirungen und selbstverständlich der Haustorialfortsatz gehören wesentlich zum Haustorium, sind bei seiner Bildung entstanden oder in Mitwirkung gezogen worden.

Schon die bisher betrachteten medianen Längsschnittsbilder der Haustorien variiren stark, weil bald die Masse der querdurchschnittenen Gefässe des Wurzelstranges eine beträchtliche ist und sie dann, wie etwa in Fig. 1a und Fig. 4, Taf. V, eine hervortretende Kuppe auf dem Tracheidenkopf bilden, bald aber ihre Menge gering ist, und sie dann etwa nur einen Kreissector umfassen, der in dem Umriss des Tracheidenkopfes seinen Scheitel bildend, eingesenkt erscheint. (Fig. 3, Taf. V.) Diese Verschiedenheiten hängen jedenfalls ab von dem Zustande der Differenzirung des Wurzelstranges zur Zeit, da die Haustorien angelegt wurden. Je älter die Wurzeln sind, welche zur Anlage eines Haustoriums schreiten — je entfernter vom Vegetationspunkt der Wurzel dies geschieht, umsomehr treten die Elemente des Wurzelstranges als solche auch noch im Haustorium hervor.

Was den Haustorialfortsatz, bei Beachtung der gleichen Schnittrichtung, betrifft, so sehen wir, dass sich die Tracheidenplatte als axialer Strang in denselben bis zur Endigung im Holzkörper der Wirthswurzel fortsetzt. Sie wird umgeben von zartwandigem Parenchym, bestehend aus mehr oder minder rechteckigen Zellen, welche in Curven angeordnet erscheinen. (Vgl.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 9, Taf. V.) Die Tracheidenplatte umfasst der Breite nach meist zwei, seltener 1 oder 3 Elemente; sie sind durch netzfaserige Verdickung ausgezeichnet, nur an der Spitze des Haustorialfortsatzes erscheinen die Verdickungen gewissermassen unvollkommen ausgebildet und durch warzen- oder zapfenförmige Bildungen vertreten (vgl. Fig. 9, Taf. V) [1]). Hier erstreckt sich aber diese Verdickungsform öfters auf sämmtliche Zellen, und ab und zu findet man auch einzelne Zellen, in der Nähe der Spitze des Haustorialfortsatzes, welche mit ihrer Längsachse senkrecht auf den Verlauf der Tracheidenplatte gestreckt sind und an dieselbe also seitlich anschliessen, tracheidenartig ausgebildet.

Das sind die wichtigsten Verhältnisse, welche sich an jenen Haustorial-längsschnitten feststellen lassen, die durch Schnitte, welche senkrecht zur Achse der das Haustorium erzeugenden Wurzel geführt sind, erhalten werden.

Betrachten wir nun aber jenen Haustorienlängsschnitt, den wir erhalten, wenn wir in der Richtung der das Haustorium erzeugenden Wurzel schneiden, die aber der Wirthswurzel annähernd parallel streicht. Bemerkt muss werden, dass nur ein wirklich medianer Längsschnitt uns zu richtiger Erkenntniss zu führen vermag. Was die Verhältnisse im Haustorialknopf betrifft, so mag die schematische Fig. 5, Taf. V, herangezogen werden. Wir sehen in derselben zunächst den Wurzelstrang (w); denselben scheidet die cambiale Zone (c) von der grosszelligen, primären Rinde. Innerhalb des Haustoriums ist dem Wurzelstrang der Tracheidenkopf eingefügt, der sich aber hier nicht so rasch nach unten verjüngt, wie an den früher betrachteten Schnitten (vgl. Fig. 1 a, 3 etc.). An dem durch Fig. 5 dargestellten Schnitte bieten Tracheidenkopf und -platte nicht mehr das Bild eines Nagels, sondern die Umrisslinien entsprechen mehr einem Keil mit oben abgerundeter Kuppe. Die Sache verhält sich so: im Tracheidenkopf strahlen die Tracheiden nach allen Richtungen aus, tiefer unten bleiben sie aber mehr und mehr auf einem plattenartig begrenzten Raum eingeengt, der sich in die Richtung des Streichens der Wirthswurzel stellt. Deshalb haben wir von vornherein von einer Tracheidenplatte gesprochen. In Schnitten, welche geneigt oder gar senkrecht zum Verlaufe dieser Platte ausfallen, muss uns dieselbe natürlich als Strang erscheinen. In unserer Fig. 5, Tafel V ist der Schnitt nicht gänzlich in der Medianebene geführt; wäre dem so, dann müsste die durch Schattirung angedeutete Tracheidenplatte bis hinab an die Linie reichen, welche den extramatricalen Theil des Haustoriums (den Haustorialknopf) begrenzt.

In entsprechender Weise ändert sich das Bild, welches der Haustorial-fortsatz bei dieser Schnittrichtung gegenüber der früher besprochenen gewährt. Die Fig. 1, Tafel VII, gibt uns ein etwas schematisirtes, aber gutes Bild davon. Wir sehen auch hier das Vorhandensein einer bald breiteren, bald schmäleren Tracheidenplatte, die natürlich auf Schnitten

[1]) Von spärlichen, unterbrochenen, häufig auf tupfenartige Stellen reducirten Verdickungsleisten an den Gefässen der Endigung des Haustorialfortsatzes von *Rhinanthus* spricht auch Solms (a. a. O. S. 565).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

senkrecht oder schief zur Bildfläche als Strang erscheinen müsste. Der Haustorialfortsatz reicht bis an den Holzkörper der Wirthswurzel *(Salix)*. Seine Umgrenzung ist keine regelmässige, da das zartwandige Gewebe sich bald weiter in der *Salix*-Rinde auszubreiten vermochte, bald wieder offenbar energischen Widerstand erfuhr. Die dunklen Streifen in der Rinde deuten den Verlauf von Bastfasern (b) an. Wir werden wiederholt noch Gelegenheit haben zu bemerken, dass die Bewältigung der Bastfasern dem Parasiten Schwierigkeiten verursacht. Oft bleiben Fasern oder deren Reste mitten im Gewebe des Haustorialfortsatzes liegen, und so ist es auch in der Figur (rechts) angedeutet, wie Bastfasern gleichsam eingespiesst im Parenchym des Haustorialfortsatzes liegen [1]).

Wir wenden uns nun zur Betrachtung jener Schnittreihe, welche wir erhalten, wenn wir vom Scheitel des Haustorialknopfes tangental zu schneiden beginnen und fortfahren bis an die Endigung des Haustorialfortsatzes. Es sind das die Querschnitte des Haustoriums, und gegenüber den queren Längsschnitten und den radialen, die Tangentalschnitte (in Rücksicht auf die Wirthswurzel). Ihr Bild lässt sich ungefähr schon aus den besprochenen Längsschnitten combiniren — es empfiehlt sich aber dennoch, sie kurz zu skizziren.

Der erste dieser Schnitte trifft etwa den durch das Haustorium verlaufenden Wurzelstrang, wie wir es uns leicht versinnlichen, wenn wir Fig. 4, Taf. V betrachten. Der nächste Schnitt enthält noch Ein- und Austritt des Wurzelstranges, in der Mitte reicht er aber bereits tiefer — und geht hier durch den Scheitel des Tracheidenkopfes, daher radiales Ausstrahlen der Tracheidenreihen bemerkbar wird. Ein nächster Schnitt geht mitten durch den Tracheidenkopf, zeigt uns also ein in der Hauptsache kreisförmiges Feld, vorherrschend von Tracheiden besetzt und umrahmt von der grosszelligen Rinde. Ein weiterer Schnitt deutet schon das Erscheinen der Tracheidenplatte an, indem die Tracheiden hauptsächlich in einem bandförmigen Streifen angeordnet erscheinen. Noch setzen aber an diesen Streifen einzelne seitlich auftreffende Tracheidenreihen an. Ein noch tieferer Schnitt zeigt im Querschnitte des, im Gesammtumriss etwas längs gestreckten, etwa elliptischen Haustorialknopfes — nur mehr die Tracheidenplatte. Dieselbe ist umsäumt von dem p. 326 erwähnten, in den Figuren 1 a, 2, 3 u. 4, Taf. V mit h bezeichneten kleinzelligen Parenchym mit dem wasserreichen

---

[1]) Pitra (a. a. O. S. 65) sagt von der Saugwurzel (Haustorialfortsatz) der *Squamaria*, sie zerstöre in der Rinde der Nährwurzel das Parenchym, ohne aber eine gleiche Wirkung auf die Bastbündel auszuüben; sie weiche letzteren im Gegentheil aus. Und Leclerc du Sablon (a. a. O. S. 95) sagt von den Zellen des Haustorialfortsatzes von *Rhinanthus*: „La diastase, inconnue d'ailleurs, au moyen de laquelle ces cellules se frayent un passage, paraît impuissante contre les parois épaisses et lignifiées du bois. On voit en effet très souvent, que les cellules absorbantes, après avoir traversé l'écorce et le liber, tournent autour du corps ligneux, qui paraît pour elles un obstacle infranchissable."

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

durchscheinenden Inhalt, und dieses wieder von der grosszelligen Rinde. Den nächsten Tangentalschnitt durch den extramatricalen Theil des Haustoriums zeigt uns der Hauptsache nach Fig. 2, Taf. VI. Wir sehen die Tracheidenplatte, längs derselben beiderseits noch einige Lagen des hyalinen Parenchyms, das, wie ein Vergleich der Figuren (1—4, Taf. V) zeigt, gegen den Basaltheil des Haustorialkopfes abnimmt — und auf der einen Seite (nach unten in der Abbildung) auch einen Theil des grosszelligen, derberen Rindenparenchyms. Noch fällt uns aber auf, dass an den beiden Flanken der Tracheidenplatte und zum Theil auch an den Enden derselben ein deutliches Meristem wahrnehmbar wird.

Die Tangentalschnitte durch den Haustorialfortsatz kann uns Fig. 3, Taf. VI, versinnlichen. Der Haustorialfortsatz erscheint wie ein langgezogener, in der Rinde eingezwängter Keil. Auch hier finden wir die Tracheidenplatte an ihren Flanken von Meristem begleitet, und rings von Parenchym umgeben. Die Tracheidenplatte kann einen einheitlichen Streifen bilden, oder sie kann, indem sie öfter durch Parenchymzellen unterbrochen ist, in mehrere Theile zerfallen. Uebrigens kann auch der ganze Haustorialfortsatz in mehrere nebeneinandergereihte Abschnitte getrennt sein, deren Entstehung meist durch Gewebereste der Wirthwurzel, besonders mechanischer Fasern, bewirkt ist, die der Haustorialfortsatz nicht aus dem Wege zu schaffen vermochte. In unserer Fig. 3, Tafel VI, sehen wir mehrfach dunkle Streifen, welche, den Haustorialfortsatz durchsetzende mechanische Fasern oder kleine Bündel solcher, andeuten sollen. Besonders tritt dies bei f hervor, wo sich in f_1 noch eine isolirte Faser, das Haustorialparenchym durchsetzend, abzweigt. Gegen das Holz der Wirthswurzel nimmt der Querschnitt des Haustorialfortsatses an Ausdehnung in der Regel allmählich ab, um daselbst zu enden oder doch nur mit verhältnissmässig wenigen Elementen noch in den Holzkörper vorzudringen. In manchen Fällen kann sich die Tracheidenplatte stellenweise tangental (in Beziehung auf die Wirthswurzel) bedeutend verbreiten. So sah ich den ganzen Querschnitt des Haustorialfortsatzes fast nur aus Tracheiden bestehen; zum mindesten waren an jenen Stellen auch die Parenchymzellen, die zu äusserst lagen und an die Wirthswurzel-Rinde grenzten, den Process der Verholzung eingegangen. Wahrscheinlich kommt dies aber nur an sehr alten Haustorien vor, denen der Wirth durch seine Präventionsmassregeln eine Weiterentwickelung unmöglich macht.

Wir haben im Vorausgehenden angenommen, dass die haustorienbildende Wurzel der Wirthswurzel parallel gewachsen sei. In der That aber streichen die Wurzeln des Parasiten in allen möglichen Richtungen an den Wirthswurzeln vorbei und verankern sich an ihnen mit den Haustorien. Dabei bleibt rücksichtlich des anatomischen Befundes alles wesentlich gleich, nur das eine ist hervorzuheben, dass sich, wie auch die haustorienbildende Wurzel zur Wirthswurzel gelagert sein mag, die Tracheidenplatte und der Haustorialfortsatz stets mit ihrer längsten Erstreckung in die Richtung der Längsachse der be-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fallenen Wirthswurzel einstellen. Schon die Narben, welche abgebrochene Haustorien an den Wirthswurzeln zurücklassen, verrathen dies. In Fig. 2, Taf. V, haben wir z. B. einen Längsdurchschnitt durch ein Haustorium dargestellt, das von einer Wurzel gebildet wurde, welche nahezu unter rechtem Winkel an der Wirthswurzel vorbeiwuchs. Trotzdem, dass wir, wie in Fig. 4, Taf. V, den Eintritt des Wurzelstranges in das Haustorium erkennen, erscheint in Folge der oben genannten Regel die Tracheidenplatte hier nicht in der Flächenansicht, sondern in der Durchschnittsansicht — als Tracheidenstrang.

Diese bestimmte Einstellung der Tracheidenplatte und, was das Wesentliche ist, des langgestreckten, keilförmigen Haustorialfortsatzes der Haustorien von *Clandestina* ist zweifelsohne eine zweckmässige, das Eindringen des Haustorialfortsatzes fördernde Einrichtung. Betrachten wir den Fig. 3, Taf. VI, dargestellten Tangentalschnitt durch den Haustorialfortsatz und die Rinde der Wirthswurzel, so sehen wir in letzterer den Verlauf der mit b bezeichneten Bastfasern und Bastfasergruppen angedeutet, welche in der als Wirth dienenden Weidenart meist von Krystallkammerfasern umgeben sind. Diese Bastfasern verlaufen vorwiegend longitudinal, durch seitliches Ausbiegen und Aneinanderlegen kommt ein förmliches Netzwerk langgestreckter Maschen im Parenchym der Rinde zu Stande, so dass die Netze von den Fasern gebildet, die Lücken der Maschen vom Parenchym eingenommen werden. In ähnlicher Weise verlaufen Bastfasern wohl in den Rinden der meisten Sträucher und Bäume, welche für *Clandestina* als Nährpflanzen dienen können. Es ist nun zweifellos, dass der langgestreckte, als Keil eindringende Haustorialfortsatz sich am leichtesten in der longitudinalen Richtung in die Wirthswurzel einzwängt. Dass ihm die mechanischen Fasern der Rinde Schwierigkeiten bereiten, ist ja daraus ersichtlich, dass wir sie als unbezwungene Reste so vielfach im Haustorialfortsatz selbst umwachsen finden. (Vgl. die Figuren 3, Taf. VI, und 1, Taf. VII.) Denkt man sich nun etwa den Haustorialfortsatz bemüssigt, in zur Achse der Wirthswurzel querer Richtung einzudringen, so würde er an viel mehr Punkten sofort dem Widerstand der Bastfasern begegnen und das Eindringen dadurch erheblich erschwert sein.

Eine ebenfalls zweckdienliche Einrichtung im Aufbau des Haustoriums ist ferner die Ausgestaltung einer Meristemzone an beiden Längsseiten der Tracheidenplatte. Durch dieselbe ist dafür gesorgt, dass, wie die peripherischen Zellen des Fortsatzes im Wirthsgewebe neuen Raum gewinnen und hierdurch eine grössere Ausbreitung des Fortsatzgewebes ermöglichen, so auch eine Vermehrung der Elemente der Haustorialplatte, oder des sie umgebenden Parenchyms, vor sich gehen kann, wobei entsprechend einer vermehrten Leistung der aufnehmenden Zellen gewissermassen auch Vermehrung der leitenden gewährleistet wird. Uebrigens scheint dieses Meristem nur begrenzte Zeit hindurch thätig zu sein.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es ist hier der Ort, noch etwas nachzutragen, was schon bei Besprechung der Rinde des Haustoriums hätte erwähnt werden sollen. Dort war nur die Rede von der grosszelligen, primären Rinde. Ausser dieser ist aber auch ein Cambium und eine secundäre Rinde vorhanden. Diesen beiden entspricht die weiss gelassene Zone, welche in der Fig. 1 a, Tafel V, den Tracheidenkopf oben und an den Flanken umgiebt, und welche sich nach unten dann in das durchscheinende Parenchym erweitert. Dieses Cambium verursacht durch seine Thätigkeit ein Dickenwachsthum des Haustoriums, eine Zunahme einerseits der Tracheen und Tracheiden am Wurzelstrang-Antheil des Haustoriums, andererseits am, dem Haustorium selbst zugehörigen Theil des Tracheidenkopfes. Das Meristem setzt sich dann unterhalb des Tracheidenkopfes und längs der Tracheidenplatte fort und scheint hier sowohl für die Vermehrung der Elemente der Tracheidenplatte als für jene des hyalinen Gewebes zu sorgen. Nur ist am letzteren Orte, glaube ich, die Thätigkeit des Meristems eine minder energische als jene des Cambiums oben und an den Flanken des Tracheidenkopfes.

IV. Der anatomische Bau der Haustorien von Lathraea Squamaria.

Auch an den Haustorien unserer Schuppenwurz unterscheiden wir die beiden Theile: Haustorialknopf und Haustorialfortsatz. Jedenfalls sind nur diese wesentlich. Ob Zangenfortsätze vom Haustorialknopf gebildet werden können, und ob ihr Auftreten, so wie bei *Clandestina*, abhängt von dem relativen Grössenverhältniss, in welchem Wirthswurzel und Haustorium zu einander stehen, kann ich mit Sicherheit nicht entscheiden. Da man bei der verhältnissmässig geringen Grösse der *Squamaria*-Haustorien am leichtesten solche unverletzt erhält, welche stärkeren Wirthswurzeln aufsitzen und an ihnen ein kräftigeres Widerlager besitzen, so wurden fast nur derartige untersucht, deren Haustorialknopf kleiner war als der Querschnitt ihrer Nährwurzel — und an allen diesen (vgl. Fig. 2, Taf. VII,) fehlte jegliche Andeutung von Zangenfortsätzen [1]). Im Bau der Haustorien selbst ergeben sich, bei vielfach gleichem Verhalten mit jenen von *Clandestina*, doch auch bemerkenswerthe Abweichungen in mehrfacher Beziehung.

---

[1]) Ein einzelnes Präparat, an dem rücksichtlich der Grösse das umgekehrte Verhältniss zwischen Haustorium und Wirthswurzelquerschnitt herrscht — zeigt kaum eine Andeutung von Zangenfortsätzen. Auch waren dieselben hier nur durch die Ansatzpapillen hergestellt, während die grosszellige Rinde an ihrem Aufbau sich gar nicht betheiligte. Ein so weitreichendes Erfassen der Wirthswurzel durch vorgeschobene Rindencomplexe — wie es bei *Clandestina* vorkömmt (Fig. 1 a, und Fig. 6, Tafel V,) ist nicht vorhanden. Darnach ist es wahrscheinlich, dass die Haustorien von *Squamaria* Zangenfortsätze, in der Art wie sie bei *Clandestina* unter den erörterten Bedingungen entstehen, überhaupt nicht bilden. Vgl. darüber auch das auf Grundlage nachträglicher Untersuchung im 7. Abschnitte Mitgetheilte, sowie die Fig. 9 und 10 der Tafel XI und ihre Erklärung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Im Haustorialknopf unterscheiden wir wieder zwischen den Rindenlagen und einem Tracheidenkopf. Wir wollen unserer Betrachtung die schematische Skizze Fig. 2, Taf. VII, zu Grunde legen, welche einen Längsschnitt durch ein Haustorium und ein Stück der Wirthswurzel im Querschnitt wiedergiebt. Der Schnitt ist senkrecht zur Achse der das Haustorium erzeugenden *Lathraea*-Wurzel geführt.

Die Rinde sondert sich in eine hellgrau angedeutete Zone, welche aus grosszelligem Parenchym besteht und ihrer Herkunft nach der primären Rinde entspricht — und eine in der Skizze weiss gelassene Zone, welche das Cambium und die durch seine Thätigkeit erzeugte secundäre Rinde umfasst. Die primäre Rinde nimmt an Mächtigkeit, gegen den Basaltheil des Haustoriums hin, zu. An jungen Haustorien ist sie von der Epidermis gedeckt, welche speciell an den unteren seitlichen Flanken des Haustorialknopfes in grosser Zahl Wurzelhaare entsendet, welche wesentlich den gleichen Bau haben und die gleichen Aufgaben vollführen, wie sie bei *Clandestina* erörtert wurden. Ebenso wachsen die Epidermiszellen der Basalfläche des Haustorialknopfes, mit Ausschluss der centralen Partie, wo der Haustorialfortsatz entspringt, zu den sogenannten Ansatzpapillen heran. Aeltere Haustorien besitzen die Epidermis, ausser an der Ansatzfläche, nicht mehr. Ich habe die Sache zwar nicht eingehender verfolgt, doch dürfte der Schluss gerechtfertigt sein, dass sie wie bei *Clandestina* durch eine Hypodermis ersetzt wird [1]). Relativ bedeutender als bei *Clandestina* ist bei *Squamaria* die Bildung secundärer Rinde — und in der oberen Hälfte der Haustorien hebt sich beim Schneiden die primäre Rinde sehr leicht ab von der secundären, welche nach aussen begrenzt wird von den tangental gestreckten Zellen der Endodermis. Diese wird bei etwaigem Zugrundegehen der primären Rinde dann wohl die Functionen der Epidermis übernehmen.

Die in unserer Skizze weiss gelassene secundäre Rinden- und Cambiumzone verbreitert sich an der Unterseite des Tracheidenkopfes. Diese durch bogige, punktirte Linien abgegrenzte Partie unterscheidet sich aber nach Gestalt, Inhalt und Herkunft ihrer Zellen von jenen der secundären Rinde. Die Zellen jener sind grösser und führen im Leben einen hyalinen Inhalt, während der ganze Complex am Alkoholmaterial durch die körnige Beschaffenheit des gebräunten Inhaltes scharf hervortritt. Offenbar entspricht dieses Gewebe dem an gleicher Stelle bei den *Clandestina*-Haustorien vorhandenen, durchscheinenden aber etwas mässiger entwickelten Parenchym. Doch bestehen Unterschiede im Bau beider Gewebe. Bei *Clandestina* wird es von sehr zartwandigen und nahezu interstitienlosen Zellen gebildet; bei *Squamaria* hingegen zeichnen sich die Zellen durch

---

[1]) Die Richtigkeit dieser Annahme geht schon daraus hervor, dass Krause, (Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Lathraea squamaria* L., Breslau 1879) auf S. 5 von den Wurzeln berichtet: „Die Epidermis wird abgestossen und die unmittelbar darunter liegende Zellschicht, das Hypoderm, nimmt ihre Stelle ein".

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stark quellbare Wandungen aus, wobei die Quellung bald die gesammte Membran, bald nur einzelne Wände umfasst. Auch der Zusammenhalt der Zellen ist hier ein lockerer — es hält schwer, sie beim Schneiden im Zusammenhang zu erhalten.

In der Mitte der bisher besprochenen Gewebe finden wir, wie bei *Clandestina*, einen in der Hauptsache aus Tracheen und Tracheiden bestehenden Gewebekomplex, der mehr weniger die Gestalt eines Nagels besitzt. Den dem Nagelkopfe entsprechenden Theil bezeichnen wir wieder als Tracheidenkopf, den dem Nagelstifte vergleichbaren aber bezeichnen wir bei *Squamaria* als Tracheidenstrang.

Der Tracheidenkopf zeigt in der Hauptsache übereinstimmende Bauverhältnisse wie bei *Clandestina*. Die Sonderung in mehr oder weniger verschiedene Regionen ist bei *Squamaria* etwas schärfer durchgeführt, als bei *Clandestina*, und da bei letzterer auf diese Verhältnisse nicht eingegangen wurde, soll dies bei *Squamaria* geschehen. Wieder lassen sich im Tracheidenkopf die hindurch ziehenden Gefässe der Wurzel unterscheiden, welcher das Haustorium seinen Ursprung verdankt. Sie werden bei der oben bezeichneten Schnittrichtung quer getroffen und nehmen den Scheitel des Tracheidenkopfes ein (Fig. 2, Taf. VII). Sie erscheinen bei *Squamaria* häufiger als in den Tracheidenkopf eingesenkter Theil und werden nur seltener aus dem Gesammtumriss so weit vorgeschoben, wie es für *Clandestina* die Figuren 1 a und 4, Taf. V, darstellen. An die Tracheen des Wurzelstranges werden nun Tracheen und Tracheiden des Haustoriums angegliedert[1]). Dabei lassen sich unschwer drei Zonen im Tracheidenkopf unterscheiden. Die erste — in unserer Skizze mattgrau gehaltene — vermittelt den Anschluss; die Tracheen verlaufen in derselben in bogigen Curven, welche mehr minder senkrecht an die Tracheen des Wurzelstranges ansetzen, da und dort finden sich zwischen den Tracheen noch parenchymatische Elemente eingeschaltet. Daran schliesst sich eine nur von Tracheiden gebildete Zone (jene Partie, welche in der Skizze besonders dunkel gehalten ist); diese gleicht im Durchschnitte jenem einer biconcaven Linse von verschiedenen Krümmungs-Radien; in ihr sind die kurzen Tracheiden in mehr minder tangentalen Reihen in Bezug auf den Verlauf des Cambiums angeordnet. An letztere Zone reiht sich endlich eine, in der die Tracheen oder Tracheiden reichlich durchsetzt sind von unverholzten Parenchymzellen, so dass erstere nur in Form perlschnurartiger Reihen erscheinen[2]). Diese

---

[1]) Auch bei den *Rhinanthaceen* kommt es in den Haustorien offenbar zur Ausgestaltung einer dem Tracheidenkopf entsprechenden Bildung, nur tritt dieselbe weit weniger hervor. Koch sagt a. a. O., S. 15: „der tracheale Strang (des Haustoriums) erfährt da, wo er in das Gefässbündel der Mutterwurzel des Haustoriums mündet, eine gegen dieses gerichtete, die Verbindung mit möglichst vielen Gefässen der Mutterwurzel vermittelnde Verstärkung".

[2]) Diese Zonen sind auch in der Längsschnitts-Skizze eines Haustoriums von *Clandestina*, Fig. 2, Tafel V, angedeutet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tracheiden-Reihen anastomosiren vielfach und vereinigen sich früher oder später zu dem, gewissermassen dem Nagelstifte entsprechenden Tracheidenstrang, der als axiler Theil das hyaline Gewebe und dann die Rinde durchsetzt und sich weiter in den Haustorialfortsatz erstreckt. In der Regel findet also in der unteren Hälfte des Haustorialknopfes gleichsam eine Contraction der Tracheidenreihen zu einem axilen Strang statt.

Ein Längsschnitt durch einen Haustorialknopf, geführt parallel der Achse der das Haustorium erzeugenden Wurzel, zeigt die gleichen Verhältnisse, nur dass die Gefässreihen des Wurzelstranges natürlich im Längsverlauf getroffen werden (vgl. Fig. 2, Taf. V, von *Clandestina*). Nie hingegen finden wir, wie auch der Längsschnitt durch das Haustorium gemacht wird, eine deutlich ausgebildete Tracheidenplatte, wie es bei *Clandestina* bei einer bestimmten Schnittrichtung stets der Fall ist. Höchstens ist durch eine unbedeutende Ausbreitung des Tracheidenstranges, in der Richtung parallel zur Axe der Wirthswurzel, eine Andeutung an die Tracheidenplatte bei *Clandestina* zu finden. Ebenso ist vielleicht die Thatsache zu deuten, dass ich an Haustorienlängsschnitten der *Squamaria*, welche auch die Wirthswurzel im Längsschnitt gleichzeitig trafen — an der Grenze des hyalinen Gewebes je einen Tracheidenstrang neben dem axilen verlaufen sah. Diese Stränge verliefen somit in jener Ebene, in welcher bei *Clandestina* die compacte, nur aus Tracheiden bestehende „Tracheidenplatte" verläuft.

Aus dem über die Haustorienlängsschnitte Gesagten lassen sich ohne Schwierigkeit die Bilder construiren, welche man erhält, wenn man den Haustorialknopf in Tangentalschnitte zerlegt, indem man am Scheitelpol beginnt und successive gegen den Grund des Haustorialknopfes vorschreitet.

Was nun den Haustorialfortsatz betrifft, so unterscheidet er sich von jenem der *Clandestina*-Haustorien vor allem dadurch, dass so wesentliche Differenzen betreffs der Längen- und Breitendimension desselben in der Regel nicht herrschen. Bei *Clandestina* konnten wir den Haustorialfortsatz einem langgestreckten Keil vergleichen, der radiär gestellt in die Wirthswurzel eindringt; die Längsausdehnung desselben übertrifft seine Breite sieben-, achtmal und darüber. Bei *Squamaria* ist die Gesammtform des Fortsatzes eher einem in die Wirthswurzel eingetriebenen Nagelstift ähnlich. Die Umrisse des Fortsatzes innerhalb der Rinde der tangental geschnittenen Wirthswurzel sind meist elliptisch (Fig. 5, Taf. VI), wobei das Verhältniss der Länge zur Breite in der Regel nicht ganz 2 : 1 ist, oder auch rundlich, seltener mit stark vorwiegender Längserstreckung (Fig. 3, Taf. VIII). Freilich wechselt der Querschnitt stark, je nachdem die Zellen am Umfange des Fortsatzes leichter oder schwerer das umliegende Gewebe der Wirthswurzel verdrängen, und auch bei *Squamaria* ist die Ausbreitung des Haustorialfortsatzes in der Längsrichtung der Wirthswurzelrinde entschieden etwas gefördert. Besonders die in der Wirthswurzelrinde tiefer liegenden Theile des Haustorialfortsatzes und seine Endigung lassen dies meist erkennen (Fig. 3, Taf. VII).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wie aus dem Fehlen einer ausgesprochenen Tracheidenplatte im basalen Theil des Haustorialknopfes unmittelbar zu schliessen ist, fehlt eine solche Platte auch im Haustorialfortsatz. Im allgemeinen unterscheiden wir an ihm einen axilen Tracheidenstrang und denselben rings umgebendes, zartwandiges Parenchym. Allerdings kann der Tracheidenstrang auch sehr excentrisch zu liegen kommen, wenn den umgebenden Parenchymzellen local ein weiterer Vorstoss gegen das Wirthsgewebe gelingt. Der Strang wechselt in seiner Stärke je nach der Mächtigkeit der Haustorien. Er umfasst 4, 16 und mehr Elemente am Querschnitt. Meist sind diese Elemente, wenigstens in dem der Peripherie der Wirthswurzel näheren Theil des Haustorialfortsatzes zu einem einzigen Strange vereinigt — um sich später eventuell in 2—3 Stränge aufzulösen, welche in der Längsrichtung des Querschnittes hintereinander folgen. Selten sind schon beim Eintritt des Haustorialfortsatzes zwei Stränge vorhanden (Fig. 3, Taf. VII). Hingegen findet man eine Auftheilung des Stranges in einzelne Tracheidenreihen häufiger gegen die Spitze des Fortsatzes hin, wie ebenfalls Fig. 3, Taf. VII, zeigt. Auf entsprechenden Querschnitten sieht man 6, 7 und mehr von einander isolirt stehende Tracheiden getroffen. Präparate, welche entweder nach vorheriger Behandlung mit Javelle'scher Lauge, oder auch ohne solche, mit Fuchsin gefärbt und dann in Xylol-Canadabalsam eingeschlossen wurden, zeigen diese Verhältnisse besonders schön. Die Haustorialfortsätze durchbrechen womöglich in radialer Richtung die Rinde der Wirthswurzel, dringen aber auch in den Holzkörper derselben ein (Fig. 3, Taf. VII). Dieses Eindringen ist nicht etwa eine passive Versenkung in den Holzkörper, die dadurch zu Stande käme, dass das Cambium an den Flanken des Haustoriums neue Lagen von Holzelementen bilden würde, sondern das Vordringen der Elemente des Haustorialfortsatzes ist ein actives, das sich unter Durchbrechung und Zerstörung von Holzelementen vollzieht[1]). Auf diese Vorgänge wird indessen später näher eingegangen werden.

Die Endigung des Haustorialfortsatzes von *Lathraea Squamaria* verhält sich aber weit verschieden von jener des gleichen Organs bei *Clandestina*. Bei dieser findet immer ein mehr oder minder geschlossenes Vorgehen der Elemente des Haustorialfortsatzes gegen die Gewebe des Wirthes statt; bei *Squamaria* hingegen löst sich der Haustorialfortsatz, wenn er an das Cambium oder in das Holz gelangt ist, mehr oder weniger in seine Elemente auf, indem diese ähnlich den

---

[1]) Pitra berichtet l. c., dass es ihm nur einmal gelang, die Beobachtung zu machen, dass eine Senkwurzel der *Lathraea* in dem Holzkörper einer Nährpflanze gelagert war. Er fügt hinzu: „In diesem Falle mag natürlich das Holzgewebe sich später um die Wurzel gebildet haben, da an ein Zerstören des Holzkörpers durch die parasitische Wurzel schwerlich zu glauben ist".

Von den *Rhinanthaceen* sagt Hovelacque (l. c. p. 632): „Dans toutes les espèces, que nous avons étudiées, le suçoir peut s'enfoncer jusque dans le bois de la racine nourrice".

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Haustorial-Initialen bei *Cuscuta*, für sich eine grosse Wachsthumsfähigkeit bethätigen und nach den verschiedensten Richtungen das Wirthsgewebe durchwachsen. So entsteht ein, aus oft sehr langen und weiten Schläuchen gebildetes, allerdings den Pilzhyphen gegenüber sehr derbes, Haustorialmycelium.

In den einfachsten Fällen findet nur ein pinselartiges Auseinandertreten der Haustorial-Elemente statt. (Fig. 3, Tafel VII, Fig. 1, Taf. IX.) Häufig aber wachsen die peripherischen Zellen des bislang im geschlossenen Zellenverbande vorgedrungenen Haustorialfortsatzes zu millimeter langen, weitlumigen, isolirt verlaufenden Schläuchen aus. Am besten bekommt man diese Haustorialschläuche an Tangentalschnitten zur Ansicht, da das Auswachsen derselben am reichlichsten in tangentaler Richtung zur Oberfläche der Wirthswurzel erfolgt; und zwar zweigen sie seltener in der Rinde oder im Cambium ab, sondern meist löst sich die Spitze des in den Holzkörper eingedrungenen Haustorialfortsatzes erst einige Zelllagen unter der Cambiumschicht in die Haustorialschläuche auf. Fig. 3, Tafel VIII, zeigt bei schwacher Vergrösserung etwas schematisirt einen solchen Tagentalschnitt. Die Elemente der querdurchschnittenen Endigung des Haustorialfortsatzes sind in ihren Umrissen ungefähr angedeutet. Das Holzgewebe der Wirthswurzel ist grau schraffirt, an der einen Seite liegt ein Streifen Rindengewebe an, in dem die vielen Oxalatdrusen durch dunkle Punkte bezeichnet sind. Von der Endigung des Haustorialfortsatzes gehen nach allen Richtungen die Haustorialschläuche aus; drei sind nur in Theilstrecken ihres Verlaufes getroffen, zwei sind ihrer ganzen Ausdehnung nach verfolgbar. Man sieht, wie die Schläuche mehrfach ihre Wachstumsrichtung geändert haben. Der eine, ursprünglich quer durchs Holz gewachsen, biegt nahezu unter rechtem Winkel ab, um dann vorwiegend in der Längsrichtung, dann wieder in schräger seinen Weg fortzusetzen. Ein Stück eines solchen Schlauches, ebenfalls aus einem Tangentalschnitte, ist in detaillirterer Weise in Fig. 1, Tafel VIII, wiedergegeben. Wir sehen hier auch, dass die Schläuche befähigt sind, wenigstens kurze Verzweigungen einzugehen. Das gleiche zeigt auch Fig. 6, Taf. VIII, in der die Endigung eines gabelig getheilten Schlauches dargestellt ist. Auch sah ich Fälle, die es wenigstens wahrscheinlich erscheinen liessen, dass solche Verzweigungen bedeutendere Länge erreichen können.

In Längsschnitten durch die Haustorialfortsätze trifft man erklärlicher Weise meist nur einzelne dieser Schläuche. So sehen wir in Fig. 1, Taf. VIII, ein Stück eines Wirthswurzel-Querschnittes und an der einen Flanke desselben auch einen Theil eines Haustorialfortsatzes, dessen Endigung in dem Holzkörper ziemlich tief unter der mit c bezeichneten, cambialen Zone liegt. Von dem Fortsatz zweigt der Haustorialschlauch h ab, allerdings unter der Schnittfläche. Später tritt der Schlauch eine Strecke weit in die Schnittebene, um weiterhin wieder unter dieselbe abzubiegen. Sein Lauf folgt wesentlich dem Cambium. Ein ähnliches Bild stellt Fig. 2, Tafel VIII, dar. Wir unter-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

scheiden leicht Rinde und Holzkörper der Wirthswurzel; mit b ist eine Bastfasergruppe bezeichnet, mit c das Cambium, mit hf der Haustorialfortsatz, endlich mit tr der Tracheidenstrang desselben. Den Weg durch die Rinde hat hier der Haustorialfortsatz offenbar nicht in radialer, sondern in schiefer Richtung genommen. Von ihm gehen mehrere Haustorialschläuche aus, von denen zwei streckenweise in der Schnittebene liegen. Der eine zieht zwischen Holz und Cambium tangental dahin, der andere verläuft etwas tiefer, aber zunächst annähernd parallel dem ersten. Später zweigt er, wie das, aus combinirten Einstellungen gewonnene Bild zeigt, von der ursprünglichen Richtung ab und dringt tiefer in den Holzkörper ein.

Wenden sich die Haustorialschläuche nach oben oder unten, d. h. durchwachsen sie den Holzkörper in der Längsrichtung, dann findet man auf den Wurzelquerschnitten häufig nur die Durchschnitte der Schläuche, während der massige Theil des Haustorialfortsatzes gar nicht vom Schnitte tangirt zu sein braucht. Die Anwesenheit des Parasiten ist dann wenig auffällig und in solchen Fällen ist schon einige Vertrautheit mit dem Object erforderlich — um nicht der Täuschung zu verfallen und die in das Gewebe des Wirthes streng eingepassten Durchschnitte der Haustorialfäden mit den Querschnitten von Gefässen zu verwechseln. Diesen Fall vermag uns Fig. 4, Tafel VII, zu veranschaulichen, in der mit h die durchschnittenen Haustorialschläuche bezeichnet sind.

Ebenso erhält man an radialen Längsschnitten durch die Wirthswurzeln die tangental unterhalb des Cambiums verlaufenden Haustorialschläuche im Querschnitt (vgl. Fig 4, Tafel VIII). Hier fallen aber die lochartigen, kreisförmigen Durchschnitte als etwas Fremdes, der Wirthswurzel nicht eigenes, sofort auf, und es hat Bowman in Fig. 4, Tab. 23, einen Radialschnitt durch eine Wirthswurzel dargestellt, in der im „alburnum“ eine grosse Zahl von Kreisen eingezeichnet ist, welche ohne Zweifel Querschnitten von Haustorialschläuchen entsprechen [1]). Bowman hat es auch herausgefühlt, dass er hier Elemente des Parasiten vor sich habe; freilich die Aufklärung des wahren Sachverhaltes misslang ihm. Er wird zur Annahme verleitet, dass es zweierlei „tubers“ (Haustorien) gäbe und sagt pag. 406, dass bei jenen, wie ein solcher in seiner Fig. 4, Tab. 23, abgebildet sei, keine Spur eines Haustorialfortsatzes zu finden wäre. „Here also was no trace of the funnel-shaped process; and the only symptom of derangement or disease in the bark and alburnum of the Ash root, was a number of small globules, mostly detached, but more closely congregated beneath the centre of the tuber.“ Bowman hat den Schnitt, welcher den Haustorialfortsatz enthielt, übersehen und nur einen in nächster Nähe desselben vorbeiführenden abgebildet, in

---

[1]) Merkwürdiger Weise sind diese Haustorialschläuche allen früheren Bearbeitern der *Squamaria*-Haustorien entgangen. Bei Bowman allein finden sie sich, getroffen in der oben bezeichneten Schnittrichtung, dargestellt; doch wusste er das Bild nicht zu deuten, und hatte keine Ahnung, dass es Querschnitte von Schläuchen seien.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

welchem die tangental ausstrahlenden Haustorialschläuche, da es ein radialer Längsschnitt war, quer durchschnitten wurden. Ihre Durchschnitte sind die in seiner Beschreibung als „globules" bezeichneten Gebilde. Ja, Bowman kommt schliesslich sogar (pag. 407) zu der Auffassung, es hier mit jungen, in Entwicklung begriffenen Haustorien zu thun zu haben, und dass die „globules" gewissermassen die Vorläufer und Bahnbrecher für den noch unentwickelten Haustorialfortsatz seien. „I think it probable that all these, including the section Fig. 4, were tubers in the early stages of their action on the parent root; and that the globules interspersed in them and in the bark and alburnum underneath, with a central tendency, were preparing the way for the yet undeveloped inferior appendage or funnel." Die Haustorialmycelfäden haben in der Regel ziemlich derbe Wandungen und färben sich, wenigstens stets wenn sie im Holze verlaufen, mit Fuchsin roth, wie verholzte Membranen. Es scheint mir aber wahrscheinlich, dass sie nicht durchaus verholzt sind, sondern wenigstens in ihren wachsthumsfähigen Spitzen diese Reaction nur wegen der Infiltration der Membran mit einer der beim Verholzungsprozesse mitbetheiligten Substanzen geben. Auch besitzen sie eine, wie es scheint, ihnen ziemlich regelmässig zukommende Membranskulptur. An Stelle der netzartigen Wandverdickung, welche die Tracheiden im Haustorialknopf und dem Tracheidenstrang auszeichnet, sehen wir an den Haustorialschläuchen Tüpfelbildung eintreten. Fig. 9, Tafel IX, zeigt uns die untere Wandung aus einem Theil eines angeschnittenen Haustorialschlauches. In Fig. 5, Tafel VII, sehen wir, dass diese Skulptur auch die Spitze des Haustorialfadens erreicht. Ob dies nur bei solchen Schläuchen der Fall ist, welche ihr Wachsthum abgeschlossen haben, kann ich nicht sagen. In Fig. 5 a endet der Haustorialschlauch frei in einem Gefässe, welches er durchbrochen hat. Die Tüpfel erscheinen spaltenförmig. In Fig. 5 b ist aber dieselbe Schlauchspitze, nur in Aufsicht auf ihre untere Wandung von innen aus, dargestellt. Die Tüpfel zeigen nun Höfe, wir haben es also mit einseitig behöften, spaltenförmigen Tüpfeln zu thun. Dass diese Tüpfel wohl einer Erleichterung der Stoffaufnahme dienen, braucht kaum besonders betont zu werden.

Soweit es sich um die gewissermassen normalen Verhältnisse handelt, kennen wir jetzt den Bau der Haustorien von *Squamaria*. Es ist aber noch einer sehr häufigen Erscheinung zu gedenken, welche sich an den Haustorialfortsätzen beobachten lässt. Freilich muss hier bemerkt werden, dass alles von mir untersuchte Material von *Squamaria* auf der Grauerle, als Wirthspflanze, aufsass; und da die jetzt zu schildernden Verhältnisse wesentlich durch den anatomischen Bau der Rinde der Wirthswurzeln bedingt sind, ist es möglich, dass sie an den Haustorialfortsätzen der *Squamaria*, welche in die Wurzeln anderer Holzgewächse eingedrungen sind, nicht vorkommen.

In der Rinde von *Alnus incana* verlaufen nämlich in einer mittleren Zone reichlichst und in dichter Drängung Bündel von mechanischen Fasern und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nester von Steinzellen. Diese Festigungs-Elemente geben den eindringenden *Squamaria*-Haustorien viel zu schaffen und verwehren oft dem Parasiten das Eindringen zu den nahrungsreicheren Partien in der Nähe des Cambiums. Wir haben ja auch bei *Lathraea Clandestina* gesehen, dass die mechanischen Fasern schwer bezwungen werden und vielfach, man könnte sagen als unverdaute Reste, im Innern der Haustorialfortsätze liegen bleiben. In gleicher Weise erkämpfen sich die Haustorialfortsätze der *Squamaria* nur schwer den Durchtritt durch den bei den Erlenwurzeln viel engeren Festigungsring. In Folge dessen findet man oft die Haustorialfortsätze vor dem Festigungsring gleichsam gestaut; sie nehmen dabei mehr minder wechselnde Umrisse an und bleiben räumlich auf den äusseren Theil der Wurzelrinde beschränkt. Ich möchte diese Bildungen als „Haustorialpolster" bezeichnen. Oft finden sich solche in grosser Zahl an den Durchschnitten durch die Wirthswurzeln vor; sie liegen meist mit breiter Grundfläche dem Festigungsring eng an, und wölben sich nach aussen in der Rinde vor, so dass sie im Ganzen etwa mit der Gestalt eines Brotleibes verglichen werden könnten. Fig. 2, Tafel X, zeigt, in dem bei geringer Vergrösserung schematisch gezeichneten Wurzelquerschnitte, die in einer Bogenlinie angeordneten Bündel mechanischer Elemente, welche durch die kleinen, dunklen Felder angedeutet sind. Die Haustorialpolster sind weiss gelassen. Es sind die Gewebemassen von mindestens 6 Haustorialfortsätzen an dem dargestellten Theile des Wurzelquerschnittes vorhanden; dem einen allein ist es geglückt, seinen Haustorialfortsatz bis zum Holzkörper vorzuschieben. Dabei kommt es vor, dass der eine Haustorialfortsatz auch in die Gewebe des andern dringt oder sie auch durchbricht.

In ähnlicher Weise zeigt Fig. 4, Tafel X, die Stauung eines Haustorialfortsatzes an den mechanischen Elementen, die tangentiale Ablenkung von der ursprünglichen Eintrittsrichtung, und die Bildung eines Haustorialpolsters. Derselbe liegt eingekeilt zwischen den mechanischen Elementen, zwischen lebender, stärkeführender Rinde (grau) und abgestorbener Borke (schraffirt) der Wurzelrinde. Der Schnitt enthält aber auch die Einbruchsstelle des Haustorialfortsatzes, während eine Reihe tieferer und höherer Querschnitte durch die Wirthswurzel nur die Querschnitte des kuchenförmig abgeplatteten Haustorialpolsters gezeigt haben würden. Auch die Fig. 3, Tafel X, ist lehrreich. Der in die Rinde eingetretene Haustorialfortsatz hat sich zunächst vor dem mechanischen Gewebe gestaut, bald aber gelang es ihm, durch eine Lücke das Vordringen nach der inneren Rinde und bis zum Holzkörper zu forciren. Ueberdies sehen wir in dieser Skizze den im Ganzen gewiss verhältnissmässig selten eintretenden Fall, dass sich der Haustorialfortsatz in 3 Aeste theilt, von denen zwei gesondert an den Holzkörper vorgedrungen sind[1]).

[1]) Hovelacque (l. c. pag. 632) erwähnt auch bezüglich der *Rhinanthaceen* im allgemeinen, dass ihre Haustorialfortsätze verzweigt sein können.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hier möchte ich noch einige Bemerkungen nachtragen, welche für beide *Lathraea*-Arten in gleicher Weise gelten. Ueber die Ausbildung einer Tracheiden-Platte *(Clandestina)*, respective eines Tracheiden-Stranges *(Squamaria)*, und ihre Fortsetzung in den Haustorialfortsatz war eingehend die Rede. Ich möchte nur noch betonen, dass diesem trachealen Strang, sowie es Koch[1]) für *Rhinanthus* anführt, auch bei den *Lathraeen* ausgeprägte Weichbast-Elemente vollständig fehlen.

Ferner ist die Art des Anschlusses der Haustorialfortsätze an die Gewebe der Wirthswurzeln genauer festzustellen. Unger[2]) hob hervor „dass die Saugnäpfchen der *Lathraea Squamaria* ihre Verbindung stets nur mit dem rohen Nahrungssaft führenden Holzkörper der Nährpflanze unterhalten," während Pitra[3]) sagt: „das Gefässbündel der Saugwurzel dringt bis an den Holzkörper der Nährpflanze und berührt denselben unmittelbar; das dünnwandige Gewebe tritt mit dem Cambiumringe der Nährpflanze in Zusammenhang." Verfolgt man das in den Abschnitten 3 und 4 Gesagte, und speciell die Darstellung, welche im 6. Abschnitte über die Wirkungen der Haustorien in den Wirthswurzeln gegeben werden soll, so wird man finden, dass sowohl Unger's als Pitra's oben angeführte Sätze das Richtige nicht treffen. Vielmehr gilt rücksichtlich der Haustorialfortsätze der *Lathraeen* das Gleiche, was Koch[4]) bezüglich desjenigen von *Rhinanthus* hervorgehoben hat, „dass ein Anschluss weder an die Gefässe, noch an den Weichbast besonders gesucht wird." Die Tendenz der Haustorialfortsätze ist die, die nöthige Nahrung zu gewinnen. Sie streben den Holzkörper zu erreichen, erreichen ihn meist auch und dringen zum mindesten etwas in demselben vor, aber nicht nur des „rohen Nahrungssaftes" wegen, wie Unger infolge der damalig geltenden Anschauungen erklärlicher Weise vermuthete; sie finden im Holz ausser Wasser und den darin gelösten Substanzen auch die reichen Vorräthe an plastischem Material, welche in den parenchymatischen Elementen aufgestapelt sind. Das Cambium und der Siebtheil wird, speciell von *Lathraea Squamaria,* ausser an der Stelle, wo der Durchbruch des Haustorialfortsatzes an den Holzkörper stattfindet, meist verschont; doch findet, vorwiegend tangental demselben genähert, die Ausbreitung der beschriebenen Haustorialschläuche im Holzkörper statt. Es ist als ob der Parasit jene Leitungsbahn für wichtige plastische Stoffe nicht zerstören wollte, sich aber doch in gehöriger Nähe hielte, um doch aus dieser Quelle schöpfen zu können. Bei *Clandestina,* wo ein tieferes Eindringen des Haustorialfortsatzes in das Holz seltener stattfindet, weil offenbar die Kräfte dazu nicht vorhanden sind, biegen die Haustorialfortsätze häufiger in das Cambium und den Siebtheil der Wirthswurzeln seitlich aus. Ihr Vorgehen ist aber stets nur ein destructives, und speciell von einer angestrebten organischen Angliederung

---

[1]) a. a. O. S. 17.
[2]) Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Wien 1855, S. 305.
[3]) a. a. O. S. 65. [4]) a. a. O. S. 14.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gleichnamiger Elemente ist nirgends eine Spur. Auch ist bei *Clandestina* wie bei *Squamaria* ein grosser Theil der dünnwandigen Zellen des Haustorialfortsatzes in directem Contact mit den Holzelementen der Wirthswurzel, durchaus nicht mit den cambialen; und gerade diese dünnwandigen Elemente sind beim Vorschreiten im Wirthsgewebe jedenfalls die sich am meisten bethätigenden.

V. Die Inhaltsstoffe der Haustorien.

A. *Lathraea Clandestina.*

Die grosszellige, primäre Rinde führt in den meisten Fällen bedeutende Massen von Stärke. Die Wandungen dieser Rindenzellen besitzen zahlreiche einfache Tüpfel, welche indessen erst auf Chlorzinkjod-Behandlung bemerkbar werden. Gegen die Ansatzfläche der Haustorien, oder die eventuell zur Bildung kommenden Zangenfortsätze hin, keilt sich diese Stärke führende Zelllage aus, wie dies die schematischen Figuren 1 a und 4, Taf. V, andeuten. Im allgemeinen sind in dieser Rindenzone die Stärkekörner von beträchtlicher Grösse, und finden circa 20—40 Körner in der einzelnen Zelle Platz. Doch unterseits des Tracheidenkopfes lehnt sich an die grosskörnige Stärke führenden Rindenzelllagen eine zweite Schichte von Rindenzellen an, die sich durch den Gehalt an bedeutend kleinkörnigerer Stärke auszeichnet (St u. st in Fig. 1 a, Taf. V).

Ein solcher Stärkevorrath wurde in den Haustorien sowohl im Sommer als im Winter gefunden. Nur in Haustorien, welche ihre vollständige Differenzirung noch nicht erreicht hatten, in denen z. B. die Tracheidenplatte erst durch eine Meristemzone angedeutet war, fehlte Stärke meist nahezu gänzlich.

Der untere Theil des Tracheidenkopfes besteht, wie wir schon im III. Abschnitte sahen, aus einem Netzwerk bogiger Tracheidenreihen, welche sich, nach unten convergirend, in der Tracheidenplatte vereinigen. (Schematisch besonders in Fig. 2, Taf. V, angedeutet.) Der Raum innerhalb der durch die Tracheidenreihen begrenzten Maschen wird von einem kleinzelligen Parenchym erfüllt. Dieses erscheint sehr plasmareich, die Zellkerne sind gross und besitzen ausser einem (eventuell 2) Nucleolus, hier ganz auffällige, körnige Differenzirungen. Von diesen soll indess erst später gesprochen werden. Das gleiche Gewebe führt aber auch reichlich Phosphorverbindungen, welche sich am Alkohol-Material in der Form kugeliger Ausscheidungen, von wechselnder Grösse, bemerkbar machen. Meist sind die Kugeln massiv, vielfach aber auch hohl, bei wechselnder Dicke der Wandung.

Glüht man Schnitte, welche solche Phosphatkugeln (wie wir sie kurz nennen wollen) enthalten, so erhält man, wenn die Verbrennung unvollständig vollzogen wurde, an Stelle der früher weissen, ziemlich stark lichtbrechenden Gebilde, schwarze, kohlige Kugeln; ein Beweis, dass bei Ausscheidung der phosphorhaltigen Verbindung auch organische Stoffe mitgerissen wurden,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

oder, dass eine organische Phosphor-Verbindung vorliegt. Mit veraschten Schnitten, sowohl von frischem als auch vom Alkohol-Material, erhält man bei Anwendung von Salpetersäure und Molybdänsaurem Ammon, reichlich die bekannte Phosphorsäure-Reaction. Dieselbe stellt sich aber nach längerer Zeit auch ein, wenn man ungeglühte Schnitte mit den genannten Reagentien behandelt.

Dreiprozentige Kalilauge lässt die Kugeln intact; ebenso sind sie an Schnitten, welche mit Javelle'scher Lauge behandelt wurden, meist erhalten. So fand ich die Phosphatkugeln noch vor, nachdem Schnitte 3/4, ja 4 Stunden in der Lauge gelegen waren. Hingegen wurden sie in Schnitten, welche 21 Stunden der Wirkung der Lauge ausgesetzt gewesen, nicht mehr vorgefunden. Weder in kaltem, noch in kochendem Wasser werden sie gelöst[1]). In Chlorzinkjod sah ich sie erhalten bleiben. Doch sind sie sehr empfindlich gegen Säuren. Einprozentige Essigsäure, einprozentige Chromsäure lösen sie rasch; die Kugeln schmelzen gewissermassen von aussen nach innen ab. Ebenso wirken Pikrinsäure, verdünnte Salz- oder Schwefelsäure. In Präparaten, welche mit säurehaltigen Tinktionsflüssigkeiten behandelt wurden, sind infolge dessen die Phosphatkugeln stets verschwunden. So bei Anwendung von Methylgrün-Essigsäure, Schneider'scher Essigsäure; bei Tinction mit Fuchsin, wenn die Schnitte vor dem Auswaschen in Alkohol, früher in Pikrinsäure übertragen werden.

Schwer löslich sind die Phosphatkugeln aber in concentrirter Essigsäure, und darin stimmen sie mit den Globoiden der Alenaonkörner überein[2]), mit denen sie auch in der Erscheinung und in anderen Reactionen viele Aehnlichkeit besitzen. Freilich ist dabei nicht zu vergessen, dass die Globoide in den lebenden Zellen auftreten, während die hier besprochenen Phosphatkugeln als Fällungsproducte in mit Alkohol behandeltem Material erscheinen.

Bei Jodjodkalium-Behandlung bleiben die Kugeln ungefärbt, und dies gestattet ihre scharfe Unterscheidung von den später zu besprechenden Amylodextrin-Stärkekörnern. Auch die verschiedensten, angewendeten Farbstoffe haben nie zu einer Färbung der Phosphatkugeln geführt.

An Präparaten, welche in Canadabalsam eingeschlossen sind, erscheinen die Phosphatkugeln als vacuolige Einschlüsse der Zellen, insbesondere bei hoher Einstellung. Krystallinische, etwa späritische Ausscheidungen scheinen es nicht zu sein; bei gekreuzten Nicols leuchten die Kugeln nicht auf.

Seltener findet sich in dem in Rede stehenden Parenchym des Tracheidenkopfes auch Stärke. Es ist aber gleich hervorzuheben, dass diese Stärke nicht die Reactionen gewöhnlicher Stärke giebt, sondern sich im wesentlichen

---

[1]) Freilich büssen sie in kochendem Wasser die starke Lichtbrechung ein, und offenbar wird ein Stoff aus ihnen weggelöst, während ein substanzarmer Rest in den Umrissen der ursprünglichen Kugel zurückbleibt. Oft ist wiederholtes Aufkochen des Schnittes unter Deckglas nothwendig, um das Verschwinden der starken Lichtbrechung, die partielle Lösung also, zu erzielen.

[2]) Vgl. Zimmermann, Die Botanische Mikrotechnik, S. 214.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der sogenannten rothen Stärke anschliesst, welche in der Hauptsache aus Amylodextrin bestehen soll[1]). Diese Amylodextrin-Stärke, wie ich sie bezeichnen will, kommt aber viel reichlicher als im zartwandigen Parenchym des Tracheidenkopfes, in den Tracheidenreihen desselben vor. Zunächst sind es die beiden unteren Flanken des Tracheidenkopfes, welche häufig besonders reich an Amylodextrin-Stärke sind; auch an den oberen, seitlichen Partieen, welche den Uebergang zum Wurzelstrang vermitteln, tritt dieselbe oft massig auf. In selteneren Fällen erfüllt sie aber sämmtliche Zellreihen des Tracheidenkopfes, welche durch die netzigen, verholzten Membranverdickungen ausgezeichnet sind, gegenüber dem früher besprochenen, protoplasmareichen, grosskernigen Parenchym. Auch die an die Unterseite des Tracheidenkopfes grenzenden Meristemzellen führen häufiger diese Amylodextrin-Stärke.

Dass wir es in diesen Körnern nicht etwa mit Ausfällungsprodukten zu thun haben, welche bei der Conservirung entstehen, ergiebt sich aus ihrer Anwesenheit in lebendem Material. Gegen alkoholische Jodlösung verhalten sich die Amylodextrin-Stärkekörner sehr negativ. Oft werden sie gar nicht tingirt, oder sie zeigen nur einen Stich ins Gelbliche. Auf Zusatz von Jodkryställchen neben im Wasser unter Deckglas liegenden Schnitten, wird die Reaction etwas ausgesprochener, die Körner werden rothbraun. Noch energischer wirkt Jodjodkalium. In diesem quellen die Körner beträchtlich und werden holzbraun. Ihre äusserste Lamelle wird bei der Quellung unregelmässig hin- und hergebogen und scheint relativ am resistentesten zu sein. Nach längerer Einwirkung des Jodjodkalium blasst die Färbung etwas ab, die Lichtbrechung ist während des Quellungsprocesses verloren gegangen, die Körner machen den Eindruck gekröseartiger Massen, wie a. a. O. S. 347 auch A. Mayer von der rothen Stärke berichtet. Nach dem Erwärmen verblasst die Färbung beinahe gänzlich, um beim Erkalten wieder intensiver aufzutreten.

In der Grösse sind diese Amylodextrin-Stärkekörner recht wechselnd, immer aber stehen sie hinter den grossen Stärkekörnern in den Zellen der primären Rinde bedeutend zurück. Beim Kochen verquellen sie energischer als die normalen Stärkekörner; die Umrisse der einzelnen Körner verschwinden meist, während sie bei jenen noch vorhanden sind. Auf Zusatz von Jodtinctur färbt sich die Kleistermasse der Amylodextrinkörner lila oder blassweinroth, während die grossen Stärkekörner der Rinde einen intensiv berlinerblau gefärbten Kleister liefern. Dasselbe Verhalten zeigt der Kleister, der durch Verquellen mittels Säuren oder Kalilauge erhalten wird. Hat man Schnitte vorausgehend mit Jodtinctur behandelt und lässt dann conc. Schwefelsäure einwirken, so zeigen die verquellenden Amylodextrin-Stärkekörner braungelbe Färbung, welche aber mit ihrer Auflösung verschwindet.

---

[1]) Vgl. Arthur Mayer, Ueber Stärkekörner, welche sich mit Jod roth färben. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. IV, S. 337, Taf. XX.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In Eau de Javelle bleiben die Amylodextrin-Körner erhalten; gewiss, wenigstens bei nicht allzulange währender Einwirkung der Lauge. Mit Fuchsin lassen sie sich färben, hingegen blieben sie auch nach langem Liegen in wässeriger Eosin-Lösung ungefärbt [1]).

Unter dem Polarisations-Mikroskop lassen die grössten Amylodextrin-Stärkekörner Doppelbrechung erkennen, doch ist das 4 armige dunkle Kreuz, das bei gekreuzten Nikols erscheint, nicht annähernd so scharf ausgeprägt als bei gewöhnlichen Stärkekörnern [2]). Dass auch diese Amylodextrin-Stärke einen wasserreichen Kern besitzt, geht daraus hervor, dass die Quellungs-Erscheinungen von innen heraus erfolgen, und dass an Schnitten, welche behufs Einbettung in Canadabalsam entwässert werden, in der centralen Partie der Körner eine Höhlung, und an diese anschliessend Risse bemerkbar werden, in welche beim Uebertragen der Schnitte leicht Luft eindringt. Auf einen geschichteten Bau der Körner weist besonders die Thatsache hin, dass man auch Körner findet, deren Centrum die Reaction der gewöhnlichen Stärke zeigt, auf Jod sich bläut, während eine peripherische Zone nur gelblich oder röthlich braun wird [3]). Andeutungen dieser Erscheinung sah ich auch bei *Clandestina;* viel schärfer ausgesprochen wurde sie bei *Squamaria* gesehen; darauf soll später noch hingewiesen werden. Es sei übrigens bemerkt, dass sich in manchen Fällen auch die grossen Stärkekörner der grosszelligen Rinde mit Jodtinctur nicht rasch bläuen, zuerst gelblich erscheinen und erst bei reichlichem Wasserzusatz blau werden. Immer lässt sich dann an ihnen eine periphere, oft sehr dünne, gelbliche Schicht erkennen, und dies um so deutlicher, je näher gegen das Centrum des Haustoriums die Parenchymzellen gelegen sind. Offenbar kommen die mannigfachsten Uebergänge zwischen Amylodextrin-Stärke- und gewöhnlichen Stärkekörnern vor [4]).

---

[1]) A. Tschirch, Ueber die Inhaltsstoffe der Zellen des Arillus von *Myristica fragrans* Hott. (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1888), beschreibt Amylodextrin-Stärkekörner, welche in der Form sehr verschieden von den bei *Lathraea* gefundenen sind, in den Reactionen sich aber vollends gleich verhielten. Auch die Nichtfärbbarkeit mit Eosin trifft in beiden Fällen zu, nur will ich bemerken, dass in einem Controllversuche mit Weizenstärke auch diese in Eosin nahezu ungefärbt blieb. Nur an den grösseren Körnern wurde eine Spur von Färbung wahrnehmbar.

[2]) Während im übrigen die Reactionen der Amylodextrin-Stärke von *Lathraea* mit dem übereinstimmen, was A. Mayer l. c. über die Reactionen der rothen Stärke schreibt (ausgenommen vielleicht eine mindere, fast nie ins Rothe gehende, Färbung der *Lathraea*-Amylodextrin-Stärke auf Jodzusatz), konnte ich bei den Amylodextrin-Stärkekörnern keinesfalls ein stärkeres Hervortreten des orthogonalen schwarzen Kreuzes, als bei normalen Stärkekörnern, im Polarisationsmikroskope feststellen.

[3]) Nach A. Mayer (a. a. O. S. 341) wurden derartige Stärkekörner zunächst von Russow an *Epipogium Gmelini* beobachtet. Mayer selbst führt mehrere weitere Beispiele an.

[4]) In einem vereinzelten Falle reagirte auch die grosskörnige Stärke der peripherischen Rinde auf Jod nur nach Art der Amylodextrin-Stärke. Ob dies ein primäres

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Amylodextrinstärke findet sich aber auch in den Elementen der Tracheidenplatte nicht selten vor, und mehrfach habe ich selbe sogar in den äussersten, an das Holz der Wirthswurzel anstossenden Tracheiden des Haustorialfortsatzes gefunden [1]).

Das als hyalines Gewebe bezeichnete Parenchym, welches die Tracheidenplatte im Haustorialknopf umgiebt, ähnelt in mancher Beziehung dem Parenchym, welches im Tracheidenkopf das Netz der Tracheidenreihen umschliesst. Im lebenden Zustande erscheint das Gewebe durchsichtig. Ein mächtiger Protoplasmaschlauch kleidet die Zellen aus; oft erscheint das Protoplasma schaumig, wenn an Stelle eines einheitlichen Zellsaftraumes 2—3 grosse Vacuolen vorhanden sind. Kochen der Schnitte führt zu einer milchigen Trübung des Gewebes, welches offenbar besonders reich an Eiweiss ist. Die Zellkerne sind gross, und schon am lebenden Material nimmt man wahr, dass auch in ihnen in beträchtlicher Zahl jene Einschlüsse vorhanden sind, deren wir schon S. 342 für die Parenchymzellen im Tracheidenkopf gedachten. Diese Einschlüsse sind aber sehr hinfälliger Natur, und in verletzten Zellen verschwinden sie sogleich, worauf nur mehr ein Nucleolus als Differenzirung im Kerne bemerkbar bleibt. An Schnitten, welche der Fixirung in Sublimat-Alkohol, Alkohol, oder 1 procentiger Chromsäure unterzogen wurden, erlangt man wenig befriedigende Bilder. Die in der Schnittebene gelegenen Zellen wurden eben verletzt, und bei der Grösse dieser müssen die Schnitte beträchtlich dick sein, um in tieferen Lagen intact gehärtete Zellen zu enthalten. Diese wieder sind der Beobachtung mit stärkeren Objectiven nicht zugänglich. Die besten Resultate ergiebt Material, das durch Einlegen ganzer Haustorien, sammt den Wirthswurzeln, in siedenden Alkohol oder in siedendes Wasser gewonnen wurde. Je rascher nach dem Herauspräpariren aus dem Erdreich dieses Verfahren vorgenommen wird, um so brauchbarer zu Untersuchungszwecken sind dann die Objecte.

Färbung der Zellkern-Einschlüsse gelingt gut mit Böhmer'schem oder Ehrlich'schem Hämatoxylin, welche sie schwarz-violett hervorheben, mit Gentiana-Violett, mit dem sie intensiv blau werden, mit Fuchsin, durch das sie leuchtend roth gefärbt werden. Die übrige Zellkernsubstanz bleibt ungefärbt, nur der Nucleolus nimmt bei Fuchsinfärbung ebenfalls viel Farbstoff auf.

Die Einschlüsse erinnern an Krystalloide, doch ihre relativ geringe Grösse ist einer sicheren Entscheidung etwas hinderlich. Eine beiläufige Skizze nach einem Gentianaviolett-Präparat giebt Fig. 11, Taf. V. Eckige Umrisse,

---

Verhalten war, oder nur Folge von Säurewirkung, weil die betreffenden Schnitte durch längere Zeit (vielleicht 14 Tage) in einprocentiger Chromsäure gelegen waren, wage ich nicht zu entscheiden.

[1]) In Haustorialknöpfen, bei welchen in Folge Abreissens des Haustorialfortsatzes, bei der Präparation eine offene Wundfläche entstanden war, sieht man vielfach die Tracheidenreihen von einer homogenen, dunkelbraunen Inhaltsmasse erfüllt. Dieselbe dürfte wohl von der Zersetzung der Amylodextrin-Stärke herrühren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Flächen und Kanten sind in günstigen Fällen sicher zu beobachten; in anderen erscheinen die Einschlüsse wohl auch mehr minder rundlich, tropfenartig. Kleinheit, eine gedrungene Krystallgestalt, hie und da vielleicht Fixirung in nicht völlig intactem Zustande, dürften dies veranlassen. Aehnliche Einschlüsse habe ich in den Zellkernen im jungen Schwellgewebe der Kapseln von *Clandestina* beobachtet, in Zellkernen, welche im ausgewachsenen Zustande der Zellen reich an grossen Krystalloiden sind. Ich habe schon damals die Frage erwogen, ob dies nicht die Anfangsstadien der Krystalloide, resp. kleine, nicht leicht erkennbare Krystalloide seien. Ferner habe ich ähnliche Einschlüsse in den Zellkernen der Borstenhaare, welche an der Innenseite der Kronenröhre stehen, gesehen und auch schon beschrieben und abgebildet [1]).

Jedenfalls sind die Krystalloide in den Schwellschichten der reifen Kapsel bedeutend grösser als jene im hyalinen Gewebe der Haustorien. Auch zeigten sie sich dort recht resistent, waren im, in Alkohol conservirten Material stets erhalten. Doch letzterer Umstand dürfte wenig in Betracht kommen, da offenbar die Erhaltung wesentlich abhängig ist von der Beschaffenheit des Zellsaftes. So waren im Schwellgewebe der *Squamaria*-Kapseln die grossen Zellkern-Krystalloide im Alkohol-Material stets zerstört, unter gleichen Conservirungsbedingungen also, unter welchen sie bei *Clandestina* erhalten blieben. Bei *Squamaria* musste die Härtung immer an Schnitten in Sublimat-Alkohol vorgenommen werden.

Nach Durchsicht der besten Schnitte mit der erst kürzlich erworbenen homog. Immersion, Apochromat 2,00, Apertur 1,30 und den Compensations-Ocularen 8 und 12 von Zeiss, erscheint es mir völlig sicher, dass die in Rede stehenden Einschlüsse Krystalloide sind. Auch ihre grosse Empfindlichkeit resp. Vergänglichkeit, welche sie bei Verletzung der Zellen bekunden, stimmt mit dem, was wir über Zellkernkrystalloide sonst wissen, überein. Die Gewebe des Haustoriums scheinen einen sehr sauren Zellsaft zu führen, wie die Reactionen mit Lakmuspapier zeigen. Diese starke Acidität erklärt die Schwierigkeit der Fixirung der Krystalloide.

Neben den Krystalloiden erscheint in den Zellkernen ein grosser Nucleolus. An dem durch siedendes Wasser oder durch siedenden Alkohol fixirten Material gewahrt man im Nucleolus nahezu regelmässig eine centrale, vacuolenartige Höhlung. In einigen Fällen wurden auch 2, selbst 3 solcher beobachtet.

Am grössten und deutlichsten sind die Zellkernkrystalloide im hyalinen Gewebe, wenn sich auch hier von Haustorium zu Haustorium Schwankungen ergeben. Es ist aber mit den erwähnten Tinctionsmethoden leicht nachzuweisen, dass gleiche Einschlüsse auch in den Zellkernen des grosszelligen Rindenparenchyms vorkommen. Doch sind sie hier jedenfalls spärlicher und kleiner, ihre Krystalloidnatur hier nur durch den Vergleich mit dem hyalinen Gewebe erschliessbar, und bei der Grösse der Zellen und der Kleinheit der Zellkerne fallen sie viel weniger auf. Wahrscheinlich fehlen Krystalloide dem Kern

[1]) Biologische Studien an der Gattung *Lathraea*. 1. Mittheilung. Sitzb. d. k. Akad. in Wien, Bd. CI. Abth. I. 1892; S. 44, Fig. 2, 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

keiner intacten Zelle des Haustoriums gänzlich, oder können doch zeitweilig in demselben auftreten.

Phosphatkugeln und Amylodextrin-Stärke wurden im hyalinen Gewebe nicht beobachtet. Noch fällt aber ein weiterer Inhalts-Bestandtheil seiner Zellen auf, besonders wenn man diese in lebendem Zustande betrachtet. Man sieht nämlich im Protoplasma in grosser Zahl stark lichtbrechende Kügelchen oder Tröpfchen, meist sind sie sehr klein, öfters auch etwas grösser, doch dann an Zahl, wie es scheint, geringer. Sie bleiben bei Zusatz conc. Schwefelsäure erhalten. Ebenso findet man sie wieder, wenn frische Schnitte in Alkohol und dann in Javelle'sche Lauge gebracht werden; gewiss wenigstens, wenn sie der Einwirkung der Lauge nicht allzulange ausgesetzt waren. Eiweissartiger Natur scheinen die Gebilde also nicht zu sein. Ueberträgt man die Schnitte in Alkohol, so gewinnt man den Eindruck, als ob sich die Kügelchen sammeln und eventuell zu grösseren Tröpfchen vereinen würden. Grössere büssen dabei an Lichtbrechung ein und stellen Kügelchen dar, die hohl zu sein scheinen, indem im Inneren der zur deutlich zweifach contourirten Kugelwandung erstarrten Masse ein Hohlraum entstanden zu sein scheint. Mit Jod färbt sich das Gerinnsel von Körnchen schwach gelbbräunlich, in Chlorzinkjod erscheint es mehr oder minder goldgelb. In Jodjodkalium verquellen die Kügelchen nicht, sie färben sich nur gelbbräunlich. Auf Zusatz von Jod und Schwefelsäure entstehen an Stelle der Körnchen oder Kügelchen grössere Tropfen von fettartigem Aussehen, offenbar durch Zusammenfliessen der ersteren.

Aether löst jedoch die tröpfchenartigen Gebilde nicht; Oel sind sie keinesfalls.

Noch will ich hier erwähnen, dass sich diese nach Eau de Javelle-Behandlung in den Zellen zurückbleibenden Gebilde mit Fuchsin intensiv färben. Die Fuchsin-Tinction liefert überhaupt schöne Präparate, wenn man die Tracheidenplatte und die Tracheidenreihen, also die verholzten Elemente im Haustorium scharf hervorheben will. Ich verfuhr dabei nach der von Zimmermann[1]) als Holzreaction angegebenen Methode. Doch werden die im Protoplasma eingeschlossenen Kügelchen jener fraglichen, gummiartigen Substanz nicht gut tingirt, und hat man einfach in kaltem Alkohol fixirtes Material, so hindert auch die Bräunung des Protoplasmas den Einblick. Um die Kügelchen zu färben, ist es vortheilhaft den Protoplasmakörper vorher durch Javelle'sche Lauge zu zerstören, welcher Vorgang der gleichzeitigen Tinction der verholzten Elemente durch das Fuchsin gar keinen Eintrag bringt. — Die in den Zellen zurückbleibenden Kügelchen und Körnchen vereinigen sich zu einem Gerinnsel von sehr verschiedenartigem Aussehen. Sehr häufig sind sie zu Klümpchen vereinigt, welche unmittelbar an einen Zellkern erinnern. Speciell erinnern die gefärbten Kügelchen an die Krystalloide, wie sie eben in den grossen Kernen des hyalinen Gewebes vorkommen. An eine Beziehung

[1]) „Die Botanische Mikrotechnik," S. 145.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dieser Bildungen untereinander ist natürlich nicht zu denken — es liegt nur eine zufällige, besonders bei Anwendung geringerer Vergrösserungen, oft frappirende Aehnlichkeit vor.

Eine den besprochenen Gebilden wahrscheinlich gleiche Substanz erfüllt aber auch vielfach die feinen Intercellularen im peripheren Rindengewebe, zum Theil auch im Parenchym in der Umgebung der Tracheidenplatte, und wird ebenfalls durch Fuchsin (oder Gentianaviolett) gefärbt. Theils sieht man, wenn es sich um Querschnitte der Intercellularen handelt, zwischen den Ecken der aneinanderstossenden Zellen, die bekannten, meist dreieckig erscheinenden Intercellularen davon erfüllt und darum roth gefärbt erscheinen, theils sieht man die Kanten der Zellen in Form gröberer, rother Linien hervorgehoben, wenn an die betreffende Kante ein Intercellularraum grenzt, der im Längsverlauf gesehen wird (vgl. die Fig. 9a, 9b u. 10, Taf. XI). Ich neige zur Ansicht hin, dass die gleiche Färbung, welche die Wandungen der verholzten Elemente, die besprochenen, auf Eau de Javelle-Behandlung restirenden Tröpfchen oder Kügelchen und endlich die Ausfüllungsmasse der Intercellularen, mit Fuchsin annehmen, wahrscheinlich auch eine chemische Verwandtschaft dieser Substanzen verräth. Ich vermuthe, dass in jenen Tröpfchen und in der Ausfüllungsmasse der Intercellularen eine gummiartige Substanz vorliegt, die der Parasit aus den zerstörten, verholzten Geweben der Wirthspflanze aufnimmt, und die vielleicht das Baumaterial zur Bildung der Amylodextrin-Stärke abgiebt. Bei *Squamaria* werden wir einiger weiterer Momente zu erwähnen haben, die dieser Ansicht zur Stütze gereichen könnten.

B. *Lathraea Squamaria.*

So wie im Baue, weichen die Haustorien von *Squamaria* auch rücksichtlich der Inhaltsbestandtheile von denjenigen der *Clandestina* in mancher Beziehung ab. Vor allem fällt der Mangel irgend erheblicher Mengen gewöhnlicher Stärke auf. Während bei *Clandestina* die grosszellige, primäre Rinde in der Regel mit solcher Stärke vollgepfropft ist, fand ich in frisch untersuchtem Material, das am 7. März 1894 ausgegraben war, gar keine Stärke in der Rinde vor, am Material, das theils im April theils Mitte November 1892 geholt worden war, nur etwas Stärke und zwar stets in der basalen Region des Haustorialknopfes. Auch hier waren einigermassen grössere Stärkekörner nur selten zu finden.

Merkwürdigerweise enthält nun gerade die primäre Rinde der Haustorien unserer *Squamaria* in grosser Zahl Leucoplasten, Gebilde, welche ich bei *Clandestina* trotz aller beobachteten Vorsicht vergeblich suchte. Diese Plastiden sind, wie ja die Leucoplasten überhaupt, sehr empfindlicher Natur. An im Alkohol conservirten Material bleiben sie zwar zum Theil erhalten, doch die intensive Bräunung des Plasmas verwehrt jeden genaueren Einblick, und in der That übersah ich sie an demselben. Relativ gut fixirt sind sie in frisch mit siedendem Wasser behandelten, dann im Alkohol aufbewahrten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Haustorien. Am besten erhalten fand ich sie an Schnitten, welche frisch angefertigt und in Sublimat-Alkohol gehärtet wurden.

Die Leucoplasten umgeben meist in grösserer Zahl den Zellkern (Fig. 7, Taf. VIII), kommen aber auch im übrigen, wandständigen Protoplasma zerstreut vor. Färbung gelingt gut mit Methylenblau, nur darf das Auswaschen im Alkohol nicht zu lange währen, wenn man Dauerpräparate in Canadabalsam einschliessen will. Die Leucoplasten erscheinen bei gelungener Tinction grünlichblau, die Zellkerne mehr blau, die Nucleolen stets sehr intensiv blau gefärbt. Die Zellkerne halten das Methylenblau stärker fest als die Plastiden. Ebenfalls gute Ergebnisse erzielt man mit Gentianaviolett, wenn man die Zeitdauer des Auswaschens in Alkohol richtig trifft. Diesen Farbstoff halten die Plastiden viel energischer fest als die Zellkerne. Letztere erscheinen deshalb ungefärbt, wenn die ersteren noch gut tingirt sind. Uebrigens unterscheidet man den Zellkern auch durch seine bedeutendere Grösse nicht schwer von den Plastiden derselben Zelle.

Am Material, das durch siedendes Wasser fixirt wurde, sieht man in einzelnen Fällen Leucoplasten, welche in flossenartige Anhänge ausgezogen erscheinen (Fig. 2, Taf. IX); manche erinnern dann gestaltlich an die Krystalloide führenden Stärkebildner in den *Phajus*-Knollen (die Plastide rechts in der Figur). Diese flossenartigen Anhänge sind aber jedenfalls ein Kunstprodukt. Die meiste Stärke, deren Vorkommen wie gesagt auf den basalen Theil des Haustoriums beschränkt ist, findet man nämlich im Zusammenhang mit Plastiden. Offenbar entstehen die Stärkekörnchen im Innern der Leucoplasten, indem sie aber, beim Härten des Materials durch siedendes Wasser, verquellen, sprengen sie einseitig die gerinnende Plastide. Die Fig. 3, Taf. IX, wird die Richtigkeit dessen zur Genüge erhärten. In a ist ein kleines Stärkekörnchen in der Plastide eingeschlossen, ohne dass hier die Verkleisterung zur Sprengung der Plastidenwandung geführt hätte; in b, c, d und e sind aber lauter gesprengte Plastiden dargestellt, und bei den meisten lässt die Form der Plastide und des noch anhaftenden Kleisterklümpchens deutlich die Entstehungsweise jener flossenartigen Anhänge und Zipfel erkennen.

Untersucht man die Plastiden am lebenden Material, so erscheinen sie stets als ellipsoidische oder kugelige, farblose Gebilde. Allein nur bei völlig frischem Material, das man sofort nach dem Auswaschen der *Lathraea*-Wurzeln und Haustorien in Untersuchung nimmt, bieten sie dieses Bild. Material, das nur einige Stunden im Wasser gelegen war [1]), weist an den Plastiden schon den Eintritt von Desorganisations-Erscheinungen auf. Sie sind dann nicht mehr homogen, sondern zeigen eine grössere Zahl von Tröpfchen oder Kügelchen von goldgelber bis oranger Farbe, welche sich

[1]) Im Wasser erhält sich das Material am längsten; noch früher treten Desorganisations-Erscheinungen in den Zellen auf, wenn man die Objecte an der Luft, sei es auch unter einer Glasglocke im feuchten Raume, stehen lässt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

vorwiegend nahe der Oberfläche vertheilen. Dieses Desorganisations-Stadium versinnlicht Fig. 6, Taf. IX. Später zerfallen die Plastiden, an ihrer Stelle verbleibt ein unregelmässiges Haufwerk jener kleinen Tröpfchen. Auch diese zerfallen endlich.

Rücksichtlich der Natur der Tröpfchen ergab eine zufällige Beobachtung etwas Aufklärung. Frische Schnitte durch den Haustorialknopf von *Squamaria* wurden mit Diphenylamin behandelt, um auf etwa vorhandene Nitrate und Nitrite zu prüfen. Da bemerkte ich, zunächst in den Zellen um den Tracheidenstrang, der später in den Haustorialfortsatz übertritt, intensiv blaue Kügelchen. Man hätte vermuthen können, dass im geronnenen Plasma jener eiweissreichen Zellen Vacuolen mit nitrit- oder nitratreicher Lösung eingeschlossen lägen. Doch sah ich später, dass in den Rindenzellen die blauen Tröpfchen viel häufiger sind, und ihre Gruppirung liess vermuthen, dass die orangegelben Tröpfchen der Plastiden diese Reaction geben. Dies ist in der That der Fall, und die Blaufärbung ist nicht eine Nitrit- oder Nitrat-Reaction, denn sie erfolgt auch bei Anwendung von Schwefelsäure allein. In ihrer Reaction gleichen diese Tröpfchen den gelben, gelbrothen bis tiefmennigrothen Farbstoffen, welche in Pflanzen (Chlororufin, Hämatochrom, Carotin etc.) und Thieren häufig vorgefunden werden, die sämmtlich durch die Blaufärbung in conc. Schwefelsäure ausgezeichnet sind, und die nach Schrötter-Kristelli[1]) alle einer homologen Reihe, der „Lipoxanthin"-Reihe angehören sollen.

Die bezeichnete Reaction der orangegelben Tröpfchen interessirt aber auch in anderer Beziehung. Jüngst hat Molisch[2]) Beobachtungen über ein neues Chromogen veröffentlicht, das er in verschiedenen Pflanzen vorfand, zunächst jedoch an *Lathraea Squamaria* entdeckt hatte. Wenn man nämlich Theilstücke frischer *Lathraeen* mit 1—3 procentiger Schwefel- oder Salzsäure behandelt, so erhält man sofort einen blauen Farbstoff ausgezogen, der sich nach und nach in Körnchen und dendritischen Flocken abscheidet. Die Frage ist nun die, sind die orangegefärbten Tröpfchen in den Leucoplasten identisch mit dem Molisch'schen Chromogen und sind etwa die Leucoplasten die Bildungsstätte desselben? Von vornherein wäre man versucht, diese Frage zu bejahen. Molisch bemerkt auch, dass der Farbstoff nach und nach eine weitere Veränderung erleidet, infolge welcher er braunschwarz wird. „Man wird wohl mit der Annahme nicht fehlgehen, dass das Chromogen beim Eintrocknen oder Absterben ähnliche Zersetzungen erleidet und hierdurch die Veranlassung zur Schwarzfärbung giebt." Auch ich meine beobachtet zu haben, dass in dem Masse, als die Plastiden sich

[1]) Ueber ein neues Vorkommen von Carotin in der Pflanze, nebst Bemerkungen über die Verbreitung, Entstehung und Bedeutung dieses Farbstoffes. Botan. Centralblatt, 1895, Bd. LXI., S. 40.

[2]) Das Vorkommen und der Nachweis des Indicans in der Pflanze nebst Beobachtungen über ein neues Chromogen. Sitzb. der k. Akad. in Wien, Bd. CII., Abth. I, 1893.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zersetzen, allmählig eine Braunfärbung des Plasmas in den Zellen bemerkbar wurde. Der Annahme, dass die Plastiden der Sitz des Chromogens seien, steht indes das vollständige Fehlen derselben bei *Clandestina* entgegen, bei der das gleiche Chromogen aber doch vorhanden ist, und dasselbe Schwarzwerden der getrockneten oder der in Alkohol eingelegten Theile erfolgt. Dies spricht für einen anderen Sitz des farblosen Chromogens, und die Erscheinungen bei *Squamaria* liessen sich vielleicht am besten so auffassen, dass das Pigment in die sich desorganisirenden Plastiden eindringt und dort von vorhandenen oder sich ausscheidenden Oeltröpfchen[1]) aufgenommen wird. Für diese Deutung spricht auch, dass für die Farbstoffe der „Lipoxanthin"-Reihe das stete Gebundensein an fettartige Körper charakteristisch sein soll[2]). Es erscheint mir nach allem wohl sehr wahrscheinlich, dass der Farbstoff, welcher bei Schwefelsäurebehandlung in den Plastiden durch Blaufärbung bemerkbar wird, und jener, den Molisch bei Behandlung ganzer *Lathraea*-Stücke mit Schwefel- oder Salzsäure in der umgebenden Flüssigkeit erhielt, in beiden Fällen der gleiche ist; die Frage über den Sitz des Chromogens in der Pflanze aber würde noch weitere Untersuchungen erfordern.

Was die Inhaltsbestandtheile im Tracheidenkopf der *Squamaria* betrifft, so herrscht im Wesentlichen Uebereinstimmung mit *Clandestina*. Abgesehen von den Tracheen des das Haustorium durchziehenden Wurzelstranges, findet man oft im ganzen Tracheidenkopf in grosser Menge die eigenartige Amylodextrinstärke. Besonders ist die untere Hälfte, wo die Tracheidenreihen von zartwandigem Parenchym umgeben sind, reich an dieser Stärke. In dem ebenerwähnten Parenchym treten die Amylodextrin-Stärkekörner seltener auf, die Tracheidenreihen selbst aber sind damit vollgepfropft, und werden nach Jodjodkalium-Behandlung als dunkelbraune Streifen bemerkbar. Die Fig. 7, Taf. IX, zeigt ein Paar der netzartig verdickten Tracheiden mit den Amylodextrinkugeln. Fig. 5 b, Taf. IX, ein einzelnes, grösseres Amylodextrin-Stärkekorn, mit spaltenförmigen Rissen, welche es vom Kern aus durchsetzen. Bei *Squamaria* fand ich häufiger auch Körner, welche im Innern einen Kern besassen, der auf Jod wie gewöhnliche Stärke reagirte. Fig. 5 a, Taf. IX, giebt ein Paar solcher Körner wieder. An Präparaten, welche seit einigen Monaten in Jodglycerin liegen, zeigt der Kern solcher Stärkekörner noch jetzt dunkelblauschwarze Färbung, während die peripherischen Amylodextrinstärke-Schalen höchstens einen Stich ins Gelbliche wahrnehmen lassen. Die Menge an Amylodextrin-Stärke überwiegt in den Haustorien der *Squamaria* weitaus die Stärke gewöhnlicher Reaction, welche meistens im Rindengewebe des Basaltheils der Haustorien vorhanden ist.

---

[1]) Oeltropfen sind in Chromatophoren keine Seltenheit. A. Zimmermann, (Die botanische Mikrotechnik, S. 203) erwähnt für die Leucoplasten in der Epidermis älterer Blätter von *Agave americana*, dass sie intensiv gelb gefärbte Oeltropfen führen.

[2]) Schrötter-Kristelli l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

An Phosphaten ist im Haustorialknopf kein Mangel. Im Alkoholmaterial findet man stets kugelige Bildungen, und zwar nahezu ausschliesslich im zartwandigen Parenchym, welches in der unteren Hälfte des Tracheidenkopfes zwischen den Tracheiden-Reihen eingebettet ist. Die Kugeln sind bald grösser und dann in Einzahl, oder doch nur zu 2—3 in einer Zelle vorhanden (Fig. 4a, Taf. IX), oder sie sind kleiner, dafür zahlreicher (Fig. 4b, Taf. IX). Letzteres dann, wenn die Einwirkung des Alkohols rascher erfolgt, wenn z. B. frische Schnitte in Alkohol übertragen werden. Die grössten Kugeln bestehen nur aus einer mehr minder dicken Schale und sind hohl; auch bei *Clandestina* wurden solche beobachtet. Je nach der Einstellung erscheinen die Phosphatkugeln entweder stark lichtbrechend (bei tiefer), oder matt, vacuolenartig (bei hoher). Die Reactionen auf Phosphorsäure gelingen sehr sicher; auch hier sind in den Kugeln organische Stoffe enthalten, da sie bei unvollständiger Veraschung schwarz, kohlig erscheinen. In spärlicher Zahl, da und dort, gewahrt man auch in dem Parenchym unterhalb des Tracheidenkopfes Phosphatkugeln. Reactionen, welche darauf hin angestellt wurden, ob diese Kugeln auch Magnesium und Calcium enthielten, blieben in Bezug auf ersteren Stoff zweifelhaft, in Bezug auf letzteren fielen sie entschieden verneinend aus.

Das Parenchym unterhalb des Tracheidenkopfes, in der Umgebung des Tracheidenstranges und zwischen der primären Rinde, erscheint auch hier im Leben als hyalines Gewebe, nur tritt es an Masse gegenüber *Clandestina* bedeutend zurück. Die Zellen zeigen einen mächtigen Protoplasmaschlauch; im Alkohol werden sie in Folge der reichen, körnigen Fällung sehr undurchsichtig (Fig. 8, Taf. IX). Jedenfalls sind sie reich an Eiweissstoffen, wofür ihr Verhalten gegenüber Anilinfarblösungen und dem Millon'schem Reagenz spricht. Die grossen Zellkerne sind in ihrem Umfange oft schwierig zu erkennen, weil das protoplasmatische Gerinnsel sie mehr oder weniger verdeckt. Doch habe ich in ihnen, wie auch in den Kernen des zartwandigen Parenchyms im Tracheidenkopf (und überhaupt in den Zellen des Haustoriums) nie die endlich als Krystalloide erkannten Einschlüsse wahrgenommen, welche bei *Clandestina* in diesen Theilen des Haustoriums besonders auffallen.

Die Zellen im hyalinen Gewebe von *Squamaria* haften locker aneinander, daher man an Schnitten dasselbe selten in vollständigem Zusammenhang erhält. Die Wandungen der Zellen zeigen Neigung zum Quellen, wie dies die in Fig. 8, Taf. IX, gezeichnete Zelle aus diesem Gewebe zeigt. Die Quellungserscheinungen sind jedoch häufig auf einzelne Wände der Zellen beschränkt. An Schnitten, welche in Chlorzinkjod oder in einprocentiger Chromsäure gelegen waren, tritt dieses Quellungsvermögen der Membranen besonders hervor.

Betrachtet man das hyaline Gewebe an frischen Schnitten, so fallen auch hier im Plasmaschlauch jene stark lichtbrechenden Tröpfchen auf, deren wir schon bei *Clandestina* gedachten. Man beobachtet an ihnen auch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tanzende, wimmelnde Bewegungen. Sie sind bei *Squamaria* in noch grösserer Menge vorhanden als bei *Clandestina*, ihre Reactionen sind aber hier wie dort die gleichen. Am besten lernen wir diesen Inhaltsstoff an Schnitten kennen, welche nicht zu lange mit Javelle'scher Lauge behandelt und dann mit Fuchsin gefärbt wurden. Nach dem Auswaschen in Alkohol und dem Uebertragen in Xylol, resp. in Xylol-Canadabalsam, findet man beträchtliche Mengen einer zurückgebliebenen, durch das Fuchsin intensiv tingirten Substanz. Ein Schnitt, der dreiviertel Stunden in einem Schälchen mit Eau de Javelle gelegen, und weiters in der angegebenen Weise behandelt worden war, zeigte die Zellen des hyalinen Gewebes erfüllt von kleineren und grösseren, intensiv gefärbten Tröpfchen. Neben diesen, oft auch allein, bemerkt man ein äusserst feines Gerinnsel kleinster Tröpfchen oder Körnchen, ebenfalls intensiv roth gefärbt; das Gerinnsel können auch grössere Klumpen, harzigen Körnern ähnlich, und wieder stark roth gefärbt, begleiten. Um einen harzartigen Stoff handelt es sich aber nicht, denn ein solcher müsste durch die Behandlung mit absolutem Alkohol entfernt worden sein. Geringere Mengen einer gleichen Substanz finden sich auch in den übrigen, nicht verholzten Geweben, besonders im zartwandigen Parenchym in der unteren Hälfte des Tracheidenkopfes, und in der secundären Rinde. Vielfach, besonders in den basalen Theilen des Haustorialknopfes, und in der Grenzzone zwischen primärer und secundärer Rinde, erfüllt eine gleiche durch Färbung hervorgehobene Substanz auch die engen Intercellularräume des Parenchyms. Setzt man die Behandlung der Schnitte mit Javelle'scher Lauge länger fort, so scheinen die betreffenden Substanzen gelöst zu werden. Ein Schnitt, der vier Stunden in der Lauge gelegen war, liess im hyalinen Gewebe nur einen, oft in einzelnen Ecken der Zellen zusammengedrängten, kleisterartigen Wandbelag erkennen, der mit Fuchsin einen heller rosenfarbenen Ton zeigte. Es macht den Eindruck als ob die Javelle'sche Lauge nach und nach eine Verquellung und Lösung jener Substanzen bewirken würde. Uebrigens tritt bei längerer Behandlung mit Lauge Auseinanderfallen der Schnitte ein, was weitere Beobachtungen beeinträchtigt.

Ich glaube, wie schon bei Besprechung der Inhaltsstoffe der *Clandestina*-Haustorien bemerkt wurde, dass diese bei Eau de Javelle-Behandlung zunächst übrig bleibende Substanz ein Kohlehydrat, ein gummiartiger Stoff ist, den der Parasit aus den zerstörten Geweben des Wirthes aufnimmt und der zum Aufbau der Amylodextrin-Stärke verwendet wird. Eine weitere Begründung dafür giebt vielleicht die an anderer Stelle genauer zu erörternde Thatsache, dass wenigstens bei *Squamaria* eine ähnliche Substanz auch in der den Haustorialfortsatz umgebenden Rinde der Wirthswurzeln nachgewiesen werden kann.

Was den Haustorialfortsatz betrifft, so sind die den Tracheidenstrang begleitenden Zellen ziemlich plasmareich, führen aber im Plasma öfters Körnchen, welche sich mit Fuchsin intensiv färben (Fig. 6, Taf. VII), d. h. nach dem Auswaschen in Alkohol, den Farbstoff, sowie die verholzten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tracheidenwandungen, noch festhalten. Auch hier lässt die Javelle'sche Lauge häufig ähnliche Tröpfchen und Gerinnsel zurück, wie sie oben für das hyaline Gewebe vor allem hervorgehoben wurden. Besonders reich an Inhalt sind aber in manchen Fällen die Haustorialschläuche, und vorzüglich diejenigen, welche in den Holzkörper eingedrungen sind. Ein grosser Theil dieses Inhalts färbt sich intensiv mit Fuchsin, ein anderer nimmt den Farbstoff nicht auf, oder hält ihn wenigstens nicht fest. Ich sah die Spitzen mancher Haustorialschläuche, öfters aber auch deren Basaltheile, mit einem Inhaltsstoffe erfüllt, der wie eine eingegossene Masse darin zu stecken schien. Diese Masse war durch gelbliche Färbung ausgezeichnet. In den von den Schlauchenden entfernten Theilen erschien die Inhaltsmasse verändert, und hier wurde sie denn auch durch Fuchsin roth gefärbt. So zeigt Fig. 10, Taf. IX, den angeschnittenen Basaltheil eines Haustorialschlauches, aus einem Tangentalschnitte durch den Haustorialfortsatz, erfüllt mit dem zu einer klumpigen Masse geformten Inhalt, der in Wirklichkeit gelblich gefärbt erscheint. Und Fig. 7, Taf. VII, wieder stellt ein Stück eines Haustorialschlauches dar, der senkrecht zu seinem Verlaufe einen Seitenast bildete. Dieser unter der Ursprungsstelle abgeschnittene Seitenast, dessen Umgrenzung uns die dunkle Kreislinie giebt, war mit einer starren Masse erfüllt, die, soweit selbe in der Zeichnung dunkler gehalten ist, mit Fuchsin sich intensiv roth, in den heller gelassenen Partien aber nur rosa färbte. In ihrem Aussehen erinnert die Inhaltsmasse in den Enden der Haustorialschläuche sehr an die Gummipfropfen, welche in den Gefässen des Wirthes, in der Nähe der Endigung des Haustorialfortsatzes, gebildet werden, und welche vorwiegend die gleiche gelbliche Färbung bei Fuchsinbehandlung zeigen, zum Theil aber auch eine mehr oder minder starke Rothfärbung erfahren. Die Inhaltsmasse gleicht aber auch den geflossenen, erstarrten Massen, welche besonders dort, wo der Parasit auf verholzte Elemente stösst, in der Umgebung des Haustorialfortsatzes sich befinden, oder, bei *Squamaria* noch häufiger, in der Form von Tröpfchen und Tropfen oder gerinnselartiger Massen im Innern der nicht verholzten Elemente des Wirthes vorkommen. Auch bleibt dieser Inhalt der Haustorialschläuche wenigstens zum Theil, soweit er nicht umgeben oder durchsetzt ist von plasmatischen Bestandtheilen, von der Javelle'schen Lauge ungelöst, und man weist schwer die Ansicht zurück, dass er aus den verflüssigten, verholzten Membranen des Wirthes gewonnen sei, um vom Parasiten als Baustoff verwendet zu werden.

Fassen wir das vorhergehend über die Inhaltsbestandtheile der Haustorien von *Clandestina* und *Squamaria* eingehend Erörterte kurz zusammen, so finden wir, dass eine Anzahl von Gebilden und Stoffen in denen beider Arten auftritt: So die Amylodextrinstärke, die „Phosphatkugeln," und der eigenartige, vermuthungsweise als Kohlehydrat angesprochene Stoff, welcher besonders nach Eau de Javelle-Behandlung in manchen Geweben in hervorragender Menge übrig bleibt. Für *Clandestina* allein charakteristisch sind: das meist reichliche Vorkommen von Stärke gewöhnlicher Reaction in der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

primären Rinde, und das, wie es scheint in allen Geweben vorkommende, insbesondere aber im hyalinen Gewebe, (wegen der Grösse der Zellkerne) auffällige Auftreten von Krystalloiden in den Zellkernen. Während nun Stärke gewöhnlicher Reaction bei *Squamaria* gar nicht oder in sehr unbedeutender Menge zu finden ist, und Zellkernkrystalloide in den Haustorien nie beobachtet wurden, sind hier wieder die Leucoplasten eine Erscheinung, von der bei *Clandestina* keine Spur zu entdecken war.

In den Arbeiten der früheren Forscher ist auf die Inhaltsverhältnisse der Haustorien beider *Lathraeen* so gut wie gar nicht Rücksicht genommen. Nur geht bezüglich der *Clandestina* aus der von Chatin auf Pl. XXI, Fig. 4b, gegebenen Abbildung eines Haustorium-Längsschnittes hervor, dass auch er die primäre Rinde mit Stärke vollgepfropft fand. Im Texte wird dies eigentlich nur indirect ausgesprochen. S. 91 wird gesagt: „Le parenchyme placé autour du cône vasculaire, celui de l'extrémité des replis préhenseurs et le cône perforant, sont privés de fécule.“ Mit andern Worten: Chatin stellt fest das Fehlen der Stärke im hyalinen Gewebe in der Umgebung der Tracheidenplatte (cône vasculaire), im basalen Theil des ganzen Haustorialknopfes sammt den Zangenfortsätzen (replis préhenseurs), welche, wie wir zeigten, nur unter gewissen Bedingungen zur Ausbildung kommen, und im Haustorialfortsatz.

Auch ein Vergleich der Haustorien der *Lathraeen* mit jenen der übrigen *Rhinanthaceen* ergibt, rücksichtlich der Inhaltstoffe, nur wenige Berührungspunkte. In den älteren Arbeiten ist über Inhaltsverhältnisse wenig enthalten. Solms-Laubach macht zwar einige Angaben, ohne jedoch in den meisten Fällen eine bestimmtere Bezeichnung der wahrgenommenen Inhaltsbestandtheile geben zu können. Dies nimmt nicht Wunder. Ich vermuthe, dass auch bei den *Rhinanthaceen* in den Haustorien Bestandtheile sehr vergänglicher Natur vorkommen dürften, die eine sorgfältige Fixirung des Untersuchungsmaterials erheischen werden. Ihre Prüfung nach dieser Richtung wäre Gegenstand einer besonderen Untersuchung. Am besten unterrichtet sind wir noch über *Rhinanthus minor Ehrh.* und *Melampyrum pratense L.* durch die Arbeiten von Koch[1]). Den Haustorien von *Lathraea Squamaria* scheinen sich die der meisten *Rhinanthaceen* darin zu nähern, dass Stärke in denselben in der Regel zu fehlen scheint. Für *Rhinanthus* geben dies Solms[2]) und Koch[3]) übereinstimmend an. Desgleichen scheint dies nach Solms für die Haustorien von *Melampyrum arvense*, nach Koch für jene von *M. pratense* zu gelten. Hingegen wird von Pitra in dieser Beziehung *Pedicularis comosa* gewissermassen als Ausnahme hervorgehoben. „Die

[1]) Zur Entwicklungsgeschichte der *Rhinanthaceen* (*Rhinanthus minor* Ehrh.). Pringsheim's Jahrb., Bd. XX., und „Ueber die directe Ausnutzung vegetabilischer Reste durch bestimmte chlorophyllhaltige Pflanzen.“ Berichte d. Deutsch. Botan. Ges., 1887, Bd. V.

[2]) a. a. O. S. 562.

[3]) a. a. O. S. 20.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Saugwarzen von *Pedicularis comosa* haben noch das Eigenthümliche, dass im Parenchym des Rindentheiles, ebenso wie in der knolligen Wurzel dieser Pflanze, viel Stärkemehlkörner eingelagert sind". a. a. O. S. 66. Durch seine Eigenartigkeit in der Erscheinung, sowie durch seinen Inhalt tritt jedenfalls auch bei den übrigen *Rhinanthaceen* das „hyaline" Gewebe hervor[1]). Koch beschreibt für die Haustorien von *Rhinanthus* Inhaltskörper, die vorwiegend offenbar im hyalinen Gewebe auftreten. Er sagt: „Man findet äusserst kleine körnchen- bis stäbchenförmige Gebilde, die gegen Kalilauge, Alkohol, Chloroform und Terpentinöl widerstandsfähig und unlöslich sind, sich mit Jodkali schwach gelb färben und Anilinfarbstoffe, besonders Gentianaviolett, in sich aufspeichern. Dass wir es hier mit geformten Eiweisskörpern und nicht etwa mit Bacterien zu thun haben, dafür spricht der Umstand, dass die Entstehung und das Verschwinden dieser Gebilde zu einem Zeitpunkte stattfindet, der mit bestimmten Entwicklungsphasen unserer Pflanze oder deren Organen zusammenfällt". Aehnliches berichtet Koch von *Melampyrum pratense* L. „Zur Zeit des bedeutendsten Wachsthums des die Hauptmasse der Kugel (Haustorialknopf) ausmachenden Parenchyms führen dessen dünnwandige, polygonale Zellen einen

[1]) Solms sagt von der Basilar-Region des Haustorialkernes von *Rhinanthus*, welche ja mit unserem „hyalinen" Gewebe zusammenfällt: „Sie besteht aus engen und lückenlos verbundenen kleinen, polygonalen Parenchymzellen, die mit trübem protoplasmatischen Inhalt oder mit wässriger Flüssigkeit erfüllt sind, und im letzteren Falle ziemlich ansehnliche, wandständige, gelbliche Klümpchen (wie es scheint veränderte Zellkerne) enthalten." (Hier könnte es sich um aufgelöste Zellkern-Krystalloide handeln. In den Placenten der *Squamaria* sah ich am Alkoholmaterial, in dem die Krystalloide nicht erhalten bleiben, die gleiche Erscheinung. Dies wird um so wahrscheinlicher, als Zimmermann in seinen „Beiträgen zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle" die Häufigkeit der Zellkernkrystalloide in den vegetativen Organen der *Scrophulariaceen* überhaupt nachgewiesen hat). „Zugleich scheint dieses Gewebe ganz besonders und stärker als die übrigen Theile des Haustoriums Gerbstoff- (d. i. das für die *Rhinanthaceen* durch Molisch a. a. O. nachgewiesene Chromogen, das bei den getrockneten oder in Alkohol befindlichen Pflanzen die Schwarzfärbung verursacht) haltig zu sein, indem es an der Luft bald gelbliche Farbe annimmt, die bei Aufbewahrung in Glycerin später in mehr minder dunkelbraun überzugehen pflegt". — Und von *Melampyrum arvense*: „Das basilare Gewebe des Haustorialkernes ist meist stark entwickelt und bildet eine, durch den Protoplasmareichthum ihrer Zellen allseits scharf abgegrenzte Gewebsmasse. Es ist bei weitem nicht so viel und kleinzellig als das von *Rhinanthus* und enthalten seine Zellen, wie schon erwähnt, innerhalb eines, sich leicht contrahirenden und von der Membran abhebenden protoplasmatischen Wandbeleges, zahlreiche, eigenthümliche, gelblich rothe Körnchen, so wie Zellkerne von bedeutender Grösse, in denen ich hie und da sogar einen Nucleolus zu erkennen glaubte." — Was sind die gelblich rothen Körnchen? Wenn Solms frisches Material unter den Händen gehabt hat, könnte man an die orangegefärbten Tröpfchen denken, welche wir in den Leucoplasten der *Squamaria* bei beginnender Desorganisation derselben auftreten sahen. Allerdings sind bei dieser die Leucoplasten jedenfalls vorwiegend in der primären Rinde, und zwar besonders in der unteren Haustorienhälfte, zu finden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wasserhellen Inhalt. Nach dem Eindringen der Initialen in das Nährobjekt tritt das Protoplasma mehr und mehr hervor. Man bemerkt dann in ihm gelbliche, mit einem Stich ins Grünliche versehene Farbstoffkörper, sowie, was besonders interessant ist, farblose, meist aus gekrümmten Stäbchen bestehende Gebilde, welche den Bacteroiden der Wurzelanschwellungen der Leguminosen zu entsprechen scheinen. Die Stäbchen speichern Anilinfarbstoffe (Gentianaviolett) in sich auf, färben sich mit Jodjodkalium gelblich, zeigen mitunter Bewegung und werden durch Kalilauge nicht zerstört. Man bemerkt sie zuerst in dem wandständigen Plasma, sowie in demjenigen, welches bei centraler Lage des auffallend grossen Zellkernes diesen umgiebt. Nach und nach tritt nun das Plasma an Stelle des Zellsaftes. Die Zelle füllt sich mit Bacteroiden, wenn auch lange nicht in dem Masse, als das in den Zellen der Wurzelanschwellungen der *Leguminosen* der Fall ist."

Haben wir diesen von Koch beschriebenen Gebilden Vergleichbares in den Haustorien der *Lathraeen?* Die Frage lässt sich gewiss nur auf Grund neuer vergleichender Untersuchungen entscheiden. Indessen hielt ich es für möglich, dass in den für *Clandestina* auf S. 348, für *Squamaria* S. 353 erwähnten stark lichtbrechenden Tröpfchen oder Kügelchen, welche sich auch durch ihre Resistenz gegen Eau de Javelle auszeichnen, ähnliche, vielleicht sogar die gleichen Inhaltskörper, wie es die Bacteroiden Koch's sind, vorliegen. Auch weiss ich nicht, ob die Reactionen, welche dieser anführt, für die Eiweissnatur jener Körper als entscheidend angesehen werden können. Eine Prüfung mit Javelle'scher Lauge hat Koch nicht vorgenommen. Eine relativ weitgehende Resistenz der Tröpfchen oder Kügelchen bei *Lathraea* habe auch ich hervorgehoben. Das Verhalten gegen Jodreagentien scheint in beiden Fällen das gleiche zu sein. Ebenso geben Koch und ich an, an jenen Gebilden auch Bewegung wahrgenommen zu haben. (An active Bewegung denke ich dabei nicht.) Das Verhalten gegen Anilinfarbstoffe ist in beiden Fällen das gleiche. Ich führe zwar oben hauptsächlich die Tingirbarkeit der nach Eau de Javelle-Behandlung zurückbleibenden Tröpfchen mit Fuchsin an, aber es gilt dies ebensowohl für das Gentianaviolett und wahrscheinlich auch noch eine Reihe anderer Anilinfarbstoffe. Dies alles sind Gründe, welche mir eine erneute Prüfung des Gegenstandes an den Haustorien der *Rhinanthaceen* wünschenswerth erscheinen lassen.

Ueber die Inhaltsverhältnisse in den Haustorien der *Orobancheen* scheinen keine Angaben vorzuliegen.

Koch hat in seinen Arbeiten über *Melampyrum*[1]) und über *Rhinanthus*[2]), wie ich meine, zuerst den Gedanken ausgesprochen, dass die extramatricalen Theile der Haustorien als Reservestoffbehälter functioniren. Diese Arbeitstheilung in ein der Nahrungsaufnahme dienendes Organ, den Haustorial-

[1]) a. a. O. S. 358.
[2]) a. a. O. S. 21.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fortsatz einerseits, und ein der Speicherung angepasstes, den Haustorialknopf andererseits gilt auch für die Haustorien der *Lathraeen* und bedarf mit Rücksicht auf den Bau jener und die nachgewiesenen Inhaltsstoffe keiner weiteren Begründung.

Wohl möchte ich aber am Schlusse dieses Abschnittes nochmals auf die Amylodextrin-Stärke zurückgreifen. Die Annahme, dass in den Saugorganen der *Lathraeen* fermentativ wirkende Stoffe sich befinden, hat wohl mehr als Wahrscheinlichkeit für sich. Da man sich nun das Entstehen der „rothen" Stärke unter Einwirkung von Fermenten auf die gebildete „Stärkesubstanz" vorstellt, welche die Ueberführung derselben in Amylodextrin und Dextrin, in „rothe" Stärke vollziehen sollen, so hätte das Vorkommen solcher Stärke in den Saugorganen der *Lathraeen*, wie der parasitischen Pflanzen überhaupt, nichts Befremdendes. Allein die Vertheilung der Amylodextrin-Stärke in den Haustorien, ihr Vorkommen, wenn auch nur seltener, selbst in den äussersten Elementen der Tracheidenplatte, an der Spitze des Saugfortsatzes von *Clandestina*, die hauptsächlich im Tracheidenkopf erfolgende Ansammlung derselben, hingegen das Auftreten „blauer" Stärke erst in der peripherischen, primären Rinde des Haustorialknopfes legen die Annahme nahe, dass in diesem Fall die Amylodextrinstärke das primär Entstehende sein könnte und von ihr aus erst die gewöhnliche Stärke ihren Ausgang nähme.

Nach den Beobachtungen und theoretischen Anschauungen Arthur Meyer's wäre das Vorhandensein relativ schwacher Fermente für das Entstehen der „rothen" Stärkekörner günstig. Bei den *Lathraea*-Haustorien werden wir ohne Zweifel den Hauptsitz der Fermente in das Centrum des Haustoriums und besonders in den Saugfortsatz verlegen, während in den peripherischen Theilen des Haustorialknopfes schwächere fermentative Wirkungen vorausgesetzt werden können. Gerade hier aber erscheint die „blaue" Stärke, die Amylodextrin-Stärke hingegen im Centrum des Haustorialknopfes und im Haustorialfortsatz.

VI. Das Eindringen der Haustorien in die Wirthswurzeln, ihre Einwirkungen daselbst und die Schädigung der Wirthspflanzen.

Sowie ich über die Anlage des Haustorialfortsatzes nur annähernden Aufschluss werde geben können, ebenso fehlt auch die Beobachtung jener Vorgänge, welche sich beim ersten Eindringen desselben in die Wirthswurzel abspielen. Ist schon die Gewinnung hinreichenden intacten Materials der Haustorienanlagen von dem mühsam aus der Erde herausgearbeiteten Wurzelwerk mit Schwierigkeiten verbunden, so erscheint es überdies kaum möglich, mit Schnitten aus freier Hand die Fragen über die Art und Weise des ersten Eindringens des Haustorialfortsatzes zu lösen. Man wird hier unbedingt zur Einbettung und zum Schneiden mit dem Mikrotom greifen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

müssen, und über ein solches habe ich bislang, ob der kargen Dotationsverhältnisse des Institutes, nicht verfügt. Nur mittels der Paraffineinbettung und des Mikrotoms wird man lückenlose Schnittserien erzielen, welche die Wirthswurzel und den sich entwickelnden, noch zarten Haustorialfortsatz in Zusammenhang enthalten. Diese Lücke in meinen Untersuchungen werde ich vielleicht später in der Lage sein auszufüllen, nachdem die Anschaffung eines Mikrotoms demnächst in Aussicht steht.

Doch auch aus älteren Entwicklungszuständen der Haustorialfortsätze und der Beobachtung solcher im fertigen Zustande lassen sich, wenigstens über die Kräfte, welche bei ihrem Eindringen wirksam sind, doch einige Schlüsse ziehen. Diese Kräfte aber sind offenbar theils mechanischer, theils chemischer Natur [1]). Die ersteren erachte ich für verhältnissmässig gering gegenüber den letzteren. Beim Eindringen wird der Turgor dem sich, in vorhandene oder durch Lösung geschaffene Lücken (sei es der Epidermis oder der schon abgestorbenen Wirthswurzelrinde) einklüftenden, jungen Haustorialfortsatz ein Beiseiteschieben der todten Gewebemassen gestatten, und ein Auseinanderdrängen auch der noch lebenden oder durch den Einfluss des Parasiten getödteten Gewebe zu Stande bringen; und dies um so eher, je verhältnissmässig schwächer gebaut und je jünger die befallenen Wirthswurzeln sind. Solche Leistungen sind häufig und ohne Schwierigkeit festzustellen. So hat das in Fig. 4, Taf. V, schematisch dargestellte Haustorium die Rinde der Wirthswurzel nicht so sehr zerstört, als mechanisch zurückgedrängt und es zu Stande gebracht, dass der Holzkörper der Wirthswurzel an der Seite des Haustorialfortsatzes auf eine weitere Strecke hin nahezu in directem Contact mit dem Haustorialgewebe ist. Die mechanische Leistung des Haustorialfortsatzes uns zu versinnlichen, sind auch die Figuren 6 und 7 der Taf. V geeignet. In Fig. 6 haben wir den Längsschnitt durch ein noch undifferencirtes Haustorium einer Keimpflanze von *Clandestina* vor uns. Die verholzten Elemente fehlen im Haustorium, abgesehen von etlichen Tracheen des Wurzelstranges, noch gänzlich. Das Haustorium ist in eine schwache Wirthswurzel eingedrungen, deren Leitstrang ebenfalls noch nicht fertig differencirt ist. Ein Vergleich der Fig. 7, Taf. V, welche den Querschnitt dieser Wirthswurzel in der Region darstellt, wo der Haustorialfortsatz des Parasiten nur durch eine kleine Einbuchtung in der Wurzelrinde bezeichnet erscheint, und der Fig. 6, welche den jungen Haustorialfortsatz median trifft und tief eingekeilt im Querschnitte der Wirthswurzel erscheinen lässt, zeigt deutlich die mechanische Leistung des Saugfortsatzes. Die Rinde der Wirthswurzel ist weit auseinandergekeilt, auch ihr Strang ist in 2 Theile zerspalten, und die Veränderung der Formumrisse, welche der Wurzelquerschnitt in Fig. 6 gegenüber jenem in Fig. 7 zeigt, tritt klar hervor. Eine ähnliche Leistung lässt auch Fig. 10, Taf. XI, erkennen.

[1]) L. Koch (Zur Entwicklungsgeschichte der *Rhinanthaceen*) nimmt für das Eindringen des Haustorialfortsatzes von *Rhinanthus* ebenfalls mechanische und chemische Einflüsse an. (Vgl. pag. 9 und 10.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Chemische Einflüsse, welche das Haustorium auf den Wirth ausübt, zeigen sich einmal darin, dass in der Umgebung der Haustorialfortsätze oft auf weitere Strecken Stärke in der Rinde gänzlich fehlt. Auf Querschnitten durch Wirthswurzeln, welche zugleich einen Haustorialfortsatz im Längsschnitt enthalten, sieht man häufig die Rinde sehr stärkereich, jedoch in der Umgebung des Saugfortsatzes oft auf Strecken, die bis zu 1/4 und 1/3 der Rinde ausmachen, vollständig stärkeleer. Es ist wohl sicher, dass sich diese Stärke der Parasit anzueignen vermag.

Sehr deutlich geben sich chemische Wirkungen beim Eindringen der Haustorialfortsätze in den Holzkörper zu erkennen. Der Parasit wirkt lösend auf die Zellmembranen und zwar auf unverholzte, wie auch auf verholzte[1]). Bei *Clandestina* sieht man die Zellwandungen des Holzes in den befallenen Wirthswurzeln oft in einem gequollenen Zustande, welcher die Umgrenzung der Zellen noch erkennen lässt; an andern Stellen aber finden wir geflossene gelbliche Massen, welche Holzstoff-Reaction geben und offenbar unverbrauchte Reste der Zellwandstoffe aufgelöster Zellen darstellen. Wir erkennen Reste solcher Zellen in Fig. 9, Taf. V, wo die axile Zellreihe des Haustorialfortsatzes zwischen diesen Resten sich vorgeschoben hat und ein, offenbar in seinen Wandungen zunächst erweichtes Gefäss, eingedrückt hat. Wir erkennen ähnliche Vorgänge auch in Fig. 1, Taf. VI. Ein Fortsatz des Haustoriums, soweit erkennbar aus einigen längeren, schlauchartigen Zellen bestehend, hat sich soeben in ein Gefäss Eingang verschafft; andere Theile des Haustoriums breiten sich im Holzgewebe aus, das den Zellen-Charakter kaum mehr erkennen lässt, oder einem Zellgewebe mit gequollenen Wandungen gleicht, welch letztere also sich in einem ihrer Lösung vorausgehenden Zustande befinden.

Die geflossenen, gelblichen Massen sind besonders bei *Clandestina* auch in der Rinde, in der Umgebung des Haustorialfortsatzes, in grosser Menge vorhanden. Die Rinden sind ja ebenfalls reich an verholzten Elementen, vor allem an Bastfasern. Jene Massen sind stark lichtbrechend und werden oft durchsetzt von vacuoligen Höhlungen, von Rissen und Sprüngen, und umschliessen häufig Inhaltsreste zerstörter Gewebselemente. Die Fig. 11, Taf. IX, ist geeignet, uns diese Massen zu veranschaulichen; ich bemerke nur, dass oft viel mächtigere Ansammlungen derselben sich finden. Das Bild ist einem radialen Längsschnitt durch die Wirthswurzel *(Salix)* entnommen. Wir sehen drei am Umfange des Haustorialfortsatzes gelegene

[1]) Auch Koch beschreibt Verquellung verholzter Zellmembranen durch die Einwirkung der Haustorialschläuche von *Rhinanthus* (a. a. O. S. 10) und spricht von einer Absorbtion der Quellmassen durch den Parasiten (S. 11).

Desgleichen führt Massee (a. a O., S. 259) das Vordringen der Haustorialfortsätze im Gewebe der Wirthswurzel auf Ausscheidung eines lösenden Stoffes zurück. „This penetration is evidently affected by the secretion of some corrosive substance acting on the cell-walls of the host, their structure being destroyed and reduced to a homogeneous mass in the neighbourhood of the parasite."

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zellen (h), in deren oberster auch der zum Theil herausgerissene Protoplasmaschlauch eingezeichnet ist. Diese Zellen sind umgeben von der stark lichtbrechenden, gummiartigen Masse [1]). Ihre Herkunft aus den verflüssigten Wandungen aufgelöster Zellen ist wohl zweifellos. Und zwar liefert die gummiartige Masse vor allem verholzte Elemente; denn je reicher an solchen die Rinde ist, umsomehr tritt jene auf, während nur Spuren davon zu finden sind, wenn sich der Haustorialfortsatz durch Rindenparenchym durchfressen muss, dessen Zellen aus Cellulose bestehende Wandungen besitzen und wo verholzte Elemente nur in geringer Zahl dem Parasiten begegnen. In Fig. 11, Taf. IX, sehen wir in der von Rissen und Klüften durchsetzten, geflossenen Masse eine Krystalldruse und Krystalle umschlossen, welche aus zerstörten Zellen stammen. Speciell die Einzelkrystalle rühren aus Krystallkammerzellen mit verholzten Wandungen her, welche in der *Salix*rinde an der Peripherie der mechanischen Bündel vorkommen. In der geflossenen Masse befinden sich aber auch noch die Umgrenzungen weniger vollständig zerstörter Zellen. In einer ist noch der Protoplasmabelag erkennbar, in einer andern Stärkekörner, diese mehr oder minder selbst in jene gummöse Masse eingebettet. Die Massen reagiren auf Phloroglucin und Salzsäure wie verholzte Membranen, und zwar ist die Rothfärbung bald mehr bald minder intensiv. Es gelingen aber ebenso die andern bekannten Reactionen, welche auf verholzte Membranen üblich sind. Die an sich gelblich gefärbten Massen erlangen auf Anwendung von schwefelsaurem Anilin, ebenso und noch mehr auf Zusatz von Thallinsulfat eine noch stärker hervortretende Gelbfärbung. Ebenso rasch tritt die Grünfärbung nach Hinzugabe von Phenol und Salzsäure ein. Letztere Reactionen werden desshalb besonders hervorgehoben, als nach Hegler [2]) das Thallin nur mit Vanillin, das Phenol nur mit Coniferin die genannten Farbenreactionen geben soll. Durch das rasche Eintreten dieser Reactionen wird also die, der Stärke der Farbentöne nach, reichliche Anwesenheit beider Aldehyde in den Massen nachgewiesen.

Die ausführlichere Besprechung dieses Gegenstandes ist hier aber auch desshalb am Platze, als sowohl Pitra [3]), als auch Solms [4]) die gelblichen Massen als Korkstoff bezeichnet haben. Pitra sagt: „Das Rindengewebe der Nährpflanze, welches die eindringende Saugwurzel begrenzt, wird von Korkstoff durchdrungen", und Solms meint, dass die „gelbe, stark lichtbrechende Substanz, wohl in die Verwandtschaft von Korksubstanz und

[1]) Solms (a. a. O., S. 568) lässt diese Massen „durch Veränderung zusammengepresster Zellmembranen" entstehen. Es ist richtig, dass die verquellenden Wandungen von verholzten Zellen oft durch den Parasiten zusammengedrückt werden und schon den Charakter jener gelblichen Massen zeigen; ein anderer Theil dieser entsteht aber sicher aus vollkommen verflüssigten Wandungen verholzter Gewebe.

[2]) Histochemische Untersuchungen verholzter Zellmembranen, Flora 1890, S. 31.

[3]) a. a. O., S. 65.

[4]) a. a. O., S. 568.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Cuticula zu stellen sei“[1]). Solms wird zu dieser Annahme durch die angestellten Reactionen geführt, welche in ihrem Ausfallen allerdings mit meinen eigenen Versuchen nicht vollständig übereinstimmen.

Vor allem möchte ich die überaus grosse Widerstandsfähigkeit dieser Massen, den meisten Reagentien gegenüber, hervorheben. Sie sind oft sehr störend und verwehren vielfach einen klaren Einblick in den zelligen Aufbau jener Theile der Haustorialfortsätze, welche beim Eindringen in das Holz offenbar am thätigsten sind. Es wollte mir durchaus nicht gelingen, sie zu beseitigen und erst am Abschlusse meiner Studien eigentlich ergab sich ein geeignetes Mittel hierzu. Dieses ist: Einlegen der Schnitte in 25procentige Chromsäure[2]).

Gegen concentrirte Schwefelsäure hingegen sind die Massen resistent. Sie werden durch dieselbe braun bis schwärzlich gefärbt, ohne eine besondere Quellung zu verrathen; die Färbung stimmt mit jener überein, welche verholzte Zellwandungen in dem Reagenz annehmen. Solms hat auf Taf. XXXIV, in Fig. 6 ein ganz instructives Bild dafür gegeben, wie auf einem Radialschnitt durch den Haustorialfortsatz und die Wirthswurzel die pinselförmig ausgebreiteten Zellen, am holzwärtsgekehrten Ende des Haustorialfortsatzes, in die gelben Massen hinein versenkt sind. Nur findet man meistens nicht nur die convexen Aussenwände der Zellen in die Masse hineingedrückt, so etwa, wie man die aneinandergelegten Finger in eine Teigmasse eindrücken würde, sondern meist steigt die verflüssigte Holzmasse intercellular zwischen den Zellen auf. Wenn die Schwefelsäure die unverholzten Elemente des Haustorialfortsatzes weggelöst hat, dann bleiben die intercellularen Massen als gebräunte Stäbchen von grösserer oder geringerer Länge und ebenso wechselnder Breite stehen.

Die Lösung der Membranen geschieht wohl mittels fermentativer Stoffe, über welche der Parasit verfügt. Von energischerer Wirksamkeit als bei *Clandestina* sind sie aber offenbar bei *Lathraea Squamaria*. Bei *Clandestina* sind die verquellenden Wirkungen auf die verholzten Elemente offenbar allmählige; man verfolgt das Verquellen und das allmählige Un-.

---

[1]) Ich habe, gegenüber obigen, mit positivem Ergebniss ausgeführten Reactionen auf Holzstoff, auch auf Korksubstanz reagirt. So benützte ich die von Correns (vgl. Zimmermann, Die botanische Mikrotechnik, S. 149) eingeführte Reaction mit frisch bereitetem, alkoholischem Chlorophyllauszug. Die gelblichen Massen, sowie die Holzelemente im Schnitte blieben ungefärbt, während sich ein kleiner Streifen Periderm in der Rinde sehr bald deutlich grün färbte. Auch die Reaction mit Anilinwasser-Safranin (Zimmermann, S. 150) ergab keinen Hinweis auf Korksubstanz; die gelblichen Massen wurden intensiv roth gefärbt.

[2]) Unter Deckglas ist auch dieses Verfahren nicht gut anwendbar, und jedenfalls viel zu langwierig. Aber in einem Uhrschälchen vollzieht sich die Lösung in etwa 2 Stunden vollständig, und man erhält ein sehr übersichtliches Bild über den Verlauf der einzelnen Zellen und Schläuche an der Endigung des Haustorialfortsatzes, wobei der Zusammenhalt des vom Parasiten noch nicht ergriffenen Gewebes der Wirthswurzeln gar nicht gelitten hat.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

deutlichwerden der Wandungen. Bei den Gefässen kommen, nach dieser erweichenden Einwirkung durch den fermentativen Stoff, dann offenbar auch die mechanischen Kräfte der Zellen an der Spitze des Haustorialfortsatzes zur Geltung. Die Gefässe werden eingedrückt und deformirt — und dann erst weiter gelöst. Die Arbeit vollzieht sich langsam und schwierig; Bastfasern der Wirthspflanze bleiben oft nur angegriffen, aber noch unbezwungen, unverdaut könnte man sagen, im vordringenden Haustorialfortsatz liegen. Ueberhaupt ist der Vorstoss in den Holzkörper, welchen die *Clandestina*-Haustorien erreichen, abgesehen von jüngeren Wirthswurzeln, meist ein unbedeutender; ein so weit reichender, wie er in der Fig. 1, Taf. VI, dargestellt ist, begegnet uns nur ausnahmsweise.

Bei *Lathraea Squamaria* vollzieht sich das Vordringen in das Wurzelholz viel energischer und glatter; nur die besonders dickwandigen Elemente der Rinde, mechanische Fasern und Steinzellen, leisten dem Parasiten energischeren Widerstand. Dass im unverholzten Rindengewebe die peripherisch gelegenen Zellen des Haustorialfortsatzes verhältnissmässig leicht vordringen, nimmt weniger Wunder. Die Zellen durchbohren die Wandungen und lösen sie glatt weg. Aufgelöst zu werden scheinen aber nur die unmittelbar mit Haustorialzellwandungen in Berührung gelangenden Wandstellen. Die aufgelösten Theile der Cellulosewandungen werden vom Parasiten wohl in toto als Nährstoff aufgenommen werden. Aber auch die Wandungen der Elemente des Holzkörpers der Wirthswurzel werden ebenso glatt und energisch bezwungen, und diese Fähigkeit haben besonders die an der Spitze des Haustorialfortsatzes auswachsenden Haustorialschläuche. Man vergleiche nur einige der diese Verhältnisse illustrirenden Bilder. So sehen wir in Fig. 4, Taf. VIII, an dem dargestellten Stückchen Holzgewebe aus dem Radialschnitte durch eine Erlenwurzel, wie der mächtige Haustorialschlauch in glatter Weise die Holzelemente durchbohrt hat. Wie mit einem Korkbohrer durchstossen, oder von einer Kugel durchbohrt erscheint das Holzgewebe mit dem Querschnitt des Haustorialschlauches. Die Wirkung ist streng localisirt an die Contactstellen, von einer Erweichung und vorbereitenden Verquellung des Holzgewebes ist bei *Squamaria* wenig zu bemerken. Desgleichen lehrreich ist Fig. 1, Taf. IX. Die Haustorialschläuche dringen hier vorwiegend in die Holzfasern ein. Von einem Zusammendrücken derselben ist nichts zu sehen, sie werden einfach glatt durchgefressen. Nur eine leichte Ablenkung der Wandungen aus ihrer ursprünglichen Richtung wird bemerkbar, dort wo sie an den sie durchbohrenden Haustorialschlauch ansetzen. Oft perforiren die Schläuche ein Gefäss [1]) und wachsen streckenweise in ihm, der Längsachse folgend, weiter, um dann, wieder ausbiegend und unter neuerlicher Perforation desselben, in andere Elemente einzudringen. Zellen werden halbirt, stückweise angefressen, so dass nur Wandstücke stehen bleiben; fast immer aber scheint die Auflösung nur die in directen Contact mit der Fläche

[1]) Auch für *Rhinanthus* von Koch a. a. O., S. 14 erwähnt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der wachsenden Haustorialfadenspitze kommenden Wandstücke zu ergreifen. (Vgl. z. B. Fig. 1, Taf. X, Fig. 4, Taf. VII etc.) Die Haustorialschläuche zeigen häufig wellig-zackige Umrisslinien. Dieselben kommen, wie mir scheint, besonders dort zu Stande, wo Haustorialschläuche Holzparenchym durchwachsen oder dasselbe einseitig berühren. Die angefressenen Zellen werden successive vollständig gelöst, und der Haustorialschlauch folgt, unmittelbar sich ausbreitend und den eroberten Raum occupirend. So ist z. B. die wellige Umgrenzung des kurzen, in Fig. 5, Tafel VIII, dargestellten Haustorialschlauches zu Stande gekommen. Nur dort, wo Haustorialschläuche zu mehreren nebeneinander verlaufen, zeigen die zwischen zwei Schläuchen gelegenen Holzpartien manchmal den Charakter verquellender Membranen, wie etwa die Insel von Holzelementen in Fig. 2, Taf. VIII, welche zwischen den zwei langen Haustorialschläuchen liegt. Und dort, wo sich die Haustorialschläuche von der Endigung des geschlossenen Haustorialfortsatzes abzweigen, ist zwischen je zwei divergirenden Schläuchen oft das Gewebe vollständig zerstört und die Lücke von gelblicher, gummöser Masse erfüllt. Eine diesen gummösen Massen ähnliche Substanz erfüllt aber in den Erlenwurzeln auch vielfach die ihrer Stärke beraubten Rindenzellen, oft auf mehrere Millimeter weit im Umkreise der Haustorialfortsätze. Vorwiegend erscheint dieser Stoff, der ausser in dem zartwandigen Rinden- und Rindenstrahlen-Parenchym auch im Innern der porösen Steinzellen vorkommt, in der Form von Kügelchen und grösseren Tröpfchen, welche seltener hell weisslich, meist durch Aufnahme eines Pigmentes goldgelb und noch häufiger holzbraun bis braunschwarz tingirt sind. Diese Beobachtungen beziehen sich auf Material, das lebend in siedendes Wasser gebracht und dann erst in Alkohol eingelegt worden war. Die grösseren Tropfen sind häufig Hohlkugeln mit doppeltcontourirter, ziemlich dicker Wandung; oft wird durch den Schnitt die Kugelwandung theilweise abgehoben. Oder sie besitzen eine grössere Zahl grösserer und kleinerer vacuoliger Hohlräume und machen den Eindruck einer erstarrten, schaumigen Masse. Vermuthlich handelt es sich um eine gummöse Substanz und sind die vacuolenartigen Hohlräume durch Wasserentziehung entstanden. Ausserdem finden sich aber stofflich gleichartige Ausscheidungen auch in der Gestalt feinkörniger Klumpen, oder wabiger, auch bandförmig verschlungener Massen in den Zellen.

Rücksichtlich der Reactionen dieser Substanz sei Folgendes angeführt. Jodzusatz bringt keine merkliche Veränderung hervor, er zeigt nur die gänzliche Abwesenheit der Stärke in den betreffenden Zellen. Ebenso tritt auf das Kochen im Wasser keine Veränderung hervor. Das Erhaltenbleiben der Kugeln im Aether zeigt, dass wir es weder mit einem harzartigen Stoffe, noch mit einem fetten Oele zu thun haben. Behandelt man Rindengewebe, welche die genannte Inhaltssubstanz führen, mit Fuchsin, so verhindert das demselben beigemengte braune Pigment zunächst eine deutliche Färbung. Legt man Schnitte in Javelle'sche Lauge und lässt dieselbe kürzere Zeit (1½ Stunden) einwirken, so wird das braune Pigment zerstört, die Inhalts-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

massen aber sind erhalten geblieben, jedoch grösstentheils farblos geworden. Zunächst sind sie sehr wenig bemerkbar, daher leicht zu übersehen; umsomehr ist man erstaunt durch das massige Hervortreten des Inhalts nach angewandter Fuchsinfärbung. Der grösste Theil desselben hat sich intensiv roth gefärbt, nur der Inhalt einzelner Zellen, der gelblich gefärbt verblieb, nimmt den Farbstoff nicht auf. Ebenso verhält sich manchmal der Inhalt in den Spitzen der Haustorialschläuche und zum Theil das in den Gefässen des Erlenwurzelholzes ausgeschiedene Schutzgummi. Lässt man Schnitte aber durch mehrere (12) Stunden im Eau de Javelle, so verschwinden die beschriebenen Inhaltsstoffe. Es verhalten sich dieselben also in mehrfacher Beziehung gleich den Inhaltsresten, welche im Haustorialgewebe, besonders aber in den hyalinen Zellen des Haustorialknopfes, nach nicht zu langer Eau de Javelle-Behandlung übrig bleiben.

Die Frage, wie diese Stoffe in die Rindenzellen der Wirthswurzeln gelangen und woraus sie entstehen, vermag ich mit völliger Sicherheit allerdings noch nicht zu beantworten. Stammen sie nur aus den durch den Parasiten verflüssigten und aufgelösten Wandungen des Holzes, welche der Saugfortsatz und seine Haustorialschläuche nicht alle sofort aufnehmen, so dass sie zum Theil auch in die Rindenzellen gelangen, oder übt der Parasit auch eine Fernwirkung aus und vermag er die Stärke im Rindenparenchym in jenen gummiartigen Stoff umzubilden, der wohl auch in die Gruppe der Kohlehydrate gehört? Sind diese Stoffe nur mehr Abfallsproducte des Stoffwechsels, oder kann der Parasit ihnen noch verwendbares Material entnehmen? Die erstere dieser Fragen ist wohl nahezu bestimmt dahin zu beantworten, dass alle diese Substanzen von den durch den Parasiten aufgelösten verholzten Wandungen stammen. Oft nämlich findet man das Rindengewebe um den Haustorialfortsatz noch stärkereich und nichts deutet auf eine Umwandlung der Stärke in jene gummösen, erstarrten Massen hin. Nur wo der Haustorialfortsatz an verholzten Zellen vorbeizieht, treten, wenigstens in einzelnen Zellen, die dunkelbraunen, tropfenartigen Inhaltskörper in der Rinde auf. Die zweite Frage vermuthe ich dahin richtig zu lösen, dass diese Inhaltsmassen, zum Theil wenigstens, noch für den Parasiten verwertbbares Material enthalten, ein anderer Theil aber als Abfallsproduct in den Zellen der Rinde abgelagert wird. Man beobachtet nämlich, besonders um alte Haustorialfortsätze, einen oft die gesammte Rinde der Umgebung ergreifenden Verholzungsprocess. Die Wandungen der parenchymatischen Elemente geben Holzreaction, in der Nähe befindliche mechanische Bündel oder Steinzellen geben die Holzreaction verstärkt gegenüber den gleichen Elementen, welche vom Haustorialfortsatz weiter entfernt liegen. Durch diese fortschreitende Inkrustirung mit Holzstoff, welche die Rinde offenbar auf Grund der Thätigkeit der Haustorien erfährt, scheint aber schliesslich auch das Absterben der Haustorialfortsätze selbst bewirkt zu werden. Man findet dann die Endtheile der Saugfortsätze selbst nur aus verholzten Elementen bestehen, und in manchen Fällen zeigen dieselben be-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ginnende Desorganisations-Erscheinungen, die sich im Zerfall der Elemente und entstehenden Lückenbildungen an der Spitze des Saugfortsatzes äussern. Dann ist die aufnehmende Thätigkeit und die Weiterentwicklung sistirt. Doch scheint der Haustorialknopf noch längere Zeit lebend zu bleiben und kann als Speicherungsort [1]) für Reservematerial noch einige Zeit benützt werden. In einem solchen Haustorialfortsatz sah ich z. B. in Menge Phosphatkugeln abgelagert, während sie in der Regel doch auf das hyaline Gewebe im Haustorialknopf beschränkt sind.

Im Ganzen stelle ich mir die Sache so vor. Der Parasit vermag die Lösungsproducte der verholzten Zellwandungen zu scheiden in brauchbares, plastisches Material und in Degradationsproducte. Die complicirte Zusammensetzung des Holzstoffes ist ja derzeit allgemein angenommen [2]). So scheint nun der Parasit jedenfalls den Cellulose-Antheil der verholzten Wandungen und vielleicht theilweise das Holzgummi verwerthen zu können, während die andern, zur Aldechydgruppe gehörigen Verbindungen, welche die characteristischen Farbenreactionen geben, ihm nutzlos sind, daher als überschüssiges Material in der umgebenden Rinde abgelagert werden. So erklären sich die verstärkten Holzreactionen, welche vor allem mechanische Fasern und Steinzellen, eventuell aber auch die Wandungen der meisten Parenchymzellen der Wirthsrinde, in der Nähe der Haustorialfortsätze, bei Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure geben. Die geflossenen, gummösen Massen in der Nähe der Haustorialfortsätze reagiren auf Phloroglucin-Salzsäure meist wie verholzte Membranen; in ihnen scheint die Scheidung der Stoffe noch nicht vollzogen zu sein. Hingegen reagiren die tropfenartigen Bildungen in der Erlenrinde nicht, und diese scheinen wesentlich aus Holzgummi zu bestehen. Die mit Fuchsin sich färbenden Ueberreste des Zellinhaltes in den mit Javelle'scher Lauge behandelten Haustorialknöpfen, besonders in deren hyalinem Gewebe, ebenso wie die tropfenartigen Massen in der Erlenrinde, geben mit Phloroglucin und Salzsäure keine Färbungen. Die Fuchsinfärbung ist also kein absoluter Nachweis für Holzstoff, ebensowenig wie die Phloroglucin-Salzsäure-Tinction. Jede weist nur bestimmte Bestandtheile, welche beim Verholzungsprocess thätig sind, nach. Das Eau de Javelle nimmt verholzten Elementen nicht alle bei der Verholzung wirksamen Bestandtheile sofort. Frühzeitig verlieren mit der Lauge behandelte verholzte Membranen die Reactionsfähigkeit auf Phloroglucin und Salzsäure, oder auf schwefelsaures Anilin. Lange aber bewahren solche Membranen noch die

---

[1]) Der Haustorialknopf ist an sich als eine der Speicherung dienende Bildung zu betrachten. Auch Koch (Entwickelungsgeschichte der *Rhinanthaceen*, S. 21) sagt: „Die extramatricalen Knöllchen fungiren, und hierzu sind sie ihrer Grösse und ihrem Baue nach geeignet, auch als Reservestoffbehälter und zwar bis zum Zeitpunkt, wo die aufgespeicherten Stoffe anderweitig Verwendung finden".

[2]) Vgl. Frank's Lehrbuch, Bd. I., S. 84, S. 618 u. 619, sowie Zimmermann (Botanische Mikrotechnik) S. 140 und folgende.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Reaction auf Verholzung, Gelb- oder Braunfärbung mit Chlorzinkjod. Das Chlorzinkjod und das Fuchsin scheinen also den gleichen Stoff, wohl das Holzgummi, durch specifische Tinction hervorzuheben.

Die Zerstörungen und Störungen, welche der Parasit in den Wirthswurzeln verursacht, sind keine geringen. Kleinere Wurzeln, wie etwa die in Fig. 6, Taf. V, und Fig. 4, Taf. V, abgebildeten, auf denen die viel mächtigeren Haustorien der *Clandestina* aufsitzen, erliegen bald den Angriffen des Parasiten. Auch an von *Squamaria* ergriffenen, feineren Erlenwurzeln fand ich oft die gesammte Rinde nebst Cambium schon abgestorben, den Parasiten aber noch mit seinen Haustorialschläuchen im resistenteren Holzkörper verankert. Weidenwurzeln von 1—1½ mm Querschnitt, denen Wurzeln von *Clandestina* mit reihenweise verankerten Haustorien ansassen, sah ich oft von turgescensloser Rinde umgeben und den Eindruck der Dürre und des Abgestorbenseins bieten. Die Haustorien sahen dabei ganz wohl erhalten aus, und es ist nicht zu bezweifeln, dass der Parasit hier auch saprophytisch so lange als möglich sich ernährt. Aber seine Angriffe gelten, soviel ich sah, stets nur dem Lebenden; nur in lebende Wurzeln werden Saugorgane versenkt. Als Saprophyt beutet er also nur jene Organe aus, die er durch eigene Thätigkeit ums Leben gebracht hat. Hier ist er gezwungen, seine Saugorgane so lange als möglich auszunützen [1]). Charakteristisch in dieser Beziehung ist folgende Beobachtung. Ich fand ein etwa 8 cm langes Sprossstück der *Lathraea Clandestina* in eine Weidenwurzel eingewachsen, deren Holzkörper ausgefault war, deren Borke aber, zusammengehalten durch die Bastfasern, eine hohle Röhre bildete, in deren Innerem der *Clandestina*-Spross fortwuchs. Von diesem ausgehend hatten sich auch einige Wurzeln mit nahezu 1 mm Querschnitt gebildet. Diese Wurzeln verschmähten es, nun Haustorien in die umgebende, todte Weidenrinde zu senden, wohl aber waren ein Haustorium in das eigene Rhizom der *Clandestina*, ein anderes von einer kleinen Wurzel in eine stärkere der *Clandestina* selbst eingedrungen [2]). Stärkere Wirthswurzeln werden freilich den Angriff des Parasiten längere Zeit vertragen, aber wenn

---

1) Auch Koch (Zur Entwicklungsgeschichte der *Rhinanthaceen*, S. 26) kommt für *Rhinanthus* zu einem ähnlichen Schluss. „Die Erwägung aller dieser Momente führt zu der Annahme, dass bei *Rhinanthus* neben dem Parasitismus im obigen Sinne auch die saprophytische Ernährung vorkommt. Letztere ist allerdings auf das todte Gewebe der im lebenden Zustande befallenen Nährwurzel beschränkt."

2) Ich habe später an *Squamaria* eine sehr junge, fadendünne Wurzel auf einer Erlenwurzel von 1½ mm Querschnitt aufsitzen gefunden, bei der mindestens die Rinde abgestorben war; ich halte es nicht für wahrscheinlich, dass die Tödtung in dem Falle durch die noch sehr jungen Haustorien der zarten Parasitenwurzel verursacht worden ist, sondern, dass ein Ausnahmsfall vorliegt, wo der Parasit „aus der Noth eine Tugend machte," die verwesende Wurzel ergriff, um überhaupt etwas ergreifen zu können. Ein solcher Saprophytismus ist aber jedenfalls für die *Lathraeen* etwas sehr Nebensächliches und mehr Zufälliges.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sie von Hunderten von Haustorien angebohrt werden, sind sie doch gewiss ausserordentlich geschädigt, und ich zweifle nicht, dass sie früher oder später den Angriffen des Parasiten auch erliegen können. Man vergleiche nur die Fig. 3, Taf. II, in meinen „Biologischen Studien an der Gattung *Lathraea*“ [1]), welche für *Clandestina*, die Figuren 1 und 4, welche für *Squamaria* annähernd zeigen, mit welcher Unmasse Wurzeln der Parasit ein Wurzelstück der Wirthspflanze umstricken kann, und wie Hunderte von Haustorien in dasselbe versenkt werden. Die Rinden solcher Wurzeln sind förmlich durchsetzt von Haustorialfortsätzen und Haustorialpolstern, ein ganz beträchtlicher Theil der Gewebe wird durch sie zerstört. Die Fig. 3, Taf. I, (Biolog. Studien; Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1893) zeigt wie gross die Narbenstellen abgebrochener Haustorien an Wirthswurzeln sind. In meiner Sammlung habe ich Stücke starker Weidenwurzeln von 3,6—5 cm Durchmesser, welche theils von noch intacten Wurzeln und Haustorien der *Clandestina* umgeben sind, theils aber in grosser Menge die Spuren abgestorbener Haustorien weisen. Die Rinde zeigt sich völlig durchwühlt von den Haustorialfortsätzen, deren Gewebe zum Theil noch erhalten, zum grösseren Theil ausgefault sind und Kanäle von 1—3 mm Weite darstellen. Wie die Bohrlöcher der Larven grösserer Insekten nehmen sich an der Oberfläche die Eingänge in diese Höhlungen aus.

Da die Saugfortsätze in der Regel bis an den Holzkörper und auch in diesen gerathen, wird nach dem Absterben der Haustorien und dem Ausfaulen der Gewebemassen des Parasiten an localisirten Stellen der Holzkörper der Wirthswurzeln blossgelegt und dem zerstörenden Einflusse der Atmosphärilien preisgegeben. (Vgl. Fig. 8, Taf. X.) Wie beträchtlich auch bei *Lathraea Squamaria* der durch den Parasiten zerstörte Complex an Rinde in den Wirthswurzeln sein kann, dies zu zeigen, ist die schematische Fig. 2, Taf. X, geeignet. Alle weiss gelassenen Flecken sind Stellen, welche durch Gewebe des Parasiten resp. von seinen Haustorialfortsätzen und -Polstern eingenommen sind.

Aber der Einfluss der parasitischen *Lathraeen* beschränkt sich nicht auf die Zerstörungen in der Rinde der Wirthswurzeln; auch der Holzkörper wird, wie wir sahen, angegriffen und erleidet unter diesen Angriffen, ausser der Zerstörung von Holzelementen, auch bemerkenswerthe Störungen in seiner Fortentwicklung und Ausbildung [2]).

Betrachten wir diese Störungen vorerst an einigen Beispielen für *La-*

---

[1]) Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1893.

[2]) Auch Pitra (a. a. O., S. 65) beobachtete einmal bei *Lathraea Squamaria* einen in dem Holzkörper versenkten Haustorialfortsatz, doch dachte er nicht, dass derselbe activ ins Holz eingedrungen sei. Er sagt: „In diesem Falle mag natürlich das Holzgewebe sich später um die Wurzel gebildet haben, da an ein Zerstören des Holzkörpers durch die parasitische Wurzel schwerlich zu glauben ist.“ Die isolirten Haustorialschläuche, die man bei *Squamaria* so häufig im Holz eingefressen antrifft, übersah er.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

thraea Clandestina. Vor allem bemerkenswerth ist die durch den Parasiten bewirkte Unregelmässigkeit im Holzzuwachs. Die Jahresringe werden in sehr ungleicher Mächtigkeit nach den verschiedenen Seiten ausgebildet (vgl. Fig. 7, Taf. X), und es ist unschwer zu erkennen, dass sie an jener Seite, wo die Saugfortsätze einer der Wirthswurzel anliegenden Parasitenwurzel eingedrungen sind, an Mächtigkeit beträchtlich zurückbleiben. An den Stellen, wo die Saugfortsätze den Holzkörper erreichen, wird ferner das Cambium zerstört und findet kein Dickenwachsthum statt; eine Folge davon ist, dass die Jahresringe unvollständig werden, sich gegen den Saugfortsatz hin auskeilen. (Vgl. die Figuren 5, 7 u. 8, Taf. X.)

In Fig. 5 sieht man den Saugfortsatz, der etwa im Herbste an den Holzkörper der einjährigen Wurzel vorgedrungen war. An der Stelle, wo er den Holzkörper erreichte, und in einiger Entfernung ringsum, unterblieb die Cambiumthätigkeit; der zweite Holzring blieb offen. Er erweist sich von sehr verschiedener Stärke an den verschiedenen Seiten, ein Verhalten, das wahrscheinlich mit der An- oder Abwesenheit anderer Saugfortsätze in der Nachbarschaft im Zusammenhang steht.

Auch der in Fig. 6 dargestellte Wurzelquerschnitt einer *Salix sp.* zeigt die starken, störenden Einflüsse der Haustorien in den Unregelmässigkeiten im Aufbaue des Holzkörpers. Offenbar war diese Wurzel vom Parasiten im ersten Jahre, in der Nähe des dargestellten Querschnittes, noch nicht ergriffen worden. Im zweiten Jahre tritt eine sehr bemerkbare Ungleichheit in der Stärke des Jahresringes auf, der nach unten (in der Figur) um $^1/_4$—$^1/_3$ schwächer ausgebildet erscheint als nach oben. Man wird kaum fehlgehen, wenn man annimmt, dass die schwache Ausbildung desselben unten von dem in der Nähe vor sich gegangenen Angriff seitens eines Haustoriums herrührt. Zu Beginn des dritten Jahres wurde die Wurzel aber an der Oberseite von einem Saugfortsatz angebohrt, der jedoch frühzeitig abstarb, so dass nur mehr seine Reste nachzuweisen waren. An jener Stelle sehen wir den zweiten Jahresring blosgelegt; der Holzkörper war hier auf eine weitere Strecke hin in Desorganisation begriffen, was in der Skizze durch dunkle Färbung angedeutet wurde. Durch diese Angriffe wurde das Cambium auf eine weite Strecke hin zerstört, in einer andern aber so geschwächt, dass seine Thätigkeit im dritten Jahre gar nicht bemerkbar wird. Nur in etwa einem Drittel des Umkreises erfolgt desshalb im dritten Jahre noch Holzbildung. Schon sehen wir aber an dieser Stelle einen neuen Haustorialfortsatz eingedrungen, der wieder einen beträchtlichen Theil des noch vorhandenen Cambiums zerstört oder in seiner Thätigkeit lähmt.

Allein der Einfluss des Parasiten verursacht noch weitergehende Unregelmässigkeiten. Die Fig. 8, Taf. X, giebt einen Theil eines Querschnittes durch eine 3,6 cm starke Weidenwurzel in schematischer Darstellung wieder. In der hellgrau gehaltenen Rinde sehen wir, dunkel gezeichnet, die Gewebereste eines abgestorbenen Haustorialfortsatzes und zerstörter Rinde, stellenweise bereits von Höhlungen durchsetzt. Durch den Haustorialfortsatz

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wurde das Cambium local zerstört und das Zusammenschliessen der weiteren Jahresringe unmöglich gemacht. Man beobachtet ferner, wie die Jahreszuwachse durch den Einfluss des Haustorialfortsatzes gegen früher an Mächtigkeit abgenommen haben. An der linken Seite sind noch vier Jahreszuwachse zu erkennen, welche nach dem Erreichen des Holzkörpers durch den Haustorialfortsatz gebildet wurden, rechts aber deutlich nur zwei. Letzteres liesse sich durch das früher erwähnte Auskeilen der Jahreszuwachse erklären, doch ist auch eine anderweitige Möglichkeit vorhanden. Es wird nämlich die Abgrenzung der Jahresringe in der Nähe der durch den Parasiten geschädigten Stellen eine sehr undeutliche. Diese Verhältnisse kommen allerdings in unserer schematischen Fig. 8, Taf. X, nicht zum Ausdruck. Doch ist in dem zugehörigen Präparate, auch linker Hand vom abgestorbenen Haustorialfortsatz, die Grenze zwischen dem 3. und 4. Jahresring schon wenig ausgesprochen, und der 4. Zuwachs zeigt ohne vorausgehende deutliche Herbstholzbildung Anschluss ans Cambium, obwohl die betreffende Wurzel im November ausgegraben worden war. Es bleibt desshalb fraglich, ob nicht auch rechts unter den deutlich unterscheidbaren zwei Jahreszuwachsen eigentlich mehrere vorliegen, die aber eben wegen der geringen Ausprägung der Unterschiede zwischen Herbst- und Frühjahrsholz nicht unterscheidbar werden.

Endlich treten auch Erscheinungen zu Tage, welche als Reaction der Wirthswurzel auf den Angriff des Parasiten, mit der Tendenz seinem Weitergreifen möglichst Einhalt zu thun, aufzufassen sind. In der Rinde der von *Clandestina* befallenen Weidenwurzeln sehen wir sehr häufig, dass sich eine Peridermlage ausbildet, welche den durch den Parasiten geschädigten Rindentheil, längs der Haustorialfortsätze, von dem intacten Theil abgrenzt. In der That scheint der Schmarotzer diesen Wall nie zu durchbrechen. Im Holzkörper tritt uns als Wehreinrichtung in den Weidenwurzeln stets reichliche Thyllenbildung entgegen, welche sowohl die Gefässe unterhalb des Holzes, in das der Parasit eingedrungen ist, verstopft, als auch jene, welche im später zugewachsenen Holze an den Flanken der Haustorialfortsätze gebildet werden. Der Parasit scheint aber bei besonders energischen Angriffen auch die Qualität der Elemente zu beeinflussen, welche das Cambium in der Nähe des angegriffenen Holztheiles bildet. So bemerkt man in der schematischen Fig. 7, Taf. X, im letzten Jahresringe links vom Haustorialfortsatz und oberhalb einer Auszweigung desselben eine grössere, weiss gelassene Insel, was andeuten soll, das in jenem Theil des Holzes Gefässe gänzlich fehlen. Bei stärkerer Vergrösserung giebt dieses Verhalten die Fig. 1, Taf. VI, wieder, wo man in dem Holze, das oberhalb des seitlich in den Holzkörper eingedrungenen Complexes von gestreckten Haustorialschläuchen hinzugewachsen ist, keine Gefässe sieht. Entweder sind an solchen Stellen Gefässe sehr selten und die vorhandenen von geringer Weite, oder sie fehlen ganz; dies fällt um so mehr auf, als der Holzkörper dieser

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

*Salix*wurzeln im Normalfalle ausserordentlich reich an Gefassen ist und selbe eine bedeutende Weite erreichen. Es macht den Eindruck, als ob die Wirthspflanze eine Art Schutzholz bilden würde, das wesentlich aus Librifermfasern besteht. In der That ist dem Parasiten das Vordringen in solchem Holze, wo er gleichsam Schritt auf Schritt dickwandige Membranen durchbrechen muss, erheblich erschwert, während die Durchbrechung der Gefässe weniger Arbeitsleistung erfordert und immer ein relativ beträchtliches Vorschreiten ermöglicht.

Die Fig. 1, Taf. VI, giebt uns auch einen Beleg dafür, dass die Haustorien mehrere Jahre functioniren können. Der gegebene Fall erweist das wenigstens für den Zeitraum von zwei Jahren. Der Haustorialfortsatz dieses Haustoriums hat gegen den Herbst den Holzkörper der Wirthswurzel erreicht und local das Cambium zerstört. Der Zuwachs seitlich dieser Zone zeigt zwei Jahresringe, und allem Anschein nach waren das Haustorium und speciell die Elemente des Haustorialfortsatzes noch vollständig lebensfähig, und es ist wahrscheinlich, dass selbes noch ein drittes Jahr angedauert hätte. Im allgemeinen dürfte die Functionsdauer der Haustorien je nach Umständen eine sehr wechselnde sein; doch vermuthe ich, dass sie meist zwischen 2—4 Jahren schwanken dürfte. Die Fig. 8, Taf. X, zeigt uns wenigstens einen Fall, wo der bereits ausgefaulte Haustorialfortsatz vor vier Jahren eingedrungen sein muss[1]).

Die Störungen, welche *Squamaria* im Holzkörper der Erlenwurzeln verursacht, sind etwas abweichend von den durch *Clandestina* an den Weidenwurzeln hervorgerufenen. Die eigenartige Bildung der Haustorialschläuche bedingt es, dass hier durch den Parasiten der Holzkörper in viel weiterer Ausdehnung durchdrungen wird; doch ruft das glatte Durchfressenwerden der Holzelemente durch die Haustorialschläuche verhältnissmässig nur wenig auffällige Alterationen hervor. Ja an gewissen Schnitten (vgl. den Holzquerschnitt Taf. VII, Fig. 4) wird die Anwesenheit des Parasiten nur dem mit der Sache Vertrauten bemerkbar. Wohl sehen wir dort, wo der Haustorialfortsatz noch als mehr oder minder geschlossener Zapfen vordringt, oder wo sich die Haustorialschläuche häufen, eine auffallendere Reaction von Seiten der Wirthswurzeln auftreten, nämlich die Erfüllung und Verstopfung der Lumina der benachbarten Gefässe mit Schutzgummi. Hingegen sind die Unregelmässigkeiten im Holzgewebe weniger hervortretend

[1]) Auch Pitra sagt a. a. O., S. 65: „Die Saugwarzen von *Lathraea* sind übrigens gewiss nicht immer einjährig, denn aus einem Querschnitte der Nährwurzel über der Saugwarze des Parasiten kann ich sicher schliessen, dass letztere wenigstens zwei Jahre lebensthätig gewesen sein musste, da die Saugwurzel tief in dem Holzkörper der Nährpflanze eingekeilt lag". Die Angabe von Kerner und Wettstein (Die rhizopodoiden Verdauungsorgane thierfangender Pflanzen, S. 10), dass die Saugwarzen regelmässig absterben, wenn die holzigen Wirthspflanzen sich herbstlich verfärben und das Laub abwerfen, habe ich schon in den „Biologischen Studien an der Gattung *Lathraea*" (Ber. der deutsch. bot. Gesellschaft 1893, S. 10 u. folgende) widerlegt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

als bei den durch *Clandestina* befallenen Weidenwurzeln. Die Ursache scheint mir wesentlich darin zu liegen, dass die Haustorien und deren Saugfortsätze bei *Clandestina* weit umfangreicher sind und ferner, dass die Haustorialschläuche der *Squamaria* nur selten in das Cambium eindringen, sondern vorwiegend unterhalb desselben, allerdings demselben meist tangental genähert bleiben, verlaufen. So ist eine weitere Thätigkeit des Cambiums ermöglicht.

Während nun bei den von *Clandestina* befallenen Weidenwurzeln eine verminderte Thätigkeit des Cambiums gegen die Haustorialfortsätze hin, ein häufiges Auskeilen der Jahreszuwachse in der Nähe derselben vielfach beobachtet wurde, ist an den von *Squamaria* befallenen Erlenwurzeln eher ein gegensätzliches Verhalten festzustellen. Wohl wird der Zuwachs des Holzkörpers wegen der Zerstörung des Cambiums dort local aufgehoben, wo der Haustorialfortsatz geschlossen in den Holzkörper eingedrungen ist, aber in der Umgebung des Haustorialfortsatzes, wo die von ihm ausgesandten Haustorialschläuche verlaufen, ist eher eine verstärkte, denn eine geschwächte Cambiumthätigkeit wahrnehmbar. Es macht den Eindruck, als ob die Haustorialschläuche ein Zuströmen der Baustoffe nach diesen Orten des Verbrauches hervorriefen. Ich möchte dies an der schematischen Skizze der Taf. V, Fig. 4, erläutern. In dem dargestellten Theile eines Erlenwurzel-Querschnittes sehen wir die Holzbildung im ersten und zweiten Jahre ziemlich gleichmässig vor sich gegangen. Im dritten Jahre ist der Holzzuwachs vermindert, und wie wir später sehen werden, abnorm; Schuld daran sind offenbar eingedrungene Haustorialfortsätze der *Lathraea*. Bei a, im mit 3 bezeichneten dritten Jahresring, sehen wir einen im Längsschnitt getroffenen Haustorialfortsatz bis an den Holzkörper vorgedrungen. Zwei andere befanden sich in der Nähe, und einzelne Elemente derselben waren an den Stellen b und c erkennbar. Bei c gewahren wir eine Durchbrechung im Festigungsgewebe (m) der Rinde; hier wurden einzelne Zellen eines Haustorialfortsatzes vom Schnitte getroffen. Bei b hingegen durchzogen einzelne Haustorialschläuche das Holz, welche, parallel der Längsachse verlaufend, quer durchschnitten wurden und wieder die Nähe eines Haustorialfortsatzes verriethen. An allen diesen Punkten ist eine Ausbuchtung des Jahresringes gegen die Peripherie, also eine vermehrte Thätigkeit des Cambiums bemerkbar; bei a zunächst eine Einbuchtung, welche durch das Eindringen des Haustorialfortsatzes und die örtliche Zerstörung des Cambiums bedingt ist. Aber, besonders an der einen Seite, ist derselbe von einer verhältnissmässig beträchtlichen Erhebung des Holzkörpers eingerahmt. Es macht den Eindruck, als ob eine Umwallung des fremden Gewebes eingeleitet würde.

Dabei ist das Holz, welches an jenen Stellen entsteht, wo unterhalb des Cambiums der Parasit seine Haustorialfortsätze ausbreitet, auch in seiner Zusammensetzung vom normalen verschieden. Hier finden wir in der Hauptsache das gleiche Verhalten, wie es für *Clandestina* erwähnt wurde,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dass nämlich die Gefässbildung auf ein Minimum reducirt wird oder gänzlich unterbleibt. In der schematischen Figur 4, Taf. VI, ist dies durch das Weglassen der Ringelchen, welche die Gefässdurchschnitte darstellen sollen, im 3. Jahreszuwachse angedeutet. Diese Erscheinung ist an den von *Squamaria* befallenen Erlenwurzeln sehr häufig zu beobachten, bei *Clandestina* aber seltener, weil ihre Haustorien nicht so häufig tiefer in den Holzkörper eindringen. Das abnorme Holz besteht aus Holzparenchym und Libriformfasern, welche indess meist nur wenig verdickte Wandungen besitzen. Man erkennt den Charakter dieses Holzes gut an den Querschnittsbildern Fig. 4, Taf. VII, Fig. 2, Taf. VIII, und auch am Längsschnittsbild Fig. 1, Taf. IX.

Wir haben im vorausgehenden Abschnitte gesehen, wie reich an werthvollen Materialien die Haustorien sind. Das hyaline Gewebe um die Tracheidenplatte bei *Clandestina* und um den Tracheidenstift bei *Squamaria* besitzt nach Allem besonderen Reichthum an Eiweisssubstanzen; das dünnwandige Parenchym im Tracheidenkopf verräth bedeutenden Gehalt an Phosphorsäure, die Tracheidenreihen daselbst enthalten die mit Jodjodkalium sich rothbraun färbende Stärke, die grosszellige Rinde bei *Clandestina* ist meist vollgepfropft mit Stärke von gewöhnlicher Reaction. Ueberdies haben wir Inhaltsstoffe nachgewiesen, welche vermuthlich aus den vom Parasiten aufgelösten Membranen stammen und möglicherweise das Bildungsmaterial für die Stärke abgeben.

Alle diese Substanzen entnehmen die *Lathraeen* ihren Wirthen. Wir haben ferner in diesem Abschnitte gezeigt, welche beträchtlichen Zerstörungen und Störungen dieselben in den Geweben der Wirthe hervorrufen, und zieht man dazu noch die massige Entwicklung, welche alte Stöcke der *Lathraeen* zeigen [1]), das Gewirre von Hunderten von Wurzeln und Tausenden von Haustorien, welche oft die Wirthswurzeln umhüllen, dann gelangt man zur Ansicht, dass die *Lathraeen* vielleicht verderblichere Parasiten sind, als man bislang zu meinen geneigt war. Jedenfalls werden aber diese Untersuchungen hinlänglich nachgewiesen haben, dass die *Lathraeen* Parasiten von bester Qualität sind, und dass man andere Arten der Ernährung für sie wohl kaum in Anschlag bringen kann.

Unger huldigte noch der Ansicht, dass *Lathraea* ihren Wirthen nur den „rohen Nahrungssaft" entziehe. Er schreibt in seiner „Anatomie und Physiologie der Pflanzen" (Wien und Leipzig, 1855) auf S. 305: „Da für die meisten Parasiten, mit Ausnahme dass sie beim Keimen an einer Pflanze leichter als an der andern haften können, die Beschaffenheit der Nährpflanze gleichgültig ist, so ist ersichtlich, dass von ihnen nur die noch wenig veränderten Nahrungsstoffe, welche in den meisten Pflanzen eine ziemlich gleiche Beschaffenheit haben mögen, keineswegs aber die aus denselben

[1]) Massee, a. a. O. S. 258, erwähnt, dass ein alter Stock von *Lathraea Squamaria* sechs Pfund gewogen habe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hervorgegangenen näheren Bestandtheile, am wenigsten aber die Secrete aufgenommen werden. Es zeigen dies am besten die mit Saugnäpfchen versehenen Wurzelfasern von *Lathraea squamaria,* die ihre Verbindung stets nur mit dem rohen Nahrungssaft führenden Holzkörper der Nährpflanze unterhalten." Diese Quelle, obwohl nicht genannt, hat vermuthlich auch Kerner und Wettstein[1]) zu dem Ausspruche veranlasst, den sie auf Seite 10 ihrer bekannten Abhandlung „Die rhizopodoiden Verdauungsorgane thierfangender Pflanzen" thun: „Die Nahrung, welche auf diesem Wege (durch die Haustorien) in die *Lathraea* kommt, ist nicht wesentlich verschieden von jener, welche die Wurzeln des betreffenden Baumes oder Strauches aus der umgebenden Erde aufgenommen haben, vorwaltend also Wasser und in diesem gelöst eine geringe Menge mineralischer Salze, eine Flüssigkeit, welche man früher nicht unpassend den „rohen Nahrungssaft" genannt hat." Dass diese Ansichten keine Berechtigung haben, geht aus meinen Untersuchungen wohl mit aller Klarheit hervor, aber ich glaube, dass die *Lathraeen* auch nicht jene „in ihren Bedürfnissen relativ bescheidenen Schmarotzer" sind, als welche sie Koch[2]) „ihren Wirthen, den ausdauernden Bäumen oder Sträuchern gegenüber" aufgefasst hat[3]).

Ich meine allerdings, dass ältere Stauden und Bäume nur schwer und langsam durch den Parasiten zu Grunde gerichtet werden, und nur dann, wenn reiche Ansiedelungen alter *Lathraea*-Stöcke vorhanden sind; hingegen, dass jüngere Pflanzen, Sämlinge und wenige Jahre alte, dem Angriffe eines kräftigen *Lathraeen*-Stockes bald erliegen müssen[4]). Dass

---

[1]) Sitzb. der k. Akademie der Wissenschaften zu Wien, Abth. I, XCIII. Bd. 1886.

[2]) „Die Entwicklungsgeschichte der *Orobanchen*", Heidelberg 1887, S. 19.

[3]) Wie schwer falsche Forschungsergebnisse, zumal wenn sie mit einem Beigeschmack des Pikanten versehen sind, auszurotten sind, beweist das jüngst erschienene „Lehrbuch der Biologie der Pflanzen" von Prof. Dr. Fr. Ludwig, Stuttgart 1895. Auf S. 13 finden wir folgendes: „Nichtgrüne Parasiten, denen das Chlorophyll ganz oder fast ganz fehlt, die aber die organische Substanz noch in anderer Form aufnehmen, sind die Arten von *Lathraea* (?, vom Autor gesetzt) und *Monotropa*". (Hier setzt wohl der Leser Frage- und Rufzeichen hinzu!) „Ueber die vorwiegend parasitische Ernährung von *Lathraea* und deren Organe vgl. Heinricher, der eine andere Ernährungsweise aber ganz bezweifelt. Auch Cohn, Krause, Scherffel kamen zu dem Schluss, dass *Lathraea* kein Thierfänger ist". Trotzdem, und nachdem auf S. 71 wieder der Satz steht „Die Schuppenwurz, *Lathraea squamaria*, ist ein echter Schmarotzer, der den Wurzeln der Haseln, Buchen und anderer Laubhölzer seine Nahrung entzieht", werden dann doch 2 volle Seiten dem Ammenmärchen von der Insektenfresserei der *Lathraea* gewidmet, bezüglich aus der oben genannten Schrift Kerner's und Wettstein's abgedruckt. Etwas mehr Kritik könnte man denn doch bei Compilationen, welche sich Lehrbücher nennen, erwarten!

[4]) Es ist mir inzwischen gelungen (Frühjahr 1892) die *Clandestina* zur Keimung zu bringen. Darüber ist an anderm Orte (Ber. d. D. Bot. Ges., 1894) gesondert mitgetheilt worden. Dass die Keimlinge, bei ihrer ausserordentlich langsamen Entwicklung, selbst jungen Wirthspflanzen keine zum Verfall führenden Schädigungen beibringen, ist einleuchtend.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

man den Parasitismus der *Lathraeen* bisher wenig beachtete, liegt, glaube ich, darin, dass sie meistens in geschlossenen Gehölzen vorkommen, wo das Zugrundegehen und Abdorren eines oder des andern Strauches wenig Beachtung findet, umsomehr als der Besitzer des Gehölzes oder der Forstmann auf die Ursache, wenn es die *Lathraea* ist, nicht leicht verfällt, da ja mit Ausnahme der Blüthezeit vom Parasiten oberirdisch nichts zu sehen ist. Anders ist es dort, wo es sich um Culturpflanzen handelt, und hier liegen, wie ich zeigen werde, rücksichtlich der Schädigung der Weinreben thatsächlich positive Angaben in der Literatur vor.

Noch fehlen aber solche Nachweise für *Clandestina*, obwohl ich sie eher für noch gefährlicher halte als die *Squamaria*. Dies theils wegen der Stärke ihrer Wurzeln und besonders ihrer Haustorien, theils wegen der rascheren Ausbreitung der mit etwas gestreckten Internodien versehenen Rhizome, und besonders wegen der Fähigkeit der letzteren an beliebigen Stellen neue Wurzeln zu bilden, welche jede in ihren Bereich kommende Wirthswurzel sofort mit ihren Saugorganen erfassen. Ich führe hier auch eine Beobachtung aus dem Innsbrucker Garten an, welche einigermassen für die Möglichkeit solcher zerstörender Wirkung der *Clandestina* spricht, wenn sie dieselbe auch nicht mit Sicherheit erweist.

Den Hauptsitz hatte der Parasit an einer Weide; hier kam er vor Jahren zuerst zur Beobachtung und hier wurde die grösste Menge von Inflorescenzen gebildet. Er war dann allerdings auch auf die benachbarten Weiden übergegangen, und diese Ausbreitung vollzog sich wesentlich in den Jahren seit 1889, seit meiner Anwesenheit in Innsbruck. Im Herbste 1892 ist nun jene Weide, deren Stamm etwa einen Durchmesser von 11—12 cm hatte, abgestorben und ich bin sehr geneigt, dies auf Rechnung des Parasitismus der *Clandestina* zu setzen. Noch eine andere Thatsache spricht in dem Sinne. In den Jahren 1891, 1892 erhielt ich von der *Clandestina* reichlich Samen, über hundert jedes Jahr; 1893 kaum 10, obwohl sie annähernd ebenso reich geblüht hatte, als in den vorausgegangenen Jahren. Die Auslegung dieser Thatsache darf vielleicht dahin lauten, dass der Parasit aus den Wurzeln der abgestorbenen Weide nicht mehr genügende Mengen von Nahrung erhielt, und desshalb die Samen nicht zur Ausbildung zu bringen vermochte. Im laufenden Jahre (1894) kam an jener Stelle, wo die *Clandestina* ursprünglich ihren Hauptsitz hatte, überhaupt nur eine einzige Inflorescenz zur Ausbildung.

Bezüglich der *Lathraea Squamaria* enthält die „Flore de France" von Grenier et Godron[1]) die bemerkenswerthe Angabe: „Parasite sur les racines des arbres; les bois ombragés, et souvent les coteaux plantés de vignes, où elle se multiplie tellement, que cette culture en est gravement compromise." Auf eine andere Angabe, welche die beachtete Schädigung der Weinreben durch die *Squamaria* zum Gegen-

[1]) Paris 1852, Bd. II., S. 643.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stande hat, wurde ich durch Herrn Hof- und Gerichtsadvocaten Dr. J. B. Holzinger in Graz freundlichst aufmerksam gemacht. In der „Flora", Jahrg. 1845, II. Bd. S. 637 findet sich unter der Rubrik „Kleinere Mittheilungen" folgendes: „In einigen Gemeinden des Cantons Zürich thut die gemeine Schuppenwurz *(Lathraea Squamaria)* viel Schaden in den Weingärten, indem diese Schmarotzerpflanze sich an die Wurzeln der Reben ansaugt und ihnen den Saft entzieht, und da sie dabei den Boden immer nass erhält, so scheint dies die Nachtheile noch zu vermehren. Stellenweise dringen ihre unterirdischen Stengel 8—10 Fuss tief in die Erde, so dass es schwer fällt, die Pflanze, welche dort die böse Blume heisst, völlig auszurotten. Man hat die Erde 8 Fuss tief ausgegraben, den Grund mit Kalk übergossen und mit frischer Erde überdeckt, und doch erschien die böse Blume nach einiger Zeit wieder an derselben Stelle. Man fürchtet daher, es werde kaum ein anderes Mittel zu ihrer Vertilgung übrig bleiben, als die Reben für einige Zeit aus den Bergen zu entfernen und sie durch krautartige Culturpflanzen zu ersetzen[1]).

Dass gerade die Weinberge um Zürich dauernd von der *Lathraea Squamaria* zu leiden hatten und haben[2]), bestätigt Folgendes. Die Schweizerische Landwirthschaftliche Zeitschrift (1894, XXII. Jahrg.; S. 325) enthält nachstehende Mittheilung: „In der landw. Beschreibung von Thalweil, Oberrieden, Höngg etc. sagt Kohler (1852): „„Die Schuppenwurz, „böse Blume" genannt, ist in den Rebbergen Thalweils und Oberriedens häufig und schadet bedeutend. Ausgraben und Auflesen, auch der kleinsten Theile, ist das einzige Mittel, um dieses Uebel zu mindern."" Endlich kommt mir gerade bei der Abfassung dieses Abschnittes noch ein willkommener Beitrag seitens des Herrn Collegen Prof. Dr. C. Schröter in Zürich zu. Er schreibt am 26. April 1894: „In Oberrieden am Zürichsee tritt *L. Squamaria* als Unkraut zwischen den Weinreben auf, als sogenannte „böse Blume"; sie schädigt die befallenen Stöcke sichtlich. Die Entfernung des Parasiten wird als beinahe unmöglich bezeichnet; das kleinste Stückchen erzeuge ihn von Neuem[3]). An einer Stelle wurde die ½ m

---

[1]) Die Mittheilung ist abgedruckt aus der Schweiz. Zeitschrift für Land- und Gartenbau, 1844, No. 6.

[2]) Diese Weinberge dürften einen stark durchnässten Boden besitzen, wie er der *Lathraea* jedenfalls besonders zusagt. Es geht dies wohl aus obiger Mittheilung selbst hervor.

[3]) Der naheliegenden Vermuthung, dass Bruchstücke der *Squamaria* sich regeneriren könnten, habe ich an anderem Orte (Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XI, S. 8) schon Raum gegeben. Die Möglichkeit der Bewurzelung solcher hat Krause (Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Lathraea Squamaria* L., Breslau 1879, S. 4) überhaupt schon festgestellt.

Versuche, welche ich im Vorjahre (1893) zu diesem Zwecke einleitete, blieben allerdings erfolglos, doch mag daran Schuld gewesen sein, dass zu denselben Rhizomstücke verwendet wurden, welche nach der Samenreife (2. Juni) ausgegraben worden waren, also zu einer Zeit, wo eine theilweise Erschöpfung der Reservesubstanzen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tiefe Grube, aus der man ein Rhizom entfernt hatte, am Grunde mit einer Steinplatte zugedeckt; umsonst, der Schmarotzer wuchs über die Platte hinaus und kam wieder zum Vorschein. — Auch auf den Wiesen um die Obstbäume herum tritt die *Lathraea* in Oberrieden vielfach auf; ich habe heute daselbst auf einer behufs Aussaat einer Kunstwiese umgegrabenen Matte prachtvolle Rhizome ausgegraben, welche an vielen Stellen Haustorien zeigten, welche die Wurzeln eines Apfelbaumes umsponnen hatten [1]).

---

in den Rhizomen vorhanden sein wird. Die Rhizomstücke, welche an bewurzelte Stecklinge von Erlen angebunden worden waren, fanden sich im Herbste entweder nicht mehr vor, oder vollständig geschwärzt und verfallen.

Besser gelangen die Versuche 1894 und sie geben so eine Bestätigung der oben ausgesprochenen Ansicht über den Grund des Misslingens der vorjährigen Versuche. Am 9. März wurden 4 Rhizombruchstücke, circa 1 Spanne lang, an bewurzelte Erlenstecklinge gebunden und in grosse Holzkübel gepflanzt, welche ihrerseits wieder in den Boden versenkt wurden. Am 18. Mai wurden zwei dieser Versuchkulturen geprüft. Das eine Rhizomstück hatte an der basalen Bruchfläche des Rhizoms zwei lange dünne Wurzeln getrieben, das andere an der gleichen Stelle einen ganzen Kranz feiner, noch ziemlich kurzer Würzelchen. Haustorien waren noch keine gebildet. Die dritte und vierte Versuchs-Cultur wurde am 1. August untersucht. Beide Rhizomstücke hatten wieder aus der basalen Bruchfläche eine ganze Menge feiner Würzelchen getrieben, die sich schon reichlich verzweigt zeigten. Auch Haustorien waren schon vorhanden, besonders an den Würzelchen des stärkeren Rhizombruchstückes. An diesem waren auch einige Achselsprosse ausgewachsen. Bemerkenswerth ist, dass die Bewurzelung in allen Fällen nur an der basalen Bruchfläche eintrat. Bruchflächen seitlicher Rhizomzweige waren unbewurzelt und auch aus der Achsel der Schuppenblätter sah ich nirgends eine Wurzel hervorkommen.

Eine andere Frage ist es, ob sich bei *Lathraea* aus Wurzeln Stammknospen zu bilden vermögen? Wenn sich zurückbleibende und durch Haustorien an Wirthswurzeln befestigte Wurzeln des Parasiten in dieser Weise zu regeneriren vermöchten, wäre die schwere Ausrottbarkeit desselben noch viel verständlicher.

[1]) Nur Döll (vgl. unten) erwähnt das Vorkommen der *Squamaria* auf *Pyrus*. — Ich habe mich in den Floren und der übrigen mir zugänglichen, botanischen Literatur umgesehen, welche Wirthspflanzen für *Lathraea Squamaria* bekannt seien. Doch sind genauere Angaben spärlich; meist heist es nur „auf Wurzeln von Bäumen und Sträuchern". Die Ergebnisse meiner Nachsuche seien hier zusammengestellt. Am häufigsten genannt werden: Hasel, Erle und Buche. *Corylus Avellana* in Potonié's „Illustrirte Flora von Nord- und Mitteldeutschland", Berlin 1889, in Klinge's „Flora von Est- Liv- und Curland", Reval 1882, in Willkomm's „Prodromus Florae Hispanicae", Stuttgart 1870, in Kittel's „Taschenbuch der Flora Deutschlands", Nürnberg 1844, in De Candolle's „Prodromus", bei Massee (Journal of Botany, 1886, S. 257). *Alnus* wird als Wirthspflanze angegeben bei Klinge (l. c.), bei Unger, „Anatomie und Physiologie der Pflanzen". *Fagus* wird erwähnt bei Willkomm (l. c.), bei Arcangeli „Compendio della Flora Italiana", Torino 1882, bei Massee (l. c.). Genannt werden ferner als Wirthspflanzen: *Juglans regia* (von Willkomm l. c. und De Candolle l. c.), *Fraxinus excelsior* (von Bowman l. c. und Massee l. c.) *Ulmus* (von Massee l. c. und Döll „Zur Erklärung der Entwicklung und des Baues der *Lathraea Squamaria* L.", im 30. Jahresb. des Mannheimer Vereins für Naturkunde, 1864, S. 84), *Quercus* (von Arcangeli l. c.), *Carpinus*, *Pyrus* (von Döll l. a. c.), endlich *Hedera Helix* „parasite sur le lierre", in Borreau's

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

VII. Zur Entwicklungsgeschichte der Haustorien.

Einige Andeutungen über die Entwicklung der Haustorien von *Lathraea Squamaria* hat Krause[1]) gegeben. Sie treffen zumeist das Richtige, ohne indess vom Irrthümlichen frei zu sein. Auch meine Untersuchungen sind nicht lückenlos, sie reichen aber immerhin so weit, dass sie eine annähernde Vorstellung vom ganzen Entwicklungsgang gestatten. Vor allem ergaben sie das wichtige Ergebniss, dass die Anlage und Entwicklung der Haustorien der *Lathraeen* in den Hauptzügen jedenfalls vollständig so verlaufen wie bei den *Rhinanthideen*[2]). In der Abhandlung „Recherches sur les organes d'absorption des plantes parasites" hat Leclerc du Sablon die Entwicklungsgeschichte der Haustorien von *Melampyrum pratense, Tozzia alpina, Rhinanthus major, Pedicularis sylvatica, Odontites lutea* und *Euphrasia officinalis* beschrieben und durch 2 Tafeln Abbildungen erläutert. Bei allen diesen verläuft die Entwicklung der Haustorien in den Hauptpuncten in übereinstimmender Weise. Ebenso erhielt ich aber bei Untersuchung der Anlagestadien von *Lathraea*-Haustorien Bilder, welche mit aller Klarheit den wesentlich gleichen Entwicklungsgang auch für diese erweisen; die von Leclerc du Sablon[3]) auf Pl. I, in Fig. 1 und 2 wiedergegebenen Entwicklungsstadien der Haustorien von *Melampyrum pratense* könnten z. B. sehr wohl zur Versinnbildlichung der entsprechenden Entwicklungsphasen der *Lathraea*-Haustorien herangezogen werden. Erst an weiter ausgebildeten Haustorien treten Unterschiede auf, welche vorwiegend darin begründet sind, dass die *Lathraeen* als entschieden sehr langlebige Pflanzen, deren Saugorgane selbst durch mehrere Vegetationsperioden zu functioniren vermögen, zu einem complicirteren Ausbau der Haustorien gelangen. Speciell wird der Saugfortsatz, besonders dann, wenn die Anheftung an derbere Wirthswurzeln erfolgte, viel massiger entwickelt als bei den obengenannten, zum Theil annuellen (*Euphrasia, Odontites, Melampyrum, Rhinanthus*), zum Theil, den *Lathraeen* gegenüber, doch kleine perennirende Kräuter (*Tozzia, Pedicularis*) darstellenden *Rhinanthaceen*.

Die Anlage der Haustorien der *Lathraeen* erfolgt ohne Zweifel stets als Reaction auf einen von der Wirthswurzel empfangenen Reiz. Auch

---

„Flore du Centre de la France", Paris 1857, und Rhododendron. „And recently it was pointed out growing abundantly under rhododendron bushes in Kew gardens" schreibt Massee l. c. Zu diesen 11 Wirthspflanzen gesellt sich noch *Vitis vinifera*, wie früher ausgeführt wurde. Sehr wahrscheinlich sind alle Laubhölzer geeignet, den Parasiten zu ernähren, hingegen scheinen Nadelhölzer ausgeschlossen zu sein.

[1]) Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Lathraea Squamaria* L. Inaugural-Dissertation; Breslau 1879.

[2]) Damit wird allerdings nur ein schon von Hovelacque (Recherches sur l'appareil végétatif des *Bignoniacées, Rhinanthacées etc.*, Paris, G. Masson, 1888, S. 551) ausgesprochener Satz bestätigt.

[3]) Annales des sciences naturelles, Bot., 7. série, t. sixième, 1887, p. 90.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Koch und Leclerc du Sablon nehmen einen solchen, der erstere für die Anlage der Secundär-Haustorien der *Orobanchen*, der letztere für die Anlage der Haustorien der *Rhinanthideen*, in Anspruch[1]). Die Reizursache dürfte chemischer Natur, in gewissen Stoffen der Wirthswurzel gegeben sein[2]), und nicht etwa durch Contact allein hervorgerufen werden. Ich beobachtete einige sichere Fälle, wo der das Haustorium bildende Theil der *Lathraea*wurzel gewiss nicht in directer Berührung mit der Wirthswurzel stand. Allerdings wird aber stets zum Wirksamwerden des Reizes, das schon bei einem Abstande von höchstens 2 mm seine Grenze finden dürfte, eine weitreichende Annäherung der Parasitenwurzel an eine Wirthswurzel nothwendig sein.

Die Anlage der Haustorien kann an sehr jungen Wurzeln stattfinden; in der betreffenden Region der Wurzel ist der Gefässstrang entweder noch von vollkommen procambialer Beschaffenheit, oder er ist eben zur Differenzirung der ersten Holz-Elemente, welche aus Ring- oder Spiralgefässen be-

[1]) Entwicklungsgeschichte der *Orobanchen*, S. 147. „Insoweit der Haustorialhöcker vereinzelt an seiner Mutterwurzel auftritt, finden wir ihn stets an der Contaktstelle mit dem Nährorgan. Aeussere von diesem ausgehende Reize, hier vielleicht auch Contaktreize, dürften die Anlage bedingen". Vgl. auch Koch „Ueber die direkte Ausnutzung vegetabilischer Reste durch bestimmte, chlorophyllhaltige Pflanzen" Ber. d. D. bot. Ges., 1887. S. 362. „Die Herstellung des Haustorialhöckers (von *Melampyrum*) unter Einwirkung von Nährwurzel oder Nährobject etc." Ebenso nimmt Massee (a. a. O., S. 259) an, dass ein Theil der Haustorien durch Contakt-Reiz zur Anlage komme. „The lateral discs appear to be developped only when the root comes in contact with the host, and consequently the direct result of some irritation brought about by this contact, although the terminal discs may be seen in various stages of development up to the obovate shape, without contact with the host". Massee verfällt in den Irrthum von Bowman und Kerner (vgl. meine Biologischen Studien an der Gattung *Lathraea*, Ber. d. D. botan. Ges., 1893, S. 8) und glaubt, dass es auch an den Wurzeln endständige Haustorien gäbe, während er es nur mit losgerissenen, oder doch solchen, hinter denen die Wurzelfortsetzung bei der Präparation abgebrochen war, zu thun hatte. Leclerc du Sablon äussert sich a. a. O. S. 93. „La cause première de la formation de cet organe paraît être le contact d'un corps renfermant des matières nutritives, utile à la plante."

[2]) Diese Reizung kann, wie schon aus dem S. 368 Mitgetheilten folgt, auf eine *Lathraea*-Wurzel auch von andern Gliedern der *Lathraea* selbst ausgehen. Es ist eine gar nicht selten zu beobachtende Erscheinung, dass der Parasit die Haustorien in eigenes Fleisch versenkt. (Bekanntlich sehr häufig auch bei den *Cuscuten*. Koch erwähnt in seiner Entwicklungsgeschichte der *Rhinanthaceen* das Gleiche auf S. 4 auch für *Rhinanthus*). Insbesondere dort, wo im dichten Gewirr *Lathraea*-Wurzeln eine Wirthswurzel umschlingen, kommt es oft vor, dass übergelagerte Wurzeln in untergelagerte ihre Haustorien versenken. Auch kann der Haustorialfortsatz eines Haustoriums in dem Haustorialknopf eines andern gefunden werden. Von Interesse war mir ein bei *Squamaria* beobachteter Fall, wo zwei feine Würzelchen eine längere Strecke einander parallel gewachsen waren, dann bei genügender Annäherung, offenbar gegenseitig den Impuls zur Haustorienbildung an genau gegenüberliegenden Stellen sich gegeben hatten, und endlich mit den Ventralseiten der entstandenen Haustorien verwachsen (besser ineinandergewachsen) waren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stehen, vorgeschritten. Gegebenen Falles werden aber Haustorien wohl auch von älteren Wurzeln, mit bereits völlig differencirtem axilem Strang, noch gebildet werden können. Haustorienanlagen von solchen Wurzeln habe ich nicht gesehen; aber die Bilder, welche quere Längsschnitte durch fertige Haustorien zeigen, führen zu obiger Annahme. (Vgl. S. 324 u. 327.) Die Altersgrenze der Wurzel, bis zu welcher sie in die Haustorienbildung eintreten kann, dürfte zur Zeit erreicht sein, da die Epidermis der Wurzel obliterirt. An älteren Wurzeln entstehen keine neuen Haustorien; sie senden dafür, besonders wenn Wirthswurzeln in genügender Menge vorhanden sind, in reichstem Maasse Seitenwurzeln aus, die ihrerseits die Haustorienbildung übernehmen.

Die parasitische Natur der *Rhinanthaceen* und der *Lathraea* äussert sich bekanntlich auch in dem Mangel jener reichen Bildung von Haaren an den Bodenwurzeln, wie sie andern Pflanzen, mit vollständig selbstständiger Ernährung, eigen ist. Doch treten den gewöhnlichen Wurzelhaaren völlig gleichende auch an den Wurzeln der *Lathraeen* auf, allerdings nur an den jungen Haustorialanlagen, oder in deren nächster Nähe. Krause hat diese Haarbildung beobachtet und sie sogar als „das erste Anzeichen bei der Bildung eines Haustoriums" bezeichnet[1]). Letzteres ist allerdings nicht richtig. Die Haustorialanlagen geben sich vielmehr stets in einer localen einseitigen Anschwellung der jungen *Lathraea*-Wurzel kund (Fig. 1, Taf. XI); die als Ausbuchtung erscheinende Anschwellung ist dabei stets der Wirthswurzel zugekehrt. Allerdings folgt die Haarbildung an jener Stelle rasch nach und beginnt zunächst am Grunde des Höckers (Fig. 2 u. 3, Taf. XI), um dann an seinen Flanken vorzuschreiten. Seltener kommen auch am Scheitel des Haustorialhöckers, oder doch in seiner nächsten Umgebung, Haare zur Entwicklung (Fig. 4, Taf. XI). Die Haare entstehen alle nur an der der Wirthswurzel zugekehrten Seite, und es ist deshalb auch die Angabe von Krause zu berichtigen, welcher sagt, dass an solchen Stellen der Wurzel (wo seiner Ansicht nach Haustorialanlagen erfolgen sollen, welche aber in Wirklichkeit schon da sind) fast jede Epidermiszelle ein Trichom entsendet. Hingegen hat Krause recht, wenn er sagt: „ohne Zweifel verdanken die Haare ihre Entstehung zunächst dem Reize, den eine fremde Wurzel auf die der *Lathraea* ausübt", und wenn er den Trichomen die Aufgabe zuschreibt, eine Nährwurzel mit der *Lathraea*wurzel zu verknüpfen und so lange festzuhalten, bis sich ein Haustorium gebildet und den Saugfortsatz entsendet hat. Die Haare entstehen nicht nur auf einen Reiz, sondern sie erhalten durch diesen offenbar auch ihre Wachsthums-

[1]) Merkwürdiger Weise hat Hovelaeque diese Trichome übersehen. Es kann dies nur so erklärt werden, dass er entweder nur die jüngsten Anlagen der Haustorien gesehen hat, oder und wahrscheinlicher, nur fertig gebildete Haustorien. In der That verschwinden sie, als functionslos gewordene Gebilde, an diesen. Hovelaeque sagt a. a. O. S. 551: „Nous n'avons pas observé les poils préhenseurs, que M. Krause a signalés chez la *Squammaire*".

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

richtung inducirt und sind dadurch erst befähigt, ihrer Aufgabe vollkommen gerecht zu werden[1]).

Kehren wir nun zurück zur Besprechung der Art und Weise, wie jene locale Wurzelanschwellung, die Haustorialanlage, zustande kommt. Ein Querschnitt der jugendlichen Wurzel (*Clandestina* und *Squamaria* verhalten sich gleich) ergiebt folgendes Bild: Zu äusserst die Epidermis, darunter eine Hypodermis; diesen folgen zwei Rindenzelllagen, und nun kommt der axile procambiale Strang, der eventuell seine Erstlingsgefässe differencirt zeigt. Der Strang ist in der Regel diarch, bei *Clandestina* fand ich ihn ausnahmsweise triarch[2]). Den Strang umgiebt eine bei *Squamaria* wenig differencirte Endodermis, in der ich die Caspary'schen dunkeln Punkte nicht nachweisen konnte; wohl gelang dies aber bei *Clandestina* nach Behandlung mit Javelle'scher Lauge (Fig. 5, Taf. XI). Indem nun zunächst in den zwei Rindenzelllagen, an der der Wirthswurzel zugekehrten Seite, Theilungen besonders in tangentaler, später auch in radialer Richtung eintreten, und indem, um der daraus folgenden Volumvergrösserung zu entsprechen, in Hypodermis und Epidermis radiale Theilungen folgen, entsteht als Anschwellung des Würzelchens die Anlage eines Haustoriums. Zur Erläuterung dieser Verhältnisse sei auf Fig. 6, Taf. XI, hingewiesen. Diese zeigt einen Querschnitt durch eine Haustoriumanlage der *Squamaria*. Der Schnitt hat dieselbe aber nicht median getroffen, sondern seitlich, etwa in der Richtung der Pfeile bei Fig. 3, Taf. XI. An einem wirklich medianen Schnitt fänden sich in den mit 3 und 4 bezeichneten Rindenlagen schon vielmehr tangentale Theilungen. Aber die Zelltheilung bleibt nicht auf die Rindenlagen beschränkt, sondern sie greift auch auf die Endodermis und das Pericambium über[3]). Die Endodermiszellen der der Wirthswurzel zugekehrten Seite strecken sich innerhalb der Haustorium-Anlage radial und erfahren in radialer und tangentaler Richtung Theilungen. Die Fig. 7, Taf. XI, zeigt in Umrissskizze den Durchschnitt einer Haustorium-Anlage von

---

[1]) Ein allseitiges Entstehen der Haare kann dadurch zustande kommen, dass eine *Lathraea*-Wurzel an zwei mehr minder gegenüberliegenden Punkten gleichzeitig zur Anlage je eines Haustoriums schreitet; Fälle, die sich ausnahmsweise nachweisen lassen.

[2]) Solche Schwankungen im Bau des Wurzelstranges kommen offenbar bei einer und derselben Pflanze oft vor. Die Papilionaceen sollen tetrarche Wurzelstränge besitzen, doch fand ich wiederholt Wurzeln mit pentarchem Strang.

[3]) Rücksichtlich des Pericambiums sagt Krause von *Squamaria*, dass ein solches in zusammenhängender Schicht nicht vorhanden sei. (A. a. O., S. 8.) Der Strangquerschnitt von *Clandestina* in Fig. 5, Taf. XI, lässt, glaube ich, das Pericambium deutlich unterscheiden, und ebenso fällt es bei Fig. 6, Taf. XI, (*Squamaria*) nicht schwer, die entsprechende Zelllage aufzufinden. Spätere Entwicklungsstadien der Haustorien lassen eine Betheiligung pericambialer Zellen an seinem Aufbau mit aller Sicherheit erkennen. Fraglich ist es nur, ob bei noch undifferencirtem axilen Strang, nicht procambiale Elemente desselben selbst in die Haustorialbildung activ einzutreten vermögen?

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Clandestina; der hier nur angedeutete Wurzelstrang ist in Fig. 8, Taf. XI, ausführlich gegeben. Man kann aus der Figur gut entnehmen, welcher Antheil an der Bildung des Haustoriums der Endodermis zufällt. Die gleichen Vorgänge, welche wir bisher geschildert haben, sollen sich nach Leclerc du Sablon bei der Entstehung der *Rhinanthaceen*-Haustorien abspielen. Aehnliche Theilungsvorgänge, wie sie für die Endodermis namhaft gemacht wurden, sollen sich bald darauf auch im Pericambium einstellen. Durch fortgesetzte Theilungen in allen genannten Zelllagen wird der Haustorial-Höcker immer grösser. Lag die Parasitenwurzel einer Wirthswurzel auf, so dauern die Theilungen nicht sehr lange fort, und es wird rasch zur Bildung des Haustorialfortsatzes geschritten; andernfalls hält die Zelltheilung so lange an, bis der Scheitel der Haustorium-Anlage mit der Wirthswurzel in Contact gebracht ist. Davon erscheint auch die Gestalt des fertigen Haustoriums, vor allem die Höhe des Haustorialknopfes abhängig. Man vergleiche diesbezüglich die Figuren 9 und 10, Taf. XI, und die Tafel-Erklärung.

Vor der Bildung des Haustorialfortsatzes und während seiner ersten Ausgestaltung haben die Haare an den Flanken des haustorialen Höckers und im Umkreis seiner Unterseite den Höhepunkt der Entwicklung erreicht. In der That ist die Function dieser Haare die, zunächst die erste Befestigung der Haustorium-Anlage an der Wirthswurzel zu vermitteln, und dann den nöthigen Widerhalt während des Eindringens des Haustorialfortsatzes zu schaffen. Sie verkleben ihre Enden sehr fest mit der Unterlage, was daraus hervorgeht, dass beim Abheben der Haustorien die meisten Haare sich nicht intact ablösen, sondern zerreissen; oder es heben sich mit den Spitzen der Haare gleichzeitig Reste von verwitterter Epidermis oder Borke mit ab, wenn sich an diesen die Trichome befestigt hatten. Eine Anzahl solcher jugendlicher Haustorien auf einem Stückchen Erlenwurzel giebt Figur 11, Taf. XI, bei 5facher Vergrösserung wieder.

An ausgebildeten Haustorien hingegen sind nur Reste der Trichome, öfter aber auch solche nicht zu finden [1]). Bei *Squamaria* sind diese Haft-haare reichlicher entwickelt als bei *Clandestina.* Das wird damit zusammenhängen, dass die epidermalen Zellen an der Haustorium-Unterseite bei der letzteren in viel prägnanterer Weise zu den palissadenartig gereihten Ansatzpapillen auswachsen als bei *Squamaria,* und dass beim Ergreifen feinerer Wirthswurzeln die Ränder der Ansatzfläche sich stets zu „Zangenfortsätzen" ausbilden (vgl. Fig. 1a und Fig. 6, Taf. V), welche die Wirthswurzel zu Eindrittel, bis Einhalb und selbst Zweidrittel des Umfanges umfassen. Bei den Haustorien der *Squamaria* hingegen ist die Neigung zur Bildung solcher Zangenfortsätze selbst dann gering, wenn die Wirthswurzel im Verhältniss zum Haustorium einen kleinen Querschnitt besitzt. Wie Fig. 9, Taf. XI, zeigt, können solche, die Wirthswurzel fassende Fortsätze, auch von *Squa-*

[1]) Vgl. die übereinstimmende Angabe von Krause a. a. O. S. 15.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

maria gebildet werden; doch in anderen Fällen (Fig. 10, Taf. XI) ist auch gar keine Andeutung derselben vorhanden.

Wir haben nun die Vorgänge zu besprechen, welche zur Anlage des Haustorialfortsatzes führen. Hier sind meine Untersuchungen aus Gründen, die schon S. 359 angeführt wurden, unvollständig geblieben. Doch da die Anlage der Haustorien von *Lathraea* vollkommen mit dem übereinstimmt, was Leclerc du Sablon über die Entstehung der *Rhinanthaceen*-Haustorien mittheilt, und da mir einzelne gewonnene Präparate ein wesentlich gleiches Verhalten auch bei der Bildung des Haustorialfortsatzes gewiss erscheinen lassen, will ich hier das einfügen, was Leclerc du Sablon berichtet. Die Ventralseite der Haustorien, ausgenommen die Randzone, bleibt in der Regel frei von Hafthaaren. Die epidermalen Zellen in der Mittellinie dieser, mehr minder in Form einer Ellipse umschriebenen Contactfläche sollen sich nun quer zur Längsachse des Haustoriums und der Parasitenwurzel mächtig verlängern. Dies habe auch ich gesehen. Die gleiche Gestaltung erlangen dann auch die unter den Epidermiszellen correspondirend gelegenen Zellen einiger Schichten (vgl. die Figuren 1 u. 3, Pl. I, bei Leclerc). In diesen gestreckten Zellen der Ventralseite treten dann radiale Theilungen auf, so dass jede der gestreckten Zellen in eine quere Zellreihe, bestehend aus 5—6 Zellen, zerfällt. Drei bis vier kleinere davon gehören der kammartig vorspringenden, die Längsachse des Haustoriums in sich aufnehmenden Partie an, während sich rechts und links eine sehr gestreckte Flankenzelle anschliesst (vgl. Fig. 3, Pl. I, bei Leclerc).

Bei den meisten *Rhinanthaceen* wachsen nun die in der Kammlinie gelegenen, epidermalen Zellen allein zu Haustorialschläuchen aus, die in die Wirthswurzel eindringen und den Haustorialfortsatz darstellen. An Querschnitten (senkrecht zur Achse der das Haustorium tragenden Wurzel) durch Haustorien sieht man nur 2—3 solcher Schläuche, während Längsschnitte, welche die ganze Kammlinie an der Ventralseite des Haustoriums treffen, eine grössere Zahl derselben zeigen. Bei *Rhinanthus* aber sollen häufig die der epidermalen Zelllage untergelagerten, ähnlich getheilten Zellen mit in die Bildung des Haustorialfortsatzes einbezogen werden[1]), wenn schon das Eindringen und Fortschreiten des Haustorialfortsatzes hauptsächlich durch das Verhalten der epidermalen Zellen bedingt ist. So entsteht hier also ein massiger, aus einem Zellgewebe bestehender Haustorialfortsatz, im Gegensatz zu dem, durch ein grösseres oder kleineres Bündel von Schläuchen

---

[1]) Koch (Zur Entwicklungsgesch. der *Rhinanthaceen*. Pringsheim's Jahrb., Bd. XX. S. 7) führt den Haustorialfortsatz von *Rhinanthus* auf eine einzige epidermale Zelle zurück, die in die Wirthswurzel eingedrungen, durch später eingetretene Theilungen zum massigen Fortsatz wird. — Was ich bei *Lathraea* gesehen, lässt mir aber die Entwicklungsweise, welche Leclerc du Sablon schildert, dem wahren Sachverhalte näher kommen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gebildeten der übrigen *Rhinanthaceen*[1]). In solcher Weise, glaube ich, entsteht auch der nur noch stärkere und massigere Haustorialfortsatz der *Lathraea*-Haustorien. Die Fig. 10, Taf. XI, giebt im queren Längsschnitte die Skizze eines jungen Haustoriums der *Squamaria* mit bereits gebildetem Saugfortsatz. Die Fig. 12, Taf. XI, zeigt den Haustorialfortsatz des gleichen Präparates. Derselbe liegt eingekeilt in der (grau gezeichneten) von ihm durchwachsenen Wirthswurzel. Die Zelltheilungen lassen sich leicht mit der oben gegebenen Darstellung in Einklang bringen und zu den Figuren 3 und 5, Pl. I, welche Leclerc von *Melampyrum*-Haustorien giebt, in Beziehung setzen. Auf alle Fälle ist es vollkommen sicher, dass auch bei den *Lathraeen* die ganze Haustoriumanlage eine exogene ist[2]).

[1]) Leclerc du Sablon, a. a. O. S. 97: Dans certains cas, plusieurs assises sousjacentes à l'assise pilifère peuvent pénétrer dans la plante hospitalière. Il y a alors un véritable cône de pénétration; mais ce sont toujours les cellules de l'assise pilifère seules qui jouent le rôle d'organes d'absorption.

[2]) In manchen Fällen, wahrscheinlich dann, wenn die Entwicklung des Haustoriums auf grössere oder geringere Hemmnisse gestossen war, erscheinen an der Ventralfläche desselben die Zellen nicht quergestreckt, sondern vielfach radial getheilt und auch hier grösstentheils zu Haften ausgewachsen. (Vgl. Fig. 4. Taf. XI.) Wahrscheinlich geschieht dies, wenn entweder ein Ergreifen der Wirthswurzel durch längere Zeit nicht gelang, die ersten Haftzellen nicht zum Ziele führten und deshalb weitere gebildet wurden, um dennoch die Anheftung zu erreichen, oder wenn das Eindringen des Haustorialfortsatzes unüberwindlichen Schwierigkeiten begegnete. Leclerc du Sablon beschreibt für *Melampyrum pratense* ebenfalls eine Ausbildungsform der Haustorien, bei der die epidermale Zelllage der haustorialen Contactfläche sich vielmals radial theilt und dann die einzelnen, zu Haustorialschläuchen auswachsenden Zellen in das Substrat versenkt. So soll sich *Melampyrum* beim Befallen abgestorbener Pflanzenreste verhalten, während lebenden Pflanzen gegenüber die oben beschriebene Bildungsweise des Haustorialfortsatzes gelten soll.

Ob auch bei *Lathraea* ein solches Eindringen einzelner Haustorialschläuche, welche sich aus epidermalen Zellen der Contactfläche entwickeln, vorkommt, ist fraglich. Gesehen habe ich Derartiges nie. Ebenso erschiene es möglich, dass, wenn sich die epidermale Zelllage bei den Bemühungen, in den Wirth einzudringen, erschöpft hat, allenfalls noch die Hypodermis unter Durchbrechung der epidermalen Schicht zur Bildung eines Haustorialfortsatzes schreiten könnte. Doch habe ich auch für solches Geschehen keine Beweise.

Jedenfalls kommt es öfters vor, dass Anlagen von Haustorien, und zwar verschiedener Entwicklungsstufen, die Weiterbildung, welche sie zu functionirenden Organen ausgestalten würde, einstellen. Solche werden zu „sterilen" Haustorien, die mit Rücksicht auf die Nahrungsaufnahme dann functionslos sind, wohl aber zur Stoffspeicherung noch benützt werden können. Diese „sterilen" Haustorien erscheinen als kleinere oder grössere Anschwellungen der *Lathraea*-Wurzeln, offenbar je nachdem die Ausgestaltung zum Haustorium früher oder später eingestellt wurde. Auf diese Weise erkläre ich mir die einseitige Anschwellung einer *Squamaria*-Wurzel, wie sie Fig. 15, Taf. XI, zeigt. Die Sistirung der Haustorienbildung ist hier augenscheinlich früh eingetreten; die bereits inducirten Theilungen äusserten sich aber doch in einer aussergewöhnlichen Fortentwicklung jenes Wurzelstückes beim weiteren Dickenwachsthum. In Fig. 15, Taf. XI, ist ein anderes steriles Haustorium abgebildet. Das kugelige Gebilde entspricht ganz einem Haustorialknopf, und zwar einem der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Ausbildung des Haustorialfortsatzes kann, wie es scheint, sehr rasch verlaufen. Das in Fig. 10, Taf. XI, dargestellte Haustorium hat mit dem Fortsatz die, allerdings zarte, Wirthswurzel schon durchwachsen, und doch ist von einer Gewebedifferenzirung im Haustorialknopf, ist vom Tracheidenkopf und Tracheidenstrang, oder von den Meristemen, aus welchen sich diese gestalten, nichts zu sehen. Nur den noch procambialen Wurzelstrang, in welchem die Erstlingsgefässe angedeutet erscheinen, gewahrt man oben. In der Längsachse des Schnittes, unterhalb des axilen Stranges, finden sich etwas kleinere Zellen als an den übrigen Stellen. Sind hierdurch in dieser Region reichlicher stattfindende Zelltheilungen angedeutet, so macht im allgemeinen doch das ganze Gewebe den Eindruck der Gleichförmigkeit und Grosszelligkeit. Etwas älter, in der Differenzirung vorgeschrittener, ist das in Fig. 9, Taf. XI, dargestellte Haustorium von *Squamaria,* und etwa von gleicher Entwicklungsstufe ist das von *Clandestina,* in Fig. 6, Taf. V, abgebildete.

Halten wir uns an erstere Figur, so sehen wir, unterhalb des durch zwei parallele Linien angedeuteten Wurzelstranges, eine grau gehaltene, mit e bezeichnete Zone; an diese wieder schliesst sich eine andere (e_1), welche rechts und links durch Punktlinien von dem übrigen Gewebe abgegrenzt wurde. Diese beiden Zonen sind meristematischen, embryonalen Characters. Die obere (e) ist das Meristem, aus welchem sich der Tracheidenkopf gestaltet; es geht, wie ich glaube, aus jenen Zellen der Endodermis und des Pericambiums, welche sich bei der Anlage des Haustoriums betheiligen, hervor [1]). Das untere Meristem (e^1) verdankt seinen Ursprung fortgesetzten Theilungen der Rindenzellen und differencirt sich später aus ihm die Tracheidenplatte (der Tracheidenstrang bei *Squamaria)* und das hyaline Gewebe.

Auf weiteren Entwicklungsstufen beginnt im Anschluss an die Gefässe des Wurzelstranges die Differenzirung der Tracheen und Tracheiden des

grösseren, wie sie bei den Haustorien der *Squamaria* überhaupt vorkommen. Auch der anatomische Bau stand mit jenem der Haustorialknöpfe in voller Uebereinstimmung. Der Mangel jeder makroskopisch erkennbaren Bruchstelle, sowie die starke Rundung an der Unterseite, lassen mit Bestimmtheit schliessen, dass das Haustorium zur Zeit der Gewinnung des betreffenden Materials an keiner Wirthswurzel befestigt war. An Schnitten gewann ich bei mikroskopischer Untersuchung allerdings den Eindruck, dass an diesem sterilen Haustorium seiner Zeit jedenfalls die Anlage eines Haustorialfortsatzes stattgefunden hat, dass selber wahrscheinlich auch schon in die Wirthswurzel eingedrungen war, dann aber frühzeitig eingegangen sein muss. Wahrscheinlich geschah dies auf einer Entwicklungsstufe, in der die wesentlichen Differenzirungen, auch das Meristem zur Bildung des Tracheidenstranges (vgl. die folgenden Seiten) schon da waren. So kam es, dass der erhalten gebliebene Haustorialknopf sich in der begonnenen Art weiter ausgestaltete; sogar ein kurzer, blind endender Tracheidenstrang war in demselben nachzuweisen.

[1]) Leclerc sagt Seite 97 nur „Dans le cas du *Rhinanthus,* on peut quelquefois reconnaître sur un organe adulte ce qui provient du pericycle.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tracheidenkopfes, und gleichzeitig unterhalb desselben die des hyalinen Parenchyms. Während zu letzterem die untere Meristemzone in Fig. 9, Taf. XI, zum grösseren Theil verwendet wird, bleibt doch in der Längsachse des Haustoriums, von der Mitte des angelegten Tracheidenkopfes ausgehend und nach der Basis des Fortsatzes hinziehend, ein Meristem erhalten. Hier theilen sich die Zellen parallel der genannten Richtung, und die gleichen Vorgänge treten allmählich auch im Haustorialfortsatz ein, wieder von der Basis gegen seine Spitze vorrückend. Dieses Meristem sehen wir zum Theil in Fig. 13, Taf. XI, aus der basalen Partie eines quer durchschnittenen Haustorialknopfes von *Clandestina* dargestellt. Es repräsentirt die Anlage der Tracheidenplatte oder des Tracheidenstranges. Dass bei *Clandestina*, an den Seiten der schon differenzirten Tracheidenplatte, das Meristem durch einige Zeit hindurch thätig sein kann, wurde schon im 3. Abschnitte besprochen (vgl. Fig. 2, Taf. VI). Wie aus dem Gesagten hervorgeht, beginnen die Differenzirungen im Tracheidenkopf und schreiten von hier zur Spitze des Haustorialfortsatzes vor [1]).

Es ist hier vielleicht der Ort, noch die morphologische Werthigkeit der Haustorien zu erörtern. Giebt es Thatsachen, welche uns berechtigen, die Haustorien der *Lathraeen* als metamorphosirte Wurzeln anzusprechen? Leclerc du Sablon hat für die *Rhinanthideen* diese Frage entschieden verneint. Ich pflichte ihm hierin vollständig bei und entscheide im gleichen Sinne auch für *Lathraea*, welche ich ja für eine *Rhinanthacee* halte [2]). Letztere besitzen ein reich entwickeltes Wurzelsystem, und die Wurzeln zeigen, abgesehen vom Mangel der Wurzelhaare, einen vollständig typischen Bau. Ihre Wurzelhaube ist gut entwickelt, die Anlage der Seitenwurzeln folgt dem allgemeinen Gesetz und entsteht endogen (Fig. 16, Taf. XI). Dagegen sind die Haustorien exogene Bildungen; die ersten Theilungen, welche ihre Anlage kennzeichnen, beginnen in den Rindenzelllagen; dass sich später auch die Endodermis und die specifische Anlagestätte der Seitenwurzeln, das Pericambium, mit an ihrem Aufbau betheiligen, kann wohl kaum für ihre Wurzelnatur sprechen. Auch erfolgt die Anlage der Hausto-

---

1) Es verdient dies besondere Erwähnung. Bei dem *Orobanchen* nämlich beginnt die Differenzirung des trachealen Stranges nicht nur am Primär-Haustorium an der Spitze des Haustorialfortsatzes und setzt sich dann in die Knolle fort, sondern auch in den Secundär-Haustorien wird zuerst an der Spitze des Fortsatzes, im Anschluss an die Wirthswurzel der leitende Strang differenzirt und zuletzt erst der Anschluss desselben an den Strang der *Orobanche*-Wurzel vollzogen. (Vgl. Koch, a. a. O., Fig. 13, Taf. X., und die Tafel-Erklärung S. 376.) Hovelaque (a. a. O., S. 631) spricht das sogar direct aus: „Ultérieurement, on voit se différencier les éléments trachéens du suçoir. Cette différenciation part du bois de la nourrice et marche vers la racine support."

2) Bezüglich der Haustorien der *Lathraea* hat sich auch Hovelacque verneinend ausgesprochen. A. a. O., S. 632 sagt er: „Les suçoirs des Lathrées sont encore de simples thalles, de valeur morphologique inférieure à une racine".

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

rien ohne Beziehung zu den Xylemstrahlen [1]). Ich dächte, dass eben bei Pflanzen, welche noch typische Wurzeln in reicher Zahl besitzen, aus solchen durch Anpassung hervorgegangene Gebilde wenigstens in der Entwicklungsgeschichte diese Beziehung noch zum Ausdruck bringen würden. Ein entscheidender Beweis wird weder nach einer, noch nach der andern Richtung erbracht werden können, und die ganze Frage erscheint mir deshalb wenig fruchtbar. Immerhin ist es meinem Dafürhalten nach naturgemässer, die Haustorien der *Rhinanthaceen* für Organe sui generis zu erklären, als sie für metamorphe Wurzeln zu halten. Im physiologischen Sinn sind es Wurzeln, aber die Function entscheidet ja nicht über den morphologischen Werth. Allerdings soll durch Obiges nicht gesagt sein, dass die Haustorien sämmtlicher parasitischer Samenpflanzen im gleichen Sinne Organe sui generis seien.

VIII. Die Stellung der Lathraea im System.

Die Frage nach der richtigen Unterbringung der *Lathraea* im System fällt eigentlich nicht in den Rahmen dieser Studie; es drängt mich aber, selbe zur Sprache zu bringen.

In den älteren systematischen Werken sowie Floren wird *Lathraea* nahezu ausnahmslos zu den *Orobancheen* gerechnet [2]). Als dann im Jahre 1866 Solms-Laubach in seiner Dissertation „De Lathraeae generis positione systematica“ in bestimmtester Weise erklärte, dass *Lathraea* keine *Orobanchee,* sondern eine *Scrophularinee* sei, wurde sie wohl von einem Theil der Botaniker den letzteren angeschlossen [3]), aber durchgängig fand die Solms'sche Auffassung nicht Beachtung oder doch

---

[1]) Leclerc du Sablon, l. c. p. 113: „Tantôt les premiers cloisonnements du péricycle apparaissent vis-à-vis d'un faisceau du bois, tantôt vis-à-vis d'un faisceau du liber, tantôt dans une position intermédiaire. Sous le rapport de leur disposition, les suçoirs ne se conduisent donc pas comme des racines“.

[2]) So in Endlicher's „Genera plantarum“, Wien 1836—50, Kittel's „Taschenbuch der Flora Deutschlands“, Nürnberg 1844, Neilreich's „Flora von Wien“, 1846, De Candolle's „Prodromus“, Bd. XI, 1847, Ledebour's „Flora Rossica“, 1847—49, Grenier et Godron's „Flore de France“, 1852, Lindley's „The vegetable Kingdom“, 1853, Döll's „Flora von Baden“ 1857, Koch's „Synops. florae Germ. et Helvet.“, 1857, Borreau's „Flore du Centre de la France“, 1857. Röhling stellt in seiner nach dem Linné'schen System geordneten „Deutschlands Flora“ (Frankfurt a. M., 1833) *Lathraea* zwischen *Melampyrum* und *Tozzia*.

[3]) So von: Garcke „Flora von Nord- und Mitteldeutschland, Berlin 1871, Eichler „Blüthendiagramme“, Leipzig 1875, Gremli „Excursionsflora f. d. Schweiz“, 4. Aufl. 1881, Hooker „Flora of British India“, Part. X., 1883, Prantl „Excursionsflora f. d. Königreich Bayern“, Stuttgart 1884, Kerner „Pflanzenleben“, Leipzig 1887, Bd. I, S. 168, Potonié „Illustrirte Flora von Nord- und Mitteldeutschland“ Berlin 1889, Warming „Handbuch der systemat. Botanik“, Berlin 1890, Schwarz „Forstliche Botanik“, Berlin 1892, Bauer „Compendium der systemat. Botanik“, Wien 1892.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht Billigung[1]). In dem Resumé a. a. O. S. 41 hat Solms einige wesentliche Momente, welche ihn veranlassten, *Lathraea* von den *Orobancheen* zu scheiden, hervorgehoben. Diese Schlusssätze lauten: „Personatis parasiticis ita pertractatis, vix iam difficile est intellectu, Lathraeam in Orobanchearum tribu non recte collocari. Nam et habitu valde discrepat, et anatomica vix ulla gravioris momenti nota cum iis consentit. Modus parasitandi et structura corporis lignosi ab Orobanchis toto coelo diversi, quin ipsius ovuli fabrica ab illis differat, in quo sacculi embryonalis diverticula cellulis carentia observantur." Diese Sätze enthalten eine ganze Reihe wichtiger Momente, welche gegen eine Zusammengehörigkeit der Gattungen *Lathraea* und *Orobanche* sprechen, und die auch heute noch ihre volle Giltigkeit besitzen.

Wenn schon die Zuzählung der *Lathraea* zu den *Orobancheen* in der Mehrzahl der in letzter Note genannten Floren weniger befremden würde, so erscheint hingegen das gleiche Vorgehen in einer Reihe neuester Lehrbücher und systematischer Werke um so auffälliger. So zieht Engler in seinem „Syllabus der Vorlesungen über specielle und medic. pharm. Botanik", Berlin 1892, *Lathraea* zu *Orobanche* und vereinigt sie mit der Familie der *Orobancheae*. In Consequenz dessen scheint dann auch in der Bearbeitung der *Scrophulariaceae* für die „Natürlichen Pflanzenfamilien" von Wettstein, *Lathraea* ausgemerzt worden zu sein, während sie in der Beck'schen Arbeit über die *Orobanchaceae* einbezogen wurde. Diesem Beispiel folgen auch: Pax, in seiner 9. Auflage von „Prantl's Lehrbuch der Botanik" (Leipzig 1894), und Frank („Lehrbuch der Botanik, Leipzig 1893). In dem jüngst von den Bonner Botanikern, unter Arbeitstheilung, herausgegebenen Lehrbuche[2]), stellt Schimper *Lathraea* mit *Orobanche* zu den *Gesneraceae*. Diese Aenderung der durch Solms wohl begründeten systematischen Stellung von *Lathraea* wirkt um so verblüffender, als mir scheint, dass nirgends eine eingehendere Motivirung dafür gegeben wurde, und die Aenderung nur auf Grund eines Merkmales erfolgte, nämlich der parietalen Placentation, welche *Lathraea* mit *Orobanche* gemein hat und worin sie von den übrigen *Scrophularineen* abweicht. Hingegen hat die Solms'sche Auffassung noch von anderer Seite,

[1]) *Lathraea* wurde auch weiterhin zu den *Orobancheen* gezählt in den Werken nachstehender Autoren: Seubert „Die Pflanzenkunde", Leipzig 1867; Marsson „Flora von Pommern", Leipzig 1869; Bayer „Botan. Excursionsbuch f. d. Erzherzogthum Oesterreich", Wien 1869, Willkomm „Prodromus Florae Hispanicae", Stuttgart 1870, Bentham et Hooker „Genera Plantarum", London 1876. (Dass Hooker später in seiner „Flora of British India", *Lathraea* zu den Scrophulariaceen, resp. den Rhinanthideae, Trib. Euphrasieae, einbezog, ist aus der vorangehenden Note ersichtlich); N. J. C. Müller „Handbuch der allg. Botanik", Heidelberg 1880; Klinge „Flora von Est-, Liv- und Cur-Land", Reval 1882; Arcangeli „Compendio della Flora Italiana", Torino 1882; Simonkai „Enumeratio Florae Transsilvanicae", Budapest 1886; Beck „Flora von Niederösterreich", Wien 1893.

[2]) Jena, Gustav Fischer 1894.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf Grund breiterer, vergleichender Studien, wesentlich an Stützen gewonnen. So hat Hovelacque[1]) in seinem umfangreichen Werke an verschiedenen Stellen Thatsachen hervorgehoben, welche für die Verwandtschaft der *Lathraea* mit den *Rhinanthaceen* sprechen. Ich citire hier nur ein paar seiner zusammenfassenden Sätze. Auf S. 552 sagt er: „L'appareil végétatif des *Lathrées* a les plus grandes analogies avec celui des *Rhinanthacées*: les ressemblances sont poussées jusqu'aux plus petits détails. Là, où il semble y avoir des différences, celles-ci sont liées au mode de vie et à l'habitat souterrain des *Lathrées*. Des *Pediculaires* on passe aux *Lathrées*, par l'intermédiaire des *Tozzia*." Und in den „conclusions" mit denen Hovelacque das Kapitel über die *Orobancheen* schliesst (S. 628), heisst es wieder: „Le genre *Orobanche* . . . . , nous montre un type d'organisation tout différent de ceux des *Bignoniacées* et des *Rhinanthacées*. Il s'écarte aussi de celui des *Lathrées*, qu'on réunit souvent à la famille des *Orobanchées*."

Der einfächrige Fruchtknoten und die wandständige Placentation, welche für diejenigen, welche *Lathraea* zu den *Orobancheen* stellen, massgebend zu sein scheint, dünken mir nicht jene Wichtigkeit zu besitzen, die man ihnen beimisst. Die parietale Placentation erscheint als ein künstlich gewähltes Eintheilungsprincip, gegenüber jener Summe von Merkmalen, welche *Lathraea* mit den *Rhinanthaceen* gemein hat. Auch geht die normal centrale Placentation in monströsen Fällen häufig in parietale über. Ich habe solches s. Z. für *Digitalis grandiflora* beschrieben[2]). Es scheint die centrale Placentation aber auch nicht durchgängig für die Familie der *Scrophulariaceae* zu gelten. In der zu den *Antirrhinoideae-Gratioleae* gehörigen Gattung *Stemodia* kommen, wenn ich Wettstein[3]) recht verstehe, bei den verschiedenen Arten bald zweifächrige bald einfächrige Fruchtknoten vor, sonach centrale oder parietale Placentation. In derselben Gruppe gibt es Vertreter, die, wie *Micranthemum*, entweder Kapseln mit unvollständiger Scheidewand, die fast einfächrig erscheinen, oder, wie bei *Encopa* oder *Glossostigma*, mit sehr zarter, schwindender Scheidewand, besitzen[4]). Andererseits ist es sehr fraglich, ob die Formen der parietalen Placentation, welche bei den *Orobancheen* vorkommen, (vgl. Fig. 56, K, a—f in der Bearbeitnng dieser Familie durch G. v. Beck in den „Natürlichen Pflanzen-

[1]) Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculariées. Paris, G. Masson 1888.

[2]) Beiträge zur Pflanzenteratologie. Sitzb. der k. Akad. in Wien, I. Abth., Jahrg. 1881; S. 6 des Sonderabdruckes, Taf. I.

[3]) „Natürliche Pflanzenfamilien", *Scrophulariaceae*, S. 74 des Sonderabdruckes. „*Stemodia Linn.* Von den beiden vorigen Gattungen (*Ambulia*, *Morgania*) durch zumeist nicht verwachsene Placenten wenig verschieden, da auch verwachsene, ungeflügelte Placenten vorkommen."

[4]) Wettstein a. a. O., S. 78.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

familien“) nicht grössere Verschiedenheit zeigen, als solche zwischen parietaler und centraler Placentation obwaltet. Endlich bedenke man, ob die Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Frucht, der Wechsel in der Art der Dehiscenz, wie sie in den Gruppen der *Scrophulariaceen* auftreten, nicht ebenfalls viel weiter reichend sind, als der Unterschied zwischen parietaler und centraler Placentation! Mit andern Worten, nicht ein einzelnes Merkmal darf über die systematische Stellung entscheiden; bei nahen Verwandten kann die Anpassung gerade bei einem Organ zu colossaler Verschiedenheit führen, während in einer Reihe anderer Merkmale doch noch wesentliche Uebereinstimmung oder deutliche Beziehung wahrgenommen werden kann [1]).

Es seien deshalb hier nochmals die wichtigsten Thatsachen angeführt, welche die Zugehörigkeit der *Lathraea* zu den *Scrophulariaceen*, beziehungsweise den *Rhinanthideen* stützen und, wie ich glaube, erweisen.

1. Der Bau und die Entwickelung des Eichens, insbesondere der Embryosack mit seinen, nach der Befruchtung entstehenden, so charakteristischen Divertikelbildungen [2]). Hofmeister [3]) sagt, in einer für die damalige Zeit bewundernswerthen Arbeit: „Die Entwicklung des Eichens und des Embryo von *Rhinanthus major* und *Euphrasia officinalis* stimmt bis auf die kleinsten Nebendinge mit der von *Lathraea* überein.“ Die Embryosackdivertikel [4]) finden sich zum Theil allerdings in einem weiteren Verwandtschaftskreise vor, als ihn die *Scrophulariaceen* umfassen; immerhin sind sie gerade bei den *Rhinanthideen* am stärksten entwickelt und stimmen hier mit denen von *Lathraeea* am meisten überein. Bei den *Orobancheen* hingegen fehlt jegliche Spur derselben.

2. Der Bau und die Ausgestaltung des Embryos [5]). Der Embryo von *Lathraea* ist zwar nicht gross, und jenem von *Rhinanthus* [6]) gegen-

---

[1]) Die Frucht ist nun ganz besonders ein Organ, das der Anpassung in hohem Grade unterliegt. Wie weit in dieser Beziehung schon die nächsten Verwandten von einander abweichen können, zeigen gerade die *Lathraeen*. Man vergleiche (Heinricher, Biologische Studien an der Gattung *Lathraea*; I. Mittheilung. Sitzb. der k. Akademie der Wissenschaften zu Wien, Abth. I. 1892) wie verschiedenartig im Aufbau und in der Differenzirung, wie verschiedenartig in der Wirkung des Mechanismus die saftigen Springfrüchte von *Lathraea Clandestina* und *L. Squamaria* sind; wie ferner bei ersterer eine Reduction der Samen, bei relativ bedeutender Grösse derselben, auf mindestens 4, bei letzterer die Ausbildung einer grossen Zahl, aber kleinerer Samen, Platz gegriffen hat.

[2]) Bereits von Solms hervorgehoben.

[3]) Zur Entwicklungsgeschichte des Embryosackes der Personaten. Flora, 1851, S. 449.

[4]) W. Hofmeister, Neuere Beobachtungen über Embryosackbildung der Phanerogamen, Pringsheim's Jahrb. Bd. I.

[5]) Von Kerner betont „Pflanzenleben“, Bd. I, S. 167.

[6]) Der Embryo von *Rhinanthus*, welchen ich mir vergleichshalber ansah, ist in jeder Richtung kräftiger und sorgfältiger ausgestaltet. Nicht nur seine Cotyledonen und seine Wurzel sind weit grösser, sondern auch die Plumula ist vielmehr entwickelt. Bei *Lathraea* ist der Stamm nur durch ein kleines Höckerchen zwischen den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

über wenig entwickelt. Doch ist er in Wurzel, Cotyledonen und Stammvegetationspunkt differenzirt, steht also hoch über dem undifferenzirten, wenigzelligen Embryo von *Orobanche*. Die relative Kleinheit des Embryo findet ihre Begründung in der schärfsten Ausprägung, welche der Parasitismus bei *Lathraea* innerhalb der *Rhinanthaceen* gewinnt. *Lathraea* allein unter diesen, entbehrt des Chlorophylls vollständig. Dadurch, dass ihre Samen nur keimen, wenn die Wurzel einer geeigneten Nährpflanze in der Nähe ist[1]), wird eine weitreichende Ausgestaltung des Embryo auch mehr oder minder überflüssig. *Lathraea* bewegt sich in dieser Hinsicht auf einer Bahn, auf welcher die *Orobancheen* viel weiter vorgeschritten sind. In physiologischer Beziehung kommt hier also wohl ein analoges Verhältniss zwischen *Lathraea* und *Orobanche* zum Vorschein, das aber kein Ausdruck für systematische Verwandtschaft zu sein braucht.

3. Die Art der Befestigung des Parasiten auf der Wirthspflanze. Das Wurzelende des Embryo wird nicht zum primären Haustorium, wie bei *Orobanche*, sondern wächst zur Wurzel aus; erst secundär entstehen an dieser und ihren Verzweigungen die Haustorien, so wie bei den übrigen parasitischen *Scrophularineen*.

4. Das reich gegliederte Wurzelsystem der *Lathraeen* gegenüber dem wenig entwickelten der *Orobanchen*.

5. Das typische Verhalten in Anlage und Bau der Wurzeln der *Lathraeen*, gegenüber den in beiden Richtungen atypischen Wurzeln der *Orobanchen*. In beiden Beziehungen (4, 5) schliesst sich *Lathraea* aber wieder eng den *Rhinanthideen* an.

6. Wesentliche Verschiedenheiten im Bau der Haustorien und ihrem Verhalten bei den *Lathraeen* und *Rhinanthideen* einerseits und den *Orobanchen* andererseits.

Graf Solms hat diese Momente (3—6) wohl kurz mit den Worten: „modus parasitandi" andeuten wollen. Um der Sache mehr Nachdruck zu verleihen, schien mir ein eingehenderes Hervorheben der Dinge am Platze, und es mögen hier noch einige weitere Erörterungen an diese Punkte angeschlossen werden.

Die reiche Entwicklung des Wurzelsystems bei *Lathraea* erweisen wohl die von mir an anderer Stelle veröffentlichten Angaben und Abbildungen[2]). Der Mangel vollständiger ausgegrabener alter Stöcke liess früher

---

Cotyledonen angedeutet, bei *Rhinanthus* zeigt sich derselbe bereits mit weiteren Blattanlagen versehen. Die Länge z. B. der Embryonen von *Rhinanthus minor*, *Clandestina* und *Squamaria* beträgt 2,5, 0,77, 0,30 mm.

[1]) E. Heinricher: Die Keimung von *Lathraea*. Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft, 1894.

[2]) Biologische Studien an der Gattung *Lathraea*. Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft, XI.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die wahren Verhältnisse kaum ahnen[1]). — Bei den *Orobanchen* hingegen haben wir von der Knolle ausgehende Bodenwurzeln, die sich in der Regel nicht weiter verzweigen, sondern als Seitenorgane unmittelbar die Secundär-Haustorien bilden[2]). Diese Bodenwurzeln erreichen selten eine grössere Länge; solche von 5 cm werden schon zu den längeren gehören; über 10 cm dürften sie nie erreichen.

Die Wurzeln der *Lathraeen* sind in den wesentlichsten Momenten von vollkommen typischem Bau. Sie entstehen endogen und besitzen eine wohlausgebildete Wurzelhaube. Sie stimmen in dieser Beziehung völlig mit denen der *Rhinanthideen* überein. Ihre Haustorien vom morphologisch-histologischen Standpunkte als Wurzeln aufzufassen, haben wir, wie ich glaube, keine Berechtigung. — Bei *Orobanche* dagegen müssen wir zunächst den peripheren, nahezu oberflächlichen Ursprungsort der Wurzeln, sowohl der aus der Knolle sich entwickelnden primären, als der eventuell an letzteren sich entwickelnden secundären hervorheben. Die *Orobanche*-Wurzeln entsprechen in dieser Hinsicht mehr einem Spross. Sie werden ferner haubenlos angelegt, und erst später kann eine ausserordentlich rudimentäre Wurzelhaube zur Ausbildung kommen (vgl. Fig. 10, Taf. XI. bei Koch)[3]).

Die Wurzeln der *Lathraeen* sind mehr- und vieljährige Organe; bei

---

[1]) Hovelaque sagt a. a. O., S. 551 „Les racines des Lathrées, comme celles des Rhinanthacées, ont une assise pilifère dépourvue de poils, un faisceau à croissance secondaire faible chez la Squamaire, plus forte chez la Clandestina". Ich habe a. a. O., S. 8 erwähnt, dass ich bei *Squamaria* Hauptwurzeln von 1 cm Querschnitt beobachtete, was gegenüber dem zarten, fadenförmigen Keimwürzelchen auf ein sehr beträchtliches Dickenwachsthum hinweist. Wie so viele irrige Angaben über die *Lathraeen* hat wohl auch die citirte Hovelacque's ihren Grund in dem mangelhaften Material, das den meisten Forschern zu Gebote stand, beziehungsweise in der Schwierigkeit, mit welcher die Gewinnung eines vollkommenen verknüpft ist.

[2]) Koch sagt S. 132: „Hier handelt es sich um eine Wurzel 3. Ordnung, die bei den *Orobanchen* nicht allzuhäufig vorkommt", und auf S. 148: „Bei den *Orobanchen* haben wir somit von der Knolle ausgehende Bodenwurzeln 1. und 2. Grades, denen die Aufgabe zufällt, einen bestimmten Erdcomplex radiär wie senkrecht zu dieser Richtung zu durchwachsen und ausgiebig zu durchsetzen. Von diesen Wurzeln werden die in dem Wachsthumsbereich befindlichen Nährwurzeln meist nicht direct ergriffen. Der Angriff erfolgt durch in Folge äusserer Reize entstandene kurze Wurzelachsen, welche, den Bodenwurzeln aufgesetzt, als Befestigungsorgane betrachtet werden können, die eine Art Uebergangsgebilde zwischen Bodenwurzeln und intramatricalen Organen, den Haustorien, sind." Die Auffassung Koch's, dass das intramatricale Haustorium an einer kurzen Wurzelachse „dem Haustorialhöcker" gebildet werde, erscheint mir nicht zwingend zu sein, und wenn man Haustorialhöcker und intramatricales Haustorium als einheitliche Bildung zusammenfasst, so kommen bei den *Orobanchen* in der Regel nur Wurzeln erster Ordnung, in Ausnahmefällen auch solche zweiter Ordnung vor.

[3]) „Den wachsenden Scheitel birgt eine schwache Decke, deren partiell isolirte Zellen, wie es scheint, nach Bedarf abgeschnürt werden." Koch, S. 131.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den *Orobanchen* sterben die Bodenwurzeln, sowohl bei den annuellen, als bei den ausdauernden Arten, gegen das Ende einer Vegetationsperiode ab[1]).

Auch im Ausbau der Haustorien liessen sich, zwischen *Lathraea* und den *Rhinanthideen* einerseits und den *Orobanchen* andererseits, Unterschiede genug hervorheben. Hingewiesen sei hier nur auf die so charakteristischen Haustorialknöpfe bei ersteren, welche bei den *Orobanchen* entweder fehlen oder doch durch wesentlich abweichende Bildungen vertreten sind. Am primären Haustorium entwickelt sich der seiner Lage nach dem Haustorialknopf entsprechende extramatricale Theil des Keimfadens zur primären Knolle der *Orobanche*. Bei den secundären Haustorien finden wir an der entsprechenden Stelle eine cylindrische Bildung, die aus dem haustorialen Höcker, der kurzen Wurzelachse zweiter oder dritter Ordnung Koch's, entstanden ist. Nach Koch ist dieses Organ functionell wesentlich Befestigungsorgan, Haftorgan, „eine Art Uebergangsgebilde zwischen Bodenwurzel und intramatricalem Organ, dem Haustorium"[2]). Als Haftorgan dient allerdings auch der Haustorialknopf der Saugorgane der *Rhinanthideen*, inclusive *Lathraea*, bei diesen aber überdies auch als Speicherorgan. Letztere Aufgabe übernimmt bei den *Orobanchen* in erster Linie die Knolle, für sie hat deshalb das Haftorgan keine zweckmässige Anpassung zu erfahren gehabt.

Bei den ausdauernden *Orobanchen* werden diese Zwischenstücke, zu welchen sich die Haustorialhöcker an den Bodenwurzeln entwickeln, zum Ausgangspunkt einer ungeschlechtlichen Vermehrung, da nach dem Absterben der Bodenwurzeln die mit dem Secundär-Haustorium in der Nährpflanze zusammenhängenden Haftorgane erhalten bleiben und zur Anlage neuer Knollen schreiten können. Derartige Regenerationserscheinungen aus dem Haustorialknopf sind weder bei den *Rhinanthideen*, noch bei den *Lathraeen* bekannt.

Endlich ist auch darauf hinzuweisen, dass das Vorgehen der Saugorgane bei den *Orobanchen* ein völlig anderes ist, als bei den *Lathraeen*. Bei den *Orobanchen* sind Gewebezerstörungen in den Wirthswurzeln ausserordentlich zurücktretend[3]), hingegen wird eine organische Verwachsung zwischen den Geweben des Parasiten und des Wirthes nach Thunlichkeit hergestellt[4]). Das *Orobanche*-Haustorium geht mit möglichster Schonung der Wirthswurzel vor; die aufgehende *Orobanche* benützt häufig von der Keimung bis zur Blühreife die oft dünne Wirthswurzel, in welche sie ihr Primär-Haustorium getrieben hat, als Zuleitungsorgan für die benöthigten

[1]) Koch, S. 133.

[2]) Koch hebt S. 138 auch hervor, dass der Haustorialhöcker in ganz verschiedener Grösse an der *Orobanche*-Wurzel auftritt. „In dem in Fig. 9, Taf. X ausgedrückten Fall erhebt er sich kaum über seine Mutterwurzel; umgekehrt treffen wir ihn in andern Fällen, beispielsweise in den Fig. 5 u. 8 Taf. X gezeichneten, in ausgeprägter Form."

[3]) Koch, S. 64 u. 140. [4]) Koch, S. 67, 74, 75 etc.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Baustoffe, welche aus den assimilirenden Trieben der Wirthspflanze kommen [1]). Oft spielen, wie ich das wiederholt an *Orobanche speciosa* beobachtete, die aus der basalen Hälfte der Knolle entstehenden Wurzeln und die an ihnen eventuell entstehenden Secundär-Haustorien eine sehr untergeordnete Rolle, ja letztere sind eventuell gar nicht vorhanden, und als Aufnahmsorgan für plastische Stoffe functionirte während der ganzen Entwicklung das primäre Haustorium allein. *Lathraea* hingegen ist viel reicher an Haustorien, und diese gehen viel rücksichtsloser, unter viel eingreifenderer Zerstörung der Gewebe gegen die Wirthswurzel vor. Hier tritt die Tendenz hervor, gleich an der Einbruchsstelle in die Wirthspflanze alles als Baustoff Verwerthbare an sich zu reissen; eine Rücksicht auf möglichst langes Erhalten des angegriffenen Organs tritt nirgends zn Tage.

Noch haben wir aber den sechs bisher angeführten Momenten, welche für die Zugehörigkeit der *Lathraeen* zu den *Scrophulariaceen,* beziehungsweise *Rhinanthaceen* sprechen, drei weitere hinzuzufügen.

7. Auch die Entwicklungsgeschichte der Haustorien der *Lathraeen* vollzieht sich in den Hauptpunkten übereinstimmend mit jener der gleichnamigen Organe von *Melampyrum* und anderen *Rhinanthaceen* [2]), weicht aber von jener der *Orobanchen* in einem wesentlichen Punkte ab. (Vgl. die Anmerkung auf S. 387.)

8. Ebenso gleichen sich Anordnung und Verlauf der Gefässbündel bei *Rhinanthaceen* und *Lathraeen,* während bezüglich der *Orobancheen* massgebende Verschiedenheiten vorliegen [3]).

9. Endlich scheint mir von besonderer Tragweite auch zu sein das Vorkommen der gleichen Drüsenhaare in den Höhlen der Rhizomschuppen bei den *Lathraeen,* wie sie auch den Blättern der *Rhinanthideen* eigen sind: gestielter Köpfchendrüsen und der so eigenartigen Schilddrüsen. Von den Schilddrüsen ist bei den *Orobanchen* keine Spur zu finden.

---

[1]) „Der Schmarotzer verhält sich wie eine seitliche Auszweigung der Nährwurzel; Gefässe und Weichbaststränge beider schliessen aneinander an, die in beiden Geweben der Wirthswurzel geleiteten Stoffe können direct in den Parasiten übergeführt werden" (Koch S. 64). Eine Folge dessen ist es, dass die hinter der Insertionsstelle gelegenen, akroskopen Theile der Wirthswurzeln in der Ernährung geschädigt sind und absterben. „Der Schmarotzer schliesst dann als knollige Bildung die Nährwurzel ab." (Koch, S. 65, vgl. auch S. 146.)

[2]) Hovelacque, S. 551: „La formation des suçoirs des Lathrées se fait de la même manière que chez les Rhinanthacées." Vgl. desgleichen die Ausführungen im vorhergehenden Abschnitte.

[3]) „Le parcours des faisceaux des tiges souterraines des Lathrées est semblable à celui des Rhinanthacées." (Ebendort S. 550.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Figuren-Erklärung.

Die Figuren sind sämmtlich mit der Camera lucida entworfen und dann ausgeführt worden. Bei manchen, speciell den mehr schematisch wiedergegebenen, wurde eine Reduction der Vergrösserung ausgeführt. Die Vergrösserung ist durch die in den Klammern beigefügten Zahlen gegeben und ist bei den durch Reduction (mittelst Storchschnabels) entstandenen schematischen Bildern nur als approximative Angabe zu nehmen.

Tafel V.

Sämmtliche Figuren betreffen *Lathraea Clandestina*.

Fig. 1, a. Medianer Längsschnitt durch ein Haustorium. Die Wurzel, welche dasselbe gebildet hat, verlief parallel zur Wirthswurzel, welche im Querschnitte ebenfalls dargestellt erscheint. Das ganze Bild ist schematisirt dargestellt. (11.) St = grosse Stärkekörner, st = kleine Stärkekörner führende Rinde. Weiss gelassen sind die secundäre Rinde und das Cambium um den Tracheidenkopf, sowie das durch Bogenlinien gegen die stärkeführenden Schichten und nach unten abgegrenzte hyaline Gewebe. Im Tracheidenkopf unterscheidet man den querdurchschnittenen Wurzelstrang, dessen Gefässe durch die Ringelchen angedeutet sind. Der übrige Theil des Tracheidenkopfes und die Tracheidenplatte sind dunkel gehalten. pr. R = primäre Rinde, p = die Papillen der Ansatzfläche; dieselben halten Fragmente der Wirthswurzel-Borke (b), welche an den übrigen Partieen des Wirthswurzelquerschnittes, nach Bildung des Periderms (pe) sich abgelöst hat. Holzkörper und lebende Rinde der Wirthswurzel sind angedeutet; letztere ist weiss gelassen.

Fig. 1, b. Dasselbe Haustorium wie in Fig. 1a, bei gleicher Schnittrichtung, aber entfernt von der Medianebene längsdurchschnitten. In der Mitte der Wurzelstrang, umgeben vom Cambium und secundärer Rinde (weiss). Die grosse oder kleine Stärkekörner führenden Schichten sind gleich dargestellt wie in Fig. 1a. Im unteren Theil der Figur erkennt man die Zangenfortsätze (z) und bei h die Hervorwölbung, die sich bei medianeren Schnitten als Haustorialfortsatz in die Wirthswurzel einkeilt. (11.)

Fig. 2. Medianer Längsschnitt durch ein Haustorium. Die Wurzel, welche dasselbe gebildet hat, strich quer zum Verlauf der Wirthswurzel. w.str. = Wurzelstrang im Längsverlauf; c. s. = Cambium und secundäre Rinde; Tr. k. = Tracheidenkopf; h = hyalines Gewebe; a. p. = Ansatzpapillen; b = Borke der Wirthswurzel; die darunter liegende graue Zone bezeichnet abgestorbene Rinde (g. r.); h. f. = Haustorialfortsatz; R = lebende Rinde; H = Holzkörper der Wirthswurzel. (8.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 3. Medianer Längsschnitt durch ein Haustorium, welches in eine Weidenwurzel von 3,6 cm Durchmesser eingedrungen ist. Bemerkenswerth ist die bedeutende Länge des Haustorialfortsatzes, entsprechend der mächtigen Wirthswurzel-Rinde (R.). w = Wurzelstrang; tr = Tracheidenkopf; p = Papillen der Ansatzfläche. Die übrigen Buchstaben haben die gleiche Bedeutung wie in den vorausgehenden Figuren. (3.)

Fig. 4. Medianer Längsschnitt durch ein Haustorium und Querschnitt der schwachen Wirthswurzel, welcher dasselbe aufsass. St = Stärke führende Rinde; i = intercellulare Lücken in der Rinde des Haustorialknopfes. R = Rinde der Wirthswurzel; dieselbe ist oberhalb einer Peridermschicht abgestorben und hebt sich, grosse Lücken (l) bildend, ab. Der Holzkörper der Wirthswurzel ist durch weissen Grund und Ringelchen auf demselben angedeutet. Bemerkenswerth ist das geringe Hervortreten des Haustorialfortsatzes. (10.)

Fig. 5. Medianer Längsschnitt durch den Haustorialknopf einer Saugwarze (eines Haustoriums), das von einer der Wirthswurzel parallel streichenden Wurzel gebildet wurde. Der Schnitt ist in der Richtung des Streichens der Wurzel geführt. (Vgl. im Gegensatz hierzu den Haustorialknopf in Fig. 2.) w = Wurzelstrang; Tr. P. = Tracheiden-Platte. (10.)

Fig. 6. Junges Haustorium eines Keimlings im medianen Längsschnitte, zugleich mit dem Querschnitt der zarten Wirthswurzel. Tracheidenkopf, Tracheidenplatte und hyalines Gewebe sind noch nicht differencirt, sondern durch embryonales Gewebe (E. G.) vertreten. W. Str. = Wurzelstrang; Str. = Strang; R. = Rinde der Wirthswurzel. Der Haustorialfortsatz des Haustoriums hat schon den ganzen Strang der Wirthswurzel in zwei Theile gespalten. (20.)

Fig. 7. Schematisches Querschnittsbild der gleichen Wirthswurzel, aber entfernt von der Mittelebene des darüber aufgesessenen Haustoriums. Der Haustorialfortsatz oben noch angedeutet. Die Querschnitte der Wirthswurzel in 6 und 7 sind geeignet, die mechanische Leistungsfähigkeit des Haustorialfortsatzes zu zeigen. (20.)

Fig. 8. Theile von Haustorialhaaren. In a nur der Spitzentheil eines solchen (220), nach Eau de Javelle-Behandlung. An der Scheitelkuppe tritt eine stärkere Membranverdickung hervor. In b der grössere Theil eines solchen Trichoms (75), mit seitlichen Auswüchsen, wie solche an gewöhnlichen Wurzelhaaren so häufig vorkommen.

Fig. 9. Spitze des Haustorialfortsatzes im Längsschnitt, Holz und Rinde der Nährwurzel im Querschnitt. In der Mitte eine Tracheidenreihe. Die an den Holzkörper anstossende zeigt nicht die sonst übliche netzartige Wandverdickung, sondern zerstreute Verdickungshöcker. Die gleiche Verdickungsweise ist auch bei den die Endzelle der axilen Tracheidenreihe umgebenden Zellen angedeutet. Die Spitze des Haustorialfortsatzes hat sich unter Zerstörung des Cambiums in den Holzkörper eingefressen. Man gewahrt rechts ein zerdrücktes Gefäss, und darüber in einem Verquellungsprocesse begriffene, aber noch erkennbare Holzelemente. Th = Thyllen. An den Flanken des Haustorialfortsatzes erscheint die Rinde der Nährwurzel mehr oder minder deformirt. Die Zellen daselbst sind abgestorben, die Wandungen verholzt, häufig von geflossener, gelblicher Masse infiltrirt und überzogen. (220.)

Fig. 10. Ein Stück Rinde von einer querdurchschnittenen *Salix*-Wurzel (schematisch dargestellt) mit den Ansatzpapillen eines Haustorialknopfes, welche in den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bildern 1, 2 und 3 nur angedeutet wurden. Bei h. f. hat man sich den in die Wirthswurzel eindringenden Haustorialfortsatz zu denken. B = Borke; R = lebende Rinde der Nährwurzel. (42.)

Fig. 11. Zellkerne aus dem hyalinen Gewebe des Haustorialknopfes mit Einschlüssen, Krystalloiden. Nucleolen mit vacuolenartiger Höhlung. Aus durch Kochen in siedendem Wasser fixirtem Material. (540.)

Fig. 12. Ein Haustorialtrichom, welches offenbar verspätet zur Bildung kam und desshalb die erstarkte Cuticula der epidermalen Epidermiszelle sprengen musste. Dieselbe erscheint als Kappe an der Spitze des Trichoms. (220.)

Tafel VI.

Fig. 1—3 *Lathraea Clandestina*, Fig. 4 u. 5 *L. Squamaria*.

Fig. 1. Stück eines Weidenwurzel-Querschnittes und der Endigung eines Haustorialfortsatzes. Ueber die Orientirung geben die Jahresringe Aufschluss. Man sieht die Störungen und Zerstörungen, sowie das active Vorgehen des Haustorialfortsatzes im Holze. Rechter Hand sind einige Haustorialschläuche am weitesten vorgedrungen und haben eben den Raum, wo früher ein Holzgefäss lag, occupirt. Unterhalb dieser Haustorialschläuche erscheint das Holzgewebe in Auflösung begriffen; theils, so unmittelbar an der Grenze des haustorialen Gewebes, sind die Umrisse der Zellen nicht mehr erkennbar, theils sind diese noch wohl unterscheidbar, aber die Zellwandungen erscheinen mehr oder minder gequollen. Die Lumina zweier kleinerer Gefässe enthalten auch schon Haustorialschläuche, welche von unterhalb der Schnittfläche gelegenen Theilen des Haustorialfortsatzes in den Gefässen nach oben vorgedrungen sind. Auch eine zungenförmig vorragende Partie des Holzes im mittleren Jahresring lässt den zerstörenden Einfluss des Parasitengewebes bereits erkennen; vom massigen Theil des Haustorialfortsatzes vordringende Schläuche haben schon die Isolirung des zungenförmigen Fortsatzes vom übrigen Holzgewebe beinahe erzielt. Auch fällt in den äussersten Jahresringen, welche offenbar erst nach Invasion des Saugfortsatzes entstanden sind, an den dem Haustorialfortsatz genäherten Partien das Fehlen von Gefässen auf. R = Rinde der Weidenwurzel. (220.)

Fig. 2. Mittlere Partie aus einem Tangentalschnitt durch den basalen Theil eines Haustorialknopfes. Man sieht die Tracheidenplatte und bemerkt meristematische Theilungen rings um dieselbe. An das Meristem schliesst ein schmaler Streifen des hyalinen Gewebes; an der unteren Partie besonders ist auch ein Theil der primären Rinde noch in das Bild aufgenommen. (60.)

Fig. 3. Tangentalschnitt durch einen Saugfortsatz und die denselben umgebende Rinde einer *Salix*wurzel. In der Mitte erkennt man die Tracheidenplatte (tr). Dieselbe ist stellenweise unterbrochen, meist liegen an jenen Stellen Reste von Bastfasern der Nährwurzel, welche der Parasit nicht aus dem Wege zu räumen vermochte. b = Bastfasern und Bündel solcher in der *Salix*-Rinde. f = ein stärkeres Bündel solcher Fasern, eingekeilt im Gewebe des Haustorialfortsatzes, f_1 = eine einzelne davon abzweigende Faser. (60.)

Fig. 4. Schematische Darstellung eines Wurzel-Querschnittes von *Alnus incana*, welcher durchsetzt ist von Haustorialfortsätzen. Die todte Rinde (Borke) ist dunkel gezeichnet — die mechanischen Gewebe der Rinde schraffirt dargestellt — die lebende Rinde ist weiss gelassen. Die 3jährige Wurzel zeigt im 3. Jahresringe, sowohl in der Form desselben als in den gebil-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

deten Holzelementen — den sich geltend machenden Einfluss des Parasiten. Nur im ersten Beginn dieses Jahrringes wurden Gefässe (durch Ringelchen in der Skizze bezeichnet) gebildet. Die Intensität des Holzzuwachses äussert sich als sehr verschieden in dem welligen Verlauf der äusseren Umrisslinie dieses Jahrringes. An drei Punkten (a, b, c) erscheint sie besonders gesteigert. Es sind Orte, wo Endigungen von Haustorialfortsätzen des Parasiten nahe liegen. Bei (a) ist ein solcher Haustorialfortsatz im Längsverlauf median getroffen, bei b und c liessen sich mikroskopisch Elemente von durch den Schnitt tangirten Fortsätzen erkennen. (8.)

Fig. 5. Tangentalschnitt durch die Rinde einer Erlenwurzel mit im Querschnitt getroffenem Haustorialfortsatz (h. f.). In demselben der Tracheidenstift durch Ringelchen angedeutet. m = Rindenmarkstrahlen. (42.)

Tafel VII.

Fig. 1 *Lathraea Clandestina*, Fig. 2—7 *Lathraea Squamaria.*

Fig. 1. Medianer, radialer Längsschnitt durch den Saugfortsatz des Parasiten, und Rinde (R), sowie Holzkörper (H) der Nährwurzel. tr = die in voller Ausdehnung getroffene Tracheidenplatte. b = die als dunkle Streifen angedeuteten Bastfasern der *Salix*-Rinde, welche da und dort auch eingekeilt im Parenchym des Saugfortsatzes liegen geblieben sind. (90.)

Fig. 2. Halbschematische Darstellung eines Haustoriums im Längsschnitte und eines Theiles der Nährwurzel im Querschnitte. Im Haustorialknopf sind zu unterscheiden: die grau gehaltene primäre Rinde, der centrale Theil, der Tracheidenkopf, oben und seitlich umgeben von einer weiss gelassenen Zone, der secundären Rinde und dem Cambium. An der Unterseite des Tracheidenkopfes erweitert sich die weisse Zone und entspricht die durch bogige Punktlinien begrenzte Partie dem hyalinen Gewebe. Im Tracheidenkopf sind als Differenzirungen angedeutet: 1) Der durchziehende Wurzelstrang am Scheitel mit den querdurchschnittenen Gefässen. 2) Eine graue Zone, in welcher der Anschluss der Tracheen und Tracheiden des Haustoriums an den Wurzelstrang erfolgt und deren Verlauf durch die dunkleren Linien markirt ist. In dieser Zone finden sich auch unverholzte Elemente vor. 3) Eine aus verholzten Elementen allein bestehende Partie, welche in der Figur besonders dunkel gehalten ist, — und 4) an diese anschliessend eine Zone, in welcher die Tracheiden in rosenkranzförmige, vielfach anastomosirende Reihen angeordnet erscheinen und umgeben sind von zwischengelagerten Inseln parenchymatischer, unverholzter Elemente. Die Tracheidenreihen sammeln sich in einem axilen Tracheidenstrang, welcher sich in den Strang des Haustorialfortsatzes fortsetzt. Am Querschnitte der Nährwurzel ist die abgestorbene Borke dunkel, das mechanische Gewebe der Rinde schraffirt dargestellt. (30.)

Fig. 3. Radialer Längsschnitt durch den Haustorialfortsatz und ein Stück der Nährwurzel. H = Holzkörper, R = Rinde, B = mechanisches Gewebe, Bo = Borke. Das Bild zeigt das relativ tiefe Eindringen der Endigung des Haustorialfortsatzes in den Holzkörper und das pinselförmige Auseinandertreten der äussersten Elemente des Fortsatzes. Die Tracheiden im letzteren sind dunkel dargestellt. (30.)

Fig. 4. Stück aus dem Querschnitte einer Wurzel von *Alnus incana*. Dargestellt sind ein schmaler Streifen Rinde, das Cambium (c) und Holz. Bei h sind querdurchschnittene Haustorialschläuche der *Squamaria* vorhanden, welche den Holzkörper in longitudinaler Richtung durchwuchsen. G = Gefässe, deren Mangel im jüngeren, vom Parasiten durchzogenen Holze, auffällt. (220.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 5. Ende eines Haustorialschlauches in einem Holzgefäss. Bei a in Aufsicht, bei b von innen gesehen dargestellt. Man ersieht daraus, dass die spaltenförmigen Tüpfel einseitig behöft sind. (585.)

Fig. 6. Zwei Zellen aus einem Tangentalschnitte durch den Haustorialfortsatz, nahe seiner Endigung, sammt Inhalt. Die Zellen gehören dem zartwandigen, nicht verholzten Parenchym an, welche den Tracheidenstrang oder die Tracheidenreihen umgeben. Der feinkörnige Inhalt hat bei Fuchsinfärbung einen gelblichen Ton gezeigt, und die dunkel gezeichneten Kügelchen waren intensiv roth gefärbt. v = Vacuole. (385.)

Fig. 7. Stück eines im Holze der Nährwurzel verlaufenden Haustorialschlauches. Ein Zweig, den derselbe gebildet hat, ist an der Ursprungsstelle abgeschnitten (die kreisförmig umgrenzte Partie); im Lumen erkennt man einen dicht körnigen Inhalt. Derselbe hat sich mit Fuchsin, in den dunkler dargestellten Theilen intensiv roth, in den heller gezeichneten schwach rosa gefärbt. (385.)

Tafel VIII.

Fig. 1—7 *Lathraea Squamaria.*

Fig. 1. Stück des Querschnittes einer Erlenwurzel. h. f. = Endtheil eines Saugfortsatzes; h = Haustorialschlauch, unterhalb der Schnittebene vom Haustorialfortsatz-Ende abzweigend, dann in die Schnittebene tretend und wieder unter dieselbe abbiegend. c = Cambium. (220.)

Fig. 2. Ein gleiches Bild. Der Haustorialfortsatz (h. f.), dessen Endtheil sichtbar ist, hat hier die Rinde offenbar in schiefer Richtung durchwachsen und ist in den Holzkörper eingedrungen. An der Spitze erfolgt die Auflösung in die Haustorialschläuche, deren mehrere hier zu sehen sind. Der eine ist bis zu seiner Endigung zu verfolgen, da das Bild bei combinirter Einstellung gezeichnet ist. Wieder fällt der Mangel der Gefässe in dem von den Haustorialschläuchen durchwachsenen Holze auf. tr = Elemente des Tracheidenstranges; b = Bastfasern der Rinde. (220.)

Fig. 3. Schematisch gehaltenes Bild eines Tangentalschnittes durch die Nährwurzel und die Endigung eines Haustorialfortsatzes. Der Schnitt ist grösstentheils durchs Xylem geführt: dasselbe ist in der Skizze grau gehalten. Am rechten Rande befindet sich ein Rindenstreifen (weiss), der an Oxalatkrystallen (die dunkeln Punkte) sehr reich ist. Von dem zusammenhängenden Gewebe der Endigung des Haustorialfortsatzes gehen nach allen Richtungen die weiten und langen Haustorialschläuche aus und durchwachsen in verschiedenen Richtungen das Holz der Nährwurzel. (30.)

Fig. 4. Radialschnitt durch eine kleine Partie des jüngsten Holzzuwachses einer Erlenwurzel, mit dem queren Durchschnitt eines in tangentaler Richtung gewachsenen, mächtigen Haustorialschlauches der *Squamaria.* (385.)

Fig. 5 u. 6. Umrisszeichnungen von Haustorialschläuchen. In Fig. 5 ein ganzer kurzer Schlauch, der sich bei a vom zusammenhaltenden Gewebe des Saugfortsatzes abgezweigt hat. Bemerkenswerth ist die undulirte Begrenzung an der einen Seite. In Fig. 6 die gabelig getheilte Endigung eines Schlauches. Innerhalb angedeutet der contrahirte Plasmaschlauch. (125.)

Fig. 7. Ein Stück der Wand und des Inhaltes einer primären Rindenzelle eines Haustorialknopfes. In einer localisirten Plasmaansammlung liegt der Zellkern umgeben von Plastiden. Letztere sind auch zerstreut an andern Punkten der Zelle zu finden, und liegt auch in der Figur rechts eine der Wand an. (540.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel IX.

Fig. 1—10 *Squamaria*. Fig. 11—13 *Clandestina*.

Fig. 1. Partie aus dem Radialschnitt einer Erlenwurzel und eines Theiles der Endigung eines Haustorialfortsatzes. Man sieht das schlauchartige Auswachsen der peripheren Elemente des Fortsatzes und ihr Auseinanderweichen. Deutlich tritt das active Vordringen in das Holz, das glatte Perforiren seiner Elemente hervor. (175.)

Fig. 2. Stärkebildner mit schwanzartigen Anhängen aus der primären Rinde des Haustorialknopfes. (1010.)

Fig. 3. Stärkebildner. In a erscheint das Stärkekorn von der Plastide völlig umschlossen; bei b, c, d, e sieht man den Stärkeeinschluss nur im Contact mit der Plastide. Offenbar wurden die Plastiden durch die Quellung der Stärke, welche beim Fixiren durch siedendes Wasser eintrat, gesprengt, und erklären diese Bilder die Entstehung jener, wie sie Fig. 2 darstellt. (1010.)

Fig. 4. Phosphatkugeln in den Zellen, welche inselartig zwischen den Tracheidenreihen im untersten Theil des Tracheidenkopfes eingesprengt erscheinen. a) Eine Zelle mit einer einzelnen grösseren Phosphatkugel, bei hoher Einstellung dargestellt. An der Wand sieht man in einer Protoplasma-Ansammlung den Zellkern. b) Nur der abgehobene Protoplasmaschlauch einer Zelle ist dargestellt, die Zellmembran ist nicht gezeichnet. Eine grössere Zahl kleinerer Phosphatkugeln war hier ausgeschieden; die einen sind bei hoher (die dunkeln), die andern bei tieferer Einstellung dargestellt. (540.)

Fig. 5. Stärkekörner aus dem Haustorialknopf. In a 4 Körner mit innerer, mit Jod sich bläuender Stärke, welche überlagert ist von solcher, die mit Jod sich schwer und nur gelblich, mit Jodjodkalium rothbraun färbt. (420 u. 585.) In b ein Stärkekorn, von dessen Kern Sprünge ausstrahlen. Es gehört der in den Haustorialknöpfen herrschenden, mit Jod sich nicht bläuenden Stärke-Modification an. (1010.)

Fig. 6. Plastiden (Leukoplasten) aus der primären Rinde des Haustorialknopfes nach beginnender Zersetzung; aus Schnitten durch frisches Material. Die Körnchen an der Peripherie entsprechen den dabei auftretenden orange gefärbten Tröpfchen oder Körnchen. (1010.)

Fig. 7. Ein Paar Zellen aus den Tracheidenreihen des untersten Theiles im Tracheidenkopfe. Die Tracheiden sind angeschnitten oder durchschnitten und lassen die in grosser Zahl vorhandenen Stärkekörnchen erkennen. (420.)

Fig. 8. Eine Zelle aus dem hyalinen Gewebe des Haustorialknopfes. Man erkennt den reichen körnigen Inhalt und die besonders an zwei Seiten beträchtliche Quellung der Membran. (340.)

Fig. 9. Partie aus einem in das Holz der Wirthspflanze eingedrungenen Haustorialschlauch; man sieht von innen auf die untere Wandung des Schlauches und die spaltenförmigen, behöften Tüpfel. (585.)

Fig. 10. Ein in der Nähe seines Ursprungs durchschnittener Haustorialschlauch, aus einem Tangentalschnitt durch den Haustorialfortsatz, mit dem zu einer starren Masse klumpig geformten Inhalt, der am Präparate gelblich gefärbt erschien.

Fig. 11. Drei peripherische Zellen (h) eines Haustorialfortsatzes, aus einem radialen Längsschnitte durch denselben herausgezeichnet. Dieselben grenzen an eine stark lichtbrechende, gummöse, im Präparat gelbliche Masse, welche wohl aus den Membranen verflüssigter, verholzter Zellelemente stammt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In ihr erscheinen mehrfach Risse und Sprünge, auch umhüllt sie Inhaltsreste von Zellen, Krystalldrusen u. dgl. Daran grenzen Zellen, deren Umrisse noch erhalten sind, die aber von den umgebenden mehr oder minder isolirt liegen, aber ebenfalls von der gummösen Masse umflossen sind und deren eine Stärke führt. An diese endlich schliesst noch vom Parasiten kaum in Mitleidenschaft gezogenes Rindenparenchym der Wirthswurzel an. (62.)

Fig. 12. Querschnitt durch eine *Salix*-Wurzel; aufsitzend derselben der Basaltheil eines Haustoriums. Letzterer ist im Längsschnitte, entfernt von der Mediane, getroffen. (Den medianen Längsschnitt zeigt in schematischer Ausführung Fig. 6, Tafel V.) Die Fig. zeigt das Auswachsen der epidermalen Schicht theils zu den Ansatzpapillen, (die rechter Hand alle zu sehen sind), theils, soweit sie der Achse nahe liegen, zu den Elementen des Haustorialfortsatzes. Von den letzteren ist an diesem Schnitte nur eine einzige Zelle getroffen. Str = Strang der Wirthswurzel, R = Rinde derselben.

Fig. 13. Ein Paar Zellen von der Oberfläche eines ausgewachsenen Haustorialknopfes. Sie gehören der die Epidermis ersetzenden Hypodermis an und zeigen starke tangentale Streckung und reichlich radiale Theilung. (220.)

Tafel X.

Fig. 1—4 *Squamaria*. Fig. 5—10 *Clandestina*.

Fig. 1. Einer der Haustorialschläuche der Fig. 9, Tafel VIII, bei stärkerer Vergrösserung, während seines Verlaufes im Holze der *Alnus*-Wurzel ausführlicher dargestellt. (220.)

Fig. 2. Stück eines Querschnittes durch eine *Alnus*-Wurzel. Die Rinde ist grau gehalten, die mechanischen Bündelchen derselben schraffirt dargestellt. Alle weissen Inseln in der Rinde sind haustoriales Gewebe der *Squamaria*. Deutlich tritt die Stauung derselben vor der Ringzone, welche aus mechanischen Bündeln besteht, hervor, die eben zur Bildung der „Haustorialpolster“ führt. (10.)

Fig. 3. Ein gleicher Schnitt. Derselbe zeigt, wie der Haustorialfortsatz der *Squamaria* vor dem mechanischen Gewebe anfänglich sich staute, dann aber durchzubrechen vermochte. Er erscheint ferner hier, was nur ausnahmsweise vorkommt, in mehrere Zweige gespalten, von denen zwei gesondert den Holzkörper der Wirthswurzel erreichen. Die Rinde der letzteren ist, soweit sie aus lebenden Zellen besteht, hellgrau gehalten; abgestorbene Partien sind dunkel, die Borke noch dunkler dargestellt. (10.)

Fig. 4. Querschnitt durch die Rinde (R.) einer Erlenwurzel, mit der im medianen Durchschnitt getroffenen Eintrittsstelle eines Haustorialfortsatzes (h. f.). In ausgeprägter Weise tritt die Stauung vor den Bastfasergruppen (b), welche zur Bildung eines „Haustorialpolsters“ führt, hervor. Im haustorialen Gewebe sieht man den Tracheidenstrang angedeutet. Die Borke ist schraffirt, die dunkeln Streifen in der innern Rindenpartie sind die Rindenmarkstrahlen (m), welche sich durch Stärkereichthum vor dem übrigen Rindengewebe auszeichnen. (20.)

Fig. 5. Querschnitt durch eine *Salix*-Wurzel mit eingedrungenem, im Längsschnitt getroffenem Haustorialfortsatz (h. f.) der *Clandestina*. Borke und abgestorbene Rinde sind dunkel dargestellt. Man sieht das Auskeilen des 2. Holzringes in der Nähe der Endigung des Haustorialfortsatzes. M = Mark. (10.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 6. Querschnitt durch eine reichlich von Haustorien befallen gewesene Weidenwurzel und den im Längsschnitt getroffenen Haustorialfortsatz (h. f.), Man sieht die starken Störungen und Zerstörungen im Holze. Der zweite Holzring ist links sehr schwach, offenbar in Folge der Einwirkung eines in der Nähe eingedrungen gewesenen Haustoriums. Derselbe Jahresring ist oben blossgelegt und zum Theil in Zersetzung begriffen, was durch dunkle Grundirung angedeutet wurde. Hier war ein anderes Haustorium gewesen, von dem Reste noch nachweisbar waren. Der dritte Holzring kommt kaum in einem Drittel des Umkreises zur Ausbildung, und schon hat ihn hier ein neuer Haustorialfortsatz erreicht. Die abgestorbene Rinde (Borke) ist dunkel gezeichnet, die mechanischen Gewebecomplexe durch Schraffirung hervorgehoben. (10.)

Fig. 7. Querschnitt durch eine Weidenwurzel mit im Längsschnitt getroffenem Haustorialfortsatz der *Clandestina*. Die dunkeln Inselchen in der Rinde (r) sind Bastfaserstränge. Das Eindringen des Haustoriatfortsatzes in das Holz reicht hier besonders tief und in den Jahresringen treten starke Unregelmässigkeiten hervor. Der, in der Skizze links von der Endigung des Haustorianortsatzes als letzter Jahresring gezeichnete, besteht eigentlich aus zwei Jahresringen, was aber in Folge undeutlicher Abgrenzung derselben bei schwachen Vergrösserungen nicht hervortritt. Bei stärkerer Vergrösserung giebt die Endigung dieses Haustorialfortsatzes Fig. 1, Taf. VI. Dort tritt auch das abnorme, gefässlose Holz besser hervor, das in der Skizze Fig. 7 im letzten Jahresring nur durch Weglassen der Ringelchen angedeutet erscheint. (6.)

Fig. 8. Stück einer starken *Salix*-Wurzel im Querschnitt. Wo die Holzringe unterbrochen erscheinen, fanden sich abgestorbene Rinde und vor allem Reste eines ausgefaulten Haustorialfortsatzes (dunkel gehaltene Partie). Das Gewebe desselben ist schon zum Theil zerfallen, so dass Lücken (weiss) entstanden sind. In der lebenden Rinde sind die Bastfasergruppen durch schraffirte Inselchen angedeutet. Auffallend ist die offenbar nach dem Eindringen des Saugfortsatzes eingetretene Verminderung der Jahreszuwächse; die undeutliche Abgrenzung der Jahresringe wird daraus ersichtlich, dass linker Hand noch vier solchec untersheidbar waren, rechter Hand nur zwei. Der letzte Jahresring schloss ferner, was in der Skizze nicht ausgedrückt wurde, ohne charakteristisches Herbstholz ab, obwohl die Ausgrabung der betreffenden Wurzel im November vorgenommen worden war. (10.)

Fig. 9a u. 9b. Intercellularräume (i) aus dem hyalinen Gewebe nahe der Tracheidenplatte. 9a ein solcher querdurchschnitten; eine mit Fuchsin oder Gentiana-Violett sich färbende Substanz kleidet denselben nur zum Theil aus. 9b: in einen quer durchschnittenen Intercellularraum mündet ein im Längsverlauf gesehener ein. Die Intercellularräume sind ganz erfüllt mit der tingirten (in der Zeichnung schwarzen) Masse. (540.)

Fig. 10. An den Grenzkanten von Zellen verlaufende Intercellularräume, erfüllt von der tingirten Substanz. Aus dem gleichen Präparate wie Fig. 9. (540.)

Tafel XI.

Sämmtliche Figuren betreffen ***Squamaria***, nur 5, 7, 8 u. 13 *Clandestina*.

Fig. 1. Anlage eines Haustoriums, als locale Anschwellung der Wurzel hervortretend. (15.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 2. Aehnliches, um geringes älteres Stadium im medianen Längsschnitt skizzirt. Angedeutet ist der procambiale Wurzelstrang und die an der Basis der Haustorialanschwellung gebildeten Hafthaare. (15.)

Fig. 3. Ungefähr die gleiche Entwicklungsstufe eines Haustoriums von der Ventralfläche gesehen. An der basalen Partie des haustorialen Höckers, oder von der Wurzel (rechts) unmittelbar neben diesem, entspringen die Hafthaare. (15.)

Fig. 4. Skizze des Längsschnittes durch eine etwas ältere Anlage eines Haustoriums, gegenüber dem in Fig. 3. Angedeutet ist der Wurzelstrang; die Hafthaare sind hier in ungewöhnlicher Weise dem Scheitel des haustorialen Höckers genähert. (15.)

Fig. 5. Sich differencirender Strang einer *Clandestina*-Wurzel, in jenem Zeitpunkte, da meist die Anlage der Haustorien stattfindet. Man sieht eine durch die Caspary'schen Punkte deutlich erkennbare Endodermis, kann eine pericambiale Zelllage und im procambialen Bündel die beiden Erstlingsgefässe unterscheiden. (220.)

Fig. 6. Querschnitt durch ein Haustorium, von beiläufig der Altersstufe des in Fig. 3 abgebildeten. Der Schnitt ist in der Richtung der in dieser Figur gezeichneten Pfeile geführt. Man unterscheidet: Die Epidermis mit den Hafthaaren, die an der der Wirthswurzel zugekehrten Seite entspringen, die Hypodermis und zwei Rindenzellenlagen. In diesen treten an den mit 3 und 4 bezeichneten Stellen tangentale Theilungen ein; es sind die Zelltheilungen, die das erste Hervortreten der haustorialen Anlage zur Folge haben. Endodermis und Pericambium, ebenso die Erstlingsgefässe im procambialen Strang, sind ebenfalls zu erkennen, obschon die Endodermis weniger scharf hervortritt als etwa in Fig. 5. (220.)

Fig. 7. Skizze eines medianen Querschnittes durch eine Haustorium-Anlage von *Clandestina*. Die Lage des procambialen Stranges ist angedeutet und es wird ersichtlich, wie durch einseitige Zunahme des Rindengewebes an der der Wirthswurzel zugekehrten Seite die erste Anlage des Haustoriums zustande kommt. An den Flanken der Contactfläche des jungen Haustoriums sind die Hafthaare angedeutet. (15.)

Fig. 8. Der Strang und die umgebende Endodermis aus voriger Figur in ausführlicher Darstellung. Es treten hier die Vergrösserung der Endodermiszellen, sowie die in ihnen auftretenden Theilungen deutlich hervor, und so der Antheil, welchen die Endodermis an der der Wirthswurzel zugekehrten Seite am Aufbau der Haustorialanlage nimmt. (540.)

Fig. 9. Medianer Längsschnitt durch ein junges Haustorium, das bereits den Haustorialfortsatz in die Wirthswurzel (w) versenkt hat. Das im Längsverlaufe getroffene Gefässbündel der Parasitenwurzel ist durch feine punktirte Linien angedeutet. e u. e_1 sind embryonales Gewebe; aus ersterem geht der Tracheidenkopf, aus letzterem der Tracheidenstrang und das hyaline Gewebe hervor. Auch sind am Haustorialknopf „Zangenfortsätze" vorhanden, welche die Wirthswurzel umfassen. (25.)

Fig. 10. Medianer, querer Längsschnitt durch ein junges Haustorium, das seinen Haustorialfortsatz bereits durch die ganze schwache Wirthswurzel (w) getrieben hat. Es ist jünger als das in Fig. 9 dargestellte; die Meristeme, welche Tracheidenkopf, Tracheidenstrang und hyalines Gewebe liefern, sind noch nicht gebildet. Im Haustorialknopf tritt nur der procambiale Wurzelstrang als besondere Differenzirung hervor. Zangenfortsätze kamen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hier nicht zur Ausbildung. Auffallend ist die gestreckte Gestalt des Haustorialknopfes, welche sich dadurch erklärt, dass die *Lathraea*-Wurzel zur Zeit der Anlage des Haustoriums nicht in directem Contact mit der Wirthswurzel war. Man beachte, dass der Abstand des Wurzelstranges von der Basis des Haustorialfortsatzes in Fig. 9 nur ungefähr halb so gross ist, als in Fig. 10, obwohl letztere bei geringerer Vergrösserung wiedergegeben ist. (20.)

Fig. 11. Stück einer Erlenwurzel, auf welcher sich eine Gruppe von *Lathraea*-Wurzeln mit jungen Haustorien befindet. Letztere zeigen die zu dieser Zeit in reicher Fülle vorhandenen Hafthaare. (5.)

Fig. 12. Der Haustorialfortsatz des in Fig. 10 skizzirten Haustorium-Längsschnittes bei stärkerer Vergrösserung. Rechts und links die grau gehaltene, zerspaltene Wirthswurzel. (110.)

Fig. 13. Partie aus dem basalen Theil eines queren, medianen Längsschnittes durch den Haustorialknopf eines *Clandestina*-Haustoriums. In demselben war die Differenzirung der ersten Tracheiden des Tracheidenkopfes eben vollzogen. Unterhalb desselben war ein Meristem (m) vorhanden, aus welchem später die Tracheidenplatte hervorgeht. Ein Stück dieses Meristems zeigt die Figur. (110.)

Fig. 14. Kleines Wurzelstück, welches nach unten ein kugliges, steriles Haustorium trägt. Auch auf der gegenüberliegenden Seite war ein Haustorium entwickelt, wie der nach oben vorragende Höcker zeigt. (2.)

Fig. 15. Wurzelstückchen mit einer Anschwellung, welche wahrscheinlich auf die Anlage eines Haustoriums zurückzuführen ist, dessen weitere Ausbildung frühzeitig, aus irgend einem Grunde, sistirt worden sein dürfte. (Nat. Gr.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Inhalts-Uebersicht.

Seite.

I. Die Untersuchungen früherer Forscher 315
II. Das Untersuchungs-Material 320
III. Der anatomische Bau der Haustorien von *Lathraea Clandestina* 323
IV. Der anatomische Bau der Haustorien von *Lathraea Squamaria* 332
V. Die Inhaltsstoffe der Haustorien.
A. *Lathraea Clandestina* 342
B. *Lathraea Squamaria* 349
VI. Das Eindringen der Haustorien in die Wirthswurzeln, ihre Einwirkungen daselbst und die Schädigung der Wirthspflanzen 359
VII. Zur Entwicklungsgeschichte der Haustorien 379
VIII. Die Stellung der *Lathraea* im System 388
IX. Tafelerklärung 396

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 1a

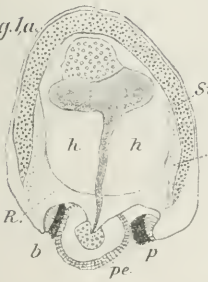


Fig. 1b

Fig. 2.

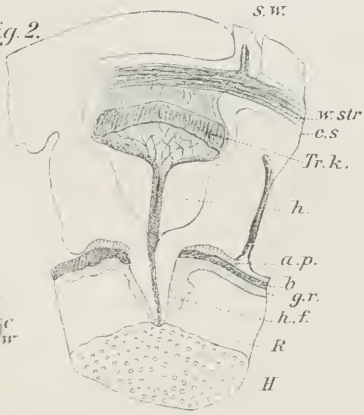


Fig. 3.

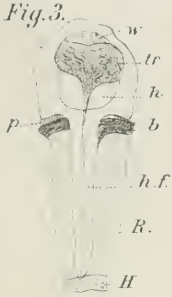


Fig. 5.

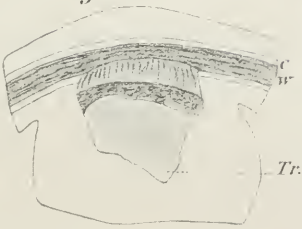


Fig. 8.

Fig. 6.

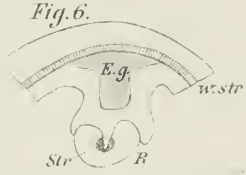


Fig. 7.

Fig. 10.

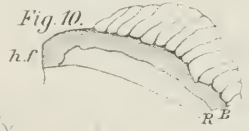


Fig. 4.

Fig. 9.

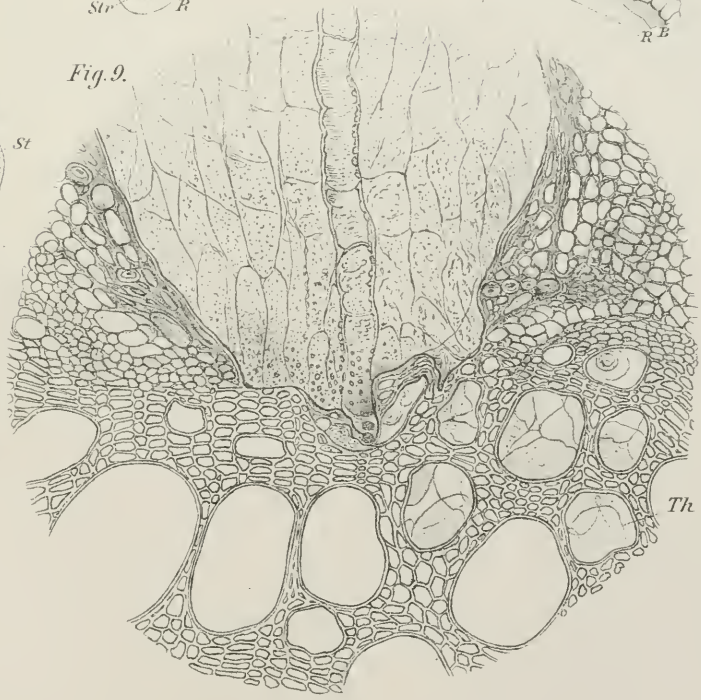


Fig. 11.

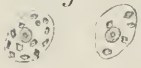


Fig. 12.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 1.

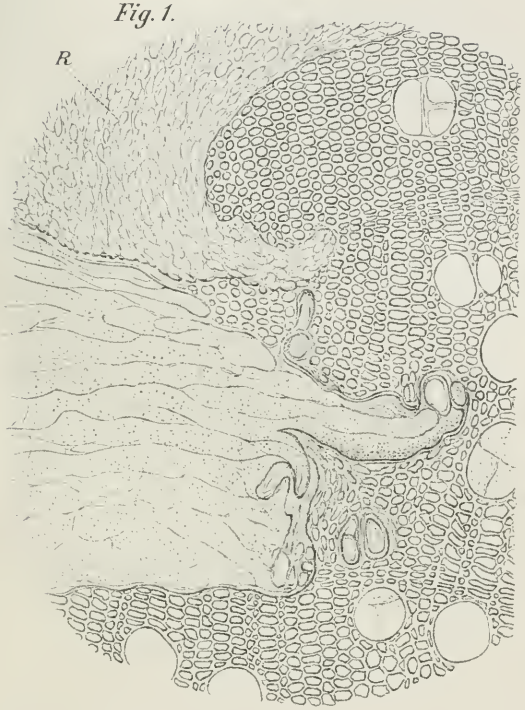


Fig. 3.

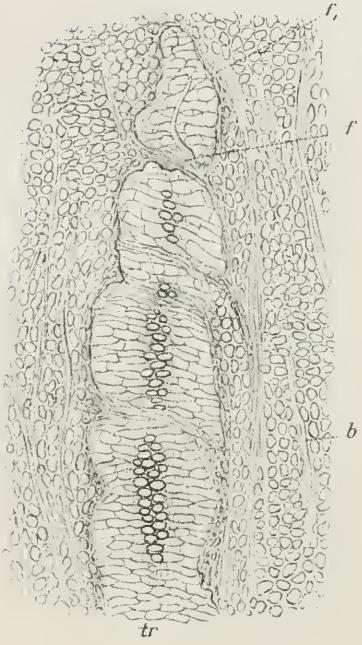


Fig. 2.

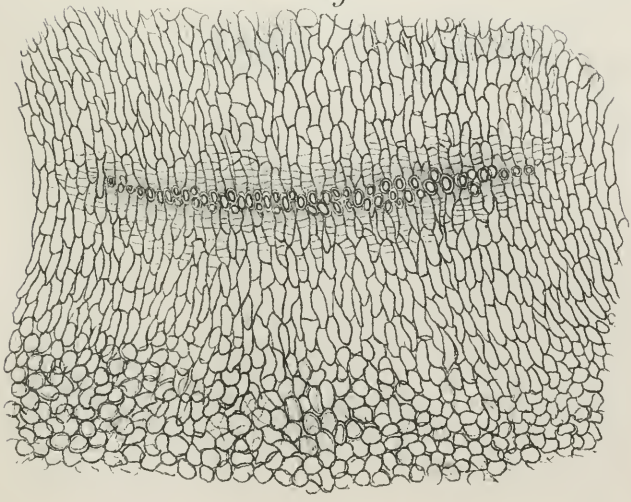


Fig. 4.

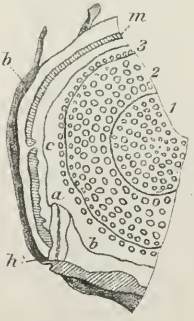
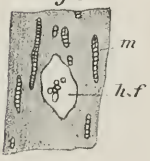


Fig. 5.



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 1.

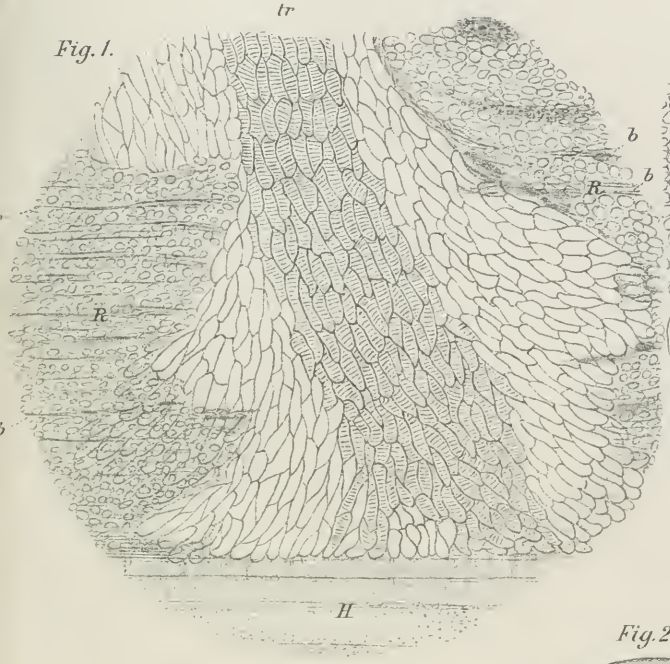


Fig. 4.

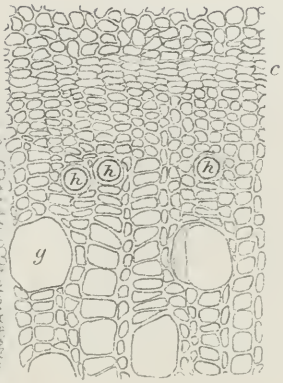


Fig. 6.

Fig. 2.

Fig. 3.

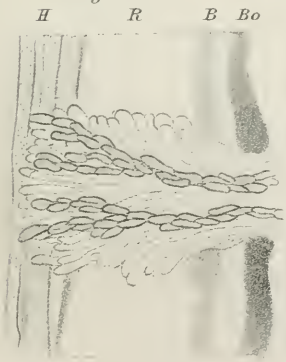
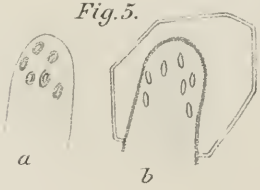


Fig. 7.

Fig. 5.



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 1.

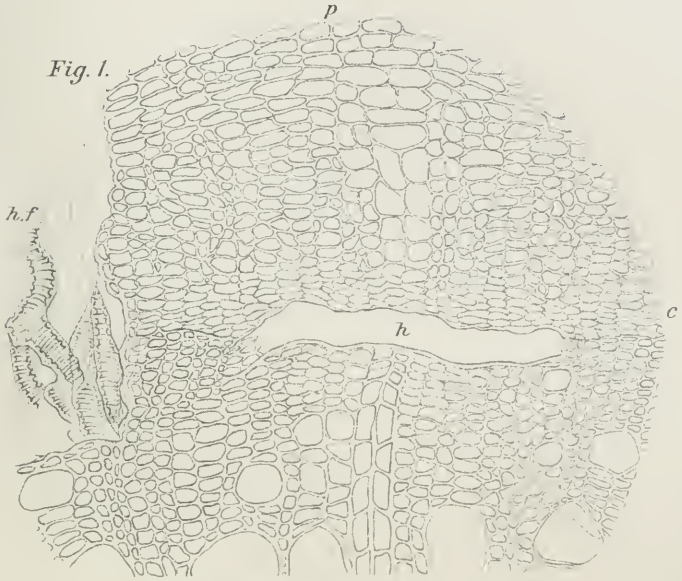


Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 2.

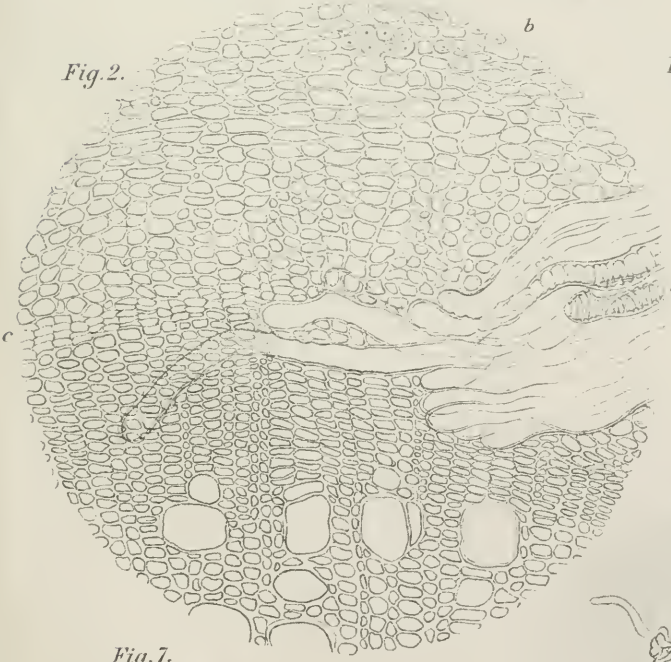


Fig. 4.

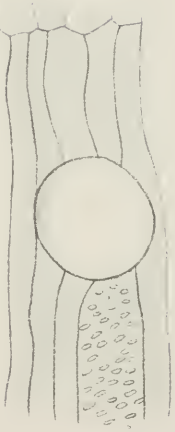


Fig. 3.

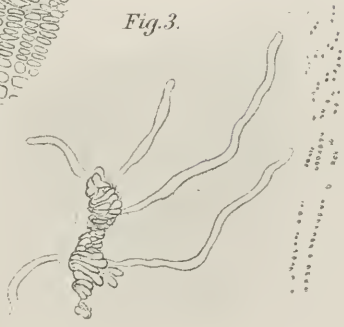


Fig. 7.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

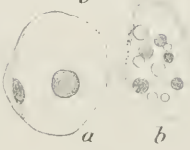


Fig. 5.

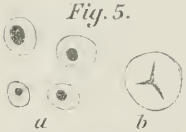


Fig. 7.

Fig. 9.

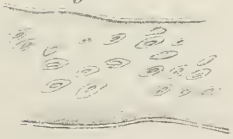


Fig. 8.

Fig. 6.

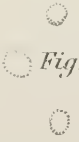


Fig. 13.

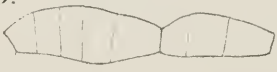


Fig. 10.

Fig. 12.

Fig. 11.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 2.

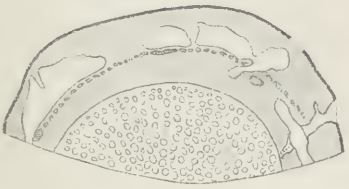


Fig. 1.

Fig. 3.

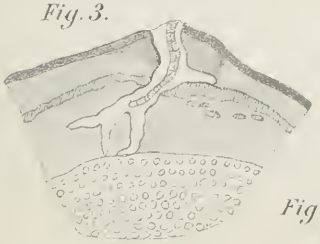


Fig. 10.

Fig. 5.

Fig. 9.

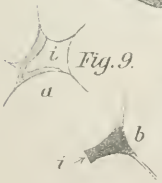


Fig. 4.

Fig. 8.

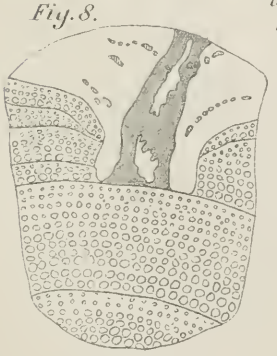


Fig. 6.

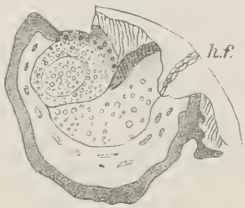


Fig. 7.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 11.

Fig. 2.

Fig. 14.

Fig. 6.

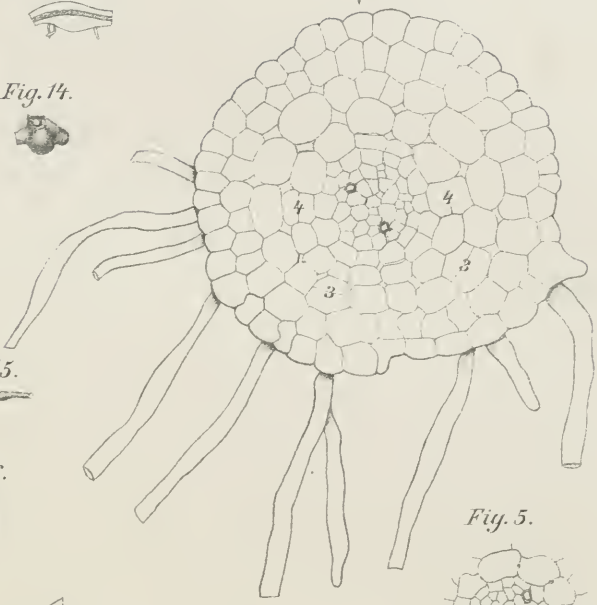


Fig. 1.

Fig. 3.

Fig. 15.

Fig. 4.

Fig. 16.

Fig. 5.

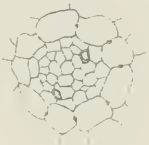


Fig. 12.

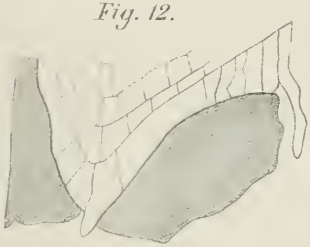


Fig. 8.

Fig. 13.

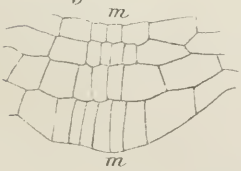


Fig. 10.

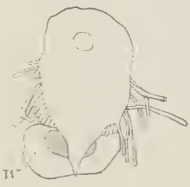


Fig. 9.

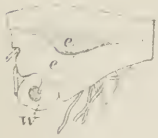


Fig. 7.