

26. Ludwig Koch: Untersuchungen über die Entwicklung der Orobanchen.

(Vorläufige Mittheilung.)

Eingegangen am 20. April 1883.

Die Samen der *Orobanchen* keimen nur im Anschluss an die Wurzel einer geeigneten Nährpflanze. Auf Fliesspapier, Asbest etc. ausgesät, zeigen sie — die Keimfähigkeit wurde durch gleichzeitig und unter normalen Bedingungen eingeleitete Culturen festgestellt — keine Keimung. Gleiches Resultat wird erzielt, wenn man mit Asbest umhüllte, in durch Drahtnetze verschliessbare Glasröhren gebrachte Samen in humusreiche Erde eingräbt und monatelang feucht hält, oder an Stelle von Asbest direkt humose Erde verwendet. Die Samen werden somit weder durch lösliche organische Stoffe, noch durch die Berührung mit todtem organischen Material zur Keimung gebracht.

Bei allen diesen Versuchen bleiben die Körner frisch erhalten. In Bezug auf Embryo und Endosperm gleichen sie erst kürzlich gesättem Material. Selbst ein halbjähriger Aufenthalt in feuchter Erde vermag, wie die nachträgliche Beipflanzung von Nährgewächsen zeigte, die Keimfähigkeit nicht zu zerstören.

Lässt man im wasserdampfgesättigten Raum Nährwurzeln gegen die schon Monate lang erfolglos auf Fliesspapier etc. gesäten Samen wachsen, so erfolgt Keimung. Gleiches ist der Fall, wenn man auf die gesäuberte Hauptwurzel in Sägemehl erzogener Nährpflanzen (*Vicia Faba* für *Orobanche speciosa*) den Samen gibt, mit Asbest umhüllt und die Pflanze 8—14 Tage in Erde bringt. Bei beiden Versuchen erweist sich indessen die Zahl der gekeimten Körner, gegenüber den nicht gekeimten, als keine sehr beträchtliche. Es scheint, dass auch unter sonst günstigen Bedingungen nur eine successive Keimung stattfindet. Für unsere Pflanze würde eine solche nicht ohne Bedeutung sein. Indem sie der gleichzeitigen Ansiedelung einer grösseren Zahl von *Orobanchen* auf einer Nährwurzel vorbeugt, wirkt sie einer frühzeitigen Erschöpfung der letzteren entgegen und sichert somit die ersten Entwicklungsstadien des Parasiten, welcher während dieser noch nicht zur Ergrüfung neuer Nährwurzeln befähigt ist. Culturen unter normalen Verhältnissen unterstützen die Annahme einer successiven Keimung. Selbst auf Wurzeln von Nährpflanzen (Hanf, Tabak mit *Orobanche ra-*

mosa), welche bereits den blühenden Schmarotzer tragen, sind meist noch die jüngeren und jüngsten Entwicklungsstadien der *Orobanche* zu finden.

Bei der Keimung verharret das keine morphologische Differenzirung zeigende Plumulaende des kleinen Embryo im Endosperm des Samens, während aus diesem die radiculare Hälfte mit ihrer der Wurzelhaube entbehrenden Spitze herauswächst. Aus ihr entwickelt sich der sehr dünne, fadenförmige Keimling. Auf im dampfgesättigten Raum gezogenen Nährwurzeln wuchs derselbe wohl, drang aber, der abnormen Keimbedingungen wegen, nicht ein. Seine Gesammtlänge betrug etwa 2 mm. Da in diesem Falle das gesammte Nährmaterial des Endosperms aufgebraucht wurde, so dürfte dieses Mass als Maximalgrösse zu bezeichnen sein. In Erde entwickelte *Orobanchenkeimlinge* erreichten im Durchschnitt eine Länge von 1 mm. Diese Grössenverhältnisse stehen ganz im Einklang mit der oben angeführten Eigenschaft des Samens, nur im Anschluss an eine Nährwurzel zu keimen¹⁾. Eine selbständige erste Entwicklung, etwa nach Art der *Cuscuten*, würde, wenn anders nicht der allergrösste Theil der Samen den Anschluss an einen Wirth verfehlen und somit zu Grunde gehen soll, ein weitaus wachsthumsfähigeres Keimgebilde voraussetzen.

Solange das letztere noch ausserhalb der Nährwurzel wächst, bleibt an seiner Spitze der epidermale Abschluss erhalten. Unter der Epidermis liegen hier drei bis vier Initialzellen, welchen reifenförmig und unter gleicher Zellenzahl ein Füllgewebe unterstellt ist, dessen zunächst kurzgliedrige Elemente nach und nach in sehr gestreckte Formen übergehen. Diese führen einen wasserhellen Inhalt, jene ein dichteres Protoplasma.

Im Verlaufe des Wachsthums beschreibt der Keimling wellenförmige Biegungen. Seine Spitze wird gegen die Nährwurzel gestellt; es erfolgt hier der Eintritt, nachdem papillöse Auswüchse der Epidermis des Parasiten diesen angebahnt haben. Ohne dass auffälligere Störungen in dem Nährorgan bemerkbar wären, liegt in seiner Rinde ein Stück des fadenförmigen Keimgebildes, das entweder in das Centrum der Wurzel dringt oder deren Gefässstrang tangirt, um zwischen ihm und dem Weichbast hindurchzugehen und mit dem Eintreten in den der Eingangsstelle des Schmarotzers entgegengesetzten Rindentheil zu enden. In beiden Fällen wird eine organische Ver-

1) Es ist nicht anzunehmen, dass die Samen bei ihrer Kleinheit ruhig im Boden liegen bleiben und erst durch gelegentliches Vorbeiwachsen von Wurzeln mit diesen in Berührung und so zur Keimung kommen. Stärkere Wasserbewegungen zwischen den Bodenpartikelchen werden sie verschieben können und so, zumal in den von Wurzeln durchzogenen Culturböden, ihren Anschluss an den Wirth erleichtern.

schmelzung der Zellen des Parasiten mit den Gefäss- und Weichbastelementen der Nährwurzel erzielt.

Die Wirkung dieser Verschmelzung macht sich bald bemerkbar. Die Epidermis des ausserhalb der Nährwurzel gelegenen Theils des Keimlings, welche zuvor vermittelt ihrer zottigen Auswüchse zu einer selbständigen Stoffaufnahme befähigt war, verkorkt. Aus ihr entsteht, unter mehr oder minder vollständigem Zusammenfallen, eine zarte Borke. Das Keimgebilde selbst leitet an einzelnen Stellen sein erstes Dickenwachsthum ein.

Insoweit letzteres innerhalb der Nährwurzel stattfindet, führt es zur Verstärkung und definitiven Ausbildung des ersten Saugorgans des Parasiten, des primären Haustoriums. Theilungen vorzugsweise parallel der Wachsthumssachse des eingedrungenen Keimlings fördern, unter Zurückdrängen der Nährrinde, das junge Organ auf das Drei- bis Vierfache seiner ursprünglichen Breite. Es erhält etwa die Form eines mit seiner Basis der Oberfläche der Nährwurzel zugekehrten, abgestumpften Kegels.

An dem Scheitel des Haustoriums bleibt die Continuität der Epidermis nicht erhalten. Hier wachsen die Zellen selbständig in das Gefässbündel oder selbst die Rinde des Wirthes. Sie ordnen sich im Anschluss an die inneren langgestreckten Zellen des Saugorgans zu Zellreihen an, deren freies Ende indessen nicht in dem Masse in dem Nährgewebe wuchert, als das bei den physiologisch gleichen Zwecken dienenden Organen der *Cuscuten* oder bei den noch zu betrachtenden secundären Haustorien der *Orobanchen* selbst der Fall ist. Seitlich vom Scheitel des Saugorgans, und von hier nach der Eintrittsstelle des Parasiten, bleibt der Charakter der Epidermis im allgemeinen gewahrt.

Sehr bemerkenswerth sind die eigenartigen Wachstums- und Theilungsvorgänge, welche im Anschluss und veranlasst durch den eindringenden Schmarotzer in dem Nährorgan selbst wahrnehmbar werden (*Vicia Faba*). Von solchen bleiben gewöhnlich nur diejenigen Wurzeln verschont, welche, an und für sich schon schwach, von einem oder mehreren Parasiten im Uebermass in Anspruch genommen sind.

Bei irgendwie stärkeren Wurzeln entsteht, ausgehend von dem Cambium und zunächst dessen Theilungsmodus beibehaltend, ein Zelltheilungsheerd, dessen Elemente sich im Umkreis des parasitischen Eindringlings am intensivsten theilen. Unter Emporheben der Rinde der Nährwurzel bildet sich somit um den ausserhalb des letzteren liegenden, direkt dem Saugorgan anschliessenden Theil des Keimlings ein Ringwulst, der in seiner ferneren Entwicklung insofern eine ungleichmässige Ausbildung nimmt, als er einseitig — es ist das oft die an obere, ältere Theile der Nährwurzel anstossende Partie — weiter gefördert wird. Hier geht die anfangs vorherrschende Theilungsrichtung in eine entgegengesetzte, vorzugsweise parallel der Wachsthumssachse

des eingedrungenen Schmarotzers verlaufende über. An letztere organisch anschliessend, entsteht eine Art reducirtes Seitenorgan der Nährwurzel von beschränktem, unbedeutendem Längenwachsthum. In die Dicke entwickelt sich dasselbe vermittelt einer ringförmigen Cambiumzone, an welcher ein mehr oder minder bedeutendes Bogenstück fehlt das durch einen Theil des parasitischen Saugorgans ausgefüllt wird. Die nach innen gestellten Derivate des Cambiums gehen, besonders wo sie an gleichartig sich ausbildende Zellen des Schmarotzers stossen, in Tracheiden über und übernehmen die Verbindung trachealer Elemente des Haustoriums mit dem Gefässbündel der Nährwurzel. Nach aussen erzeugt das Cambium Weichbast und Parenchym. Je mehr sich das letztere der Organoberfläche nähert, um so mehr lockert es sich und verkorkt. Die Aussenzellen zeigen sehr loses Gefüge und scheinen successiv abgestossen zu werden.

In dieses Anschlussorgan treibt das primäre Haustorium Wucherungen. Ausgehend von dem dickeren, der Eintrittsstelle in die Nährwurzel zugekehrten Theil, also der Basis des Kegels, werden, zunächst unter Beibehaltung eines annähernd periblematischen Wachsthum, keilförmige Auswüchse erzeugt. Sie verlaufen ziemlich parallel mit dem ungleich massiveren, zuerst ausgebildeten Stück des Saugorgans und stimmen mit diesem bezüglich ihres Baues und Wachsthum annähernd überein. Der junge Parasit sitzt, etwa wie ein starker Zahn, mit seinen Wurzeln in der Achsenwucherung seiner Nährwurzel.

Die innige organische Verbindung zwischen Schmarotzer und Wirth, die Anlage von Tracheiden in dem letzteren im Zusammenhang mit ähnlichen Formen des Haustoriums, deuten darauf hin, dass vielleicht keine ausschliesslich einseitige Stoffentnahme, sondern vielmehr ein, wenn auch für die Nährpflanze quantitativ wohl bedeutungsloser Stoffaustausch stattfindet.

Lange bevor Haustorium und Nährwurzel ihre Ausbildung gewonnen haben, entwickelt sich bereits der ausserhalb des Wirths gelegene Theil des parasitischen Keimfadens. Hier geht unsere Pflanze auf die Anlage einer knolligen Bildung aus, welche zum Erzeuger und Träger der Stamm- und Wurzelvegetationspunkte wird, die eines theils die Ausbildung des vegetativen oberirdischen Theiles des Parasiten übernehmen, anderntheils zu, Zwecken der Stoffaufnahme dienenden, Organen sich entwickeln. Die letztere kann bei dem beschränkten Wachsthum und der frühzeitigen Kork-, eventuell Borkebildung der Wurzel nur in unbedeutendem Masse eine direkte sein. Eine physiologisch hervorragende Bedeutung kommt den Wurzeln vielmehr durch die Fähigkeit zu, sich in ihrem Wachsthumsbereiche befindlichen, weiteren Nährwurzeln anzuheften, und in sie dem primären Saugorgan physiologisch gleichwerthige Bildungen, die secundären Haustorien, zu entsenden. Das Einzel Exemplar der *Orobanche* ist alsdann nicht auf eine oder

mehrere Wurzeln desselben Wirthes angewiesen, es vermag, und das kommt besonders bei den Bewurzelungsverhältnissen unserer den Boden in hohem Grade ausnutzenden Culturpflanzen in Betracht, auch mehrere Wirthes zu seiner Ernährung heranzuziehen.

An der Ausbildung der jungen Knolle betheiligen sich, abgesehen von der verkorkten Epidermis, sämtliche Zellen eines bestimmten, direkt dem primären Haustorium anstossenden Keimfadenstückes. Durch Theilungen, vorzugsweise parallel der Wachstumsachse des letzteren, erstarkt das junge Organ. Es besitzt nach aussen mehr kubische, kleine, peri- und antiklin auf die Kugeloberfläche theilende Zellen, nach dem Centrum mehr gestreckte Zellformen.

Verglichen mit der Gesamtlänge des Fadens, ist das in die Knollenbildung übergehende Theilstück quantitativ kein sehr beträchtliches. Es beträgt im Durchschnitt etwa den fünften Theil. Da die Länge des Keimlings von den mehr oder minder günstigen Vorbedingungen für sein Eindringen in die Nährwurzel abhängt, die Knolle dagegen in annähernd gleicher Stärke angelegt wird, so sind genaue Angaben nicht möglich.

Inzwischen hat das nicht in die Verdickung eingetretene sterile Keimfadenstück seine physiologische Aufgabe — die Zuleitung der Nährstoffe des Endosperms des Samens nach der in die Nährwurzel eindringenden Keimspitze — erfüllt (*Orobanche speciosa*) und stirbt, von Ausnahmen wird später noch die Rede sein, ab. Als zusammengeschrumpftes Anhängsel findet man es oft noch an dem knolligen Organ, dessen anschliessender, oberer Theil, im Gegensatz zu dem in der Nährwurzel haftenden, als freier Pol bezeichnet werden möge.

An diesem entstehen die Stammvegetationspunkte. Sie sind endogenen Ursprungs. Von ihnen wird gewöhnlich der erste schon vor dem Absterben des sterilen Keimstückes etwas seitlich vom freien Pol angelegt, während weitere, meist etwas später, aber ebenfalls in der polaren Region entstehen. Ihre Zahl richtet sich nach der Leistungsfähigkeit der zugehörigen Nährwurzel. Kommen zwei neue Achsen gleichzeitig zur Anlage (*Orobanche ramosa* und *speciosa*), so werden sie häufig, unter seitlicher Verwachsung, zu Zwillingsbildungen.

Der Stammvegetationspunkt, speciell dessen Scheitel, entwickelt sich gewöhnlich aus der vierten Zelllage der jungen Knolle. Schnitte durch diese in der Richtung der Meridianebene lassen hier acht bis zwölf in eine Reihe geordnete grössere, durch dichtes Protoplasma ausgezeichnete Zellen hervortreten, welche durch annähernd senkrecht auf die Organoberfläche, sowie zu dieser periklin gestellte Wände in je vier Töchterzellen zerfallen. Insoweit die Derivate nach aussen liegen, nehmen sie, unter Abplattung ihrer später in die Scheitelfläche des Vegetationspunktes übergehenden Aussenwände, ein dem Dermatogen entsprechendes Gefüge an. Hier entsteht, durch Trennung der gemein-

sam der Neubildung und den deckenden Zellen des Mutterorgans angehörenden Zellmembranen, ein intercellularer Spalt.

Die Endglieder der sich zuerst theilenden Zellreihe erheben sich schon bei Beginn der Theilungsvorgänge über den Scheitel des neuen Vegetationspunktes. Aus ihnen entwickeln sich die an diesem spiralförmig angeordneten ersten, nur wenig Zelllagen starken Blätter. An ihrer Basis mit den Zellen des Mutterorgans in Zusammenhang stehend, wachsen sie langsam in den intercellularen Spalt und decken damit nach und nach die meist ziemlich massiv angelegte Scheitelfläche.

Die Ausbildung der tieferen Lagen der neuen Achse hat inzwischen Fortschritte gemacht. Aehnlich der zuerst sich theilenden Zellreihe der Knolle sind anschliessende innere Schichten in zunächst mit dem Dermatogen und Periblem gleichverlaufende, dann einen quantitativ bedeutenden Initialkörper des Pleroms zusammensetzende kleine Zellformen übergeführt worden. Die Neuanlage entspricht, hinsichtlich ihrer Zellanzordnung, jetzt einem starken dicotylen Stammvegetationspunkt.

Erwähnenswerth sind die Unregelmässigkeiten bei dem Aufbau des Dermatogens. Obwohl dieses bereits im frühen Entwicklungsstadium für den Organabschluss herangebildet wird, kann es ganz oder theilweise wieder aus dem Zellenverbände der jungen Sprossanlage ausgeschaltet und durch die nächstfolgende, ursprünglich für das Periblem bestimmte Lage ersetzt werden. Mit einer derartigen Zellabstossung, an welche sich das Dermatogen der in die ersten Blätter übergehenden Endglieder des ursprünglichen Theilungsheerdes nicht zu beteiligen pflegt, geht eine mehr oder minder vollständige Isolirung der betroffenen Zellen Hand in Hand. In Gemeinschaft mit den sie deckenden, grosszelligen, ebenfalls in ihrem Verband gelockerten Elementen des Mutterorgans werden sie durch den aus dem letzteren herauswachsenden jungen Vegetationspunkt zusammengedrückt und aus dem intakten Gewebe der Knolle herausgestossen. Ueber dem zarten Scheitel der hervorgetretenen Achse liegt alsdann eine ziemlich starke Decke, welche diesem fürs erste einen ziemlich ausgiebigen Schutz gewährt. Später treten die bereits angelegten, sowie noch zur Anlage kommenden Schuppenblätter an deren Stelle. Auch diese bleiben nicht lange erhalten. In dem Masse, als neue entstehen, gehen die ersten äusseren ein und vertrocknen oder faulen.

In der physiologischen Leistung der Schutzdecke wie der ersten Blätter liegt bereits die Erklärung der endogenen Entstehungsweise der Stammvegetationspunkte der *Orobanchen*. Eine organische Betheiligung der Epidermis des Mutterorgans nach Art der oberirdisch entstehenden derartigen Vegetationspunkte der höheren Gewächse ist schon deshalb ausgeschlossen, weil die betreffende Zelllage bereits früh unter Verkorkung zum Schutze der jungen Knolle herangezogen wurde. Die ähnliche Verwerthung der nächstfolgenden, theilungsfähigen Zellschicht

würde die Anlage eines nahezu freien Vegetationsscheitels zur Folge haben, welcher bei seinem zunächst unterirdischen Wachstum, trotz der Fähigkeit, seine Dermatogenlage aufzugeben, wesentlich gefährdet wäre. Eine endogene Entstehung dagegen bietet der Neuanlage die Vortheile eines rechtzeitigen und genügenden Schutzes gegen äussere Einflüsse.

Achselsprosse werden über den den letztgenannten Zwecken dienenden ersten Blättern nicht vorgefunden. Die ferneren derartigen Bildungen sind bei *Orobanche ramosa* die Deckblätter von Seitensprossen. Bei anderen, sich nicht verzweigenden Arten (*Orobanche speciosa*) gehören sie der in der unterirdischen Knospe bereits angelegten Inflorescenz, also der floralen Region an.

Gleichzeitig mit dem ersten Stammvegetationspunkt entwickeln sich auch die Wurzeln der *Orobanchen*. In sehr bedeutender Zahl entstehen sie an der dem primären Haustorium anstossenden Halbkugel der jungen Knolle und bedecken die letztere vollständig. Nicht selten greift sogar die Wurzelbildung über die äquatoriale Zone hinaus, um bis zur polaren Gegend, also zur Basis des oder der jungen Sprosse vorzudringen.

Ebenso wie bei den letzteren ist auch die Entstehungsweise der Wurzeln keine dem dicotylen Entwicklungstypus entsprechende. Sie werden nahezu oberflächlich und vollkommen unabhängig von dem trachealen System des Mutterorgans angelegt. Eine gegenüber den Stammvegetationspunkten geringe Zahl meist der zweiten oder dritten Reihe der Knolle angehörender Zellen geht, wie in der Richtung der meridianen oder äquatorialen Ebene geführte Schnitte zeigen, unter Vergrösserung und Hervorwölben aus ihrem Verband Theilungen peri- und antiklin der Wölbung ein. Hier entsteht der steile Scheitel der jungen Wurzel. An ihm ordnen sich die plasmareichen Derivate des Theilungsheerdes zu einem scharf ausgeprägten, jeder auf eine Wurzelhaube hinweisenden Theilung entbehrenden Dermatogen, welches zwei bis drei Initialcurven des Periblems deckt. Seitlich münden diese, unter doppelter oder dreifacher Vermehrung ihrer Reihen, in die grosszelligen Rindenlagen des Mutterorgans. Hier bleibt der organische Anschluss auch fernerhin erhalten. Den quantitativ verhältnissmässig schwachen Initialkörper des Pleroms legt meist nur eine dem Periblem anstossende innere Zelle unter Theilungen vorzugsweise parallel der Wachstumsachse der Wurzel an, und diesem Theilungsmodus folgen dann noch schärfer die unterstellten tieferen Zellen der Knolle. Bis gegen deren Centrum und die hier vorhandenen trachealen Zellformen sich fortsetzend, resultirt aus derartigen Theilungen ein in das parenchymatische Grundgewebe des Mutterorgans eingebetteter Zellstrang, dessen gestreckte Elemente sich nach und nach zu Tracheiden ausbilden.

Bricht die junge Wurzel aus der Knolle heraus, so haften an ihrer Spitze, in mehr oder weniger isolirtem, abgestorbenem Zustande, die durchstossenen Zellen der Epidermis und der ersten Rindenlage des Mutterorgans. Bei dem geringen Längenwachsthum der Wurzeln (dieselben werden bei *Orobanche ramosa* und *speciosa* nicht über 5 cm lang) scheint der Schutz, welchen so wenige Zellen zu gewähren im Stande sind, in den meisten Fällen zu genügen. Andernfalls werden, entsprechend den Vorgängen am Stammvegetationspunkt, Dermatogenabschnitte, wenn nicht das gesammte Dermatogen, unter Absterben und Verborken als Schutzlage verwandt, ja es ist die gleiche Verwerthung der ersten Periblemschicht nicht ausgeschlossen. Eine Wurzelhaube erscheint somit entbehrlich.

Gelangen die zuletzt beschriebenen Organe an weitere Nährwurzeln, so legen sie sich diesen fest an, und es erfolgt an der Contactstelle, soweit ich das beobachten konnte, ausgehend von der ersten lebenden Zelllage der Parasitenwurzel, der Eintritt in den Wirth. Durch direktes Einwachsen einer Zellgruppe in das Nährgewebe und unter Anschluss und Anschwellung der Rinde der Schmarotzerwurzel entstehen die secundären Haustorien. Gegenüber den primären derartigen Bildungen, mit denen sie im Bau sonst annähernd übereinstimmen, zeigen sie in ihrer Nährwurzel ein freieres, etwa den Haustorien der *Cuscuten* entsprechendes Wachsthum. Im Anschluss und ausgehend von dem Gefässbündel des Wirthes führt ein mehr oder minder starker, grossentheils aus Tracheiden bestehender Zellstrang durch das secundäre Haustorium und vereinigt sich in dessen Mutterorgan mit dem hier vorhandenen achsilen Bündel. Die trachealen Elemente des letzteren sind willkürlich gestellt und erinnern in keiner Weise an die regelmässige Anordnung derartiger Formen in der Wurzel der höheren Gewächse. Auch die Schutzscheide fehlt vollständig.

Eine Ausbildung von Stammvegetationspunkten habe ich an den Wurzeln von *Orobanche* nie beobachtet.

Der zur Anlage der jungen Knolle führende, oben bereits erwähnte Theilungsmodus bleibt fürs erste, bis die Neubildung etwa zur Grösse einer kleinen Erbse gefördert ist, beibehalten. Alsdann — die Wurzel und Stammvegetationspunkte sind bereits angelegt — erlischt von aussen nach innen vorschreitend, die Theilungsfähigkeit. Unter der zarten Borke entsteht eine quantitativ recht beträchtliche, aus grosszelligen parenchymatischen Elementen zusammengesetzte Rinde. Im Innern der Knolle hat sich inzwischen, in der Richtung einer durch die Pole gelegten Achse, ein ziemlich massiver, trachealer Strang ausgebildet. Er beginnt, im Anschluss an die Gefässzellen der Nährwurzel, in dem zuerst entstandenen Theil des primären Haustoriums und tritt, nachdem er durch dessen seitliche Auswüchse eine Verstärkung erhalten hat, in die junge Knolle, um mit dem Ueberschreiten der

aequatorialen Gegend zunächst blind zu endigen. Seine histologischen Elemente sind in der Richtung der genannten Achse gestreckte Zellen, sowie die aus ähnlichen Formen hervorgegangenen Tracheiden, welche letztere Neigung zeigen, sich zu einem Hohlcyylinder zu ordnen. Den zwischen diesem und der Rinde befindlichen Zellen bleibt die Theilungsfähigkeit erhalten. Das Gleiche kann der Fall sein bezüglich einzelner, im Strange selbst liegender, noch nicht in die Tracheidenbildung übergegangener Zellformen. Das fernere Dickenwachsthum der jungen Knolle, an dem sich früher sämmtliche, noch nicht aus dem lebenden Gewebe ausgeschalteten Zellen beteiligten, wird somit, in Annäherung an die Entwicklungsweise von Stamm und Wurzel der höheren Gewächse, an eine, dem trachealen System anliegende, Zone übertragen.

Wie wir bereits sahen, setzt sich der Scheitel der jeweiligen Wurzelanlage in tracheale Verbindung mit dem Hauptstrang der Knolle. Insoweit derartige Verbindungsstränge den nahe der Basis der Stammvegetationspunkte entstandenen Wurzeln zugehören, gehen sie unter Neigung zu welligem Verlauf nach dem blinden Ende des Centralstranges. Sie schliessen dieses ab, nachdem sich ihnen zuvor weitere Stränge etwa der aequatorialen Zone entspringender Wurzeln, angeschlossen haben. Die grössere Masse der Wurzelstränge verläuft dagegen ziemlich scharf gegen das Centrum der Kugel. Auch bei ihnen kommt es vor, dass sich mehrere Bündel vereinigen und nach dem Centralstrang etwa in ähnlicher Weise führen, wie die Porenkanäle verzweigter Poren nach dem Lumen einer sklerenchymatischen Zelle. Der jetzt noch ziemlich regelmässige Bau der Knolle wird bei deren fernerm Dickenwachsthum ein sehr unregelmässiger. Zu den bereits genannten theilungsfähigen Zellformen des Centralstranges kommen noch die entsprechenden der stärkeren neuen Stränge hinzu. Die über den trachealen Bündeln abgetheilten Zellen verstärken theils das parenchymatische Grundgewebe, theils werden sie in tracheale Verbindungsstücke der bereits vorhandenen Stränge übergeführt. Die theilungsfähigen, in den Bündeln selbst gelegenen Zellen können die ihnen zugehörigen Stränge auseinanderschoben und unter willkürlicher Abänderung des Verlaufs, in verschieden starke Theilstücke spalten. In Knollen von einem Durchmesser von 6—10 mm sind die trachealen Bildungen in Bezug auf ihren Lauf nicht mehr zu verfolgen. Sie anastomosiren aufs ausgiebigste und bilden, indem sie kreuz und quer durch das Grundgewebe ziehen, in diesem ein aus verschieden starken Gliedern zusammengefügt, maschenförmiges Gerüst. Diesem dürften, bei dem Fehlen stärker verdickter Zellformen auch mechanische Aufgaben zufallen.

Berücksichtigt man die Entwicklungsweise der Knolle, so lässt sich für die nahezu exogene, von dem trachealen System des Mutterorgans unabhängige Entstehung der Wurzeln der *Orobanchen* unschwer eine

Erklärung finden. Für unsere Pflanze ist, im Hinblick auf die physiologische Function derartiger Organe, deren thunlichst frühe und reichliche Entwicklung von Bedeutung. Beiden Anforderungen wird entsprochen, da die oberflächliche Entstehung einestheils den vorschreitenden inneren Ausbau der noch in frühen Theilungsstadien befindlichen Knolle kaum beinträchtigt und andernteils die für eine grössere Wurzelzahl günstigere räumliche Ausnutzung der Kugeloberfläche zulässt.

Der unregelmässige Bau des knolligen Organs der *Orobanchen* macht nur an einer Stelle — die der Entstehung der Stammvegetationspunkte — einem regelmässigeren Platz. Entsprechend den mehr oder minder günstigen Ernährungsverhältnissen erhält der junge Parasit hier ein bis vier Sprossanlagen.

Bei einer derartigen, gewöhnlich seitlich von dem freien Pol gestellten Bildung entstehen unter deren Scheitel acht bis zehn, entsprechend dem dicotylen Entwicklungstypus kreisförmig gestellte Procambiumbündel. In dem Plerom der Neuanlage zur Ausbildung gebracht, setzen sie sich, unter beträchtlicher Erweiterung des Kreises, in das Mutterorgan fort und münden in den flachen Trichter, welcher von den trachealen Strängen der nahe der Basis der Stammvegetationspunkte entstandenen Wurzeln im Anschluss an das blinde Ende des Centralstrangs der Knolle gebildet wird. Der Kugelabschnitt der letzteren, in welchem diese Vereinigung erfolgt, geht unter normalem Bau, sammt dem anschliessenden Stammstück des austreibenden Sprosses, in die Stammbasis über. Der spätere, oberirdische Theil des Schmarotzers, also der aus der endogenen Stammanlage hervorgegangene Blütenstand, mündet somit unterirdisch in der angeschwollenen, wurzellosen Basis, welche ihrerseits ein Theilstück der wurzeltragenden, histologisch durchaus eigenartig gebauten Knolle ausmacht, die mit dem primären Haustorium ihrem Wirthe aufsitzt. Letztere kann mit ihren Seitenorganen als Wurzelstock bezeichnet werden.

Zwei gleichzeitig und nahe beieinander entstandene Vegetationspunkte verwachsen gewöhnlich seitlich miteinander. Unter Vereinigung ihrer Procambiumbündel an der Contactstelle wird ein Gefässbündelkreis geschaffen, der in die gemeinsame Stammbasis, welche sich der oben geschilderten gleich verhält, verläuft.

Complicirter gestalten sich die Verhältnisse bei der successiven Entstehung zweier oder mehrerer Sprosse. Die nachkommenden derartigen Bildungen — einerlei ob Zwillinge oder nicht — können sich verschieden entwickeln und werden entweder, in Uebereinstimmung mit den bereits besprochenen Fällen, basal mit der Mutterknolle zu einem gemeinsamen Ganzen ausgebildet, oder es findet eine Art Abgliederung von dieser statt, indem der oder die neuen Sprosse an ihrer Basis zu secundären Knollen heranwachsen. Letztere erhalten, unter gleichem Bau wie das primäre derartige Organ, Wurzeln. Diese stimmen ihrer

Anlage und Entwicklung nach mit den entsprechenden Gebilden erster Ordnung überein; sie sind im Stande, sich fernerer Nährwurzeln anzusetzen. Damit ist für die Tochterknolle die Möglichkeit einer eigenen Existenz geboten. Eine solche dürfte — ganz abgesehen von den Fällen, bei welchen durch Gefährdung oder Absterben der Mutterpflanze eine thatsächliche Isolirung erfolgt — im grossen und ganzen auch dann vorhanden sein, wenn, wie das meist vorkommt, die verschiedenen Glieder eines Wurzelstockes seitlich noch zusammenhängen. Letztere Verbindung, die übrigens leicht Anlass zu der Annahme einer Verwachsung mehrerer Individuen zu einer Pflanze gibt, dient wohl weniger einem regelmässigen, in biologischer Hinsicht bedeutsamen Stoffaustausch. Physiologisch dürfte sie erst dann in Betracht kommen, wenn vorübergehende Ernährungsstörungen das eine oder andere der angeschlossenen Glieder in seiner Entwicklung beeinträchtigen.

Der letztere Ausbildungsmodus der endogenen Sprossanlage entspricht somit mehr einer ungeschlechtlichen Vermehrung. Der erstere dagegen nähert sich einer normalen seitlichen Verzweigung an der, in unserem Falle mit der voranschreitenden Entwicklung des ersten Stammvegetationspunktes gegebenen Achse.

Die Entwicklung der jungen Sprosse ist fast nie eine gleichzeitige und gleichmässige. Selbst unter sehr günstigen Ernährungsbedingungen wachsen sie nur nach und nach zu Blütenständen aus. Dabei werden fortwährend neue endogene Stammvegetationspunkte an dem Wurzelstock zur Anlage gebracht, es scheint die Zahl der letzteren nicht beschränkt zu sein. Eine ordnungsmässige Entstehungsfolge an dem Mutterorgan lässt sich für sie ebensowenig feststellen, wie für die Wurzeln.

Gräbt man blühende Exemplare von *Orobanche speciosa* aus, so findet man, falls diese starken Nährwurzeln aufgesessen haben, einen von einem dicken Wurzelballen umgebenen Wurzelstock von 3—5 cm im Durchmesser. Ihm entspringen drei bis vier oberirdische, theils abgeblühte, theils aufblühende Blütenstände, ferner öfter eine eben über die Erde tretende Zwillingsbildung, die sowohl zu gesonderten Inflorescenzen auswachsen, als auch verbändern kann, endlich ein bis fünf noch unterirdische Sprosse der verschiedensten Entwicklungsstadien. Schwächere Exemplare sind entsprechend reduziert. Der äusserste, übrigens seltene Fall ist mit einer Inflorescenz gegeben.

Gegenüber der reichlichen Sprossanlage an dem Wurzelstock von *Orobanche speciosa* ist die hier weniger ausgiebige *Orobanche ramosa* zu nennen. Das Endresultat — die über die Erde gesandten Blütenstände — kann indessen, bei der Fähigkeit dieser Species sich axillär zu verzweigen, das gleiche sein.

Wir gingen seither von der Annahme aus, dass der fadenförmige Keimling des Parasiten nur eine Knolle anlegt, dass er über dieser

abstirbt. Beides ist nicht ausnahmslos richtig. Aus einem Faden können zwei, vielleicht auch mehr derartige Organe hervorgehen, es ist andertheils nicht ausgeschlossen, dass auch das Plumulaende als Vegetationspunkt benutzt und dementsprechend ausgebildet wird.

In dem ersten, von mir an *Orobanche speciosa* beobachteten Fall, trat bald nach Anlage des primären Haustoriums, und nahezu gleichzeitig mit derjenigen der ersten Knolle, ein dieser anstossendes Keimfadenstück in ein Dickenwachsthum ein. Dieses führte zu einer neuen, der ersteren an Grösse nachstehenden Knolle, welche nach dem Absterben des über ihr befindlichen, nach der Plumula und dem Endosperm führenden Keimfadenstücks hinsichtlich ihrer Ernährung längere Zeit auf das benachbarte, gleiche Organ angewiesen war. Mit letzterem durch ein entwicklungsgeschichtlich aus dem Keimfaden hervorgegangenes, nicht besonders starkes Verbindungsglied in Zusammenhang, bleibt dieser auch dann noch gewahrt, wenn bereits die endogenen Stammvegetationspunkte angelegt sind und die eigene Existenz der Knolle durch reichliche Wurzeln und deren haustorialen Anschluss an einen oder mehrere Wirthe, gesichert ist. Mit den oben geschilderten secundären Knollen stimmen die eben beschriebenen hinsichtlich ihrer Ausbildung somit überein. Nur die morphologische Dignität beider ist eine verschiedene. Dort haben wir Glieder verschiedener Ordnung, hier gleichwerthige, einer gemeinsamen Achse entstammende Schwesterbildungen.

Hinsichtlich des zweiten, häufiger bei *Orobanche ramosa*, seltener bei *Orobanche speciosa* eintretenden Falles, scheinen neben besonderen Eigenschaften der Species die für den Parasiten mehr oder minder günstigen Keimungsbedingungen in Betracht zu kommen. Findet der Keimling möglichst rasch Gelegenheit in die Nährwurzel einzudringen, so erlangt er nur eine mässige Länge. Damit kann das von der polaren Gegend der sich entwickelnden Knolle nicht zu entfernte, noch im Endosperm des Samens geborgene Plumulaende zu der Herstellung eines Stammvegetationspunktes herangezogen werden. Dasselbe ist für diesen Zweck, vielleicht in Anbetracht seiner zweifelhaften Verwerthbarkeit, nur den Grundzügen nach angelegt. Der Embryo erhielt an seiner oberen Hälfte, neben einem in den ersten Entwicklungsstadien stehenden Dermatogen, die Anfänge eines der Differenzirung in Periblem und Plerom entbehrenden Füllgewebes. Die rückständigen Theilungen werden jetzt nachgeholt. Peri- und antikline Wände fördern den jungen Vegetationspunkt zu dem normalen Aufbau; er verdrängt nach und nach das ausgesogene Endosperm und bleibt von der Testa des Samens vorerst bedeckt. Diese schützt den zarten Scheitel bis zu dem Zeitpunkt, wo die an ihm angelegten ersten Blätter, entsprechend den Vorgängen an dem endogen entstandenen Spross diese Rolle übernehmen.

Das fadenförmige, entwicklungsgeschichtlich der radicularen Hälfte

des Embryo entstammende Verbindungsstück zwischen Vegetationspunkt und Knolle, das nach dem Gesagten in den Einzelfällen verschieden lang sein wird, zeigt bei seiner Verdickung Theilungen von geradezu schablonenhafter Regelmässigkeit. Besonders bei längeren Cylinderstücken ist durch die scharf transversal sowie senkrecht auf diese gestellten Wände die Aehnlichkeit mit manchen Algen, beispielsweise mit *Stypocaulon*, eine überraschende. Diese kann geradezu als unterscheidendes Merkmal zwischen normal und endogen entstandenen Sprossen benutzt werden. Mit einer bestimmten Dicke des Verbindungsstücks bilden sich in ihm, einestheils anschliessend an ähnliche Bildungen im Plerom der Plumula, andernteils an die trachealen Wurzelstränge der Knolle, kreisförmig gestellte, zu Unregelmässigkeiten neigende Procambium- und Gefässbündel. Gedeckt ist das Organ durch eine schon frühzeitig aus den oberen 2 — 5 Zelllagen entstandene Borke. Sie ist ungleich stark und verläuft nach oben in die Basis der eine ähnliche Beschaffenheit zeigenden ersten Blätter.

Bei zweifelhafter Länge des über der primären Knolle sich entwickelnden Keimfadens kann dieses auf halbem Wege stehen bleiben, um vollständig aufgegeben oder vielleicht später weiter gefördert zu werden.

Durch die zuletzt geschilderten Vorgänge wird die Entstehung und Ausbildung der endogenen Sprosse nicht wahrnehmbar beeinflusst. Entsprechend seinem morphologischen Werthe, kann entweder das Plumulaende des Keimlings in den ersten Blütenstand übergeführt werden, und dann bildet dieser mit der primären Knolle zusammen die Hauptachse, an welcher die endogenen Glieder als Seitenbildungen erscheinen, oder der umgekehrte Fall tritt ein, und dann stellt ein endogener Spross — meist neben selbständiger Knollen- und Wurzelanlage der normalen — eine scheinbare Hauptachse her.

Nach dem Mitgetheilten weicht die Keimung der *Orobanchen* sehr wesentlich von derjenigen der höheren Gewächse ab. Die im Samen angelegte primäre Achse wird nicht wie bei diesen in ihrer Gesamtheit zu dem neuen Individuum herangebildet, von ihr entwickelt sich meist nur ein quantitativ sehr unbedeutendes, der radicularen Hälfte des Embryo entstammendes Stück. Umgekehrt wie bei den *Cuscuten*, welche das nach den ersten Keimungsstadien überflüssige Wurzelende eingehen lassen, um unter Verwendung seiner Nährstoffe ein ausgiebigeres Wachstum und damit mehr Chancen zur Erreichung einer Nährpflanze zu erhalten, giebt die *Orobanche*, wahrscheinlich ähnlicher physiologischer Vortheile halber, ihr Stammende auf. Ungeachtet der Eigenschaft des Samens, nur im Contact mit der Nährwurzel zu keimen, ist, da nicht alle Parteen der letzteren für ein leichtes Eindringen geeignet sein werden, eine gewisse Wachstumsfähigkeit des Keimlings wünschenswerth, welche bei Rücksichtnahme auf die thun-

liebste Ausnutzung des einmal zu Gebote stehenden Nährstoffmaterials, in der angedeuteten Weise am einfachsten ermöglicht wird.

Zu der höheren Entwicklungsform, derjenigen der Erhaltung der gesammten primären Achse, greift der Parasit nur unter sehr günstigen Keimungsverhältnissen zurück. Dessenungeachtet macht der Vorgang nicht den Eindruck des normalen, er trägt vielmehr lediglich den Charakter der gelegentlichen Verwerthung der vorhandenen Stamm-anlage.

In Bezug auf die Schnelligkeit der Ausbildung hängt die *Orobanche* ganz von ihrem Wirthe ab. Sät man beide Pflanzen gleichzeitig in Töpfe und setzt man — indem man die Culturen nach etwa vier Wochen ins freie Land bringt — die Nährgewächse unter die günstigsten Entwicklungsbedingungen, so tritt *Orobanche ramosa* meist nach $2\frac{1}{2}$, *Orobanche speciosa* nach 3 Monaten in die Blütheperiode ein. Die Beeinträchtigung der Nährpflanze in Folge eines Belassens in den Töpfen genügt bereits, um die Blütheperiode um 4—6 Wochen hinauszuschieben und sie qualitativ wie quantitativ zu einer wenig ausgiebigen zu gestalten. Topfculturen, die Mitte August begonnen waren und im Winter im Kalthaus fortgeführt wurden, erwiesen sich für den Parasiten noch ungünstiger. Die Nährpflanzen (*Vicia Faba*), welche bis Mitte Januar nahezu ihren Entwicklungsgang in einer unter diesen Verhältnissen befriedigenden Weise beendet hatten, schienen nicht energisch genug vegetirt zu haben, um ein nennenswerthes Vorschreiten der *Orobanche* zu gestatten. Oberirdisch erschien sie überhaupt nicht, fand sich aber, wie die Untersuchung der Wurzel lehrte, hier vor und war nach 5 Monaten in einem Entwicklungsstadium, das unter günstigen Verhältnissen in der gleichen Wochenzahl hätte erreicht werden können.

Umgekehrt beeinflusst aber auch der Schmarotzer seinen Wirth. Ist letzterer (*Vicia Faba*) nur mässig in Anspruch genommen, so drückt sich das in einer Verlängerung seiner Vegetationszeit aus. Parasitenfreie Pflanzen des freien Landes gingen 3—4 Wochen früher ein, als von dem Schmarotzer befallene, sonst unter gleichen Bedingungen vegetirende. Ein stärkeres Heranziehen des Nährgewächses dagegen macht sich an diesen schon früh durch eine mehr oder minder wesentliche Beeinträchtigung des Wuchses bemerkbar. Umfangreiche Culturen von Hanf mit *Orobanche ramosa* im freien Land zeigten dessen Zurückbleiben in den verschiedensten Abstufungen. In den leichteren Fällen — bei Vorhandensein von einschliesslich der achsillären Zweige 10—15 Blüthenständen — gelangte der Hanf unter halber Höhe noch zu einer allerdings unter der normalen stehenden Blüthe- und Fruchtbildung. Letztere schwindet oder verkümmert mit Zunahme des Parasiten. Hanfpflanzen, welche etwa 40 Inflorescenzen trugen, erreichten

nach 3 Monate langer Vegetationszeit, unter völliger Unterdrückung der Blüthe, nur eine Höhe von $1\frac{1}{2}$ Fuss.

Die einzelnen Orobanchenspecies dürften auf einer weit grösseren als der bekannten Zahl von Nährpflanzen ihr Fortkommen finden. *Orobanche ramosa* wenigstens brachte ich mit leichter Mühe auch auf *Vicia Faba* zur vollständigen Entwicklung. Diese nahm nur etwas längere, etwa mit *Orobanche speciosa* übereinstimmende Zeit in Anspruch. Umfangreichere Versuche in dieser Richtung habe ich eingeleitet und werde über sie sowohl wie über die mehrjährigen Orobanchenarten, welche ich seither absichtlich ausser Acht gelassen habe, in einer späteren Mittheilung berichten. Die einschlägige Literatur endlich soll erst bei der ausführlichen Publication ihre Berücksichtigung finden.

27. A. Tschirch: Zur Morphologie der Chlorophyllkörner. (Notiz.)

Eingegangen am 22. April 1883.

Nachdem meine erste Mittheilung über das Chlorophyll (No. 17 in dies. Ber.) bereits im Drucke, die zweite (No 23) im Manuskripte nahezu fertig war, erhielt ich eine Arbeit von Arthur Meyer „Ueber den Bau und die Bestandtheile der Chlorophyllkörner der Angiospermen“¹⁾, in der zwar auch Bestätigungen einiger, von mir in vorstehenden Mittheilungen gemachter Angaben enthalten sind, in der sich jedoch auch eine Anzahl von Differenzpunkten vorfindet, auf die ich mit einigen Worten eingehen muss, trotzdem ich eigentlich beabsichtigte, auf die morphologischen Verhältnisse der Chlorophyllkörner, die ich ebenfalls, namentlich soweit sie die Krankheits- und Todeserscheinungen derselben betreffen, eingehend studirt habe²⁾, erst später zurückzukommen.

Was zunächst die von Meyer (pag. 4) für ein durch Quellung entstandenes Kunstprodukt erklärte Hyaloplasmahaut (Plasmamembran) betrifft, so muss ich auf das Bestimmteste behaupten, dass sie in den von mir als besonders charakteristisch bezeichneten Fällen sicher kein Kunstprodukt ist. Ich sah sie nämlich deutlich und zweifel-

1) Inauguraldissertation, Strassburg 1883.

2) Beiträge zur Hypochlorinfrage, p. 127.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Koch Ludwig

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Entwicklung der Orobanchen. 188-202](#)