

38. S. Kostytschew: Über die Ernährung der grünen Halbschmarotzer.

(Vorläufige Mitteilung.)

(Eingegangen am 6. Mai 1922. Vorgetragen in der Junisitzung 1922.)

Die Frage der Ernährung der grünen Pflanzen, die mit Wurzelhaustorien an anderen autotrophen Gewächsen festhaften, ist noch nicht vollkommen erledigt, und zwar ist nicht festgestellt, welche Stoffe die Halbschmarotzer nur von der Nährpflanze in ausreichender Menge gewinnen können.

G. BONNIER¹⁾ hat als Erster eine Bestimmung der photosynthetischen Leistungsfähigkeit der grünen Schmarotzer durch quantitative gasometrische Methoden ausgeführt und gelangte zu unerwarteten Ergebnissen. Nur bei *Viscum* hat er eine energische CO₂-Assimilation am Lichte wahrgenommen; dagegen entwickelten die Rhinanthaceen mit Ausnahme von *Melampyrum* eine äußerst schwache photosynthetische Tätigkeit. Dieselbe betrug bei *Bartschia alpina* und *Alectorolophus major* bloß $\frac{1}{12}$ der Leistung der autotrophen *Veronica*. *Euphrasia* hat überhaupt keine Sauerstoffausscheidung am Lichte aufgewiesen. Hieraus zieht BONNIER den Schluß, daß Rhinanthaceen nicht imstande sind, eine ausreichende Menge von organischen Stoffen selbständig im Lichte aufzubauen.

EWART²⁾ wies mittels der ENGELMANNschen Bakterienmethode eine Sauerstoffabscheidung am Lichte bei den Rhinanthaceen nach. Wie WILLSTÄTTER und STOLL³⁾ richtig bemerken, ist jedoch die Bakterienmethode keineswegs als quantitative Bestimmung zu bezeichnen; es ist also ganz unmöglich, auf Grund derartiger Schätzungen zu beurteilen, ob die Photosynthese bei den Rhinanthaceen quantitativ ausreicht, zumal eine geringe Sauerstoffausscheidung am Lichte selbst bei weit vorgeschrittenen Parasiten wie *Cuscuta*, *Orobanche* u. a. festgestellt worden war.

1) G. BONNIER, *Bullet. de la soc. de biol.* 1889, S. 651; *Comptes rendus*, Bd. 113, S. 1074 (1891); *Bullet. scient. du nord de la France et de la Belgique*, Bd. 25, S. 77 (1893).

2) A. J. EWART, *Journ. of the Linn. Soc. Bot.*, Bd. 31, S. 446 (1895).

3) R. WILLSTÄTTER und A. STOLL, *Untersuchungen über die Assimilat. der Kohlensäure* (1918).

Auch hat BONNIER eine schwache Photosynthese bei den Rhinanthaceen durchaus nicht in Abrede gestellt.

KOCH¹⁾ hat sich dahin ausgedrückt, daß der Wirt den Halbschmarotzern nur die fehlenden Wurzelhaare ersetzt und dieselben also mit Wasser und Nährsalzen versorgt. Demgegenüber sagt PFEFFER²⁾ ebenso bestimmt, daß Rhinanthaceen Wasser und Nährsalze in ausreichender Menge aus dem Boden gewinnen und der Wirtspflanze in erster Linie organische stickstoffhaltige Stoffe entnehmen. Es ist einleuchtend, daß derartige Meinungsverschiedenheiten in betreff von Tatsachen nur bei Mangel an exakten quantitativen Bestimmungen entstehen können.

Die trefflichen biologischen Untersuchungen HEINRICHERS haben dargetan, daß die Rhinanthaceen obligate Parasiten sind, die nicht in gleicher Weise von der Wirtspflanze abhängen. *Euphrasia* und *Odontites* verfügen über eine geringe Anzahl von Wurzelhaaren und vermögen sich ohne Wirtspflanze zu einer kümmerlichen Entwicklung zu verhelfen. HEINRICHER glaubt aus verschiedenen Gründen annehmen zu dürfen, daß die Rhinanthaceen organische Stoffe am Lichte ausreichend aufbauen und der Wirtspflanze in erster Linie mineralische Nahrung entnehmen.

Auf sonstige sehr interessante Beobachtungen HEINRICHERS kann hier nicht eingegangen werden. Ich habe seine morphologischen und biologischen Angaben nachgeprüft und vollkommen bestätigt. Doch fehlen in HEINRICHERS Arbeiten quantitative Bestimmungen der Photosynthese, die den widersprechenden quantitativen Angaben BONNIERS unbedingt gegenübergestellt werden sollten. HEINRICHER legt zwar besonderes Gewicht darauf, daß in Laubblättern der Halbschmarotzer reichlich Stärke am Lichte entsteht, dies ist jedoch eine noch weniger zuverlässige Schätzung als die Bakterienmethode; haben doch die neueren Untersuchungen dargetan, daß Stärke meistens einen unbedeutenden Bruchteil der Assimilate ausmacht; Stärkeproduktion ist also selbst annähernd nicht als Maß der Assimilationsenergie anzusehen³⁾.

Nachstehend teile ich in aller Kürze die Resultate meiner ausgedehnten Studien über die Ernährungsverhältnisse der grünen Halbschmarotzer mit. Eine ausführliche Darlegung der erhaltenen Resultate soll an anderem Orte erfolgen. Bei meinen Unter-

1) KOCH, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 20, S. 33 (1889).

2) W. PFEFFER, Lehrb. d. Pflanzenphysiol. Bd. I, S. 352 (1897).

3) BROWN and MORRIS, Journ. chem. soc. Trans. Bd. 63, S. 604 (1893).
K. V. KÖRÖSY, Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 86, S. 368 (1913); W. GAST, ebenda, Bd. 99, S. 1 (1917); H. KYLIN, ebenda, Bd. 101, S. 77 (1918).

suchungen wurde ich von Frh. M. TILLMANN und Frh. E. TSWETKOWA in freundlicher Weise unterstützt.

Bereits HEINRICHER hat hervorgehoben, daß Halbschmarotzer ohne Wirtspflanze sehr schnell welken, selbst wenn sie mit einem Bodenklumpen ausgestochen sind. Ich habe gefunden, daß unter Wasser abgeschnittene Stengel längere Zeit hindurch frisch und turgeszent sind, wenn sie mit dem unteren Teil in Wasser versenkt am diffusen Lichte verbleiben. Auf diese Weise gelingt es, mit normal turgeszenten Objekten zu experimentieren.

In erster Linie wurde die photosynthetische Leistungsfähigkeit der Rhinanthaceen ermittelt. Dies habe ich in der Weise bewerkstelligt, daß ich eine bestimmte Blattfläche eines grünen Halbschmarotzers und einer autotrophen Kontrollpflanze (*Linaria vulgaris* oder *Veronica longifolia*) in einer mit CO₂ angereicherten Atmosphäre gleichzeitig dem starken diffusen Lichte exponierte. Inbetreff der Versuchsmethodik vgl. meine Mitteilungen über Photosynthese¹⁾. In folgender Tabelle sind die Resultate einiger Versuche zusammengestellt. Die Assimilationsenergie ist durch die in 1 Stunde von 1 qdm Blattfläche aufgenommene CO₂-Menge dargestellt. Es ist selbstverständlich durchaus nicht statthaft, Zahlen aus verschiedenen Versuchen miteinander zu vergleichen, da die Versuche nicht mit einer konstanten Lichtquelle ausgeführt waren.

Nr. des Vers.	Versuchsobjekt	Assimilationsenergie	Nr. des Vers.	Versuchsobjekt	Assimilationsenergie
1	<i>Alectorol. major</i> <i>Veron. longif.</i>	38,5 26,7	8	<i>Pedicular. palustr.</i> <i>Veronica longif.</i>	5,6 9,2
2	<i>Alectorol. major</i> <i>Veron. longif.</i>	39,7 27,2	9	<i>Pedicular. palustr.</i> <i>Linaria vulgaris</i>	8,7 19,2
3	<i>Alectorol. major</i> <i>Linaria vulgaris</i>	19,1 15,0	11	<i>Euphrasia Rostkov.</i> <i>Linaria vulgaris</i>	26,6 20,4
4	<i>Alectorol. major</i> <i>Linaria vulgaris</i>	18,2 25,0	12	<i>Euphrasia Rostkov.</i> <i>Veronica longif.</i>	9,1 10,6
5	<i>Melampyr. pratense</i> <i>Veron. longif.</i>	9,3 8,4	14	<i>Odontites rubra</i> <i>Linaria vulgaris</i>	13,0 13,4
6	<i>Melampyr. pratense</i> <i>Veron. longif.</i>	14,5 20,3	15	<i>Odontites rubra</i> <i>Linaria vulgaris</i>	24,4 20,3

1) S. KOSTYTSCHEW, diese Berichte, Bd. 39, S. 319, 328, 334 (1921).

Die Resultate dieser Versuche zeigen, daß die grünen Halbschmarotzer ebenso stark assimilieren, wie die autotrophen Pflanzen aus derselben Familie. Die Resultate BONNIERS habe ich also nicht bestätigen können. Es liegen viele Gründe vor anzunehmen, daß die angeblich schwache assimilatorische Leistungsfähigkeit der Halbschmarotzer in den Versuchen von BONNIER auf einen abnormen Zustand der Blätter zurückzuführen ist; letzterer wurde durch rasches Welken herbeigeführt.

Auch die Transpirationsenergie der grünen Halbschmarotzer ist an warmen sonnigen Tagen sehr groß. Die nach der LIVINGSTONschen kolorimetrischen Methode¹⁾ in situ ausgeführten Messungen ergaben folgende Zahlen. Die Farbenänderung des Kobaltpapiers erfolgte nach Sekunden:

Bei *Odontites rubra*, Unterseite des Blattes: 45, 46, 60, 30, 48,
43, 40, 25, 32, 35.

„ „ „ Oberseite des Blattes: 63, 50, 50.

Mittelzahlen: Oberseite 54; Unterseite 40.

Bei *Alectorolophus major*, Unterseite: 30, 30, 37; Mittel 32.

Bei *Linaria vulgaris*, Unterseite: 40, 27, 24; Mittel 30.

Bei *Trifolium hybridum*, Unterseite: 77, 51; Mittel 64.

„ „ „ Oberseite: 25, 20; Mittel 22.

Die Rhinanthaceen zeichnen sich also durch Merkmale autotropher Pflanzen sonniger Standorte aus und lassen durch ihre Blätter große Mengen von Luft und Wasserdampf streichen. Daß sie sich demnach mit organischen Stoffen selbständig versorgen können, scheint kaum zweifelhaft zu sein.

In einer dritten Versuchsreihe wurde die Wasseraufnahme der Halbschmarotzer untersucht. Der Leitgedanke dieser Versuche bestand im folgenden: Herrscht eine Harmonie zwischen Wurzelsystem und oberirdischen Transpirationsorganen, so wird, genügende Bodenfeuchtigkeit vorausgesetzt, den Laubblättern auch bei maximaler Transpiration eine ausreichende Wassermenge zugeführt. Ist dagegen die Entwicklung des Wurzelsystems eine relativ unzureichende, so muß intensive Transpiration selbst bei genügender Bodenfeuchtigkeit einen Wassermangel herbeiführen; derselbe läßt sich im Potetometer nachweisen, indem nach Abschneiden der Wurzel eine Steigerung der Wasseraufnahme durch oberirdische Organe stattfinden muß.

Die einschlägigen Versuche habe ich auf folgende Weise ausgeführt. Die Pflanzen wurden mit einem Bodenklumpen ohne

1) LIVINGSTON, *Plant World*, Bd. 16, S. 1 (1913).

Beschädigung des Wurzelsystems ausgestochen und gelangten samt dem Boden in ein geräumiges Potetometer. Der Bodenklumpen muß mit Wasser vollkommen imbibiert sein, damit keine Luftblasen im Verlaufe des Versuches im Potetometer erscheinen. Nachdem man den Gang der Wasseraufnahme durch die Wurzeln ermittelt hat, nimmt man die Pflanze aus dem Potetometer heraus und schneidet die Wurzel unter Wasser ab, wonach der abgetrennte Stengel wiederum im Potetometer untersucht wird.

Sämtliche Versuche wurden in situ ausgeführt. Eine jede Teilung des kalibrierten Rohres am Potetometer war genau gleich 0,01 ccm.

Melampyrum pratense. Wasser aufgenommen in je 15': Mit Wurzel 1, 1; ohne Wurzel 10, 10, 10.

Melampyrum silvaticum. In je 15': Mit Wurzel 1, 1; ohne Wurzel 8, 8, 8.

Alectorolophus major. In je 15': Mit Wurzel 11, 11; ohne Wurzel 70, 56, 46.

Alectorolophus major. In je 15': Mit Wurzel 2, 2; ohne Wurzel 20, 15, 15.

Euphrasia brevipila. In je 15': Mit Wurzel 7, 6; ohne Wurzel 12, 11, 11.

Euphrasia brevipila. In je 15': Mit Wurzel 6, 6; ohne Wurzel 16.

Euphrasia Rostkoviana. In je 15': Mit Wurzel 3, 3; ohne Wurzel 10, 8.

Euphrasia Rostkoviana. In je 15': Mit Wurzel 4, 4; ohne Wurzel 10, 10.

Odontites rubra. In je 15': Mit Wurzel 7, 6; ohne Wurzel 28, 24.

Odontites rubra. In je 15': Mit Wurzel 10, 10; ohne Wurzel 16, 14.

Bei allen Halbschmarotzern war also eine bedeutende Steigerung der Wasseraufnahme nach Abtrennen der Wurzel zu verzeichnen (auch bei trübem Wetter!). Diese Erscheinung tritt bei den meisten autotrophen Pflanzen nicht ein: vielmehr habe ich unter Umständen eine Hemmung der Wasseraufnahme nach Abtrennen der Wurzel wahrgenommen. Die Versuche mit autotrophen Pflanzen habe ich immer im grellen Sonnenlichte ausgeführt.

Veronica longifolia. Eine vollkommen vereinzelt einjährige Pflanze. Wasser aufgenommen in je 10': Mit Wurzel 21, 23, 25, 25; ohne Wurzel 23, 22, 22.

Linaria vulgaris. Rhizom in der Mitte zwischen benachbarten Stengeln zerschnitten und die Schnittflächen verklebt. In je 10': Mit Wurzel 12, 14, 16, 19; ohne Wurzel 19, 18, 17.

278 S. KOSTYTSCHEW: Über die Ernährung der grünen Halbschmarotzer.

Zu weiteren Versuchen wurden einjährige Pflanzen verwendet.

Galeopsis tetrahit. In je 10': Mit Wurzel 16, 22, 24; ohne Wurzel 15, 12.

Galeopsis tetrahit. In je 10': Mit Wurzel 21, 23, 25; ohne Wurzel 18, 15.

Chenopodium album. In je 10': Mit Wurzel 40, 48, 52, 52; ohne Wurzel 32, 28, 24.

Centaurea cyanus. In je 10': Mit Wurzel 16, 16; ohne Wurzel 17, 13, 12.

Viola tricolor. In je 10': Mit Wurzel 26, 28; ohne Wurzel 14, 9, 8.

Derartige Versuche habe ich in großer Anzahl ausgeführt.

Es besteht also ein scharfer Unterschied zwischen autotrophen Pflanzen und grünen Halbschmarotzern inbetreff der Wasseraufnahme, indes die Bestimmungen der photosynthetischen Leistungsfähigkeit keine wesentlichen Differenzen ergaben. Aus diesen Resultaten ziehe ich den Schluß, daß Halbschmarotzer nicht organische oder mineralische Nährstoffe, sondern namentlich Transpirationswasser der Nährpflanze in erster Linie entnehmen, da eine selbständige Wasseraufnahme aus dem Boden die Transpirationsbedürfnisse der Halbschmarotzer nicht decken kann. Als direkte Ursache des Parasitismus von Rhinanthaceen ist meiner Meinung nach die vorhandene Disharmonie zwischen Wurzelsystem und Transpirationsorganen anzusehen (die genannte Disharmonie ist in geringerem Grade auch bei einigen autotrophen Pflanzen zu verzeichnen!).

Es scheint, daß die vorstehend erwähnte Disharmonie eine allgemeine Ursache des Parasitismus bei Samenpflanzen darstellt. Ist einmal Wasseraufnahme durch Wurzelhaustorien eingetreten, so müssen auch organische Stoffe in die Wurzeln des grünen Schmarotzers hinüberwandern. Anfangs hat dieser Umstand keine große Bedeutung, mit der Zeit wird er jedoch einen Einfluß auf Blattstruktur und Chlorophyllapparat wohl ausüben können. Auf diese Weise kann schließlich ein vorgeschrittener Grad des Parasitismus zustande kommen.

Wir sehen in der Tat, daß sowohl Blattstruktur als Ausbildung des Chlorophyllapparates bei parasitischen Samenpflanzen die mannigfaltigsten Übergänge von der normalen Ausbildung zur vollständigen Atrophie zeigen, und daß eine schwache photosynthetische Arbeit auch bei anspruchsvollen Parasiten

zu verzeichnen ist¹⁾. Die Rhinanthaceen haben nur eben den ersten Schritt auf dem Wege zum Parasitismus gemacht: Sie zeigen eine Reduktion des Wurzelsystems, nicht des Chlorophyllapparates.

39. Karl Böning: Über den inneren Bau horizontaler und geneigter Sprosse und seine Ursachen.

(Eingegangen am 10. Mai 1922. Vorgetragen in der Junisitzung 1922.)

Die Frage des exzentrischen Dickenwachstums ist trotz der zahlreichen Untersuchungen noch nicht geklärt: Man möchte meinen, daß sie durch die neueren Untersuchungen besonders von JACCARD²⁾ noch verwickelter geworden ist. Die feineren anatomischen Einzelheiten der im Wachstum geförderten und der zurückgebliebenen Seite hat auch der Verfasser besonders betrachtet und ist dabei zu folgenden Resultaten gelangt.

(Die Worte Epi- und Hypotrophie sind in der Folge im Sinne WIESNERS gebraucht: Epitrophie bedeutet also Förderung des Querschnittes auf der Oberseite, Hypotrophie auf der Unterseite.)

1. Epi- und Hypotrophie horizontaler Organe scheinen nicht von Reizwirkungen der Schwere verursacht zu sein. Untersucht wurden wagerecht im Boden kriechende Sprosse, bei denen atmosphärische Kräfte: Licht, Wärme und Feuchtigkeit entweder ausgeschaltet sind oder allseitig gleich einwirken. Die Beobachtungen ergaben, daß die gemachten Querschnitte entweder radiär oder exzentrisch waren, im letzten Falle aber einmal nach dieser einmal nach jener Seite.

Die Untersuchungen beziehen sich auf: *Anemone nemorosa*, *Menispermum canadense*, *Humulus lupulus*, *Lysimachia vulg.*, *Syringa vulg.*, *Solidago serotina*, *Symphoricarpus racemosa*, *Veronica latifolia*, *Mentha piperita*, *Convallaria majalis*, *Carex spec.*, *Triticum repens*.

1, F. TEMME, diese Berichte, Bd. 1, S. 485 (1883); MOLLIARD, Comptes rendus, Bd. 147, S. 685 (1909); JOSOPAIT, Habilitationsschr. Basel (1900); vgl. auch J. WIESNER, Flora, 1874, S. 73.

2) P. JACCARD, Die anatomische Struktur des Zug- und Druckholzes bei wagerechten Ästen von Laubhölzern. (Naturf. Ges., Zürich, Jhg. 62, 1917.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Kostytschew S.

Artikel/Article: [Über die Ernährung der grünen Halbschmarotzer. 273-279](#)