

41. Ludwig Koch: Ueber die directe Ausnutzung vegetabilischer Reste durch bestimmte chlorophyllhaltige Pflanzen.

Eingegangen am 18. October 1887.

Nach den Untersuchungen von FRANK¹⁾ sind unsere zu den Cupuliferen und Coniferen gehörigen Waldbäume, sowie unter den Sträuchern die Ericaceen zu der Ausnutzung der ihnen in der humosen Bodendecke ihres Standortes zur Verfügung stehenden organischen Reste befähigt. Die in den humosen Bodenschichten befindlichen Wurzeln gehen mit Pilzen ein symbiotisches Verhältniss ein, wobei den letzteren als Saprophyten die Stoffaufnahme zufällt.

In dem Nachstehenden soll nun gezeigt werden, dass bestimmte, unter den gleichen Verhältnissen vegetirende, ebenfalls reichlich mit Blättern und Chlorophyll versehene Pflanzen zu einer ähnlichen Ausnutzung des Substrates der Pilze gar nicht bedürfen, sondern sich direct, vermittelt ihrer Wurzeln und daran entstehenden besonderen Organe, die in Zerfall begriffenen organischen Reste erschliessen. Die Pflanze, um die es sich zunächst handelt, ist *Melampyrum pratense* L.

Diese Pflanze wächst sowohl vereinzelt in unseren Wäldern, als auch in engster Nachbarschaft mit Moosen, Gräsern etc. Besonders in ersterem Fall steht ihr eine Bodendecke zur Verfügung, deren oberste Schicht aus den noch unzersetzten, deren tiefere aus den vermodernden Blättern, vorzugsweise aber aus deren ehemaligen Rippen, die dem Zerfall am längsten widerstehen, zusammengesetzt ist. In letzterer Schicht sind ausserdem die Mycorhizen in grosser Menge anzutreffen.

Derartige Pilzwurzeln fehlen auch da nicht, wo unsere Pflanze zwischen und in den Moos- und Graspolstern heranwächst. Es überwiegen hier nur die meist ein lockeres Gefüge zeigenden eingegangenen und eingehenden Moosstämmchen und die Graswurzeln.

Zwischen den genannten organischen Resten entwickelt sich das Wurzelsystem von *Melampyrum*. Es besteht aus einer Hauptwurzel und deren Seitenwurzeln. Beide durchwachsen schliesslich das Sub-

1) FRANK, Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. — Neue Mittheilungen über die Mycorhiza der Bäume und der *Monotropa hypopitys*. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 1885. pag. 128 und XXVII. — Tageblatt der Versammlung deutscher Naturforscher etc. 1887. pag 88.

strat und gelangen dann auch in Bodenschichten, welche arm an organischen Resten sind oder derselben gänzlich entbehren. Die Verdickung derartiger Wurzeln ist eine nicht unbeträchtliche. Zur Stoffaufnahme sind sie indessen weniger befähigt, sie dienen vielmehr als Erzeuger und Träger sehr dünner, langer Wurzeln, denen vorzugsweise die genannte Aufgabe zufällt.

Die Entwicklung dieser zarten, mit einer rudimentären Haube versehenen Wurzeln ist die gewöhnliche endogene. Der Ort der Anlage dagegen und die hieraus resultirende Vertheilung an der Mutterwurzel entspricht dem normalen Typus nicht. Weitaus weniger innere Wachstumsursachen, als vielmehr äussere Einflüsse machen sich hier geltend.

Im Allgemeinen brechen die Fadenwurzeln gegenständig hervor. Das geschieht aber weder in regelmässigen Abständen noch in ebensolcher Folge. Man beobachtet vielmehr eine Anhäufung da, wo die Mutterwurzel sich in dem organischen Substrat befindet. An einem sehr kleinen Wurzelabschnitt trifft man hier nicht selten 10—15 Fadenwurzeln dicht aneinander gedrängt. Dieselben sind entweder gegenständig, und dann gleicht das Ganze einem Doppelkamm, oder sie erscheinen allseitig, und dann haben wir ein pinselförmiges Gebilde vor uns. Häufiger sind allerdings die Fälle, in denen die Anhäufung nicht so prägnant hervortritt.

Zum Studium dieser Verhältnisse erlangt man das Material durch sorgfältiges Ausstechen des gesammten Wurzelballens unserer Pflanze mit nachfolgendem Auswaschen und Präpariren. Verfährt man hierbei nicht sehr vorsichtig, so reissen die äusserst zarten Würzelchen ab, man erhält nur den massiveren Theil des Wurzelkörpers, der dann zu unrichtigen Anschauungen Veranlassung giebt.

Die Fadenwurzeln sowohl wie deren massivere Träger sind nur sehr spärlich mit Wurzelhaaren versehen, ja es kann sogar vorkommen, dass diese vollständig fehlen. Von einer Anhäufung an einer bestimmten Zone oberhalb der Wurzelspitze ist keine Rede, die Vertheilung erfolgt in unregelmässigen Abständen an der gesammten Wurzel. Das deutet bereits darauf hin, dass eine den höheren Gewächsen entsprechende Stoffaufnahme nicht oder nur in ganz beschränktem Maasse stattfindet.

Das Wachstum der Fadenwurzeln erfolgt unter häufigen Ablenkungen. Während derselben haben die Wurzeln reichlich Gelegenheit mit organischen Resten aller Art in Berührung zu treten. Waren hinsichtlich des Substrates und der Wurzeln bereits Beziehungen zu constatiren, so lassen sich solche bei den ferneren Vorgängen erst recht nicht verkennen. In Folge der Annäherung an die organischen Reste — unter diesen scheinen die abgestorbenen Mycorhizen der Waldbäume, das Geflecht bereits isolirter Blattnerven, sowie das der Moosstämmchen früherer Vegetationsperioden besonders begünstigt zu werden — ent-

wickeln die Wurzeln unserer Pflanze nach der Contactstelle gerichtete Protuberanzen. Denselben fällt die Aufgabe zu mit dem zu erschliessenden Nährobject in engere Verbindung zu treten.

Die Entwicklung der Protuberanzen ist die folgende:

Von der einschliesslich der Epidermis meist 3—4 Zelllagen starken Rinde vergrössern sich zunächst 1—2 Zellen der subepidermalen Lage. Diesen folgen ähnliche der tieferen Schichten, bis endlich auch die über dem Gefässbündel liegenden sich zu vergrössern beginnen. Inzwischen theilen sich bereits die subepidermalen Zellen antiklin zur Wachsthumsoberfläche. Eine mittlere, senkrecht auf das Gefässbündel der Mutterwurzel gestellte Wand markirt bereits die Längsachse der Neubildung. Die tieferen Zelllagen folgen vorzugsweise unter periklinen Theilungen und, insoweit sie dem Gefässbündel anstossen, solchen parallel zu diesem. Dabei wird der Neubildungsheerd, und besonders dessen Basis, noch durch seitlich anstossende Zellen vergrössert, die sich wie die seitherigen des Heerdes verhalten.

Die Epidermis des jetzt konischen Höckers folgt dem Ausdehnungsbestreben der unter ihr befindlichen Zellen unter Dehnung und Einschlebung antikliner Wände. An dem Scheitel der Neubildung liegt sie noch ziemlich lose dem zu ergreifenden Object an. Der Contact wird indessen schon durch das Längenwachsthum des Höckers, in dem jetzt auch perikline Theilungen der subepidermalen Zellen stattfinden, ein innigerer. Eine feste Anlage kommt allerdings, bei dem durch die Beschaffenheit des humosen Substrates begünstigten Zurückweichen des Objectes, nicht zu Stande, sie wird auf anderem Wege hergestellt.

Der verhältnissmässig lose Anschluss genügt indessen, um der Scheitelspitze des Höckers benachbarte, tiefere Epidermiszellen zu Wachsthumsvorgängen zu veranlassen, er wirkt als Reiz in der Art, dass auf beiden Seiten des Nährobjectes — dasselbe besitzt in den oben erwähnten Fällen cylindrische Gestalt — Zellgruppen zu dem Herauswachsen aus dem seitherigen Verband veranlasst werden. Die wachsenden Zellen bleiben nun entweder in festem seitlichen Zusammenhang — und dann zeigen sie ein Gefüge, das an die Integumente der Samenknospen erinnert — oder sie entwickeln sich als Haare, die bald lose, bald seitlich vereinigt das Object zu umwallen beginnen. Ersteres ist gewöhnlich an dickeren, letzteres an dünnen Nährobjecten zu beobachten. Objecte mittlerer Stärke veranlassen nicht selten das Herauswachsen neuer, tiefer gestellter Haare, welche sich gewöhnlich nur bis zur halben Höhe der ersten erheben, diese somit basal verstärken.

Das Wesentliche dieser Vorgänge besteht darin, dass um das Nährobject eine noch etwas über dessen halbe Höhe greifende, mehr oder minder starke Zange gelegt wird, welche Object und Höcker aneinander klammert. Speciell dessen Scheitelspitze erhält später noch

dadurch einen so festen Anschluss an das Nährobject, dass bereits im Contact stehende Epidermiszellen gegen das Object wachsen, das durch die Zange gepackt, nun nicht mehr zurückweichen kann.

Betrachten wir zunächst die fernere Entwicklung des Höckers.

Es wurde bereits erwähnt, dass derselbe, da wo er dem Gefässbündel seines Mutterorgans anstösst, zu diesem parallele Theilungen eingeht, Theilungen, die jetzt so intensiv erfolgen, dass eine Meristemlage geschaffen wird, welche das Gefässbündel der Mutterwurzel local nach Aussen drückt. Dasselbe erhält an der Basis des Höckers einen bogigen Verlauf.

Seitens der inneren Derivate des Meristems werden nun Tracheiden von nicht sehr regelmässiger Form und Gefüge hergestellt, und diese liegen dem gebogenen Gefässbündel der Mutterwurzel in Form eines Polsters auf. Hier ist eine normale Verdickung des Gefässbündels nicht mehr möglich, sie kann nur noch an der dem Höcker entgegengesetzten, convexen Seite des Bündels stattfinden.

Ueber dem trachealen Polster sind es die die Längsachse des Höckers markirenden Zellen, welche jetzt noch eine regelmässige, mit der Achse längs und quer verlaufende Theilungsrichtung einhalten. Bald überwiegen hier die Längswände, so dass ein aus gestreckten Zellen bestehender centraler Strang zu Stande kommt.

Die den Strang umgebenden Zellen geben ihre zu Anfang ziemlich scharf peri- und antiklinen Theilungen auf. Sie theilen sich, mit Ausnahme der äussersten Lagen, durchaus unregelmässig, es entsteht ein aus polyedrischen Formen zusammengesetztes Füllgewebe, dessen wasserhelle Zellen sich besonders in der Mitte des Gebildes bedeutend vergrössern. Der ursprünglich konische Höcker wird hierdurch zu einer im Verhältniss zu der Mutterwurzel ziemlich grossen Kugel, deren einer Pol in die Mutterwurzel eingebettet ist, deren anderer an das Nährobject stösst.

Nach der Peripherie der Kugel nehmen die Füllzellen successiv an Grösse ab. Bemerkenswerth verhalten sich die drei äussersten Schichten. Die beiden inneren stellen schon früh die Theilungen ein und werden zu, in der Richtung der Organoberfläche gestreckten, tafelförmlichen Formen. Die Epidermis dagegen theilt sich länger radial, es entstehen aus ihr auch vereinzelt Haare, die indessen mit Befestigungszwecken nichts zu thun haben, sondern eher den Wurzelhaaren entsprechend fungiren. Diese Function scheint nur von kurzer Dauer zu sein. Wenigstens trifft man später fast nur noch zusammengefallene Haare auf der inzwischen verkorkten, jetzt auch einreissenden oder ebenfalls zusammenfallenden Epidermis.

Auf die Contactstelle der Kugel mit dem Nährobject erstrecken sich diese Vorgänge nicht. Hier theilt sich die Epidermis, diejenige der Scheitelspitze des ehemaligen Höckers, in der Richtung der or-

ganischen Längsachse der Neubildung. Das geschieht im Anschluss und entsprechend den Theilungen des centralen Stranges. Es wird ein einseitiges Dickenwachsthum eingeleitet, und dieses ist abhängig von der Lage des Nährobjectes.

Letztere wechselt von Fall zu Fall. Das cylindrische Object kann mit der Wurzel von *Melampyrum* parallel laufen oder diese kreuzen, es können endlich die verschiedensten Zwischenstellungen vorkommen. Welcher Art diese aber auch sein mögen, das einseitige Dickenwachsthum folgt stets der Längsrichtung des Nährobjectes. Die diesem anliegenden Epidermiszellen erhalten senkrecht auf das Object gestellte Wände und werden in die bekannten säulenförmigen Initialen übergeführt, welche man bei den phanerogamen Parasiten fast überall da trifft, wo es sich um die Herstellung einer Ansatzfläche an ein Nährorgan oder an bestimmte Nährgewebe handelt. Auch in unserem Falle entsteht an dem hier todten Object eine Ansatzfläche, oder besser gesagt Kante. Gewöhnlich erlangt dieselbe aber keine bedeutendere Ausdehnung, so dass die ihr unterstellten Zellen keine sehr lebhaften Theilungen nöthig haben und das Gesamtorgan die Kugelform im Allgemeinen beibehält.

Der Herstellung der Ansatzkante folgt die Verlängerung der das Nährobject bereits packenden Zange. Der Kante unterstellte Zellen der Epidermis erheben sich, um entsprechend den früheren Vorgängen entweder in festerem Gefüge oder als mehr oder minder lose Haare in die Höhe zu wachsen. Es entsteht, körperlich betrachtet, eine sich nach oben schwach zuwölbende Rinne, in die das Nährobject eingebettet ist. Wie der Verlauf der Kante, so ist auch derjenige der Rinne durch die Lage des Objectes vorgezeichnet. Die Zellen, welchen die Herstellung beider zufällt, werden durch den Reiz bestimmt, den das cylindrische Object auf die Scheitelspitze des ursprünglichen Höckers ausübt.

Meist sind es zunächst nur zwei Epidermiszellen der letzteren, die sich jetzt den Eingang in das Object anbahnen. Dieselben wölben sich aus dem Verband heraus und üben auf das fest in die Rinne eingebettete Object local einen Druck aus. Bei bereits in der Zersetzung stark vorgeschrittenen, mithin sehr brüchigen Pflanzenresten genügt dieser Druck, um die Rinde des Objectes auf rein mechanischem Wege zu spalten. Die eindringenden Zellen wachsen dann durch den Spalt bis in die Ueberbleibsel des ehemaligen Gefässbündels.

Halten dagegen die Zellen des Objectes noch ziemlich fest zusammen, so erfolgt unter dem Einfluss der vorgehenden Initialen ihre Trennung. Die Initialen wachsen dann intercellular gegen und in das Gefässbündel.

In [beiden Fällen bildet sich der den eindringenden Zellen unterstellte centrale Strang der Kugel zu einem aus ring- und netzförmig

verdickten Elementen bestehenden trachealen aus. Die eingedrungenen Zellen erhalten eine ähnliche, häufig indessen unvollständige Verdickung.

Der Centralstrang führt basal zu dem trachealen Polster, welches über dem Gefässbündel der *Melampyrum*wurzel geschaffen wurde, und vereinigt sich mit ihm unter Gabelung oder Verdreifachung. Die Spaltung des Stranges vollzieht sich besonders in einer Querschnittszone der Wurzel von *Melampyrum*. Der mittlere Theilstrang steht senkrecht auf dem Polster, die beiden seitlichen vereinigen sich mit dessen tiefer liegenden Enden und gewinnen zugleich den Anschluss an die normalen Gefässe der *Melampyrum*wurzel.

Den zuerst eingedrungenen Initialen folgen nun benachbarte der Ansatzkante so, dass von diesen bald zwei Längsreihen in dem Gefässbündel des Nährobjectes liegen. Entsprechend der geringen Breite der Kante, kann für die Folge die eingedrungene Zellplatte nur noch durch wenige Initiallagen verstärkt werden. Mit einer derartigen Verbreiterung ist der Vorgang beendet.

Zu erwähnen bliebe noch, dass in der eingedrungenen Platte, sowie den angrenzenden Theilen der unterstellten Kugel die in der Mitte liegenden Tracheiden noch durch solche verstärkt werden können, welche wie an der entgegengesetzten Stelle eine, hier allerdings gegen das Gefässbündel des Objectes gerichtete Gabel bilden.

Nicht immer dringen die in der Mitte der Ansatzkante, also die über dem Meristemstrang der Kugel befindlichen Zellen zuerst ein. Es kann vorkommen, dass dem einen oder anderen Ende der Kante genäherte Initialen mit dem Angriff beginnen. Alsdann ist auch die Ausbildung des trachealen Stranges der Kugel alterirt. Derselbe führt auf die oben geschilderte Weise von dem trachealen Polster bis zur Mitte der Kugel. Hier aber erfährt er zunächst keine Fortsetzung nach dem ehemaligen Scheitel des Höckers, sondern er wird nach denjenigen seitlichen Initialen geführt, die mit der Erschliessung des Objectes begonnen haben. Später, nach vollständigem Eindringen der Initialkante, wird das Bild ein dem oben angegebenen wieder ähnelndes.

Findet, wie das in Ausnahmefällen vorkommen kann, der Contact an einer äquatorialen Stelle der Kugel statt, so wird der tracheale Strang überhaupt nicht nach dem Scheitel des ehemaligen Höckers fortgesetzt, sondern er verläuft etwa von der Mitte der Kugel nach der seitlichen Contactstelle.

Dass die Initialen bei ihrem Eindringen in das Nährobject sich nicht sofort in einzelne, dieses durchwuchernde Fäden auflösen, sondern unter ziemlich festem Gefüge gegen und in das Gefässbündel vordringen, steht im Einklang mit den Ernährungsverhältnissen. Auf dem ersteren Wege könnte im Grossen und Ganzen nur die direct ergriffene Zone des cylindrischen Nährobjectes ausgenutzt werden, auf letzterem ist die

Verwerthung auch nicht ergriffener Theile, womöglich des Gesamtgebildes, möglich.

Die zum Theil zerfallenen, mit Rindenlücken bereits in Verbindung stehenden Gefässe des Objectes bilden immerhin noch ein dieses durchziehendes Röhrensystem. Sind in demselben auch nur an einer Stelle die Initialen unserer Pflanze eingefügt, nehmen sie hier mit dem Wasser die ersten organischen Zersetzungsprodukte auf, so üben sie eine saugende Wirkung aus. Die Folge einer solchen ist der Eintritt von Wasser und Luft an den offenen Enden etc. des Objectes. Hierdurch wird die Zersetzung beschleunigt, die in dem gesammten organischen Reste nicht nur die Gefässröhren sondern, unter Erweiterung derselben zu einem Rohr, auch successiv die angrenzenden Gewebe ergreifen kann.

Ein bedeutendes Längenwachsthum der in das Object dringenden Initialplatte ist somit nicht nothwendig. Ein solches erweist sich nur da von Vortheil, wo es sich, wie bei den Parasiten, um die Erschliessung sämtlicher Gewebeformen eines intakten, lebenden Pflanzentheiles handelt.

Fehlen in dem Nährobject die Gefässe, oder sind sie bei der Kleinheit des Objectes nur von einer im obigen Sinne untergeordneten Bedeutung, kommt es also darauf an, den Pflanzenrest ausschliesslich local auszunutzen, so ist das Wachsthum des Saugorgans häufig ein anderes. An Rindenüberbleibseln — es handelte sich in einem speciellen Falle um diejenigen eines mehrjährigen Zweigstückes — beobachtete ich, dass an Stelle der Ansatzkante, und unter Wegfall der Anklammerung, durch allseitiges Dickenwachsthum an der Contactstelle eine Ansatzfläche hergestellt wurde.

Ein ähnliches Verhältniss liess sich an den Bruchstücken fester monocotyler Blätter, beispielsweise derjenigen von *Luzula*-Arten, deren Mesophyll der Fäulniss längere Zeit widersteht, feststellen. Hier erfolgte, an der Contactstelle mit dem Blattstücke, das allseitige Dickenwachsthum in so ausgiebiger Weise, dass der Umfang der Bildung da ein beträchtlicherer war, als an irgend einer anderen Stelle der Kugel. Die Kugelform ging vollständig verloren. Das Gebilde glich einer mit dem breiten Theil nach dem Object gekehrten Glocke.

An den Nadeln der Coniferen endlich pflegen sich an Stelle eines grösseren Saugorgans mehrere kleine, von der normalen Form nicht wesentlich abweichende auszubilden.

In den letzten Fällen handelte es sich um Objecte, die von unserer Pflanze nur verhältnissmässig selten ergriffen werden und als minder günstige bezeichnet werden müssen.

Kehren wir jetzt wieder zu der den geeigneteren Objecten anliegenden Bildung zurück.

Die deren eindringenden oder eingedrungenen Initialen unterstellten Zellen sind, besonders was die direct anstossenden anlangt, ebenfalls

noch säulenförmig. Indessen ist die Streckung in der Längsrichtung des Organs eine schon wesentlich geringere. Noch mehr tritt in den tieferen Lagen die Streckung zurück, es kommt mehr und mehr die polygonale Form zum Vorschein. Dabei vergrössern sich die Zellen in dem Maasse, als man sich dem Centrum der Kugel nähert. Von hier bis zu den Initialen lässt sich eine Reihenanordnung der Zellelemente bemerken. Nach entgegengesetzter Stelle, also nach der Basis des Organs, ist dagegen eine solche nur bei den trachealen und den diese direct umgebenden Zellen vorhanden. Siebröhren oder auch nur Cambiform werden weder an dem trachealen Strang, noch irgendwo in dem Parenchym gebildet. Specielle Leitungsbahnen für die Eiweissstoffe fehlen somit.

Zur Zeit des bedeutendsten Wachsthums des die Hauptmasse der Kugel ausmachenden Parenchyms führen dessen dünnwandige polygonale Zellen einen wasserhellen Inhalt. Nach dem Eindringen der Initialen in das Nährobject tritt das Protoplasma mehr und mehr hervor. Man bemerkt dann in ihm gelbe, 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.¹⁾ 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 Maasse, als das in den Zellen der Wurzelanschwellungen der Leguminosen der Fall ist. Bei den letzteren dürfte dessenungeachtet das Gesamtquantum nicht allzu wesentlich dasjenige der Knöllchen unserer Pflanze übersteigen. Es sind eine grössere Zahl von Zellen so ziemlich ausschliesslich mit Stärke gefüllt, während bei *Melampyrum* hier geformte Stärke gar nicht auftritt.

Die Füllung der Zellen beginnt gewöhnlich in den den trachealen Strang umgebenden, sowie den Initialen anstossenden Zellen. Sie erstreckt sich, mit Ausnahme der äussersten Lagen, die nie eine derartige Füllung erhalten, auf das gesammte Parenchym der Kugel.

Bei den phanerogamen Parasiten dauert das Haustorium, zum mindesten dasjenige stärkerer, leistungsfähigerer Nährwurzeln, eine, unter Umständen auch mehrere Vegetationsperioden aus. Anders verhält es sich mit unserer Pflanze. Deren Saugorgane können als solche nur kurze Zeit fungiren, weil die zu ihrer Verfügung stehenden Nährobjecte gerade in Folge der stoffaufnehmenden Thätigkeit bald der Auf-

1) Diese Berichte, Taf. V, Fig. 16.

lösung anheimfallen. Die ehemals in dem Gefässsystem gegebenen Röhren erweitern sich unter Zersetzung zu einer centralen, Gewebereste enthaltenden Röhre, die sich unter Betheiligung der anstossenden Gewebe mehr und mehr erweitert. Endlich bricht das Object bei dem geringsten äusseren Anlass zusammen. Man findet dann nur noch Zellreste in der ursprünglich für die Anheftung bestimmten Zange oder Rinne.

Die alsdann frei werdenden Initialen und Tracheiden der ehemaligen Contactstelle lockern sich nun in ihrem Verband. Es findet eine Abschuppung von Zellen statt, wobei die abgestossenen Zellen zusammenfallen und eine schwache Decke über dem noch intakten inneren Gewebe bilden.

Gräbt man unsere Pflanze im Sommer aus, so trifft man an ihren Wurzeln neben den sich anlegenden, sowie den ausgebildeten Saugorganen eine grosse Zahl solcher, deren stoffaufnehmende Thätigkeit bereits abgeschlossen ist. Derartige Organe bleiben längere Zeit erhalten, sie werden zu den gleich näher zu beschreibenden Zwecken verwerteth.

Bereits in frühen Entwicklungsstadien, mit der Anlage des verhältnissmässig mächtigen Parenchymkernes, enthalten die uns beschäftigenden Gebilde nicht unbedeutende Quantitäten Wasser. Sie stellen durch ihre Zahl Bedeutung erlangende Wasserreservoirs vor, die unsere Pflanze besonders deshalb nothwendig hat, weil ihre Wurzeln fast nur in der humosen Bodendecke wachsen, die bei heissem Wetter zuerst austrocknet.

Mit der Austrocknung stehen in dem Substrat aber auch die Zersetzungsvorgänge still, und damit ist die Stoffaufnahme sistirt oder wenigstens auf ein Minimum reducirt. Die ungehinderte Weiterentwicklung von *Melampyrum* während einer Trockenheitsperiode erfordert somit auch disponible, in Anbetracht der Assimilationsthätigkeit unserer Pflanze, eiweisshaltige Stoffe. Dass derartigen Anforderungen entsprochen werden kann, lehren die Inhaltsbestandtheile des Parenchyms des Saugorgans. Schon mit Beginn der stoffaufnehmenden Thätigkeit desselben begann die Aufspeicherung der stäbchenförmigen Gebilde. Das Organ entwickelte sich schon damals als Reservestoffbehälter, es entspricht in dieser Hinsicht den bereits erwähnten Wurzelanschwellungen der Leguminosen, für deren nunmehr richtige Deutung ¹⁾ es einen neuen Beleg abgiebt.

Die Rolle der Reservestoffbehälter spielen nur die am Schlusse ihrer Hauptthätigkeit angelangten Saugorgane ausschliesslich und zwar meist bis zum Ende der Vegetationszeit weiter. Während dieses Zeitabschnittes bemerkt man in den nunmehr knolligen Wurzelanhängseln folgende innere Veränderung.

Wie früher die trachealen Elemente der Initialen der Contactstelle, so werden jetzt anstossende des centralen Stranges in ihrem Verband

1) Vgl. TSCHIRCH, diese Berichte, 1887, Heft 2.

geloekert. Sie gerathen zwischen Parenchym, das eine ähnliche Lockerung erfahren hat und, da es noch mit den bekannten Inhaltsbestandtheilen versehen ist, die verschobenen Tracheiden deckt und nicht so leicht erkennen lässt. Die Lockerung des Parenchyms schreitet nun von Innen nach Aussen vor, es werden, an ersterer Stelle beginnend, isolirte Elemente nach und nach resorbirt. Dementsprechend entstehen in dem Parenchym Lücken, die sich mehr und mehr vergrössern und endlich zu einer grossen Höhle verschmelzen. Peripherische Lagen, die nie eine Füllung erhielten, bilden die Deckschicht.

Die so zu Stande kommende Hohlkugel wird noch leidlich von dem centralen trachealen Strang gehalten, der trotz der Lockerung eines grossen Theils seiner Elemente eine gewisse Festigkeit behält. Schwindet endlich auch diese, so fällt die Kugel bei dem geringsten äusseren Anlass zusammen.

Die obige Darstellung beruht auf der Annahme, dass das herangezogene Object von vornherein ein todtcs, in Zerfall begriffenes ist. Hiergegen könnte nun eingewandt werden, die Ansaugung habe an einem lebenden Pflanzentheil stattgefunden, der erst in Folge der Thätigkeit des Saugorgans zum Absterben gebracht wurde. Mit anderen Worten: man habe die lebenden Objecte übersehen.

Dieser Einwand wird scheinbar dadurch unterstützt, dass, in allerdings seltenen Fällen, auch Wurzeln — es waren Mycorhizen — ergriffen werden, deren Rinde zwar total abgestorben ist, deren Gefässbündel dagegen noch Leben zeigt. In jenes können dann auch die Initialen eindringen. Bei näherer Betrachtung sind derartige Fälle indess keineswegs in dem gedachten Sinne beweisend. Reagirt, wie das wahrscheinlich, die Wurzel von *Melampyrum* auf von todtcn Objecten ausgehende Reize mechanischer und vor allem chemischer Natur, so ist es gleichgültig, ob innere Partien am Leben sind oder nicht. Die lockere, in Zersetzung begriffene Deckschicht des Objectes giebt hinsichtlich des Reizerfolges den Ausschlag.

Zudem wäre zu bemerken, dass in den fraglichen Fällen das Gefässsystem bereits erkrankt war. Längsschnitte liessen an einzelnen Stellen schon die den Absterbeprocess einleitende Gelbfärbung der Gefässe wahrnehmen.

Noch grössere Beweiskraft haben die folgenden Thatsachen.

Nach dem, was wir bis jetzt von den höheren Wurzelschmarotzern wissen, zerstören deren Saugorgane wenigstens die stärkeren Nährwurzeln durchaus nicht schnell. Es findet im Gegentheil ein längeres Zusammenleben statt, bei dem der Wirth nur allmählich die Nährstoffe hergiebt. Nur die unterhalb der Insertionsstelle befindliche Nährwurzelpartie geht ein. Dementsprechend hätten sich bei den hunderten zur Untersuchung gelangten Exemplaren von *Melampyrum* lebende Nährwurzeln der Beobachtung nicht entziehen können.

Ferner deutet in den meisten Fällen der Zustand des befallenen Objectes bereits darauf hin, dass dasselbe schon vor längerer Zeit abgestorben ist. Im Verband mit unserer Pflanze finden wir: Moosstämmchen, an denen die Blätter schon grösstentheils zerfallen oder überhaupt nicht mehr vorhanden sind, Bruchstücke dieser leicht erkennbaren Stämmchen, Rindenreste von Zweigen, endlich die einen mehr oder minder dichten Filz darstellenden Nerven der Blätter unserer Waldbäume, Sträucher etc.

Die Benutzung selbst noch wenig zersetzter Blätter spricht an sich schon für die Richtigkeit der oben vertretenen Anschauung. Der Blattfall findet im Grossen im Herbst statt, während die Vegetation von *Melampyrum* erst im Frühjahr beginnt.

Nicht selten beobachtet man dicht an der Spitze einer im besten Wachsthum befindlichen Wurzel von *Melampyrum* Saugorgane mit zweifellos todtten Objecten. Die Jugend der Organe ist damit bewiesen, sie lässt es durchaus unwahrscheinlich erscheinen, dass die Objecte in lebendem Zustand befallen worden sind.

In der humosen Bodendecke trifft man Zweigstücke, die in Folge des Ausfaulens der Gefässbündel eine Röhre bilden. Wachsen Wurzeln unserer Pflanze in diese hinein, so entwickeln sie Saugorgane, welche von Innen nach Aussen in die Rinde dringen. Hier ist ein Zweifel über die Beschaffenheit des Objectes zur Zeit der Herstellung der uns beschäftigenden Bildungen vollständig ausgeschlossen.

Endlich spricht auch der mikroskopische Befund für die Annahme der Ansiedlung unserer Pflanze an todtte Objecte.

Wie bereits oben ausgeführt wurde, dringen meist die mittleren Initialen der Ansatzkante zuerst in das Object ein. Man kann direct beobachten, dass sie zwischen schwarzbraunen Epidermis- und später zwischen ebenso gefärbten Rindenzellen liegen. Noch häufiger erhält man ähnliche Bilder von älteren, bereits in das Gefässbündel eingefügten Saugorganen. Die den eingedrungenen Initialen benachbarten der Kante verschaffen sich Eingang. Das Saugorgan wird in dem todtten Object weiter entwickelt. Letzteres würde bei einer parasitischen Pflanze schwerlich der Fall sein.

Eine weitere Frage ist die: Sind die beschriebenen Bildungen wirklich stoffaufnehmende, oder haben sie andere, vielleicht mechanische Zwecke? Bedient sich unsere Pflanze ihrer etwa als Haftorgane?

Hiergegen wäre einzuwenden, dass Bau und Grösse von *Melampyrum* eine besondere Befestigung nicht nothwendig machen. Aber selbst das Gegentheil angenommen, so wären die in Zerfall begriffenen und demgemäss brüchigen organischen Reste zu Befestigungszwecken die denkbar ungeeignetsten Objecte.

Vor allem aber widersprechen die anatomischen Verhältnisse

Wir sahen oben, dass sofort nach dem Eindringen der Initialen

ein trachealer, nach dem Gefässbündel der Mutterwurzel führender Strang hergestellt wird. War die Eintrittsstelle ausnahmsweise eine dem einen oder anderen Ende der Ansatzkante genäherte, oder lag das Object gar an der äquatorialen Zone der Kugel, so wurde der Verlauf des betreffenden Stranges dementsprechend abgeändert. Zwischen ihm und dem Object bestehen somit ganz bestimmte, für die Stoffaufnahme sprechende Beziehungen.

Die letzteren finden noch Unterstützung durch das Verhalten der Elemente der Leitungsbahnen nach dem Zusammenfallen des ausgesogenen Objectes, also nach Beendigung der Hauptthätigkeit des Saugorgans. Sowohl die Tracheiden der Contactstelle, als besonders auch solche der angrenzenden Kugelhälfte werden isolirt und für die Stoffleitung untauglich gemacht.

Welcher Art sind nun die aufzunehmenden Stoffe?

Da unsere Pflanze reichlich Chlorophyll enthält, mithin ihre an sich bescheidenen Bedürfnisse an stickstofffreien Stoffen durch die Assimilation befriedigen kann, so wird es vor allem auf die stickstoffhaltigen ankommen. Dass es vorzugsweise das Material für diese ist, welches Aufnahme findet, darauf deuten die bereits beschriebenen Inhaltsbestandtheile der Reservestoffbehälter, sowie der Umstand hin, dass in denselben geformte Stärke nicht anzutreffen ist.

Wird nun derartige Material unter directer Einwirkung des Eindringlings auf den organischen Rest disponibel gemacht, oder entsteht es ohne solche, im Verlauf des Zersetzungsprocesses des Objectes.

Die Möglichkeit des ersteren Vorganges ist nicht zu bestreiten. Sehen wir doch, dass die eindringenden Initialen ohne Schwierigkeit die im Weg befindlichen Zellen trennen und die Gefässe sogar perforiren. Die hierbei zu Tage tretende Fähigkeit feste organische Stoffe zu lösen könnte auch hinsichtlich eingetrockneter Plasmareste oder anderer ähnliche Zusammensetzung besitzender Inhaltsbestandtheile der abgestorbenen Zellen vorhanden sein. Das Verhalten des Eindringlings deutet indessen nicht darauf hin, dass eine derartige Stoffaneignung eine bedeutende Rolle spielt. Es findet nicht, wie das der Fall sein müsste, ein allseitiges Durchwuchern des Objectes seitens fadenförmiger Einzelzellen oder Haare statt, die Initialen halten im Gegentheil bis zu ihrem Eintritt in das Gefässbündel zusammen und schieben sich hier zwischen und in dessen Elemente.

Wir müssen annehmen, dass im Grossen und Ganzen hier die in Wasser gelösten ersten Zersetzungsproducte des Objectes — darunter auch die unserer Pflanze noch nothwendigen anorganischen Salze — vorhanden sind und dem Bedürfniss entsprechend aufgenommen werden.

Wie bereits erwähnt, ist mit der Wasseraufnahme eine Saugwirkung verknüpft, mit welcher der beschleunigte Zerfall des Objectes von Innen nach Aussen zusammenhängt. So ziemlich dessen gesammte

Zersetzungsproducte werden den Initialen zugänglich. Stickstoffhaltige Substanzen können indessen, entsprechend der Zusammensetzung des Einzelobjectes, hier nur in verhältnissmässig geringen Mengen vorkommen. Berücksichtigt man aber, dass an dem Wurzelkörper einer mittelstarken Pflanze von *Melampyrum* 60—100 in den verschiedensten Entwicklungsstadien befindliche Saugorgane durchaus keine Seltenheit sind, so leuchtet ein, dass das zur Disposition stehende Gesamtquantum des genannten Materials ein nicht unbeträchtliches ist und dem Bedürfniss unserer Pflanze recht wohl genügen könnte.

Ferner erscheint es nicht unmöglich, dass mit dem durch die Objecte, sei es in den Gefässröhren etc., sei es an und in den abgestorbenen Membranen geleiteten Wasser, auch die löslichen Stoffe der Humusdecke des Bodens — die zum Theil den obigen entsprechende sein werden — zu den Initialen gelangen. Die zur Verfügung stehende Stoffmenge wäre damit eine ganz wesentlich bedeutendere.

Hat man die Initialen als diejenigen Zellen zu bezeichnen, welche als die stoffaufnehmenden fungiren, so ist doch nicht ausser Acht zu lassen, dass den allerdings wenigen Wurzelhaaren und vielleicht den jugendlichen Theilen der Wurzeln selbst eine ähnliche Function zukommen könnte. Bei der Seltenheit der Haare indessen, sowie dem Umstand, dass diese an dem Saugorgan nur in dessen frühen Stadien in unversehrttem Zustand anzutreffen sind, scheint es, dass es sich hier im Grossen und Ganzen um die Aufnahme des für die entstehenden Bildungen nothwendigen Wassers handelt.

Vergleicht man die uns beschäftigenden Organe mit den Haustorien der phanerogamen Parasiten, so zeigt sich, den Hauptzügen nach, eine nicht zu verkennende Uebereinstimmung. Die Herstellung des Höckers unter Einwirkung von Nährwurzel oder Nährobject, das Erfassen beider, sowie das Eindringen sind gemeinsame Momente. Die intramatrikale Entwicklung ist dagegen zum Theil, im Einklang mit den bei *Melampyrum* geänderten Ernährungsverhältnissen, modificirt. Aus gleichen Gründen erweist sich auch das prägnante Hervortreten eines Reservestoffe führenden Gewebes als unserer Pflanze eigenthümlich.

Bei den Saprophyten, sowie den Mycorhizen der genannten Waldbäume und Sträucher sind es Zellfäden, welche unter Durchwuchern oder im Contact mit dem organischen Substrat sich dessen Stoffe aneignen. Der Umstand, dass *Melampyrum* sich nicht diesem Fadentypus sondern entschieden den höheren Parasiten anschliesst — die näheren Vorgänge sind vielleicht geeignet auch auf die noch wenig gekannte Stoffaneignung der Saprophyten überhaupt einiges Licht zu werfen —, spricht dafür, dass wir es bei unserer Pflanze mit einer früher parasitischen zu thun haben, die sich im Laufe der Zeit der durch das humose Substrat gebotenen Veränderung in der Ernährung angepasst

hat. Bis zu einer den genannten Saprophyten entsprechenden Reduction des Saugapparates ist es dabei nicht gekommen.

Unter den ernährungsphysiologisch eine besondere Stellung einnehmenden Pflanzen können wir chlorophyllfreie und chlorophyllhaltige Parasiten unterscheiden, ferner chlorophyllfreie Saprophyten und chlorophyllhaltige, wobei für die Ernährung nicht ins Gewicht fallende Spuren oder Mengen von Chlorophyll unberücksichtigt gelassen und nur diejenigen Gewächse als chlorophyllhaltig betrachtet werden sollen, welche ausgebildete Blätter besitzen und ausgiebig assimiliren.

Saprophyten der letzteren Art sind durch *Melampyrum* vertreten. Ihnen lassen sich, als den ernährungsphysiologisch normalen Formen am nächsten stehend, die in Symbiose mit Pilzen gedeihenden Pflanzen anreihen.

Die Zahl der letzteren ist bereits schon eine recht bedeutende. Ob es sich mit der durch *Melampyrum* vertretenen Gruppe ebenso verhält, müssen fernere Untersuchungen lehren. Solche haben sich auf die Humuspflanzen und ganz besonders auf die „facultativen Schmatrotzer“ zu erstrecken, die zum mindesten auch des facultativen Saprophytismus dringend verdächtig sind. Dass Parasitismus und Saprophytismus bei einer und derselben Pflanze Hand in Hand gehen könnte, hätte nach dem oben Gesagten nichts Befremdendes.

Endlich dürfte es angezeigt sein, die in der letzten Zeit so viel besprochenen Wurzelanschwellungen der Leguminosen einmal auf diese Verhältnisse zu prüfen. Es läge nicht ausserhalb des Bereiches der Möglichkeit — und die Inhaltsbestandtheile der beschriebenen Saugorgane, sowie deren Ausbildung und Verwerthung als Reservestoffbehälter sind Fingerzeige in dieser Richtung —, dass es sich hier um ähnliche Dinge handelt. An ein directes Ergreifen des Objectes braucht man dabei noch gar nicht zu denken.

Auf die ziemlich umfangreiche Literatur des behandelten Gegenstandes möchte ich, des beschränkten Raumes halber, erst bei einer späteren, die gesammten einheimischen Rhinanthaceen umfassenden Abhandlung zurückkommen. Hier sei nur darauf hingewiesen, dass bereits in einer kurzen Mittheilung von KNORZ¹⁾ — derselbe untersuchte allerdings weder die fraglichen Wurzeln noch ihre Umgebung mikroskopisch, sondern urtheilte auf Grund des äusseren Befundes — der Parasitismus von *Melampyrum pratense* und *Euphrasia prat.* und *officin.* in Frage gestellt ist. Graf zu SOLMS-LAUBACH²⁾ hält die Melampyren für parasitisch. Die Untersuchung erstreckte sich besonders auf *Melampyrum*

1) KNORZ, Ueber den von Herrn Decaisne angegebenen Parasitismus der Rhinanthaceen. Bot. Zeitung 1848 pag. 239.

2) H. Graf zu SOLMS-LAUBACH, Ueber den Bau und die Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen. PRINGSHEIM's Jahrbücher für wissenschaft. Botanik 1867. Bd. VI pag. 565/66.

arvense, von welcher auch eine den Zusammenhang des Haustoriums mit der Nährwurzel (*Triticum sativum*) zeigende Abbildung gegeben wird. Bezüglich unserer Species heisst es: „Die Haustorien von *Melampyrum pratense*, die, soviel ich weiss, ausschliesslich auf den kleinen, vielverzweigten, schwarzen, den humosen, von Moos bedeckten Boden zu dicken, von Pilzmycelien durchwucherten, Klumpen zusammenballenden Wurzelästchen der Fichte schmarotzen, stimmen in ihrem Bau mit denen des *Melampyrum arvense* im Allgemeinen überein, und wenn sie sich von denselben auch durch übermächtige Entwicklung ihrer Rinde unterscheiden, so ist doch der Bau des Kernes bei beiden völlig identisch.“

42. Franz Schütt: Ueber die Sporenbildung mariner Peridineen.

(Mit Tafel XVIII.)

Eingegangen am 19. October 1887.

Die Ansichten über die systematische Stellung der Peridineen sind immer noch getheilt, die einen wollen sie zu den Thieren, die anderen zu den Pflanzen stellen. Die älteren Autoren rechneten sie unbedenklich zu den Thieren, und auch heute geschieht dies noch vielfach,¹⁾ obwohl durch neuere Arbeiten, besonders durch die von K. BRANDT²⁾ und G. KLEBS³⁾, ihre Stellung im Reiche der Thiere mächtig erschüttert worden ist. Diese Unsicherheit der Stellung wird nicht eher voll-

1) STEIN, Der Organismus der Infusionsthier. III. Abth. — BÜTSCHLI. Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten und der Noctiluca, Morpholog. Jahrbüch. 10. — BÜTSCHLI in BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Protozoa, Mastigophora, Dinoflagellata.

2) BRANDT, Ueber die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei den Thieren. Mitth. d. Zeol. Stat. Neapel IV. 1883.

3) KLEBS, Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Untersuch. d. Bot. Institut. Tübingen I. — KLEBS, Ein kleiner Beitrag zur Kenntniss der Peridineen. Botan. Zeitung, 1884. — KLEBS, Organisation und Bau der Peridineen. Biolog. Centralblatt, 1885.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1887

Band/Volume: [5](#)

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

Artikel/Article: [Ueber die directe Ausnutzung vegetabilischer Reste durch bestimmte chlorophyllhaltige Pflanzen 350-364](#)