

Über die Schutzmittel einiger Pflanzen gegen schmarotzende *Cuscuta*.

Von

Dr. Otto Gertz,

Privatdozent an der Universität Lund.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden während des Sommersemesters 1909 im pflanzen-physiologischen Institut zu Leipzig und unter Leitung des Geheimrats Prof. W. Pfeffer ausgeführt. Sie beziehen sich auf die Frage, ob Organisationseigentümlichkeiten verschiedener Art, die bei gewissen Pflanzen vorkommen, eine ökologische Rolle spielen und zwar derart, daß sie infolge schädlicher Einwirkung auf schmarotzende *Cuscuta* die Bedeutung von Schutzmitteln zur Abwehr von dieser Pflanze haben und infolgedessen den betreffenden Pflanzen gewissermaßen eine natürliche Immunität beibringen. Diese Frage stellt sich sozusagen von selber ein infolge des Einblicks, den wir durch die grundlegenden Untersuchungen Stahls hinsichtlich der Bedeutung biologischer Schutzmittel im Kampfe der Pflanzen ums Dasein bekommen haben.

Für die Frage sind schon diejenigen Angaben von Interesse, die von Hildebrand, Wittrock, Blomqvist und noch einigen anderen Autoren gemacht worden sind, deren Mitteilungen ich bereits an anderer Stelle zusammengestellt habe (Gertz, II, S. 5, 6). Diese Untersuchungen beziehen sich auf Pflanzenformen, die als Wirte für schmarotzende *Cuscuta* in der Natur angetroffen werden. Wie mir scheint, kann jedoch diesen Angaben keine zu große Bedeutung beigemessen werden, weil ein konstatiertes Vorkommen von *Cuscuta* auf der einen oder der anderen Pflanze keineswegs den entscheidenden Beweis dafür liefert, daß die fragliche Pflanze der wirkliche Wirt für *Cuscuta* ist. Besonders wenn sich derartige Angaben auf Studien von Herbarmaterial gründen, kann der Verdacht

nicht ganz unterdrückt werden, daß es sich manchmal nur um *Cuscuta*-Sprosse handelt, die eine Pflanze umwunden und Haustorien auf dieser gebildet haben, die aber infolge giftiger oder anderer, *Cuscuta* nicht zusagender Eigenschaften ihre nahrungsaufnehmende Funktion eingestellt haben, so daß *Cuscuta* gänzlich oder wenigstens teilweise die Nahrung von einem sich in der Nähe vorfindenden Pflanzenindividuum anderer Art geschöpft hat, welches also die eigentliche Wirtspflanze darstellt. Einige Beobachtungen, die ich im folgenden näher beschreiben werde, bestätigen diese Vermutung.

Die Entscheidung können in dieser Frage offenbar nur vergleichende Kulturversuche liefern. In der älteren Literatur liegen nur bei Peirce und Mirande Mitteilungen derartiger, in dieser Richtung zielbewußt durchgeführter Untersuchungen vor. So erwähnt Peirce (S. 83) Kulturen von *Cuscuta* auf *Euphorbia*, *Aloë*, *Juncus* und *Equisetum*. In diesen Fällen entwickelte sich *Cuscuta* zwar bis zu einem gewissen Grade, aber es stellten sich im allgemeinen früher oder später bei dem Schmarotzer kränkliche Symptome ein, die sich auf einen Einfluß der in den Wirtspflanzen vorhandenen, für *Cuscuta* schädlichen Substanzen, wie Milchsaft (*Euphorbia*) und Schleim (*Aloë*), zurückführen ließen, die zu einer Vergiftung der Haustorien geführt hatten, oder auch durch einen Einfluß stark sklerifizierter Zellwände (*Juncus* und *Equisetum*) bedingt waren, welche den Haustorien erschwerten, die genannten Pflanzenteile zu durchdringen.

Von Mirande besitzen wir ausführliche Untersuchungen über *Cuscuta*-Kulturen auf Giftpflanzen mit besonderer Rücksicht auf die Bedeutung hier vorkommender spezifischer Substanzen als Schutzmittel gegen *Cuscuta*-Parasitismus. Die Untersuchungen Mirandes haben allerdings zu Ergebnissen geführt, die mit den von Peirce gewonnenen nicht in allen Punkten völlig übereinstimmen, und auch von den Beobachtungen einigermaßen abweichen, die ich selbst gemacht habe. Die bestehenden Widersprüche finden vielleicht darin eine Erklärung, daß Mirande andere *Cuscuta*-Arten gewählt hat als diejenigen, die in Peirces und meinen Versuchen zur Verwendung kamen. Hinsichtlich der wichtigeren Punkte, in denen meine Untersuchungen die Beobachtungen Mirandes berühren, komme ich im folgenden auf diese Arbeit zurück.

Auch Spisar scheint die hier berührte Frage bemerkt zu haben, aber er erwähnt in seinen Mitteilungen keine speziellen Beobachtungen hierüber.

Meine Kulturversuche machte ich in den Monaten Juni und Juli und zwar mit *Cuscuta Gronovii* Willd. Die verschiedenen Pflanzen, die als Wirte dienen sollten, wurden in Töpfe eingepflanzt, und man brachte *Cuscuta*-Sprosse auf einfache Weise zum Schmarotzen dadurch, daß die wachsenden Sproßspitzen eines *Cuscuta*-Fadens auf den Wirtspflanzen zur Berührung befestigt wurden. In einigen Fällen wurden die als Wirtspflanzen dienenden Topfgewächse durch abgeschnittene, im Wasser vegetierende Sprosse ersetzt, welche sich bei täglichem Wechseln des Wassers und bei sukzessiver Erneuerung der Schnittflächen bis zu drei Wochen ganz gesund erhielten. Weil es mir ein wenig schwierig schien, die Fehlerquellen ganz genau zu kontrollieren, die in der Einwirkung störender äußerer Einflüsse, vor allem von starker Insolation und Austrocknung, begründet waren, wurden meine Versuche nicht im Freien unternommen, sondern die Kulturen wurden ins Gewächshaus des Laboratoriums hineingestellt, wo ich nur dafür zu sorgen hatte, daß die Pflanzen nicht unter zu intensiver Sonnenbeleuchtung litten.

Zunächst waren meine Versuche auf eine Untersuchung des Einflusses gerichtet, den ein Gehalt von stark saurem Zellsaft, ätherischen Ölen, Milchsaft und Alkaloiden auf *Cuscuta* ausübt.

Als Versuchspflanzen, die infolge eines bedeutenden Gehaltes an freien organischen Säuren im Zellsaft als Wirtspflanzen für *Cuscuta* ungeeignet schienen, wurden zur Kultur folgende Pflanzen mit notorisch starker Azidität ausgewählt: *Begonia metallica* G. Smith, *Oxalis Valdiviensis* Barn., *Rumex domesticus* Hn. und *Bryophyllum calycinum* Salisb.

Begonia metallica wirkte als Wirtspflanze auf *Cuscuta* stark giftig. Nachdem die *Cuscuta*-Sprosse in Kontakt mit der erwähnten *Begonia*-Art gebracht worden waren, umwanden sie mit mehreren Drehungen die Stengelglieder und Blattstiele von ihr. Ein Einfluß der schädlichen Eigenschaften der Wirtspflanze zeigte sich speziell darin, daß die *Cuscuta*-Fäden immer dünn und zart blieben, und daß sie durch eine merkbare Umfärbung in Grün ein von dem normalen abweichendes Aussehen erhielten. Haustorien entwickelten sich zwar in verhältnismäßig bedeutender Anzahl auf den Haustorialsegmenten, aber nachdem diese die Wirtspflanze durchbohrt hatten, stellten die *Cuscuta*-Sprosse das weitere Wachstum ein. Als diese nach einiger Zeit von der Verbindung mit der Mutterkultur abgeschnitten wurden, so daß sie individuelle, allein

auf *Begonia* schmarotzende *Cuscuta*-Pflanzen darstellten, ergab sich der bemerkenswerte Erfolg, daß sich *Cuscuta* verhältnismäßig lange, bis zu drei Wochen (die Zeit, während welcher diese Versuche durchgeführt wurden), mit einer erstaunenswerten Zähigkeit am Leben erhielt und zuletzt sogar einige wenig entwickelte Blüten erzeugte.

Daß sich *Cuscuta* trotz der Giftwirkung, die ihre Wirtspflanze auszuüben schien, bei diesen Versuchen dennoch erhalten konnte, findet wohl wenigstens teilweise seine Erklärung in der Selbstverdauung, die die wachsende Sproßspitze von *Cuscuta* auf die älteren absterbenden Teile des Fadens ausübt, indem die plastischen Substanzen in jenen translociert und den Teilen in den Spitzen der Sprosse, wo Neubildung vor sich geht¹⁾, zugeführt werden. Zum Teil darf wohl das erwähnte Verhalten auch der Fähigkeit der *Cuscuta*-Pflanzen zugeschrieben werden, unter gewissen Bedingungen als autotrophe Pflanzen auftreten zu können, welche dank der abnorm gesteigerten Chlorophyllproduktion, die die Sprosse in gewissen pathologischen Fällen darbieten, durch Photosynthese den Bedarf organischer Nahrungsstoffe zu decken vermögen.

Weil in diesem Falle offenbar freie Oxalsäure oder vielmehr saures Kaliumoxalat die für *Cuscuta* spezifisch schädliche Substanz bildet und die Giftigkeit der Wirtspflanze zunächst von dem reichlichen Gehalt dieses Stoffes verursacht wurde, wurden mit *Begonia* Bestimmungen der Azidität des Zellsaftes gemacht. Für meine Untersuchungen kam es weniger in Betracht, eine absolute quantitative Messung des Säuregehaltes vorzunehmen, als nur relative Werte von ihm zu bekommen. Die Bestimmungen wurden deshalb nach der einfachen Methode, die Kraus (I) empfohlen hat, ausgeführt. Stücke von Stengeln und Blattstielen von *Begonia metallica* wurden zerquetscht, und aus der so erhaltenen Masse wurde Rohsaft ausgepreßt; die Aziditätsbestimmungen wurden dann durch Titrieren mit 0,1proz. Kalilauge in der Weise ausgeführt, daß 2 ccm des Preßsaffes mit 50 ccm destillierten Wassers verdünnt und mit einem Tröpfchen alkoholischer Phenolphthaleinlösung als Indikator versetzt wurden, wonach aus einer Bürette die zur Neutralisation der Lösung erforderliche Menge von Kalilauge tropfenweise zugesetzt wurde. Eine eintretende, schwach rötliche Färbung gab den erreichten Neutralisationspunkt an.

¹⁾ Spisar (I, S. 331) hat gefunden, daß die Keimpflanzen von *Cuscuta Gronovii* ohne Wirtspflanzen 7 Wochen leben können und dabei eine Länge von 35 cm erreichen.

Die Azidität des *Begonia*-Saftes war ziemlich hoch, indem für Neutralisation in vier Bestimmungen durchschnittlich 15,3 cem Kalilauge verbraucht wurden.

Zur Vergleichung unternahm ich eine Aziditätsbestimmung von dem durch Auspressung zerquetschter Stengelglieder von *Impatiens parviflora* DC. gewonnenen Rohsaft. Diese Pflanze war bei anderen Versuchen mit *Cuscuta* die gewöhnliche Wirtspflanze und konnte infolgedessen als Norm hinsichtlich der für *Cuscuta* geeignetsten Säurekonzentration gewählt werden. In vier Titrieranalysen erforderten 2 cem Saft für Neutralisation durchschnittlich 1,3 cem Kalilauge, was also eine 12 mal geringere Azidität als bei *Begonia metallica* bedeutet.

Einige entsprechende Untersuchungen über die Azidität des Zellsaftes bei *Cuscuta Gronovii* wurden nicht ausgeführt, obgleich diese Frage in dieser Hinsicht von Interesse gewesen wäre. Über *Cuscuta europaea* besitzen wir Untersuchungen von Wehmer (S. 147), aus denen hervorgeht, daß sich Oxalat bei dieser Pflanze nicht nachweisen läßt.

Oxalis Valdiviensis. Meine *Cuscuta*-Kulturen auf dieser Pflanze zeigten im Anfang ein ziemlich üppiges und wucherndes Aussehen. Bei näherer Untersuchung waren indessen die Haustorien im allgemeinen nur schwach entwickelt und in den meisten Fällen bräunlich gefärbt und abgestorben. Wenn die *Cuscuta*-Sprosse durch Abschneidung von der Mutterkultur isoliert wurden, trat in den Tochterkulturen, wo *Cuscuta* auf Blatt- und Infloreszenzstielen der genannten *Oxalis*-Art schmarotzte, binnen kurzem eine ausgeprägte Grünfärbung ein, was auch in den eben erwähnten *Begonia*-Kulturen der Fall war. Die Fäden wurden dünn und stellten schnell alles weitere Wachstum ein. Eine Untersuchung der Haustorien ergab, daß diese, wie erwähnt, nur schwache Ausbildung erreicht hatten und in großer Ausdehnung bräunlich gefärbt waren. In einigen Fällen konnte ich doch hier korallenförmig verzweigte oder pinselartig aufgelöste Haustorialmycelien bemerken, die an einigen Stellen in deutlichen Kontakt mit den Gefäßbündeln der Wirtspflanze getreten waren.

Es stellte sich also heraus, daß die Wirtspflanze auch in diesem Falle eine ausgeprägte Giftwirkung ausgeübt hatte, die sich in Sistierung des Wachstums der schmarotzenden *Cuscuta* äußerte. Es war indessen auch eine bedeutende Resistenz gegen die Ein-

wirkung des sauren Zellsaftes vorhanden, die sich bei *Cuscuta* geltend machte, nachdem diese auf *Oxalis* als Wirtspflanze gebracht worden war. Eine Erklärung der letzterwähnten bemerkenswerten Sachverhältnisse liegt vielleicht darin, daß die relative Üppigkeit der in den Versuchen angewandten Mutterkulturen von *Cuscuta* eine bedeutende Rolle spielt, besonders in bezug auf die Resistenzfähigkeit gegen die Einwirkung schädlicher Stoffe. In mehreren Fällen habe ich nämlich gefunden, daß die Versuchsergebnisse etwas verschieden ausfallen, wenn üppig oder dürrtig ausgebildete *Cuscuta*-Individuen als Versuchspflanzen angewendet wurden. In diesem speziellen Falle vegetierten an *Oxalis* kräftige *Cuscuta*-Sprosse, und sicherlich war es gerade dadurch bedingt, daß sich die Kulturen hier ein wenig mehr abgehärtet zeigten als in den Versuchen mit *Begonia*, wo ich mit weniger üppigen Mutterkulturen von *Cuscuta* experimentierte.

Der Gehalt der Wirtspflanze an saurem Kaliumoxalat, welches auch in diesem Falle der spezifische Giftstoff war, wurde auf analoge Weise wie bei den Versuchen auf *Begonia* bestimmt. Bei vier Analysen des aus Blättern und Blütenstielen von *Oxalis* gewonnenen Saftes erforderten 2 ccm durchschnittlich 34 ccm Kalilauge zur vollständigen Neutralisation. Die Azidität war also doppelt so hoch wie bei *Begonia*, und *Cuscuta* hatte sich offenbar — abgesehen von der etwas größeren individuellen Resistenz — durch Selbstverdauung und auf Grund ihrer Fähigkeit, als autotrophe Pflanze assimilieren zu können, am Leben erhalten.

Einige *Cuscuta*-Kulturen auf *Oxalis stricta* L. verhielten sich im großen Ganzen in derselben Weise wie die Kulturen auf *Oxalis Valdiviensis*.

Rumex domesticus. Mit dieser Wirtspflanze machte ich nur eine einzige *Cuscuta*-Kultur. Der *Cuscuta*-Sproß, welcher an einem Blattstiel der Wirtspflanze befestigt wurde, führte um diesen drei bis vier flache Windungen aus. Nachdem über diese Strecke Haustorien gebildet worden waren, hörte das weitere Wachstum des Sprosses, der nebenbei eine auffallende Grünfärbung zeigte, auf. Bei anatomischer Untersuchung fand ich die Haustorien, welche überall in die Gewebe des Blattstiels eingedrungen waren, braun gefärbt und abgestorben.

Die Azidität dieser Wirtspflanze war bedeutend geringer als in den mit *Begonia* und *Oxalis* angestellten Versuchen. Der rohe

Preßsaft erforderte nämlich zur Neutralisation von 2 ccm durchschnittlich 7,7 ccm 0,1proz. Kalilauge.

Hinsichtlich dieses Versuches soll noch erwähnt werden, daß an den Stellen, die von den *Cuscuta*-Haustorien durchbohrt worden waren, die Gewebe des Blattstiels aufgerissen waren, so daß breite und tiefe, in der Längsrichtung des Stieles verlaufende Einschnitte, durch welche die Haustorien beinahe entblößt wurden, gebildet worden waren. Die Möglichkeit ist deshalb nicht ausgeschlossen, daß die pathologischen Symptome weniger durch eine Einwirkung der Oxalsäure entstanden waren, als infolge einer Zerstörung der Haustorialmycelien durch Zerspaltung der Blattstielgewebe, da der Gehalt der genannten Substanz keineswegs besonders hoch war. Diese Vermutung findet vielleicht eine Stütze in der von Wittrock (S. 13, 16) angeführten Angabe, daß *Cuscuta europaea* sowohl auf *Rumex Acetosa* L. (siehe auch Blomqvist, S. 364) und *Rumex Acetosella* L., als auf *Rumex domesticus* Hn. als Schmarotzer angetroffen worden ist. Es ist jedoch andererseits nicht unwahrscheinlich, daß *Cuscuta europaea* gegen den Oxalsäure führenden Zellsaft der *Rumex*-Arten eine höhere Resistenz besitzt als die von mir untersuchte *Cuscuta Gronovii*. Jedenfalls sind erneute Kulturversuche mit dieser Pflanze erforderlich, um den erwähnten Punkt genau zu ermitteln.

Bryophyllum calycinum wurde als Wirtspflanze zunächst in bezug auf die Frage ausgewählt, inwiefern eine periodische Steigerung und Verminderung der Azidität des Zellsaftes eine schädliche Einwirkung auf schmarotzende *Cuscuta* ausübt. Die sauren Eigenschaften des Zellsaftes rühren bei *Bryophyllum*, in Übereinstimmung mit dem Verhalten anderer sukkulenter Pflanzenformen, nicht von löslichem Oxalat her, sondern von Isoäpfelsäure, einer Substanz, welche, wie die Versuche von Kraus, de Vries, Warburg und anderen Forschern gezeigt haben (vergl. Pfeffer, I, S. 309; Czapek, I, S. 426), einem periodischen Wechsel in quantitativer Hinsicht unterworfen ist. In der Nacht nimmt nämlich infolge der Atmung die Äpfelsäuremenge auf Grund partieller Oxydation von Kohlehydraten in bedeutendem Grade zu, während die Äpfelsäure am Tage zum größeren Teil, vielleicht unter assimilatorischer Regeneration von Kohlehydraten, wieder verschwindet.

Aus den Kulturversuchen auf *Bryophyllum calycinum* ging hervor, daß kein im erwähnten Verhältnis begründetes zuwachs-

hemmendes Moment konstatiert werden konnte. Es zeigte sich nämlich, daß *Cuscuta* sich besonders wohl auf dieser Pflanze fühlte und sehr kräftige Vegetationen entwickelte. Die Kulturen blühten sogar reichlich und boten keine pathologischen Merkmale dar; nicht einmal eine Tendenz zur Grünfärbung wurde an den Fäden beobachtet. Die angeführten Ergebnisse scheinen zu befremden, weil es sich bei der täglichen Periodizität, welcher die Säure des Zellsaftes bei *Bryophyllum* quantitativ unterworfen ist, um sehr bedeutende Differenzen handelt. Azidimetrische Bestimmungen wurden von mir nicht ausgeführt. Kraus (II, S. 452) teilt indessen über *Bryophyllum* folgende Beobachtung mit: „Bei diesem fand ich an sonnigen Augusttagen nachts die Azidität mehr als 11mal so groß als bei Tag (1 cem Saft ergab tags 0,45, nachts 5,5 cem Laugeverbrauch).“

Es soll noch erwähnt werden, daß laut einer Angabe Wittrocks (S. 12) *Cuscuta europaea* als Schmarotzer auf *Sedum Telephium* L. beobachtet wurde, welche Pflanze mit *Bryophyllum* hinsichtlich der periodisch wechselnden Azidität des Zellsaftes übereinstimmt.

Die angeführten Versuche haben also ergeben, daß *Cuscuta Gronovii* zu keiner normalen Entwicklung kommt, wenn sie auf die verhältnismäßig reichlich Oxalsäure führenden Pflanzen *Begonia metallica*, *Oxalis Valdiviensis* oder *Rumex domesticus* angewiesen ist. Das bei diesen vorkommende saure Kaliumoxalat scheint also die Rolle eines Schutzmittels gegen Angriffe dieses Schmarotzers zu spielen. Während *Cuscuta* auf den genannten Pflanzen fast unmittelbar alles weitere Wachstum einstellte, scheint sie, wie aus den Kulturversuchen auf *Bryophyllum calycinum* hervorgeht, für das periodische Wechseln des Äpfelsäuregehaltes der letzterwähnten Pflanze unempfindlich zu sein.

Eine weitere Aufgabe für meine biologischen *Cuscuta*-Untersuchungen bezweckte die Frage, ob auch die Exhalation von ätherischem Öl verschiedener Pflanzen als ein prophylaktisches Mittel gegen *Cuscuta*-Parasitismus zu betrachten wäre. Meine Versuche, die hinsichtlich dieses Punktes ebenfalls zu positiven Resultaten führten, wurden hauptsächlich an *Elsholzia cristata* Willd. angestellt, einer Pflanze, die mir für diese Untersuchungen ganz

besonders geeignet zu sein schien, weil sie ätherisches Öl von Drüsenhaaren auf Blättern und Stengelgliedern reichlich ausscheidet. Die Ergebnisse, welche aus den Kulturversuchen hervorgingen, waren auch in hohem Grade bemerkenswert. *Cuscuta* gedieh besonders gut und lieferte kräftige, luxurierende Vegetationen, deren große Kraft sich nebenbei in ihrer ausgeprägt orangegelben Färbung äußerte. Nach 3 Wochen begann jedoch in sämtlichen Kulturen eine Braunfärbung der Sproßspitzen sich einzustellen, und die *Cuscuta*-Fäden begannen von der Spitze gegen die Basis hin sukzessiv abzusterben. Eine Woche, nachdem derartige Veränderungen hervorgetreten waren, waren alle Kulturen auf *Elsholzia* braun gefärbt und tot, wenn man von einigen basalen Sproßstücken absieht, die auf einer Länge von 6—8 cm noch gesund waren.

Die Ursache des plötzlichen Absterbens meiner vorher üppigen *Cuscuta*-Kulturen konnte nicht dem Einflusse der Vertrocknung zugeschrieben werden, weil andere *Cuscuta*-Pflanzen, die gleichzeitig in Kultur waren, keine Spuren ähnlicher Veränderungen zeigten, und konnte auch nicht auf einer Ansiedelung von Blattläusen beruhen, die allerdings in einigen Fällen Verwüstung in den Versuchskulturen anstellten. Statt dessen hatten sich die letalen Wirkungen offenbar durch eine langsame Vergiftung des Schmarotzers durch die Exhalation der Wirtspflanze von ätherischem Öl ergeben. Diese Vermutung wird schon durch die Untersuchungen Stahls über ätherische Öle als besonders effektive Schutzmittel gegen Angriffe von Schnecken gestützt, und in noch höherem Grade fand ich die oben skizzierte Auffassung der ökologischen Bedeutung der ätherischen Öle durch die Beobachtungen von Detto und Heller bestätigt, welche es zweifellos gemacht haben, daß ätherische Öle mehr oder weniger toxische Wirkungen ausüben und sogar in den meisten Fällen entschieden tödlich auf Pflanzenteile einwirken. Wie die Versuche Hellers ergeben haben, gehen auch solche Pflanzen wie *Dictamnus*, *Salvia*, *Mentha piperita* u. a. in der Atmosphäre ätherischen Öles, das sie selbst produzieren, zugrunde.

Um die Richtigkeit dieser Auffassung festzustellen, setzte ich *Cuscuta*-Kulturen der Einwirkung von Dämpfen verschiedener ätherischen Öle aus. Weil ein Präparat des für *Elsholzia cristata* eigentümlichen Ätheröles mir nicht zur Verfügung stand, führte ich die Versuche in dieser Richtung mit folgenden Substanzen aus: Eukalyptusöl (*Oleum eucalypti*), Zitronenöl (*O. citri aethereum*), Terpentinöl (*O. terebinthinae*), Senföl (*O. sinapis verum rectificatum*),

Thymianöl (*O. thymi album rectificatum*), Pfefferminzöl (*O. menthae piperitae*)¹⁾.

Nebenbei wurde zu demselben Zweck auch das Koniin geprüft, welches meiner Vermutung nach analoge Wirkungen ausüben konnte, weil es eine ölartige Substanz mit spezifischem, betäubendem Geruch ist.

Von den unwesentlichen Modifikationen des Ausführens abgesehen, die von der Parasitennatur der *Cuscuta*-Pflanze bedingt wurde, war die Methodik im großen Ganzen dieselbe, die in den Untersuchungen Hellers zur Anwendung gekommen war. Von kräftig entwickelten *Impatiens parviflora*-Pflanzen schnitt ich etwa 2 dem lange Gipfelsprosse, auf welchen üppige *Cuscuta*-Vegetationen wucherten, ab und brachte sie mit der Schnittfläche in einen mit Wasser gefüllten Glaszylinder, wo sie zur Hälfte oder einem Drittel ihrer Länge während des Versuches unter Wasser gehalten wurden. Neben die Sprosse wurde ein Schälchen mit ätherischem Öl gestellt, dessen Exhalation in ihrer Wirkung auf *Cuscuta* und deren Wirtspflanze geprüft werden sollte. In diese Flüssigkeit wurden Filtrierpapierstückchen gehängt, welche zur Vermehrung der verdampfenden Fläche dienten. Das Ganze wurde mit einer hohen Glasglocke bedeckt. Da es von besonderer Bedeutung war, diejenige Fehlerquelle zu vermeiden, die in einem vermehrten Gehalt von Kohlensäure und Wasserdampf in der eingeschlossenen Atmosphäre begründet liegen könnte, sowie auch im fehlenden Zutritt an Sauerstoff, einem Faktor, der bei länger dauernden Versuchen besonders in Betracht zu ziehen war, bediente ich mich derselben Anordnungen, die Heller für diesen Zweck in seiner Untersuchung empfohlen hat.

Als Resultat stellten sich in den Versuchsreihen nach längerer oder kürzerer Zeit postmortale Veränderungen ein, welche sich bei *Cuscuta* in Braunfärbung der Sprosse sowie in Turgormangel, bei *Impatiens* ebenfalls durch Mangel an Turgor und durch eine glasähnlich durchleuchtende Grünfärbung der Blätter äußerte, welche von der Injektion der Interzellularen durch den Zellsaft herrührte. An den Anthocyan führenden Stengelteilen von *Impatiens* gab sich die aufgehobene Vitalität dadurch zu erkennen, daß die Anthocyanfärbung verschwunden war, augenscheinlich infolge einer post-

¹⁾ Die Präparate, deren Bezeichnungen nach E. Mercks Index, II. Auflage, 1902, angeführt sind, wurden von den chemischen Fabriken Merck in Darmstadt bezogen.

mortal eintretenden, gleichmäßigeren Verteilung des Farbstoffes über größere Gewebekomplexe. In zweifelhaften Fällen benutzte ich Plasmolyseversuche mit Salpeterlösung, um mich zu überzeugen, inwiefern vitale Phänomene sich noch in den Zellen geltend machten. Bei mikroskopischer Untersuchung zeigte es sich, daß das Protoplasma neben den Chloroplasten und Stärkekörnern in den abgestorbenen Teilen von *Impatiens* sich um den Zellkern zusammengezogen hatte. Bei *Cuscuta* hatte sich in den toten Sproßteilen der Zellinhalt ebenfalls kontrahiert und ein stark schaumiges Aussehen angenommen.

In den Versuchen konnte ich bei *Cuscuta* sehr oft eine bedeutend höhere Resistenzfähigkeit gegen die Giftwirkung der ätherischen Öle feststellen als bei der Wirtspflanze *Impatiens*. Kausal dürfte dies im Zusammenhang damit stehen, daß die Oberfläche, wodurch die Sprosse von den Dämpfen beeinflusst werden, bei *Impatiens* infolge ihrer breiten, dünnen Blattspreiten mit zahlreichen Spaltöffnungen verhältnismäßig groß war, bei *Cuscuta* dagegen infolge der schuppenartigen Blattgestalt und des spärlicheren Vorkommens von Stomata stark reduziert war. Es verdient allerdings auch erwähnt zu werden, daß sowohl bei *Cuscuta* als auch bei *Impatiens* submerse Sproßteile konstant noch völlig gesund waren, nachdem das über Wasser befindliche Sproßsystem derselben Pflanzen abgestorben war. Diese Beobachtung scheint mir um so erwähnenswerter zu sein, als in den Untersuchungen Hellers nichts davon erwähnt wurde.

Eukalyptusöl. Kräftige, auf *Impatiens parviflora* fest-sitzende *Cuscuta*-Fäden wurden den Dämpfen dieser Substanz ausgesetzt. Nach einer Einwirkung von 5 Stunden waren die beiden Pflanzen tot, ausgenommen ihre unter Wasser befindlichen Teile. Dieses Ergebnis meines Versuches stimmt mit der Angabe Hellers überein, daß die Versuchspflanzen (*Sinapis* und *Brassica*) schon nach 5 Stunden in einer mit Dämpfen von Eukalyptusöl gesättigten Atmosphäre zugrunde gingen.

Etwas weniger kräftig wirkte das Zitronenöl. Nach 5 Stunden waren die Sproßspitzen von *Cuscuta* braun gefärbt und auf einer Länge von etwa $1\frac{1}{2}$ cm hin tot. Auf der Wirtspflanze waren nach der genannten Zeit Blätter, Blüten, Früchte und Blütenknospen abgestorben, während die Stengel noch ein gesundes Aussehen hatten. Dies war auch mit den submers gehaltenen Teilen der beiden Pflanzen der Fall.

Im Versuch mit Terpentinöl waren nach 6 Stunden die *Cuscuta*-Kulturen verfärbt und tot. Ein besonders kräftiger und offenbar auf höherer Giftigkeit beruhender Effekt kam dem Senföl zu, indem in Versuchen mit dieser Substanz schon nach 2 Stunden die Kulturen getötet worden waren. Die unter Wasser befindlichen Teile von *Cuscuta* und *Impatiens* waren indessen nach der genannten Zeit noch unbeschädigt.

Die Versuche Hellers mit den drei zuletzt erwähnten ätherischen Ölen: Zitronen-, Terpentin- und Senföl, führten zur Kollabeszenz der Versuchspflanzen nach 5 bzw. 6, $4\frac{1}{2}$ —5 und 18 bis 22 Stunden, Angaben, die ich also im großen Ganzen für meine Versuchspflanzen bestätigen kann, jedoch mit Ausnahme für Senföl, von dem Heller auf *Origanum*, *Lavandula* und *Mentha* eine Einwirkungszeit von 18—22 Stunden nötig fand, das aber, meinen Versuchen zufolge, auf *Impatiens* und *Cuscuta* schon nach 2 Stunden tötend wirkte. Da Senföl zu den notorisch giftigsten flüchtigen Ölen gehört, rühren offenbar diese Abweichungen in bezug auf die Länge der Einwirkungsdauer von einer verschiedenen hohen Resistenzfähigkeit bei den Versuchspflanzen her. Die erwähnten Pflanzen Hellers produzierten ja selbst ätherisches Öl, und einige Beobachtungen von ihm deuten darauf hin, daß eben solche Gewächse im allgemeinen eine höhere Resistenz gegen die Exhalationen von ätherischen Ölen besitzen.

Thymianöl. Sowohl *Cuscuta* als ihre Wirtspflanze zeigte in einer Atmosphäre von Thymianöl eine relativ hochgradige Resistenz. Noch nach 104 Stunden — beinahe $4\frac{1}{2}$ Tag —, als mein Versuch unterbrochen wurde, waren noch bedeutende Teile der *Cuscuta*-Sprosse bei völliger Vitalität, was auf Grund ihres frischen, turgeszenten Aussehens deutlich entschieden werden konnte und sich durch plasmolytische Versuche mit Salpeterlösung bestätigen ließ. Auch das Stengelsystem von *Impatiens* war intakt.

Die verschiedenen Phasen der Giftwirkung bei den einzelnen Versuchspflanzen sollen nach den Beobachtungen, welche in den Protokollen aufgezeichnet worden sind, angeführt werden.

16 Stunden nach dem Anfang des Versuches zeigten einige Sproßspitzen der *Cuscuta*-Fäden eine schwache Andeutung zur Braunfärbung. Nach 28 Stunden — von Beginn des Versuches gerechnet — waren auf *Cuscuta* sämtliche Sproßspitzen auf 2 bis 3 cm hin braun gefärbt und abgestorben. Nach 34 Stunden war

Cuscuta bis 2 cm unterhalb der Spitzen abgestorben. Die Wirtspflanze war noch intakt. Eine Einwirkung von 52 Stunden hatte den Erfolg, daß sowohl die Knospen, als die jungen Blätter und Früchte von *Impatiens* getötet worden waren, während *Cuscuta* noch unverändert dasselbe Aussehen wie nach einer Exposition von 34 Stunden zeigte.

Als der Versuch nach 104 Stunden unterbrochen wurde, war die Braunfärbung der *Cuscuta*-Sprosse 3—5 cm abwärts fortgeschritten, im übrigen waren die Sprosse noch lebend und gesund. Bei *Impatiens* waren sämtliche Blätter abgefallen, die Stengelteile aber gesund, abgesehen von 1 cm der Sproßspitze. Die unter Wasser sich befindenden Teile von *Cuscuta* und *Impatiens* — Stengel und Blätter — fand ich von den Dämpfen unberührt.

Bemerkenswert waren auch die Resultate, die aus meinen Versuchsreihen mit Pfefferminzöl hervorgingen. Es zeigte sich, daß die Versuchspflanzen hier eine noch höhere Resistenzfähigkeit besaßen. Die Phasen der Einwirkung von den Pfefferminzdämpfen werden durch folgende Data angegeben.

Nach 2 Tagen — 48 Stunden — war auf *Cuscuta* eine schwach hervortretende Braunfärbung der Blattränder zu bemerken. Die Wirtspflanze zeigte keine Veränderung. Einen weiteren schädlichen Einfluß der Dämpfe des ätherischen Öles konnte ich nach einer Versuchszeit von 5 Tagen (120 Stunden) auf *Cuscuta* nicht nachweisen, aber auf der Wirtspflanze war eine Einwirkung derselben deutlich zu sehen, indem Blüte, Knospen und jüngere Früchte abgestorben waren. Nach noch 6 Tagen (144 Stunden) zeigte sich *Cuscuta* im großen Ganzen von den Dämpfen unberührt, doch waren an einigen Stellen ihre Sproßspitzen braun gefärbt. Bei *Impatiens* dagegen waren die Blätter tot und abgefallen, und die Infloreszenzweige wurden auf einer größeren Fläche braun gefärbt und abgestorben befunden.

Die weiteren Veränderungen, die eine längere Versuchszeit hier mit sich bringen würde, wurden nicht untersucht, weil nach einer Woche das Experiment abgebrochen wurde. Es ist jedoch schon aus dem Versuche deutlich ersichtlich, daß ein mit der Giftwirkung der früher geprüften Ätheröle analoger Effekt sich auch in diesem Falle geltend gemacht hätte, und es ist nicht zu bezweifeln, daß auch dieses Experiment zu vollständiger Kollabeszenz der Versuchskultur geführt hätte. Aber ein solches Ergebnis hätte eine bedeutend längere Zeit gebraucht als das der obigen Versuche,

in Anbetracht der weniger ausgeprägten Giftigkeit, die dem in diesem Versuche angewandten Pfefferminzöl zukam.

Es verdient hinzugefügt zu werden, daß in den Versuchen Hellers mit Keimlingen von *Sinapis* und *Brassica* die Pflanzen schon nach 32 Stunden in einer Atmosphäre von Thymian- und Pfefferminzöl zugrunde gingen, daß aber Keimpflanzen von *Mentha piperita* nach 74 Stunden (Pfefferminzöl) starben, und daß eine Keimpflanzenkultur von *Brassica* erst nach 5 Tagen getötet wurde, wenn die Keimlinge den Dämpfen eines *Mentha piperita*-Individuums ausgesetzt wurden.

Die Versuche mit *Conium maculatum* L. als Wirtspflanze für *Cuscuta Gronovii*, auf welche ich im folgenden in anderem Zusammenhang näher eingehen werde, lenkten meine Aufmerksamkeit auf die Möglichkeit, daß schon den Koniinexhalationen dieser Pflanze einigermaßen die toxische Wirkung zugeschrieben werden könnte, die *Conium* auf schmarotzende *Cuscuta* ausübte. Diese Vermutung, daß das Koniin Eigenschaften besitze, welche mit denen der ätherischen Öle als analog anzusehen wären, fand ich durch die mit der genannten Substanz angestellten Versuche bestätigt. Ich operierte hier mit der reinen freien Alkaloidbase, einer wasserhellen, ölähnlichen Flüssigkeit, die schon bei gewöhnlicher Temperatur ein wenig flüchtig ist und einen durchdringenden, widerlichen Geruch besitzt. Während des Versuches veränderte sich die Substanz zum Teil chemisch, indem sich die betreffende, im Anfang farblose Flüssigkeit rasch gelb färbte, wahrscheinlich infolge einer Oxydation, und schließlich zu einem gelblichen, klebrigen Körper halbfester Konsistenz zusammentrocknete.

Der Versuch wurde auf ähnliche Weise wie die vorhergehenden Experimente mit ätherischen Ölen ausgeführt. Ein abgeschnittener *Impatiens*-Sproß mit einer kräftigen *Cuscuta*-Vegetation wurde unter einer Glasglocke den Dämpfen von Koniin in einem Glaschälchen ausgesetzt. Schon nach 30 Stunden hatten sich deutliche Vergiftungssymptome eingestellt, indem bei *Impatiens* die Mehrzahl der Blätter braun gefärbt waren und schlaff herunterhingen. Die *Cuscuta*-Sprosse zeigten dagegen keine Spur von Verfärbung, sondern sie waren normal gefärbt und kräftig turgeszent. Nach einer Einwirkung von 72 Stunden wurde der Versuch abgebrochen. Alle Blätter, Blüten, Früchte und Knospen nebst kleinen Infloreszenzzweigen von *Impatiens* waren dann braun und zum

Teil abgefallen, ihre Stengel und Blattstiele aber intakt, was mit den Blattspreiten derselben Pflanze, die in Wasser submers gehalten worden waren, auch der Fall war. Die *Cuscuta*-Sprosse hatten während des Versuches überhaupt wenig gelitten. Die meisten Sproßspitzen und Knospen waren zwar braun gefärbt, aber im übrigen zeigte sich die Pflanze gesund und turgeszent. Die während des Versuches gebildeten neuen Axillarsprosse waren ebenfalls unbeschädigt.

Die angeführten Versuche mit ätherischen Ölen verschiedener Art geben also eine Erklärung der rätselhaften Bedingungen, unter welchen meine üppigen und luxuriierenden *Cuscuta*-Kulturen auf *Elsholzia cristata* zugrunde gingen. Obgleich nicht alle diese Versuche zu Ende geführt worden sind, haben sie gleichwohl feststellen können, daß die Auffassung, die ich vorher nur andeutungsweise in bezug auf *Elsholzia* ausgesprochen habe, vollkommen berechtigt ist, nämlich: daß *Elsholzia cristata* durch ihre Fähigkeit, sich eine Atmosphäre von ätherischen Ölen zu schaffen, eine nicht unwesentliche Waffe gegen die Angriffe schmarotzender *Cuscuta* besitzt. Zwar haben die Versuche daneben ergeben, besonders diejenigen mit Thymianöl, daß eine bedeutende Resistenz gegen die Giftwirkung dieser Dämpfe vorhanden ist. Diese Resistenz kann aber doch nicht verhindern, daß bei längerer Einwirkung *Cuscuta* schließlich zugrunde geht. Gerade der Vergleich zwischen dem Verlauf der *Cuscuta*-Kultur an *Elsholzia* und den Versuchen mit Pfefferminzöl und Thymianöl, die im wesentlichen einen durchgängig analogen Charakter haben, scheinen nicht gegen eine solche Schlußfolgerung zu sprechen.

Mit den Versuchen auf *Elsholzia* stimmten meine Versuche überein, in denen *Dictamnus Fraxinella* Pers. und *Ruta graveolens* L. als Wirtspflanzen für *Cuscuta* angewandt wurden. Weil jedoch der Verlauf hier nicht in derselben Weise wie in den Kulturen auf *Elsholzia* untersucht wurde, verzichte ich, diese hier zu erwähnen.

Auch Mirande ist es aufgefallen, daß den ätherischen Ölen und nahestehenden chemischen Substanzen eine Bedeutung als biologische Schutzmittel gegen *Cuscuta* zukommt. Nach den Befunden Mirandes (S. 119) vegetiert *Cuscuta europaea* mit Schwierigkeit auf *Cheiranthus Cheiri*, *Cochlearia Armorica*, *Tropaeolum majus* und *Sinapis* wegen der diesen Pflanzen zukommenden spezifischen Stoffe. Was die Labiaten wie *Mentha*, *Origanum vulgare*,

Ballota foetida, *Nepeta cataria* betrifft, sind diese nach Mirande den kleinen *Cuscuta*-Arten überhaupt weniger schädlich als die vorhergehenden.

In diesem Zusammenhang soll andererseits erwähnt werden, daß *Cuscuta europaea* nach Wittrock (S. 6, 8, 9) solche Pflanzen mit reichlicher Sekretion von ätherischem Öl als *Artemisia vulgaris* L., *A. Absinthium* L. (auf der letzten Art als var. *Schkuhriana* Pfeiff.) und *Hyssopus officinalis* L. und *Carum Carvi* L. (als *Cuscuta halophyta* Fr.) als Wirte verwenden kann, wie auch, daß *Cuscuta Epithymum* gerade auf solchen Pflanzen, die an ätherischen Ölen reich sind, wie auf *Thymus*-Arten und ähnlichen, auftritt.

Die letzterwähnten Angaben beziehen sich allerdings auf andere *Cuscuta*-Arten als die von mir untersuchte *Cuscuta Gronovii*. Es ist offenbar, daß man bei verschiedenen *Cuscuta*-Arten mit einer graduell verschiedenen Empfindlichkeit für die toxische Wirkung ätherischer Öle rechnen kann, einer Empfindlichkeit, die auch so gering werden kann, daß sie sich bei gewissen *Cuscuta*-Formen geradezu als Immunität in der genannten Hinsicht äußert, was jedenfalls mit *Cuscuta Epithymum* der Fall sein dürfte. Eine Beobachtung, die entschieden hierauf hindeutet, wurde von Mirande hinsichtlich der Einwirkung des Milchsaftes auf *Cuscuta* gemacht, eine Frage, die ich im folgenden noch ausführlicher behandeln werde. Mirande (S. 119) ist es nämlich aufgefallen, daß die großen *Cuscuta*-Arten sich kaum auf Euphorbiaceen ansiedeln lassen, während *Cuscuta europaea* z. B. auf *Euphorbia Cyparissias* ein ephemeres Leben führt und *Cuscuta Epithymum* hier ganz gut leben kann.

Schon Errera, Maistriau und Clautriau haben neben Stahl erkannt, daß die biologische Bedeutung der Alkaloide und anderer spezifischer Giftstoffe darin besteht, die Pflanzen, welche diese Substanzen als Zellinhalt führen, gegen Angriffe von Tieren oder Pflanzen zu schützen. Um zu untersuchen, inwiefern diese prophylaktische Funktion auch gegen *Cuscuta*-Angriffe wirksam sein könnte, stellte ich mehrere Versuchsreihen an, in denen sich als Wirtspflanzen für *Cuscuta*-Kultur die folgenden alkaloidführenden oder in anderer Hinsicht notorisch schädlichen Pflanzenformen anwendete: *Solanum nigrum* L., *Solanum tuberosum* L., *Atropa Belladonna* L., *Hyoscyamus niger* L., *Datura Stramonium* L., *Digitalis purpurea* L., *Conium maculatum* L., *Ranunculus arvensis*

L., *Tropaeolum majus* L., *Papaver Argemone* L., *Papaver dubium* L., *Euphorbia Helioscopia* L., *Rhus Toxicodendron* L.

Bevor ich zu einer Beschreibung dieser Kulturversuche übergehe, will ich einen Bericht über einige Hauptpunkte vorausschicken, die aus den Untersuchungen Mirandes hervorgegangen sind. Diese sind in großem Maßstabe durchgeführt und hinsichtlich der hier vorliegenden Frage besonders ausführlich. In der Zusammenstellung seiner Versuchsergebnisse führt er mehrere Beobachtungen über Kulturen von *Cuscuta europaea* und *Cuscuta japonica* auf alkaloidführenden Pflanzen an, die als Wirte einen ungünstigen Einfluß auf den Schmarotzer ausübten.

Eingehender sind von Mirande die Kulturen von *Cuscuta japonica* auf folgenden Wirtspflanzen untersucht worden: *Berberis aristata*, *Delphinium Staphisagria*, *Hyoscyamus niger*, *Aconitum Napellus* und *Amorpha fruticosa*, in welchen Fällen die Wirtspflanzen entschieden schädlich, zum Teil sogar tödend wirkten. Die Kulturen derselben *Cuscuta*-Art auf *Atropa Belladonna* und *Datura* gaben dagegen, trotz der kräftig wirkenden Giftstoffe, die für diese Pflanzen eigentümlich sind, besonders üppige und luxurierende *Cuscuta*-Vegetationen. In physiologischer Hinsicht sind die Untersuchungen Mirandes noch andererseits von Bedeutung, weil hier ermittelt worden ist, inwiefern die in den Wirtspflanzen vorhandenen Alkaloide die Fähigkeit besitzen, durch die Zellen des Haustorialmyceles in den Körper des Schmarotzers einzudringen.

Solanum nigrum. Auf dieser Pflanze stellte ich mehrere Kulturen an, denen eine ausführliche Beschreibung gewidmet werden soll, weil die Ergebnisse den Beweis führen, daß sich *Cuscuta* hier durch einen Akt physiologischer Anpassung eine Immunität gegenüber den schädigenden Substanzen der Wirtspflanze erwerben kann.

In einer Kultur zeigte *Cuscuta*, solange sie sich mit ihren Sprossen mit der Mutterkultur in Zusammenhang befand, eine kräftige, geradezu üppige Entwicklung. Die *Cuscuta*-Stengel bildeten mehrere Reihen flacher Windungen und erzeugten in reichlicher Menge Haustorien, die tief in die Gewebe der Wirtspflanzen hineindrangen. Als inzwischen 10 Tage nach dem Anfang des Versuches die auf *Solanum* befestigten *Cuscuta*-Sprosse von der Mutterpflanze abgeschnitten wurden, trat unmittelbar eine auffallende Retardierung ein, und die Sprosse wurden binnen kurzem deutlich grün. Nach

einiger Zeit begannen sich wieder Anläufe zu einem kräftigen Wachstum und reichlicher Neubildung von Sprossen zu zeigen, und die Farbe der *Cuscuta*-Pflanzen wurde orangegelb, eine wiedergewonnene höhere Vitalität andeutend. Als gegen Ende Juli ein Blühen eintrat, hatten sich auf *Solanum* die ursprünglichen *Cuscuta*-Sprosse zu Vegetationen mit völlig so üppigem und wucherndem Aussehen wie auf der normalen Wirtspflanze *Impatiens* ausgebildet.

Andere Kulturversuche auf dieser Pflanze zeigten ein nicht weniger bemerkenswertes Verhalten. Die durch eindringende Haustorien auf *Solanum* fixierten *Cuscuta*-Sprosse, deren Kontinuität mit der Mutterpflanze in diesem Falle nicht unterbrochen war, wurden nach einem anfangs eintretenden kräftigen Wachstum auffallend grün und stellten weiteres Wachstum ein, während basal vom Ansatzpunkte der fraglichen Sprosse auf *Solanum* axillare Seitensprosse von der *Cuscuta*-Mutterpflanze auswuchsen, welche bedeutend üppiger und dicker als die grün gefärbten, auf *Solanum* schmarotzenden Sprosse waren. Diese Sekundärsprosse wuchsen danach auf Kosten und unter Einschränkung der auf *Solanum* schmarotzenden Primärsprosse zu kräftigen, sympodialen Spößsystemen aus.

Offenbar lag in letzterem Falle ein Bestreben der *Cuscuta*-Mutterpflanze vor, sich durch Entwicklung kräftiger Ersatzsprosse von den auf *Solanum* schmarotzenden Primärsprossen unabhängig zu machen, deren Ernährung eine greifbar deprimierende Einwirkung von den giftigen Substanzen in den Zellen des *Solanum*-Stengels erlitten hatte. Wie allerdings aus dem vorher erwähnten Versuch ersichtlich ist, war bei den *Cuscuta*-Sprossen, die von der Mutterkultur abgetrennt worden waren und also individuelle, zum Schmarotzen auf *Solanum* angewiesene Pflanzen darstellten, diese Herabsetzung der Vitalität vorübergehend. Vielleicht können wir mit Mirande (S. 106ff.) dies in Zusammenhang damit stellen, daß nach einiger Zeit in den Zellen des Haustorialmycel eine regulative Veränderung der Permeabilität des Protoplasmas in bezug auf gewisse in *Solanum* befindliche Substanzen eingetreten ist.

Hauptsächlich auf Grund meiner Beobachtungen in den *Cuscuta*-Kulturen auf *Solanum nigrum* habe ich im vorhergehenden — ohne damit die Bedeutung der Untersuchungen von Hildebrand, Wittrock und anderen Autoren herabsetzen zu wollen — hervorgehoben, daß man auf rein floristische Beobachtungen und auf die Untersuchungen von den Studien des Herbariummaterials keinen

allzu großen Wert legen darf. Gerade die eine meiner *Solanum*-Kulturen hat deutlich gezeigt, daß *Cuscuta* mit Haustorien an einer Pflanze befestigt sein kann, ohne ihre hauptsächlichste Nahrung von dieser zu holen, und daß eine ganz andere, in der Nähe sich befindende Pflanzenart die wirkliche Wirtspflanze darstellt. Die für *Cuscuta* charakteristischen physiologischen Eigentümlichkeiten, Selbstverdauung der basalen Sproßstücke und die Fähigkeit, zum Teil als autotrophe Pflanze zu assimilieren, sind ohne Zweifel auch in diesem Falle Faktoren, die in Betracht zu ziehen sind.

An *Solanum tuberosum* gelang es, Kulturen von *Cuscuta Gronovii* aufzuziehen, doch bekamen diese nicht die üppige Ausbildung, die die Kulturen auf *Solanum nigrum* auszeichnete, sondern boten deutliche pathologische Kennzeichen dar. Dies Verhalten wird einfach dadurch erklärt, daß ich als Wirtspflanze ganz junge, aus Kartoffelstücken aufsprießende Sprosse auswählte, deren Gehalt an Solanin, mit demjenigen älterer *Solanum tuberosum*-Pflanzen verglichen, relativ groß ist. Es kann also nicht befremden, daß in der Literatur mehrere Angaben (von Abromeit [siehe Wittrock, S. 15], Wydler, Soraner [S. 44]) über beobachtete Fälle vorliegen, wo *Cuscuta europaea* auf *Solanum tuberosum* schmarotzt hat, weil sich diese Angaben zweifellos auf völlig entwickelte Kartoffelstanden beziehen, welche einen reduzierten Solaningehalt haben und infolgedessen weniger giftig wirken.

Daß das Alkaloid der Atropingruppe, welches das wirksame Prinzip in *Lycium barbarum* L. (Czapek, II, S. 309) darstellt, kein Hindernis für *Cuscuta europaea* zu sein scheint, diese fragliche Pflanze als Wirt zu benutzen, geht aus einer Beobachtung Rostrups (S. 120) hervor.

Mit gutem Erfolg benutzte Mirande (S. 85, 105) als Wirtspflanzen für *Cuscuta europaea*, außer *Solanum nigrum* und *S. tuberosum*, sowohl *S. Dulcamara* L. als *Physalis Alkekengi* L. und *Nicotiana*-Arten. Peirce (S. 93) zog *Cuscuta* auf *Solanum jasminoides* Paxt. auf.

Atropa Belladonna. In Übereinstimmung mit den Befunden Mirandes (S. 85, 106) erzielte ich auf *Atropa Belladonna* üppige und kräftig entwickelte *Cuscuta*-Vegetationen. *Cuscuta* schien hier besonders wohl zu gedeihen, und die Haustorien, welche in die Gewebe der Wirtspflanze eingedrungen waren, hatten kräftige axiale

Tracheidenbündel ausgebildet, die in histologische Verbindung mit dem Gefäßbündelsystem der Wirtspflanze getreten waren.

Hyoscyamus niger. Während *Cuscuta* bei Kultur auf den vorher erwähnten Solanaceen zu verhältnismäßig guter Entwicklung, in einigen Fällen sogar in luxurierenden Formen gekommen war, so zeigten die auf *Hyoscyamus niger* aufgezogenen *Cuscuta*-Kulturen ein auffallend kränkliches Aussehen. Der *Cuscuta*-Sproß führte um den Stengel der Wirtspflanze drei bis vier Windungen aus, und es entwickelten sich Haustorien in verhältnismäßig reichlicher Anzahl. Danach aber stellten sich die gewöhnlichen Vergiftungssymptome ein. Das Wachstum hörte auf, und die Sprosse wurden dünn und kräftig grün.

Beinahe einen ganzen Monat hindurch erhielt sich die *Cuscuta*-Kultur in diesem hinsiechenden Zustande. Eine anatomische Untersuchung ergab, daß die Mehrzahl der Haustorien braun gefärbt und abgestorben waren, daß aber einige — vielleicht sekundäre Ersatzhaustorien — am Leben geblieben waren und ein axiales Spiraltacheidenbündel entwickelten, so daß sie sich einen Weg durch die Epidermis, das Kollenchym und das Rindengewebe nach dem geschlossenen Xylemzylinder bahnen konnten, wo ein reichlich verzweigtes Haustorialmycel entstand.

Es lag also hier ein Fall vor, der eine deutliche Analogie zu den Verhältnissen zeigte, die ich z. B. in den Kulturen auf *Begonia* und *Oxalis* beobachtet hatte. Die in den Parenchymzellen der Wirtspflanze sich befindenden Alkaloide, Hyoscyamin nebst anderen Basen der Atropingruppe (Czapek. II, S. 304), hatten zur Vergiftung der meisten Haustorien geführt¹⁾. Nur einige besonders kräftig ausgebildete Haustorien hatten, vielleicht nach erworbener Immunität, nach dem Gefäßbündelgewebe der Wirtspflanzen vorzudringen vermocht, wo wahrscheinlich nur Absorption roher Nährsäfte eingetreten war, die *Cuscuta* als fakultativ autotrophe Pflanze durch Photosynthese in organische Substanz umgewandelt hatte. Nur so läßt es sich erklären, daß sich *Cuscuta* solange, wenn auch nur in stark hinsiechendem Zustande, hatte erhalten können. Zweifellos hatte die Selbstverdauung der älteren Teile des *Cuscuta*-Sprosses von der Schnittfläche herauf mitgewirkt.

1) Es verdient doch näher untersucht zu werden, ob diese Wirkung auch einigermaßen dem schleimigen Drüsensekret zuzuschreiben ist, das in reichlicher Menge von den Haaren auf Stengeln und Blättern des Bilsenkrauts ausgeschieden wird.

In den Kulturversuchen Mirandes (S. 105, 107) stellte sich heraus, daß *Cuscuta japonica* nicht auf *Hyoseyamus* zur Entwicklung kam, sondern auf dieser Pflanze nur ein ephemeres Leben führte.

Datura Stramonium. Unter allen toxische Eigenschaften besitzenden Pflanzen, die in meinen Versuchen als Wirte schmarotzender *Cuscuta* fungierten, zeigte *Datura* die kräftigsten Giftwirkungen. Unmittelbar nach ein oder zwei Windungen hörte das Wachstum auf, und die Versuchssprosse wurden merkbar grün und dünn. Haustorien kamen nur in geringer Anzahl und, wie es schien, mit großer Schwierigkeit zur Entwicklung. Ebenso wie es bei den vorher beschriebenen Versuchen mit *Begonia*, *Oxulis* und *Hyoseyamus* der Fall war, hielten sich diese auf *Datura* hinsteichenden Sprosse lange Zeit, und kleine akzessorische Blütenknospen kamen auch zum Schluß in der Nähe der Haustorien zur Entwicklung.

Die Schädlichkeit der Wirtspflanze war zweifellos durch ihren Alkaloidgehalt, durch das Atropin und Hyoseyamin (Czapek, II, S. 312), bedingt.

Dieser Kulturversuch auf *Datura* ist auch andererseits von Interesse, weil sein Resultat in auffallendem Widerspruch zu den Ergebnissen steht, die Mirande (S. 55) in seinen Kulturen von *C. japonica* auf *Datura*-Arten bekommen hat. Diese gaben nämlich üppige, beinahe luxurierende Vegetationen. Es darf also diesen Versuchen zufolge als festgestellt betrachtet werden, daß verschiedene *Cuscuta*-Arten eine verschiedene spezifische Empfindlichkeit gegen die schädlichen Eigenschaften gewisser Wirtspflanzen besitzen.

Digitalis purpurea. Im Anfang entwickelte sich *Cuscuta* verhältnismäßig gut und bildete mehrere Systeme flacher Haustorialwindungen um den Stengel der Wirtspflanze. Aber nach etwa 10 Tagen stellte sie das Wachstum ein, und ihre Sprosse welkten ab. Eine anatomische Untersuchung ergab, daß Haustorien zwar in reichlicher Zahl die Rinde der Wirtspflanze durchbohrt hatten und nach dem geschlossenen Bastfaserzylinder des Stengels hervorgedrungen waren, daß aber ihr weiteres Eindringen hier verhindert worden war. Die äußersten Zellagen des Bastgewebes, das die bedeutende Mächtigkeit von 5—7 Lagen erreichte, war freilich auf

lange Strecken vom Verbannde mit den übrigen Zellkomplexen derart isoliert worden, daß haustoriale Zellen sich zwischen die Zellen eingekeilt hatten; offenbar aber hatten jene nicht die Fähigkeit gehabt, das kräftige Bastgewebe vollständig zu durchdringen, um die Elemente des Phloëms und Xylems zu erreichen. Besonders deutlich trat dieses Verhalten auf radialen Längsschnitten durch den Stengel der Wirtspflanze hervor.

Es ist ja möglich, daß das in den Zellen der Wirtspflanze sich befindende Glykosid, Digitalin, durch seine Giftigkeit mitgewirkt hat, aber die primäre Ursache des Absterbens der Kulturen dürfte jedoch in diesem Falle das mechanische Hindernis gewesen sein, das der Hartbastzylinder gegen die Versuche der Haustorien gesetzt hatte, um histologische Kontinuität mit den nahrungsleitenden Elementen der Wirtspflanze zu erreichen. Es ist nämlich durch die Beobachtungen Peirces (S. 84) und Kochs (S. 41) deutlich ersichtlich, daß *Cuscuta*-Sprosse in ihrer Entwicklung eine bedeutende Verzögerung durch harte, mechanische Zellelemente erleiden.

Eigene auf diesen Punkt direkt eingerichtete Versuche habe ich nicht unternommen. Von Interesse ist allerdings folgende Beobachtung Hildebrands (S. 94) über eine *Cuscuta lupuliformis*-Vegetation auf *Phragmites communis* L.: „Die an den Berührungstellen aus der *Cuscuta lupuliformis* hervortretenden Saugwarzen hielten sich nur schwach an der Oberfläche der Grasstengel fest, vielleicht weniger deswegen, weil der Saft der Gräser dem Schmarotzer nicht behagte, sondern wohl hauptsächlich aus dem Grunde, daß die Härte der kieseligen Oberhaut für die zartwandigen Zellen der *Cuscuta*-Saugwarzen nicht zu durchdringen war“. Daß es *Cuscuta* schwierig fällt, den Stengel von *Equisetum* zu durchbohren, hat schon Peirce gezeigt. Doch liegen andererseits Angaben über *Cuscuta*-Parasitismus auf *Equisetum* von Wittrock (S. 14, 16) und König (vgl. Koch, S. 121) vor, sowie auch auf *Juncus compressus* Jacq., *Carex glauca* Scop. und *C. muricata* L. von Blomqvist (S. 364).

Conium maculatum. Auf dieser Pflanze wurde nur eine *Cuscuta*-Kultur gemacht, die leider schon nach 14 Tagen zugrunde ging. *Cuscuta* schien während dieser Zeit verhältnismäßig gut auf der Wirtspflanze zu gedeihen, doch war eine in die Augen fallende Tendenz zur Grünfärbung zu bemerken. Bei der anatomischen Untersuchung ging hervor, daß die Haustorien durch das zwischen den

subepidermalen Kollenchymbündeln in den Ecken des Stengels liegende Chlorenchym in das Grundgewebe der Wirtspflanze hineingedrungen waren und axiale Tracheidenbündel nebst reich verzweigten und vorzugsweise im Phloëm sich ausdehnenden Haustorialmycelien entwickelt hatten. Spuren von Desorganisation dieser Haustorialzellen durch das giftige Koniin beobachtete ich nicht.

Daß die Kulturen zugrunde gingen, hatte zunächst seinen Grund in einer Ansiedlung von Blattläusen, welche in auffallendem Grade die *Cuscuta*-Vegetation beschädigte. Trotz des Bespritzens mit Parasitol, einer geringprozentigen, durch Auslaugen von Rohtabak erhaltenen Infusion von Nikotin, ließen sich die Tierchen nicht vollständig vertreiben, und die von diesen verursachte Aphiasis führte wahrscheinlich zum Absterben der Kultur. Vielleicht war die Resistenz der *Cuscuta*-Sprosse in diesem Falle schon früher durch die Einwirkung des Koniins herabgesetzt. Aber auch an vollkommen gesunden *Cuscuta*-Kulturen auf der normalen Wirtspflanze *Impatiens parviflora*, wo dieselbe Aphiasis in einigen Fällen auftrat, stellten die Blattläuse große Verwüstungen an, so daß die *Cuscuta*-Kulturen in vielen Fällen verwelkten.

Es wäre sehr interessant gewesen, das weitere Schicksal dieser Kulturen zu verfolgen, weil ich erwartete, hier eine Parallele zum *Elsholzia*-Versuch zu finden, eine Vermutung, die mir um so mehr begründet zu sein schien, als ein oben angeführter Versuch gezeigt hatte, daß Koniindämpfe gewissermaßen eine analoge Giftwirkung wie Exhalationen ätherischer Öle besitzen.

Zur Ermittlung der eventuellen Giftwirkung des Koniins wurde außerdem ein anderer Versuch gemacht. In diesem benutzte ich Fliedermarkstäbchen, welche unter der Luftpumpe mit 0,1prozentiger Wasserlösung des genannten Alkaloids (Mercks Präparat Coniin puriss. wasserhell) injiziert wurden. Zu der Koniinlösung war eine Spur Glyzerin gesetzt, um ein Eintrocknen zu verhindern. In den Versuchen bekam ich zwar Haustorienbildung, aber Haustorialmycelien entwickelten sich nicht. *Cuscuta* schien während des Versuches keinen nachweisbaren Schaden erlitten zu haben, aber weil das Koniin sich ziemlich rasch vom Stäbchen verflüchtigte, konnte offenbar der Versuch keine Antwort auf die angestellte Frage geben.

Cuscuta europaea ist von Mirande (S. 104) auf *Cicuta virosa* L. eingepflanzt worden, wo sie nur ein ephemeres Dasein führte.

Ranunculus arvensis. *Cuscuta* gedieh vorzüglich auf dieser Pflanze, und die Kulturen zeigten ein besonders üppiges Aussehen mit stark ausgeprägter Gelbfärbung der Sprosse. Haustorien waren überall in die Gewebe der Wirtspflanze eingedrungen und hatten Kontinuität mit den Gefäßbündeln erreicht.

Mit diesem Resultat harmonieren gut einige in der Literatur vorliegenden Mitteilungen; denen zufolge *Cuscuta europaea* und andere *Cuscuta*-Arten als Schmarotzer auf Arten von *Ranunculus* [*arvensis* L. (Sorauer, S. 44, König; vgl. Koeh, S. 121), *acris* L. (Wittrock, S. 12), *bulbosus* L. (Blomqvist, S. 364)] und auf anderen Ranunculaceen, wie *Clematis Vitalba* L. (Wittrock, S. 12), *Aconitum* (Sorauer, S. 44) und *Delphinium Ajacis* L. (üppig wuchernd, Hildebrandt, S. 93) beobachtet wurden.

Daß sich doch einige dieser Angaben ohne Zweifel auf mehr oder weniger kränkliche *Cuscuta*-Individuen beziehen, geht aus den *Cuscuta*-Kulturen Mirandes (S. 105) auf *Aconitum Napellus* L., *Delphinium ornatum* Bouché und *D. Staphysagria* L. hervor, auf denen sich nämlich der Schmarotzer nur mit Schwierigkeit am Leben erhielt.

Tropaeolum majus. Zeigte sich als Wirtspflanze für *Cuscuta Gronovii* wenig geeignet. Nach einigen Windungen unregelmäßiger, beinahe konvulsivischer Art um Stengel und Blattstiele von *Tropaeolum* wurden die *Cuscuta*-Sprosse außerordentlich dünn und kräftig grün, und sobald sich Haustorien ausgebildet hatten, hörte alles weitere Wachstum auf. Eine anatomische Untersuchung ergab, daß die Mehrzahl der Haustorien tot waren. An einigen Stellen konnte doch festgestellt werden, daß sich lebende jüngere — vielleicht Ersatzhaustorien — vorfanden, die außerdem in Kontinuität mit dem Gefäßbündelsystem der Wirtspflanze getreten waren. Fast überall in Rinde und Gefäßbündeln, wo die Haustorien eingedrungen waren, waren die Zellen der Wirtspflanze tot und hatten ein rot-braunes amorphes Pigment entwickelt, welches sowohl die Zellmembranen als die abgestorbenen Plasmareste tingiert hatte.

Die *Cuscuta*-Kulturen erhielten sich in diesem Zustande mehrere Wochen. Die Ursache der ausgeprägt schädlichen Wirkung, die *Tropaeolum* als Wirtspflanze auf *Cuscuta* ausübte, dürfte ihrem Gehalt an ätherischem Öl zugeschrieben werden. Weil mir kein Präparat dieser Substanz zur Verfügung stand, konnte ich nicht experimentell ermitteln, inwiefern diese Vermutung berechtigt war.

Wie ich oben erwähnt habe, fand Mirande (S. 119), daß *Cuscuta europaea* nur mit Schwierigkeit auf *Tropaeolum*¹⁾ und auf einigen mit dieser übereinstimmenden Pflanzen, wie *Cheiranthus*, *Cochlearia*, *Sinapis* und *Reseda*, vegetierte.

Papaver Argemone und *Papaver dubium*. Kulturversuche auf diesen Arten zeigten, daß *Cuscuta* eine bedeutende Entwicklung erreichte. Die Kulturen, welchen ich während mehr als 4 Wochen folgen konnte, waren groß und kräftig und trieben reichliche Blüten. Doch waren alle Sprosse grün gefärbt und entbehrten der kräftigen Anschwellung der haustorienproduzierenden Stengelglieder (Haustorialsegmente), die normale *Cuscuta*-Kulturen kennzeichnen.

Die Entwicklung, welche die *Cuscuta*-Kulturen hier genommen hatten, war um so bemerkenswerter, als die anatomische Untersuchung ergab, daß sich bei *Cuscuta* deutliche Vergiftungssymptome eingestellt hatten. Die Haustorien waren nämlich stark braun gefärbt und erinnerten an dunkle, schwammartige Klumpen infolge ihres Überzugs von geronnenem Milchsafte. In den Haustorialzellen waren gelbbraune, ölarartige Tröpfchen zu sehen. In keinem Falle gelang es deutlich nachzuweisen — die Untersuchung wurde an einer 3 Wochen alten *Cuscuta*-Kultur gemacht —, daß die Haustorien zu den Gefäßbündeln der Wirtspflanze vorgedrungen waren, sondern diese Saugfortsätze saßen wie in die Rinde der Wirtspflanze eingeeilte Zapfen, die keine Haustorialmycelien auszubilden vermocht hatten. In diesem Zustande, in welchem die Haustorien nicht in erwähnenswertem Maße hätten normal funktionieren können, scheinen sie jedoch die Fähigkeit gehabt zu haben, sich verhältnismäßig lange Zeit am Leben zu erhalten.

Der in den Wirtspflanzen sich vorfindende Milchsafte übt also eine schädliche Einwirkung auf eindringende *Cuscuta*-Haustorien aus. Andererseits verdient jedoch erwähnt zu werden, daß *Cuscuta europaea* auf *Papaver somniferum* L. (Hildebrand, S. 93) und auf *Chelidonium majus* L. (Wittrock, S. 12, 15) als Wirtspflanzen gewachsen ist. Es ist möglich, daß sich *Cuscuta europaea* hier, gleich wie gewissen anderen Wirtspflanzen gegenüber, abweichend von *Cuscuta Gronovii* verhält, und außerdem ist es nicht unwahrschein-

¹⁾ Offenbar ist es einem Versehen Mirandes zuzuschreiben, daß er auf der Seite 85 seiner Arbeit *Tropaeolum* als eine vorzügliche Wirtspflanze für *Cuscuta europaea* angegeben hat.

lich, daß, wie es in anderen *Cuscuta*-Kulturen der Fall gewesen ist, besonders kräftig ernährte *Cuscuta Gronovii*-Individuen auf einer schädlichen Wirtspflanze ein kümmerliches Dasein führen können, während weniger üppige Individuen derselben Pflanze auf ihr schnell absterben.

Von Interesse sind in dieser Hinsicht zwei von Hildebrand (S. 93, 94) angeführte Beobachtungen: „Selbst an eine Pflanze von *Papaver somniferum* hatte sich die *Cuscuta europaea* gemacht: einen Fruchtsiel hatte sie zwar nur schwach umschlungen, aber in der Frucht selbst hatte sie jedoch von dem Schröpfen abgelaßen, indem allem Anschein nach ihr der Milchsaft des *Papaver* nicht behagte.“

Von einem von *Cuscuta lupuliformis* angegriffenen *Chelidonium majus* heißt es weiter: „Es wurden hier nicht nur die Stengel und Blätter von *Cuscuta lupuliformis* angesaugt, sondern auch die Früchte, und es blieb nicht nur bei diesem Ansaugen, sondern es kam auch zur Bildung von dicken Samenkapself.“

Euphorbia Helioscopia. Meine *Cuscuta*-Kulturen auf dieser Pflanze zeigten ein ausgeprägt kränkliches Aussehen, und betreffs der Haustorienentwicklung war eine wesentliche Übereinstimmung mit den eben beschriebenen *Papaver*-Kulturen zu sehen.

Ich habe schon oben die Kulturversuche Peirces (S. 84, 95) und Mirandes (S. 105) auf *Euphorbia Helioscopia* L., *E. Myrsinites* L. und *E. Lathyris* L. angeführt, aus welchen deutlich hervorgeht, daß die genannten Pflanzen als Wirte für *Cuscuta* nicht geeignet sind. Es soll hier hinzugefügt werden, daß sowohl *Euphorbia palustris* L. als auch eine Milchsaft führende Pflanze wie *Cynanchum Vincetoxicum* R. Br. als Wirtspflanzen für *Cuscuta europaea* beobachtet worden sind (Wittrock, S. 9, 12). Zweifellos würde eine nähere Untersuchung der fraglichen Fälle gezeigt haben, daß die an diesen Pflanzenformen parasitierende *Cuscuta* früher oder später zugrunde geht. So war es wenigstens der Fall in der Kultur Mirandes (S. 85) von *Cuscuta europaea* auf *Cynanchum Vincetoxicum*. Daß Hildebrand (S. 92) *Campanula rapunculoides* L., die ebenfalls Milchsaft führt, als eine gute Nährpflanze für dieselbe *Cuscuta*-Art gefunden hat, kann dagegen nicht befremden, weil der Milchsaft dieser Pflanze giftiger Stoffe entbehrt.

Kulturversuche auf *Rhus Toxicodendron* wurden auf abgeschnittenen, in Wasser stehenden Zweigen angestellt. Alle *Cuscuta*-Sprosse zeigten deutliche Grünfärbung.

Im Anschluß an die angeführten Versuche sollen einige *Cuscuta*-Kulturen Erwähnung finden und zwar solche, die ich auf nichtgiftigen Wirtspflanzen ausgeführt habe. Diese Versuche scheinen mir nämlich in biologischer Hinsicht von Bedeutung zu sein, weil es sich hier zeigte, daß *Cuscuta* dank gewissen den Wirtspflanzen zukommenden Organisationseigentümlichkeiten anderer Art nicht zur Entwicklung kam. Die im Versuch vorliegenden experimentellen Bedingungen sind zwar in der Natur nur selten realisiert, deuten aber jedoch auf eine Schutzfunktion gegen Angriffe schmarotzender *Cuscuta* hin. Die fraglichen Versuche beziehen sich auf Kulturen an *Quercus*, *Pinus*, *Picea* und *Larix*.

Ein Jahressproß von *Quercus robur* L. wurde abgeschnitten und in Wasser gesetzt und mit ihm ein *Cuscuta*-Stengel in Kontakt gebracht. Nach 3 Wochen, als die Blätter des Wirtssprosses vergilbten und abfielen, unterbrach ich den Versuch, und es stellte sich dann heraus, daß sich Haustorien in erheblicher Menge gebildet hatten, aber die dicken Zellwände der Epidermiszellen und des kräftigen Hypodermas im Stengel der Wirtspflanze nicht hatten durchdringen können, sondern nach der Seite gebogen worden waren. Vielleicht waren die Haustorien beim Versuche, die Oberfläche zu durchdringen, an dem glatten, auf der Länge geriffelten *Quercus*-Stengel abgeglitten. Für diese Vermutung finde ich darin eine Stütze, daß *Salix*-Sprosse, deren periphere Gewebe kaum von dickerer Konsistenz als die der *Quercus*-Sprosse sind, vorzügliche Wirtspflanzen für *Cuscuta Gronovii* darstellen (Gertz, I, S. 72; Spisar, I, S. 330). Der reichliche Gehalt der Wirtspflanze (*Quercus*) an Gerbstoff braucht nicht berücksichtigt zu werden, weil die Perforation der Epidermiszellen, wie erwähnt, nicht zustande gekommen war.

In Versuchen mit Sprossen von *Picea omorica* Pancic gelang es mir auch nicht zu konstatieren, daß die Haustorien in die Blätter hineingedrungen waren. Offenbar hatten das sklerenchymatische Hautgewebe und die sehr kräftigen subepidermalen Bastbelegungen ein rein mechanisches Hindernis gebildet. Auf dieselbe Weise fielen Versuche mit *Pinus sylvestris* L. aus.

Die Ergebnisse, die aus den Kulturen auf *Picea* und *Pinus* sowie auch auf *Larix europaea* DC. hervorgingen, sind noch für eine andere, mehr theoretische Frage von Bedeutung. Es konnte nämlich festgestellt werden, daß Haustorien rein lokal und zwar nur auf den Punkten der Haustorialsegmente, wo ein Kontakt mit einer

Nadel zustande gekommen war, gebildet wurden. Wenn die *Cuscuta*-Sprosse ihre windenden Bewegungen um die nadelbekleideten Sprosse der Versuchspflanze ausführten, so legten sich diese nur auf den Punkten, die von den Nadeln berührt wurden, an die Wirtspflanze an. Auf jedem solchen Punkte bildete sich dann ein Haustorium, während die dazwischenliegenden Stengelteile haustorienfrei blieben. Noch deutlicher trat dieses Verhalten an einigen *Picea*-Zweigen hervor, wo ich die meisten Nadeln weggeschnitten hatte, so daß *Cuscuta* nur auf voneinander ziemlich entfernten Punkten Berührung mit der Stütze erreichte. Auch hier kamen nämlich Haustorien ausschließlich auf den Kontaktstellen hervor. An einem näher untersuchten Haustorialssegment wurden somit nur zwei Haustorien in einer Entfernung von 2 cm voneinander gefunden, die hinsichtlich ihrer Lage den Berührungspunkten zweier *Picea*-Nadeln genau entsprachen.

Die Versuche bestätigten also sehr deutlich die von Peirce (S. 74) gemachten Beobachtungen, daß die Haustorienbildung rein lokal auf dem Kontaktpunkte eintritt und daß eine Leitung dieses Reizes nicht stattfindet.

Zum Schluß sollen andeutungsweise noch einige Versuche erwähnt werden, *Cuscuta*-Kulturen auf *Cleome violacea* L., *Chenopodium album* L., *Portulaca oleracea* L., *Allium sphaerocephalum* L. und *Myriophyllum proserpinacoides* Gill. aufzuziehen. Von den erwähnten Pflanzen zeigten sich die zwei ersten und speziell *Cleome violacea* als Wirtspflanzen wenig geeignet, indem die *Cuscuta*-Sprosse grün gefärbt wurden, und ihr Wachstum merkbar verlangsamt wurde. Daß auch *Cuscuta europaea* schwierig vegetiert, wenn sie zum Schmarotzen auf *Chenopodium*-Arten angewiesen ist, hat Mirande (S. 104) gefunden. In der Zusammenstellung Wittrocks (S. 12) werden *Atriplex patula* L. und „*Chenopodia marina succulenta*“ als Wirte für *Cuscuta europaea* angegeben.

Auf *Portulaca oleracea* erzielte ich *Cuscuta*-Kulturen, die verhältnismäßig gut gediehen, weil sie ein üppiges Aussehen hatten und reichliches Blühen erreichten. Die Haustorien, welche tief in die Gewebe der Wirtspflanze hineindrangten, waren alle lebend, aber in den mycelialen Hyphenzellen beobachtete ich große Öltropfen.

Auch meine Kulturen auf *Allium sphaerocephalum* lieferten verhältnismäßig kräftige Vegetationen. *Allium sp.* wird von Wittrock (S. 14) als Wirtspflanze für *Cuscuta europaea* angegeben.

Daß ebenfalls *Myriophyllum proserpinacoides* mit ihren submersen Sprossen sich als eine gute Nahrungspflanze für *Cuscuta* zeigte, habe ich an anderer Stelle (Gertz, III) beschrieben und mit dem von Glück (S. 113) beobachteten Verhalten der amphibischen *Cuscuta alba* Presl, die auf *Isoëtes*, *Batrachium*, *Echinodorus*, *Chara* und anderen Wasserpflanzen schmarotzen kann, in Zusammenhang gebracht.

Es dürfte eine schwierige Sache sein, auf der Basis des mitgeteilten Versuchsmaterials, das in einigen angeführten Fällen kaum etwas anderes als ein Ausgangspunkt für weitere Forschungen ist, eine zusammenfassende Behandlung der Frage nach den Schutzmitteln verschiedener Pflanzenformen gegen *Cuscuta*-Parasitismus zu geben. Es geht jedoch aus der obigen Darstellung mit voller Evidenz hervor, daß mehrere in der Organisation der Pflanzen gegründete Eigentümlichkeiten als Schutzeinrichtungen in der genannten Hinsicht zu betrachten sind.

Um einen orientierenden Rückblick auf die in meinen Versuchsreihen erhaltenen Resultate zu geben, mag zuerst hervorgehoben werden, daß die Wirkung, welche eine Wirtspflanze auf schmarotzende *Cuscuta* ausübt, sich unter graduell verschiedenen Formen äußert. Als allgemeine Symptome, die die *Cuscuta*-Vegetationen auf Pflanzen kennzeichnen, die wenig oder gar nicht als Wirte geeignet sind, sind stets eine mehr oder weniger reichliche Chlorophyllproduktion und eine stärkere oder schwächere Hemmung des Wachstums hervorgetreten. In einigen Fällen, wo diese pathologischen Veränderungen nur sehr leicht angedeutet waren, führte die Symbiose zu verhältnismäßig guter Entwicklung des Schmarotzers, welcher sogar reichliches Blühen und guten Fruchtsatz zeigte. In anderen Fällen dagegen deuteten die besonders kräftige Grünfärbung der schmarotzenden Sprosse, das außerordentlich retardierte Wachstum und die hochgradige Hemmung der Blütenbildung auf eine bedeutende Schwierigkeit dieses Schmarotzers, sich von der fraglichen Wirtspflanze zu ernähren, und schließlich zeigte in einigen Fällen die totale Kollabeszenz des Parasiten, daß die Wirtspflanzen die Existenz des Schmarotzers aufs Spiel setzten. Es darf in bezug auf den letzten Punkt nicht unbemerkt bleiben, daß in meinen Versuchen nur selten dieser Fall realisiert war, daß die Wirkung der Wirtspflanze auf den Schmarotzer zu seinem Zugrundegehen führte, sondern daß *Cuscuta* vielmehr, vorausgesetzt, daß es ihr gelang,

einen mehr oder weniger intimen Kontakt mit dem wasserleitenden System der Wirtspflanze zu erreichen, lange Zeit ein hinsiechendes Dasein auf dieser führte. In der Hauptsache war dies drei bemerkenswerten Eigentümlichkeiten zuzuschreiben, die für die Organisation von *Cuscuta* eigentümlich sind: nämlich Selbstverdauung der basalen Sproßteile, Fähigkeit, bis zu einem gewissen Grade als fakultativ autotrophe Pflanze, dank einer kräftig gesteigerten Chlorophyllproduktion, durch Photosynthese selbst organische Nahrung zu bereiten, und, nach Mirande, Impermeabilität der Haustorialzellen für gewisse giftige Substanzen. Die letzterwähnte Eigenschaft darf jedoch noch als hypothetisch betrachtet werden, weil die Untersuchungen Mirandes in diesem Punkte nicht völlig beweisend sind¹⁾.

Hinsichtlich der Qualität der Mittel, die von verschiedenen Pflanzen als Schutz gegen *Cuscuta*-Parasitismus in Anspruch genommen werden und diesen gewissermaßen eine natürliche Immunität verleihen, ersieht man aus dem Bericht über diejenigen Kulturversuche, die so vollständig durchgeführt worden sind, daß definitive Folgerungen aus denselben gezogen werden können, daß diese Mittel von heterogener Natur sind. Ein rein mechanisches Moment machte sich bei den Zweigen von *Quereus*, den Blättern von *Picea* und *Pinus* geltend, sowie vielleicht auch bei der Infloreszenzachse von *Digitalis*, wo sklerenchymatisch gebaute Zellen und im übrigen Elemente mit kräftiger Membranverdickung einen hemmenden Einfluß auf das Eindringen der Haustorien ausübten. Die große Bedeutung eines hohen Aziditätsgrades, welche besonders bei *Begonia* und *Oxalis* studiert worden ist, dürfte auf einen Einfluß der ausgeprägten Giftigkeit des Wasserstoffions zurückgeführt werden. Dem Milchsaft (*Euphorbia* und vielleicht auch *Papaver*), den Alkaloiden (*Datura*, wahrscheinlich auch *Hyoscyamus*) und im übrigen verschiedenen Substanzen mit giftigen Eigenschaften (*Tropaeolum*, *Cleome*) ist auf dieselbe Weise eine analoge prophylaktische Funktion zuzuschreiben. Ein Einfluß von ätherischen Ölen wurde speziell im

1) Daß *Cuscuta* gleich wie *Viscum album* eine ausgeprägte Wahlfähigkeit bezüglich der Aufnahme von den Nährstoffen der Wirtspflanze besitzt und also in einigen Beziehungen von ihrer Wirtspflanze unabhängig zu sein scheint, geht aus den Analysen hervor, die über die chemische Zusammensetzung — vor allem was den Wasser- und Aschengehalt betrifft — des Körpers des Schmarotzers und der Wirtspflanze gemacht worden sind. Diese Frage ist besonders von Knop, Zöbl und König näher untersucht (vgl. Czapek, II, S. 814 und Koch, S. 121).

Versuche mit *Elsholzia* gefunden, wo das Resultat mit den direkt angestellten Versuchen über die Giftwirkung ätherischer Ölexhalationen übereinstimmte.

Besondere Aufmerksamkeit verdient ein Punkt, auf welchen ich schon im Bericht über die *Papaver*-Versuche hingewiesen habe, nämlich die nicht geringfügige Bedeutung, die dem Alter und dem Vitalitätsgrade der *Cuscuta*-Individuen zukommt, wenn sie sich an ungeeignete Wirtspflanzen anpassen sollen. Für eine endgültige Behandlung der Frage nach der Wirkung der biologischen Schutzmittel sind demnach Beobachtungen an *Cuscuta*-Kulturen erforderlich, die aus völlig entwickelten und kräftig vegetierenden Mutterkulturen aufgezogen worden sind.

Ein anderer Punkt soll auch erwähnt werden. In den Mitteilungen über meine Versuche habe ich schon mehrmals auf die Tatsache hingewiesen, daß in den meisten Fällen, wo die Schädlichkeit der Wirtspflanze sich in so hohem Grade geltend machte, daß das Wachstum der *Cuscuta*-Sprosse total eingestellt wurde, doch hier Blütenbildung — meist durch akzessorische Sproßbildung — eintrat. Offenbar ist durch den pathologischen Zustand der *Cuscuta*-Pflanze eine stärkere reproduktive Tätigkeit auf Kosten der vegetativen ausgelöst worden. Biologisch gesehen bedeutet dieses Verhalten, daß *Cuscuta* mit Aufbieten ihrer letzten Kräfte Produktion von Samen zu erreichen sucht, um auf diese Weise die Art zu erhalten, wenn die Existenz des Individuums durch die schädliche Wirkung der Wirtspflanze aufs Spiel gesetzt wird.

Literatur.

- Blomqvist, S. G.: son, Ett bidrag till kännedomen om *Cuscuta europaeas* värdväxter. Svensk Botanisk Tidskrift, Bd. 7, Stockholm 1913, p. 363.
- Clautriau, G., Nature et signification des alcaloïdes végétaux. Annales publiées par la société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles, Tome IX, 1900.
- Czapek, F., Biochemie der Pflanzen. Jena 1905.
- Detto, C., Über die Bedeutung der ätherischen Öle bei Xerophyten. Flora oder allgemeine botanische Zeitung, Bd. 92, Marburg 1903. S. 177.
- Errera, Maistriau et Clautriau, Premières recherches sur la localisation et signification des alcaloïdes dans les plantes. Journal de la société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles. 1887.
- Gertz, O., (I) Fysiologiska undersökningar öfver släktet *Cuscuta*. I. Botaniska Notiser för år 1910, Lund 1910, p. 65, 97.

- Gertz, O., (II) Fysiologiska undersökningar öfver släktet *Cuscuta*. II. Botaniska Notiser för år 1912, Lund 1912, p. 1, 49, 97.
- —, (III) *Cuscuta* såsom vattenväxt. Botaniska Notiser för år 1913, Lund 1913, p. 131.
- Glück, H., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Dritter Teil: Die Uferflora. Jena 1911.
- Heller, A., Über die Wirkung ätherischer Öle und einiger verwandter Körper auf die Pflanzen. Flora oder allgemeine botanische Zeitung, Bd. 93, Jahrgang 1904, Marburg 1904, S. 1.
- Hildebrand, Fr., Einige weitere biologische Beobachtungen. 3. Über die Wirtspflanzen von *Cuscuta europaea* und *Cuscuta lupuliformis*. Beihefte zum Botanischen Centralblatt, Bd. 24, Erste Abteilung, Dresden 1908, S. 91.
- Koch, L., Die Klee- und Flachsseide (*Cuscuta Epithymum* und *C. Epilinum*). Untersuchungen über deren Entwicklung, Verbreitung und Vertilgung. Heidelberg 1880.
- Kraus, G., (I) Über die Wasserverteilung in der Pflanze. II. Der Zellsaft und seine Inhalte. Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle, Bd. 15, Halle 1880.
- —, (II) Über Stoffwechsel bei den Crassulaceen. Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle, Bd. 16, Halle 1886, S. 393.
- Mirande, M., Recherches physiologiques et anatomiques sur les Cuscutacées. Thèse. Paris 1900. — Publiziert in Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. Tome XXXV, Sixième série, Paris 1900, p. 1.
- Peirce, G. J., A Contribution to the Physiology of the Genus *Cuscuta*. Annals of Botany, Volume VIII, London 1894, p. 53.
- Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze. Zweite Auflage. Leipzig 1897—1904.
- Rostrup, E., Plantepatologi. Kobenhavn 1902.
- Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Zweite Auflage, Zweiter Teil. Berlin 1886.
- Spisar, K., (I) Beiträge zur Physiologie der *Cuscuta Gronovii* Willd. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. 28, Berlin 1910, S. 329.
- —, (II) Beiträge zur Physiologie der *Cuscuta Gronovii* Willd. Bulletin international de l'académie des sciences de Bohême, Tome XIV, Prague 1910.
- Stahl, E., Pflanzen und Schnecken. Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfraß. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft und Medizin, Bd. 22, Neue Folge, XV. — Auch separat Jena 1888.
- Wehmer, C., Zur Frage nach dem Fehlen oxalsaurer Salze in jungen Frühjahrsblättern wie bei einigen phanerogamen Parasiten. Die landwirtschaftlichen Versuchs-Stationen, Bd. 40, Berlin 1892, S. 109.
- Wittrock, V. B., Om *Cuscuta europaea* L. och hennes värdväxter. Svensk Botanisk Tidskrift, Bd. 3, Stockholm 1909, S. 1.
- Wydler, H., Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse. Flora oder allgemeine botanische Zeitung, 43. Jahrgang, Regensburg 1860.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [56](#)

Autor(en)/Author(s): Gertz Otto

Artikel/Article: [über die Schutzmittel einiger Pflanzen gegen schmarotzende Cuscuta 123-154](#)