

# Beiträge zur Kenntniss einer assimilirenden Schmarotzerpflanze.

(*Cassytha americana*.)

Von

**Hugo Hackenberg.**

---

Die Thatsache, dass Pflanzen, die ähnlichen Lebensbedingungen unterworfen sind, auch in ihrem äusseren Gepräge selbst dann oft überraschende Analogieen zeigen, wenn sie in systematischer Hinsicht keine verwandtschaftlichen Beziehungen erkennen lassen, findet sich in frappanter Weise bestätigt bei der Vergleichung der zu den Convolvulaceen gehörenden Gattung *Cuscuta* und der den Lauraceen zugerechneten Gattung *Cassytha*.

Wenn man sieht, wie die zuletzt genannten Schmarotzer, die ausschliesslich wärmeren Klimaten angehören, mit ihrem fadenförmigen, laubblattlosen Stengel sich um andere Gewächse schlingend emporwinden und dieselben mit einem üppig wuchernden Flechtwerk umspinnen, wenn man ihren dolden- oder ährenförmigen Blütenstand und die Art der Anheftung an die Nährpflanze ins Auge fasst, so glaubt man zunächst eine *Cuscuta*-Art vor sich zu haben, bis die nähere Betrachtung des Blütenbaues und der Früchte ihre systematische Zugehörigkeit zu den Lauraceen kundgibt. Auch der anatomische Bau zeigt manche Eigentümlichkeiten, die von den anatomischen Befunden bei der *Cuscuta* wesentlich differiren, die aber noch vielfach in botanischen Schriften ungenau dargestellt werden. So cha-

rakterisirt Lürssen<sup>1)</sup> die Cassythen als krautartige, chlorophylllose Schmarotzer vom Aussehen der Cuscuten. Kerner von Marilaun<sup>2)</sup> zählt sie den Schmarotzern zu, welche der grünen Blätter und überhaupt des Chlorophylls entbehren.

Dass diese Angaben der Natur der Sache nicht entsprechen, werden die folgenden Betrachtungen lehren.

Die Mehrzahl der Cassythen ist in Australien anzutreffen, wo sie mit ihren dünnen, laubblattlosen Stengeln sich um *Casuarina*-, *Melaleuca*-, *Acacia*- etc. Arten winden und ganz ähnlich, wie es bei den *Cuscuta*-Arten der Fall ist, sich mittels schild- oder warzenförmiger Saugorgane an ihnen festheften, um mittelst dieser „Haustorien“ Nährsäfte aus der befallenen Pflanze herauszuziehen. Mehrere *Cassytha*-Arten sind in der subtropischen Inselwelt Asiens einheimisch, z. B. auf Borneo, Java, Ceylon, den Philippinen und Molukken; einige wenige Arten bewohnen das südliche Afrika; Amerika beherbergt nur eine Art, die über die Westindischen Inseln, über Mexiko und Brasilien verbreitete *C. americana*.

Die folgenden Untersuchungen beziehen sich auf die letztgenannte Art. Das mir zur Verfügung stehende Alkoholmaterial stammt von der Insel Trinidad, wo die Pflanze in der Aripo-Savanne, auf Steppengräsern und auf *Byrsonima crassifolia*, einem Strauche aus der Familie der Malpighiaceen, schmarotzt. Dr. Johow, der sie dort vor einigen Jahren sammelte, hat mir das Material freundlichst zur Disposition gestellt.

Es bedarf wohl kaum der Erwähnung, dass eine erschöpfende Behandlung an Alkoholmaterial, an welchem der Inhalt mancher Zellen durch die conservirende Flüssigkeit verändert oder extrahirt wurde, nicht möglich ist, und dass die in der ersten Lebenszeit sich abspielenden biologischen Vorgänge nur durch Keimungsversuche mit lebendem, reifen Samen einer genaueren Untersuchung unterzogen werden können.

1) Lürssen, Grundzüge der Botanik, 3. Aufl. p. 407.

2) Kerner von Marilaun, Pflanzenleben I. p. 158.

Was den letzten Punkt anlangt, so werden wir uns daher veranlasst sehen, vielfach die ganz analogen Erscheinungen bei den *Cuscuta*'s in den Kreis der Betrachtung zu ziehen, welche von L. Koch<sup>1)</sup> eingehend erörtert worden sind.

Ehe wir auf die Entwicklung des jungen Schmarotzers, seine Anheftung an eine Nährpflanze und den Bau der Haustorien näher eingehen, wollen wir aus dem anatomischen Bau des Stengels einige Schlüsse auf das physiologische Verhalten des Parasiten zu ziehen suchen.

## I. Anatomischer Bau und Assimilation.

Der Querschnitt durch einen Stengel von *Cassytha americana* zeigt eine deutliche Gliederung in ein central gelegenes Mark, in collaterale Gefässbündel, deren Vasaltheile sich zu einem geschlossenen Holzringe vereinigen, während die durch einen äusseren Bastbelag geschützten Siebtheile isolirt bleiben, und in eine peripherische Rinde.

Die Stengeloberfläche besitzt leicht vorspringende Leisten und seicht einspringende Furchen, in welchen letzteren die Spaltöffnungen etwas eingesenkt sind. Die Epidermiszellen sind verschieden gestaltet, je nachdem sie den Leisten oder den Einbuchtungen angehören.

Die Epidermiszellen der Erhöhungen sind langgestreckt und tafelförmig, ihr der Stengelachse paralleler Längsdurchmesser übertrifft den Querdurchmesser um das 2- bis 3fache, während ihre Tiefe um ein geringes hinter der Breite zurückbleibt. Sie stehen in senkrechten Reihen am Stamme, sind lückenlos mit einander verbunden und durch horizontale, häufig auch durch etwas geneigte Wände von einander getrennt. Die Cuticula ist zum Schutze gegen übermässige Transpiration auf ihrer Aussenseite sehr stark verdickt, während die radialen und tangentialen Innenwände eine nur äusserst geringe Verdickung aufweisen.

---

1) L. Koch, Ueber Klee- und Flachsseide.

Nur an den jüngsten Theilen, in der Nähe des Vegetationspunktes und an den die Knospen schützenden Deckschuppen findet man die Epidermiszellen zu langen, zugespitzten, einzelligen, protoplasmahaltigen Haaren ausgewachsen; an älteren Theilen fehlen dieselben vollständig. Die Oberhautzellen enthalten auch an älteren Pflanzentheilen häufig noch protoplasmatischen Inhalt, zu dem an jüngeren Sprossen ein deutlicher, grosser Zellkern hinzutritt. Es fällt besonders an Oberflächenschnitten auf, dass die Epidermiszellreihen abwechselnd protoplasmaarm und protoplasmareich sind, und zwar zeichnen sich die Zellreihen, in denen sich die Spaltöffnungen befinden, stets durch reichen Inhalt aus; an jungen Stengeltheilen sind aber auch einige der spaltöffnungsfreien Zellreihen plasmareich.

Die Spaltöffnungen liegen in etwas eingesenkten, senkrechten Reihen untereinander, bisweilen durch nur eine, öfter durch mehrere — 2 bis 5 — Leistenlängsreihen von einander getrennt. In diesen Furchen sind die Epidermiszellen nicht wie auf den Erhöhungen gestaltet, sie erscheinen vielmehr quergestreckt. Die Entwicklung lehrt, dass sie sich an ganz jungen Zweigen in ihren Dimensionen zunächst nicht von den übrigen Epidermiszellen unterscheiden; es treten erst im Laufe der Entwicklung Querwände auf, die schliesslich, während die Zellen sich gleichzeitig in tangentialer Richtung ausdehnen, zur Bildung von Spaltöffnungen führen. Letztere stehen an manchen Stellen so dicht neben einander, dass sich eine an die andere anschliesst. Hier und da hören die Spaltöffnungen der einen Reihe auf und gehen auf eine benachbarte Zellreihe über.

Da in der Epidermis ausschliesslich Quer-, nie Längstheilungen erfolgen, so sieht man bei der *Cassytha* eine von der gewöhnlichen abweichende Stellung der Spalten. Sie sind nämlich nicht, wie es bei längsgestreckten Organen Regel ist, parallel der Längsachse des Stengels orientirt, sondern sie stehen senkrecht zu derselben. Auf Querschnitten ist daher ihr Bau nicht zu erkennen; erst mediane Längsschnitte geben ein genaues Bild. In der Figur 1, die uns einen derartigen Längsschnitt vorführt,

sind zwei neben einander stehende Stomata im Querschnitt getroffen worden. An den Schliesszellen, die etwas in

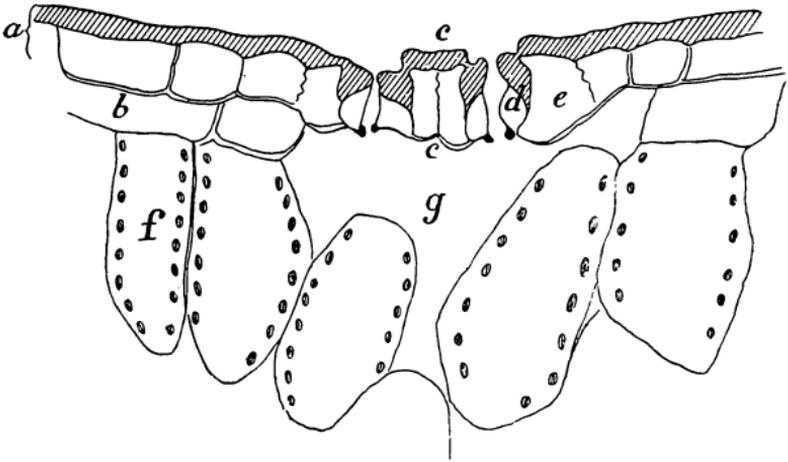


Fig. 1. Medianer Längsschnitt durch einen Cassythazweig mit Spaltöffnungen. (240 fache Vergr.) *a* Epidermis. *b* Hypodermatische Schicht. *c* Zwei aneinanderstossende Nebenzellen mit gemeinsamer Scheidewand. *d* Schliesszellen. *e* Nebenzellen derselben. *f* Pallisadenschicht. *g* Gemeinsame Athemhöhle.

das Innere hineingezogen sind, fallen zunächst die stark entwickelten Cuticularbildungen der Aussenseite auf, die das ursprüngliche Zelllumen auf die Hälfte reduciren; unten erscheint an den chlorophyllhaltigen Schliesszellen ein vorspringender, durch Verdickung der Cuticularschicht entstandener, schnabelförmiger Fortsatz. An der Grenze zwischen den Schliess- und Nebenzellen fällt an der Aussenseite eine dünnere Stelle in der Cuticula auf, das „Hautgelenk“, an dem die Schliesszellen so aufgehängt sind, dass eine leichte Beweglichkeit derselben ermöglicht wird. Die radiale Innenwand der Nebenzellen ist gefältelt; ebenso die Wand zwischen den beiden benachbarten Nebenzellen in der Mitte bei *c*. Die durch die tiefere Lage der Schliesszellen gebildete äussere Athemhöhle übertrifft die vor der eigentlichen Athemhöhle liegende trichterförmige Hinterhöhle an Grösse. An beide Spaltöffnungen grenzt eine gemeinschaftliche grosse Athemhöhle *g*.

Die quergestreckte Orientirung der Spaltöffnungen, welche von der gewöhnlich bei längsgestreckten Organen

sich vorfindenden Anordnung abweicht, findet sich nach de Bary<sup>1)</sup> noch bei verschiedenen anderen Gattungen vor, die fast alle zu den gleichfalls parasitischen, chlorophyllhaltigen Familien der Santalaceen (*Thesium*, *Choretrum*, *Myoschilus*, *Mida*, *Anthobolus*, *Exocarpus*, *Santalum*) und Loranthaceen (*Viscum*, *Arceuthobium*, *Antidaphne*, *Nuytsia*, *Loranthus*) gehören. Bei den nicht assimilirenden Schmarotzern, z. B. der *Cuscuta*, finden sich Spaltöffnungen nur ganz vereinzelt<sup>2)</sup>, und sind dann, wie ich an der aus Westindien stammenden grossblüthigen *Cuscuta americana* feststellen konnte, längsgestreckt. Es hat demnach den Anschein, als ob die horizontale Stellung der Stomata mit der physiologischen Doppelnatur der erwähnten Gewächse, die neben einer parasitischen Lebensweise eine assimilatorische Thätigkeit entfalten, in irgend einem Zusammenhang steht.

Es darf nicht unerwähnt bleiben, dass auch die kleinen schuppenförmigen Blättchen der *Cassytha*, in deren Achseln sich die Knospen entwickeln, mit Spaltöffnungen versehen sind, die nach Form und Anordnung mit den Spaltöffnungen der Rinde übereinstimmen.

Unterhalb der Epidermis liegen 4 bis 6 Reihen von Rindenparenchymzellen, die an jüngeren Stengeltheilen rundlich erscheinen; die äusseren haben die Dimensionen der Epidermiszellen, die inneren sind grösser; zwischen ihnen liegen Intercellularräume. Sie sind mit Protoplasma erfüllt und enthalten Chlorophyll.

In etwas älteren Stengeln werden die Zellen sehr ungleich. Die beiden der Epidermis anliegenden Schichten ändern ihre horizontalen Dimensionen nur wenig, in der Längsrichtung dagegen strecken sie sich um ein beträchtliches. Die dritte, in vielen Fällen auch schon die zweite, Zellenschicht dehnt sich sowohl in der Längs- wie in der Querrichtung und ist auf der dem Licht zugewandten Seite zum Pallisadenparenchym ausgebildet; an den Flanken stehen gleichfalls Pallisaden, die allmählich ihre charak-

---

1) De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, p. 48.

2) L. Koch, l. c. p. 61.

teristische Form verlieren, um auf der Unterseite meist wieder isodiametrische Gestalt anzunehmen. Auf der Oberseite schliesst sich an die Pallisadenschicht, deren Zellen nach aussen zu dichtgedrängt nebeneinander stehen, und die erst von der Mitte an dünner werden und dadurch auseinander treten, eine der Längsachse des Stengels parallel gestreckte Zellreihe an, den Sammelzellen des Blattparenchyms entsprechend, an deren jede sich 2 oder 3 der Zellen der Pallisadenschicht mit ihren verschmälerten Enden ansetzen. Die noch folgenden Reihen des Rindenparenchyms werden wieder etwas schmaler und ähneln den Zellen der subepidermalen Rindenschicht. Dasselbe gilt von den 2 bis 3 chlorophyllhaltigen Zellreihen, welche zwischen den äusseren Bastbelegen der primären Fibrovasalbündel liegen und welche die Kommunikation zwischen den Siebtheilen und der äusseren Rindenschicht herstellen. Die Elemente dieser Zellschichten behalten auch auf der dem Licht abgewandten Seite ihre Längsstreckung bei.

Andere Stengel zeigen wieder ein abweichendes Verhalten. Hier ist nicht nur die zweite resp. dritte subepidermale Rindenschicht pallisadenförmig gestreckt, sondern es nimmt auch noch die darunter liegende Schicht dieselbe Form an und in besonders exquisiten Fällen entwickeln sich die gesammten Rindenparenchymschichten der Stengeloberseite zu Pallisaden.

Die Ausbildung der subepidermalen, in der Längsachse des Stengels gestreckten Zellen unterbleibt unter den Spaltöffnungen, so dass die Athemhöhle in unmittelbarer Verbindung mit der Pallisadenschicht steht.

Durch die Behandlung der Stengelquerschnitte mit Jodjodkalium ergibt sich die Existenz von Stärkekörnern in den innersten Rindenlagen und in den die Basttheile verbindenden Parenchymzellen.

Die in den Pallisadenzellen befindlichen Chlorophyllkörner stellen sich parallel zu den einfallenden Lichtstrahlen an den radialen Zellwänden auf; wie mir Johow, welcher die Pflanze in lebendem Zustande in Trinidad beobachtete, mittheilte, sind die Chlorophyllkörner auf der Oberseite der schlingenden Stengel roth gefärbt.

Krystalle von oxalsaurem Kalk finden sich nur ganz vereinzelt im Rindenparenchym vor.

In der subepidermalen Rindenschicht fallen auf dem Querschnitt einzelne, in ziemlich regelmässigem Abstände wiederkehrende Zellen durch ihren weissen, oft concentrisch geschichteten Inhalt auf. Man sieht auf dem Längsschnitt, dass sie Gänge bilden, die aus 2 oder mehr in der Längsachse aneinanderschliessenden Zellen entstanden sind und die zum Theil noch einen weisslichen Inhalt führen. In den allermeisten Fällen betheilt sich nur eine einzige Zelle desselben Querschnitts an der Anlage eines Ganges, in seltenen Fällen werden noch 1 oder 2 Zellen der zweiten subepidermalen Zellschicht zu Hilfe genommen; in diesem Falle bleiben die ursprünglichen Zellwände im Innern des Ganges deutlich sichtbar.

Die auf dem Querschnitt rundlichen, auf dem Längsschnitt gestreckten Markzellen lassen Intercellularräume zwischen sich. Ihre Wände sind wenig verdickt und mit rundlichen oder länglichen und ausserdem mit spaltenförmigen, gekreuzten Tüpfeln besetzt, die in einer schräg aufsteigenden Spirale angeordnet liegen; ihre Querwände liegen horizontal. Einzelne dieser Markzellen führen einen an Alkoholmaterial geronnenen, gelbbraunlichen Inhalt, der auch häufig den in der Längsrichtung anschliessenden Zellen innewohnt. Eine Verzweigung dieser Zellreihen findet eben so wenig statt, wie eine offene Communication der einzelnen Zellen, deren trennende Wände keine Oeffnungen besitzen. An älteren Stammtheilen sind die centralen Markzellen mehr oder minder verbogen oder auch gänzlich verschwunden. Die Markzellen führen Stärkekörner.

In das Mark hinein ragen in radialer Richtung die Gefässprimanen, etwa 4 bis 8 an Zahl; sie sind mit eng aneinanderliegenden Spiralbändern ausgesteift und von dünnwandigen, protoplasmaführenden Zellen umgeben. An die Holzprimanen reihen sich Holzgefässe und Holzparenchymzellen, einen allseitig geschlossenen Holzring um das Mark herum bildend, der nirgend von Markstrahlen durchsetzt wird.

Während die Zahl der zuerst angelegten Spiralgefässgruppen im Durchschnitt 8 beträgt, ist die Anzahl der ausserhalb des geschlossenen Holzringes liegenden Siebtheilgruppen stets eine grössere, doch zeigt die höchstens 4 bis 5 Reihen starke Ausbildung des Siebtheils, dass das Cambium seine Thätigkeit sehr bald einstellt.

Jedes Siebbündel ist halbkreisförmig von 3 bis 4 Zelllagen stark verdickter Sklerenchymzellen gegen des Rindenparenchym abgeschlossen.

Interfasciculares Cambium tritt nicht auf; daher sind die Siebtheile durch die schon oben erwähnten chlorophyllhaltigen Rindenparenchymschichten getrennt. Zwischen den einzelnen Bündeln finden sich isolirte, aus 2 bis 4 Zellreihen gebildete Gruppen von Sklerenchymzellen.

Die im Mark constatirten, mit geronnenem Inhalt versehenen Sekretzellen trifft man, allerdings viel seltener, auch im Gefäss- und Siebtheil an.

Der geschlossene Holzring baut sich aus Gefässen und Holzparenchymzellen auf. An die Holzprimanen schliessen sich nach aussen zunächst einige grosse Gefässe an, die mit den aus den interfascicularen Parenchymzellen hervorgehenden Gefässen zu einem Gefässring zusammentreten; 3—6 Lagen nach der Peripherie zu sich verengender Tracheiden grenzen den Holzkörper scharf gegen die cambiale Schicht der Bastbündel sowie gegen das dazwischenliegende Rindenparenchym ab.

Die Holzgefässe erhalten eine bedeutende Weite und Länge. Ihre Wände sind mit sehr grossen behöften Tüpfeln besetzt, die in einer Spirale aufsteigen. Auf Längsschnitten ist, besonders nach Behandlung mit Gentianaviolett oder Corallin, die den Tüpfelhof halbirende Schliesshaut deutlich sichtbar. Die horizontalen Querwände der Gefässzellen sind mit einer grossen runden Oeffnung versehen, deren Durchmesser etwas mehr als die Hälfte des Querwanddurchmessers beträgt und die aus einem einzigen grossen Hoftüpfel hervorgeht, dessen Schliesshaut verschwindet. Die behöften Tüpfel kommen nur da vor, wo ein Gefäss an das andere grenzt; zwischen Gefässen und Holzparenchymzellen erscheinen die grossen Tüpfel nur einseitig be-

höft, und zwar auf der Gefässseite, während der durch die primäre Zellwand davon getrennte Tüpfelkanal der Parenchymzelle cylindrisch bleibt. Die Holzparenchymzellen sind lang gestreckt und durch meist horizontale Querwände abgeschlossen; bisweilen sind sie an einem oder auch an beiden Enden mehr oder minder stark prosenchymatisch zugespitzt. Längs- wie Querwände sind von einfachen, rundlichen oder spaltenförmigen Tüpfeln durchquert, die den Holzring abschliessenden Zellen oft leiterförmig verdickt. Während das Holzparenchym Stärkekörner führt, sind die Gefässe inhaltsleer; hier und da sind die Wände der letzteren mit einer, durch Hanstein'sches Anilinviolett sich bläulich färbenden gummösen oder harzähnlichen Masse ausgekleidet.

Da das Cambium seine zellbildende Thätigkeit sehr früh einstellt und in Dauergewebe übergeht, so zählt man im Siebtheil jedes Cribrovasalbündels nur 3—5 Tangentialreihen von Weichbastzellen. Sie haben zarte, oft wellig verbogene Wände, sind gestreckt und theils mit horizontalen, theils mit geneigten Querwänden versehen; die mit Plasma angefüllten Zellen differiren in der Grösse wenig von den inhaltsleeren.

Die den Siebtheil an seiner Aussenseite und seinen Flanken umschliessende Bastzone setzt sich aus 3 bis 4 Reihen von prosenchymatischen, sehr langen Zellen zusammen, deren Wände durch concentrische Schichten fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt sind. Die durch Chlorzinkjodlösung verursachte Blau-Violett färbung der Verdickungsschichten sowohl dieser, wie auch der zu den isolirten Bastbündeln gehörenden Sklerenchymzellen lässt erkennen, dass selbst in älteren Stengeln, wo die einzelnen Elemente ihre definitive Ausbildung erreicht haben, eine Verholzung der Sklerenchymzellen noch nicht stattgefunden hat.

Zwischen den Bastbelegen und den Siebtheilen gewahrt man eigenthümliche, unregelmässig gestaltete Hohlräume, welche den Stengel in seiner ganzen Längsrichtung durchsetzen. Ihre Entstehung verdanken sie in erster Linie den äussersten Zelllagen des Siebtheils, deren Zell-

wände durch einen Desorganisationsprocess verändert und resorbirt werden; an der Vergrößerung der dadurch entstandenen Höhlung betheilt sich oft noch die innerste Bastlage. An dem mir zur Verfügung stehenden Alkoholmaterial zeigt sich die Höhlung bald leer, bald mit einem feinkörnigen Inhalt versehen.

Wir wollen jetzt im Anschluss an den anatomischen Bau der *Cassytha* die Frage zu beantworten suchen, ob in der Rinde eine Assimilation stattfindet und also mit der parasitischen Lebensweise eine selbständige Ernährungsthätigkeit Hand in Hand geht. Die Existenz von Chlorophyllkörnern im Rindenparenchym ist an und für sich kein sicheres Kriterium für eine Assimilationsthätigkeit, da es nach Dehnecke<sup>1)</sup> Rindenparenchym giebt, welches trotz seines Chlorophyllgehaltes nicht assimilirt. Wir wollen deshalb den anatomischen Bau der *Cassytha* mit demjenigen solcher Pflanzen vergleichen, welche, ähnlich wie *Cassytha*, durch Unterdrückung oder Beschränkung ihrer Blattspreiten in der inneren Struktur des Stengels solche Aenderungen erlitten haben, dass den Anforderungen der Assimilationsthätigkeit auch ohne Blattspreiten entsprochen wird, die aber darauf angewiesen sind, alle zu ihrer Ernährung und zu ihrem Wachsthum nothwendigen Kohlenhydrate und Eiweissstoffe sich durch eigene Thätigkeit zu verschaffen.

Derartige Pflanzen gehören vor allem dem heissen, trockenen Klima an, in dem eine reichliche Entfaltung der Blattspreiten wegen der dadurch erhöhten Gefahr allzuenergischer Transpiration die Existenz mancher Gewächse in Frage stellen könnte. Durch Pick<sup>2)</sup> sind eine Reihe von armlaubigen Pflanzen nach dieser Seite hin untersucht und ihr Bau mit dem reichbelaubter Stengel verglichen worden. Die dabei gefundenen Resultate, dass bei armlaubigen Gewächsen die Stengel das sonst auf der Lichtseite der Laub-

---

1) C. Dehnecke: Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörper. J. D. 1880. Cöln.

2) Pick, Beiträge zur Kenntniss des assimilirenden Gewebes armlaubiger Pflanzen. Bonn 1881.

blätter entwickelte Pallisadenparenchym in ausgeprägtster Form in der Rinde haben, dass dieselben eine grosse Anzahl von Spaltöffnungen besitzen, dass sich im Rindenchlorenchym zahlreiche Intercellularräume finden, die vorwiegend den Längswänden der Pallisadenzellen entlang verlaufen, dass ferner statt des in den Kraut- und Holzstengeln gewöhnlich angetroffenen Collenchyms Sklerenchymzellen gefunden werden — alle diese Ergebnisse treffen auch bei der parasitischen *Cassytha americana* zu.

Inwiefern wirken nun die erwähnten anatomischen Verhältnisse befördernd auf die assimilatorische Thätigkeit armlaubiger Pflanzen?

Nach den Untersuchungen von Stahl ist das Pallisadengewebe das typische Assimilationsgewebe der Laubblätter. Zunächst zeigt sich, dass die constante Profilstellung der Chlorophyllkörner in Pallisadenzellen besonders für direkte Insolation eingerichtet ist, dass also die Pallisadenform die für starke Lichtintensitäten angemessenere Zellform ist. Ferner „bietet der Pallisadentypus den Vortheil, dass selbst bei schwächerer Beleuchtung die tiefer liegenden Parenchymlagen noch gewisse Lichtmengen empfangen, da die Strahlen, um zu ihnen zu gelangen, durch das zur Blattfläche senkrecht orientirte Lumen der Pallisadenzellen passiren können.“ Sodann wird durch die Pallisadenform die mit Kraftaufwand verbundene Umlagerung der Chlorophyllkörner in flachen Parenchymzellen bei wechselnder Insolationsintensität vermieden, da eine geringe Gestaltänderung der Chlorophyllkörner hinreicht, um sie dem Wechsel der Lichtintensität anzupassen.

Bezüglich der Pallisadenform des Rindenparenchyms armlaubiger Stengel kommt Pick<sup>1)</sup> zu einer Bestätigung von Stahl's Ansicht. „Da wegen Verkümmern der „Laubspreiten das Rindenparenchym der Stengel die assimilatorische Arbeit der Blätter übernehmen muss, so ist „dasselbe als assimilirendes Gewebe den gleichen Einflüssen „direkten Sonnenlichtes ausgesetzt, wie das Zellgewebe

---

1) Pick, l. c. 23 u. flgde.

„der Oberseite sonniger Blätter. Es nimmt deshalb, wie dieses, Pallisadenform an. Diese Accommodation findet sich aber nur in armlaubigen Stengeln, Stengeln, deren Parenchym eine bedeutende assimilatorische Thätigkeit übernimmt. Wo wegen genügender Mengen von Laubspreiten die Pflanze auf die Mitassimilation der Stengel nicht angewiesen ist, existirt auch die Pallisadenform der Rindenzellen nicht, gleichviel, ob der Stengel an sonnigen oder schattigen Orten wächst.“

Die Pallisadenform der Zellen lässt ferner eine möglichst vollständige Ausnutzung der Strahlen zu Gunsten der Assimilation der übrigen Rindenzellen zu. Da die Ober- und Unterseite der Pallisadenzellen frei von Chlorophyllkörnern sind, so kann das senkrecht auffallende Licht, ohne durch allzugrosse Absorptions- oder Reflexionsverluste geschwächt zu sein, auch noch das tiefer gelegene Rindengewebe zu assimilatorischer Arbeit veranlassen.

Dass ferner die constante Profilstellung der Chlorophyllkörner in den Pallisaden armlaubiger oder unbelaubter Pflanzen um so nützlicher ist, als die Zahl der Chlorophyllkörner eine sehr grosse ist, und die durch die Wanderung derselben aufzuwendende Arbeitskraft bei der dürftigen Lebensweise der erwähnten Gewächse von Nachtheil sein dürfte, wird von Pick a. a. O. ebenfalls betont, desgleichen auch der Nutzen, den die Form der Pallisaden für eine möglichst schnelle Beförderung der Assimilationsprodukte nach dem Verbrauchsort hat.

Die von Pick<sup>1)</sup> zuerst constatirte Thatsache, dass bei manchen Pflanzen dem Lichte ein richtender Einfluss auf die Pallisadenzellen zuzusprechen sei, indem dieselben sich möglichst senkrecht dazu zu orientiren strebten, lässt sich auch an den, an den Flanken des Cassythastengels stehenden, Pallisadenzellen erkennen, indem dieselben die Tendenz zeigen, sich mit ihrem oberen Ende der Lichtseite des Stengels zu nähern.

---

1) Pick, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes. Bot. Centralbl. Bd. XI, No. 10 u. 11.

Die Erscheinung, dass einige Stengel ihr dem Lichte zugewendetes Rindenparenchym von der zweiten oder dritten Schicht an völlig in Pallisadenzellen umwandeln, verdankt ihre Entstehung offenbar derselben Ursache, welche befördernd auf die Vermehrung der Pallisaden auf Kosten des Schwammparenchyms bei den sog. Sonnenblättern mancher Pflanzen einwirkt, bei denen die Pallisaden um so stärker entwickelt sind, je intensiver das Licht war, dem sie ausgesetzt waren, während an den in tiefem Schatten wachsenden Blättern sich nur eine Pallisadenschicht bildete. Je stärker nämlich die Sonnenstrahlen einwirken, um so tiefer können sie das Gewebe durchleuchten, um so zweckentsprechender also ist es für die Pflanze, möglichst vielen Schichten die für die Assimilation geeignetste Form zu geben.

Ein weiteres Moment, welches begünstigend auf eine Steigerung des Assimilationsvermögens einwirkt, ist eine reichliche Entwicklung von Spaltöffnungen, und, im Zusammenhang damit, die Existenz eines voluminösen Durchlüftungsraumes, der das Innere des chlorophyllhaltigen Gewebes vermittelt grosser, communicirender Intercellularräume mit der Athemhöhle und der Atmosphäre in Verbindung setzt und für einen ausreichenden Luftwechsel Sorge trägt. Der anatomische Befund bestätigt, dass auch in dieser Hinsicht *Cassytha americana* zweckentsprechend gebaut ist. Ziehen wir schliesslich noch den Umstand zu Rathe, dass namentlich bei unbelaubten Stengeln das gewöhnlich in jungen Stengeltheilen entwickelte Collenchym völlig verschwindet und durch das auf kleinerem Raum eine grössere mechanische Festigkeit erzielende Sklerenchym ersetzt wird, wodurch zugleich ein grösserer Raum für die Entfaltung des Assimilationsgewebes gewonnen wird, und sehen wir, dass auch dieses Faktum mit dem anatomischen Bau der *Cassytha* in Einklang steht, so lässt sich nicht verkennen, dass trotz der parasitischen Lebensweise der *Cassytha americana* von einer Vereinfachung oder Verkümmern des Assimilationsapparates der Rinde keine Rede ist, dass vielmehr alle Anzeichen dafür sprechen, dass die Assimilation

eine ebenso lebhaft ist, wie bei anderen nicht belaubten Pflanzen, die darauf angewiesen sind, alle zu ihrem Wachsthum und zu ihrer Ernährung erforderlichen Baustoffe sich aus der im Boden befindlichen Nährflüssigkeit durch eigene Assimilation zu erarbeiten.

Sehr auffällig ist die oben erwähnte Imprägnation der Chlorophyllkörner der Oberseite des Cassythastengels mit einem rothen Farbstoffe. Dass dieser sich nur in den Pallisaden der Lichtseite des dorsiventral gebauten Stengels vorfindet, beweist vielleicht, dass wir es mit einer Schutzvorrichtung gegen zu grelle Beleuchtung zu thun haben, wodurch, ähnlich wie bei dem sonst gewöhnlich im Zellsaft der Epidermiszellen gelösten rothen Anthocyan, die Intensität der Beleuchtung wie durch einen Schirm gedämpft und dadurch das Chlorophyll vor Zerstörung geschützt wird.

Bei der anatomischen Betrachtung des Rindenparenchyms fällt die Existenz von 1 bis 2 zwischen Epidermis und den Pallisadenschichten eingeschalteten Zellreihen auf, die meist neben einem protoplasmatischen oder schleimigen Inhalt vereinzelte Chlorophyllkörner führen. Das Vorhandensein der letzteren deutet darauf hin, dass in ihnen eine, wenn auch nur geringe, Assimilation stattfindet; ihre Hauptfunction ist aber in der Aufspeicherung von Wasser zu suchen, sie bilden einen Wasserversorgungsapparat und entsprechen der bei Bewohnern sonniger Standorte so häufig vorkommenden mehrschichtigen Epidermis der Blätter, (z. B. bei *Ficus*- und *Peperomia*-Arten). Während diese Schichten entwickelungsgeschichtlich der Rinde zuzurechnen sind, muss man sie ihrer physiologischen Bedeutung nach als eine Verstärkung des Hautgewebes zum Zweck der Wasserspeicherung betrachten. Vielleicht steht damit in Zusammenhang das Vorkommen der die Epidermis einige Zellreihen weit begleitenden Gänge, deren Inhalt an Alkoholmaterial einer Tinction mit den gebräuchlichen Färbemitteln erfolgreich widersteht. Da derartige Zellgänge besonders reichlich an jugendlichen Stengeln und an den die Knospen schützenden Deckschuppen gefunden werden, so wird man zu der Vermuthung geführt, dass sie eine durch

Alkohol extrahirbare gummöse oder harzige Substanz enthalten, die vermöge ihrer wasseranziehenden Kraft einen Schutz gegen das Austrocknen gewährt; doch lässt sich das mit Sicherheit nur an frischem Material constatiren. Ebenso wenig lässt sich an Alkoholmaterial eine definitive Entscheidung treffen über die zwischen Sklerenchymbeleg und Weichbast gelegenen Höhlungen und ihren Inhalt; wahrscheinlich repräsentiren diese Gänge Secretcanäle, deren Inhalt zum grössten Theil extrahirt worden ist.

Das Prävaliren der gefässbildenden Elemente im Holzkörper sowie ihre beträchtliche Weite stehen offenbar mit den gesteigerten Ansprüchen an das Wasserleitungsvermögen dieser Theile in Zusammenhang. Westermaier und Ambronn<sup>1)</sup>, die den anatomischen Bau der Schling- und Kletterpflanzen und ihre biologischen Verhältnisse einer vergleichenden Betrachtung unterzogen haben, sind zu dem Resultate gelangt, dass bei diesen Pflanzen die Leitungsbahnen sehr eingengt und zugleich sehr lang sind, dass diese Nachtheile aber durch zweckentsprechenden Bau der wasserleitenden Organe compensirt werden. Die Hindernisse, welche hemmend auf die Schnelligkeit der Stoffleitung wirken können, müssen möglichst verringert werden. Da nun besonders die Adhäsion des Wassers einem raschen Wassertransport hinderlich ist, so muss durch Vergrösserung des Querdurchmessers eine Verringerung der Adhäsion erzielt werden; denn während bei constanter Höhe der Flächeninhalt der cylinderförmigen Gefässe in gleichem Verhältniss wie der Radius des Querschnitts wächst, ist sein Volumen dem Quadrat desselben proportional.

Zwar hat *Cassytha*, wie wir noch weiter unten sehen werden, weder den Charakter eines echten Schlinggewächses noch den einer echten Ranke, die biologischen Verhältnisse sind aber ganz analoge; besonders das rapide Wachstum des Schmarotzers bringt es mit sich, dass eine lebhafte Wasserströmung nach den im Wachstum begriffenen jüngeren Theilen zur Nothwendigkeit wird.

---

1) Westermaier und Ambronn, Beziehungen zwischen Lebensweise und Struktur der Schling- und Kletterpflanzen. Flora 1881.

Auffallend ist das vollständige Fehlen von Markstrahlen. Man vermisst die Ausbildung dieser die einzelnen Gefässbündel trennenden Gewebezonen nach de Bary<sup>1)</sup> bei einigen Plantagineen, Crassulaceen, Caryophylleen, Campanulaceen etc; auch einige armlaubigen Gewächse, *Ephedra monostachya* und *Mühlenbeckia complexa* werden angeführt. Bei einzelnen der erwähnten Pflanzen treten nachträglich kleine sekundäre Markstrahlen auf, wie bei *Ephedra* und *Cobaea*<sup>2)</sup>, für die meisten aber findet eine Unterdrückung der Markstrahlenelemente auch in späteren Lebensperioden statt.

Die Markstrahlen stellen die Verbindung zwischen der äussern Rinde und dem inneren Holzkörper her und dienen, wie auch das Holzparenchym, zur Leitung und Aufspeicherung der Kohlenhydrate. Die radiale Streckung ihrer Zellen kennzeichnet sie, im Gegensatz zu den Holzparenchymzellen, als die besonders für eine rasche, radial nach innen gerichtete Zuleitung der Assimilationsprodukte geeignete Zellform. *Cassytha* entbehrt dieser direkten Verbindung; da aber das zwischen den Siebtheilen gelegene Rindenparenchym direkt an die Holzelemente grenzt, und die Pallisadenform der Rindenzellen einer Ableitung der Assimilate im Sinne der Markstrahlen höchst förderlich ist, so erscheint das Vorkommen dieser Zellverbände für unsere Pflanze entbehrlich.

Im Anschluss an die anatomische Struktur der *Cassytha americ.* wollen wir noch einen vergleichenden Blick auf die von L. Koch<sup>3)</sup> näher untersuchten *Cuscuta*-Arten werfen.

„Der Stammbau der *Cuscuta Epilinum* und der *C. Epithymum* weicht in wesentlicher Beziehung von demjenigen der dikotylen Gewächse ab. Zumeist treffen diese Unterschiede die Ausbildung des Gefässbündels. Während an den Vegetationspunkten der Stammtheile der höhern Pflan-

1) De Bary, Vergleichende Anatomie etc. pag. 472.

2) De Bary, l. c. pag. 507.

3) L. Koch, Ueber Klee- und Flachsseide. Heidelberg 1880. pag. 65 u. folg.

zen eine Anzahl isolirter Procambiumstränge auftreten, kreisförmig gestellt sind und in die Blattorgane einbiegen, entsteht bei den Cuscuten nur ein einziger derartiger Strang und dieser verläuft axil. Die bei den Dikotyledonen mit dem Entstehen der kreisförmig gestellten Procambiumbündel erfolgende Differenzirung des Grundgewebes in einen centralen Mark- und einen peripherischen Rindentheil wird infolge dessen bei unserem Parasiten unmöglich. Wenn auch bei ihm später eine scheinbare Markbildung eintritt, so ist das so entstandene Gewebe keineswegs dem gleichnamigen der dikotylen Pflanzen gleichwerthig: es gehört entwicklungsgeschichtlich zu dem Gefässbündel.“

„Nicht weniger auffallend ist bei den Cuscuten das Fehlen des Cambiums.“

Zwar die Mehrzahl, aber doch nicht alle der von Koch untersuchten Cuscuten zeigen das oben geschilderte Verhalten:

„*Cuscuta americana* und *africana* zeigen eine grössere Regelmässigkeit in Bau und Stellung ihrer einzelnen Gefässgruppen, welche letztere hier bereits lebhaft an die kreisförmig angeordneten, isolirten Gefässbündel der normalen Dikotyledonen erinnern.“

„Noch weiter geht das bei der schon äusserlich durch ihren stärkeren Bau auffallenden *Cuscuta monogyna* (*lupuliformis* Krocke).“

„Betrachtet man die Querschnitte durch die Stammtheile der letztgenannten Species, so fällt vor allem die grosse Zahl der Gefässgruppen auf. Bei einer peripherischen Stellung derselben zeigen diese Parthien eine seitliche, interfasciculare Verbindung durch, allerdings schwach verdickte, aber nicht zu verkennende Holzzellen. Im Innern des durch die Gefässgruppen unterbrochenen Holzringes liegt ein deutlich entwickeltes Markgewebe, das quantitativ dasjenige aller seither betrachteten Cuscuta-Arten übertrifft.“

„Auch die Spuren einer cambialen Thätigkeit sind in dem Stamm von *C. monogyna* anzutreffen. Eine fortbildungsfähige Gewebzone liegt über den einzelnen Gefäss-

gruppen, scheint aber, da sie nicht interfascicular übergreift, keine wesentliche Stammverdickung herbeizuführen.“

„Bastfasern treten, wenn auch in geringer Zahl, über den Weichbastlagen auf.“

„Während somit die grössere Zahl der Cuscuten einen im ersten Augenblick auffallend einfachen Bau ihrer Stammorgane wahrnehmen lassen, der in keiner Uebereinstimmung mit dem Entwicklungstypus der dikotylen Gewächse, denen unsere Pflanze doch systematisch angehört, zu stehen scheint, so finden wir doch bei *C. monogyna* einen Uebergang zu jenem Typus, der uns den Beweis liefert, dass ein Bindeglied zwischen dem einen und dem andern noch vorhanden ist. Die Stammorgane unserer Pflanze bedürfen bei deren parasitischen Lebensweise, die Hand in Hand mit einer vereinfachteren Organisation geht, nicht der komplicirteren Gewebeanordnung der höheren Gewächse, sie sind daher bis zu einer Entwicklungsstufe zurückgegangen, die mit den physiologischen Anforderungen, welche an sie gestellt werden, in Einklang steht.“

Fassen wir die unterscheidenden Hauptmerkmale in dem anatomischen Bau der beiden Schmarotzergattungen *Cuscuta* und *Cassytha* noch einmal kurz zusammen.

Bei *Cuscuta* fehlen die Spaltöffnungen oder vielmehr, sie kommen so sporadisch vor, dass sie für einen Gasaustausch ohne Belang sind; in diesem Falle sind sie mit der Längsrichtung des Stengels parallel orientirt. Das chlorophyllose Rindenparenchym ist ringsum gleichmässig ausgebildet. Sklerenchymzellen finden sich nicht vor. Ein Siebtheil fehlt ebenfalls. Im allgemeinen ist nur ein axiles Gefässbündel vorhanden, und es gehört das scheinbare Mark entwicklungsgeschichtlich zu demselben.

*Cassytha* zeichnet sich durch zahlreiche, reihenweise der Längsachse des Stengels folgende, quergestellte Spaltöffnungen aus. Das chlorophyllhaltige Rindenparenchym ist dorsiventral gebaut und zeigt auf der Lichtseite Pallisaden. Sklerenchymzellen sind vorhanden. Ebenso mehrere Lagen von Weichbast. Mehrere kreisförmig angeordnete Gefässbündel schliessen ein echtes Mark ein.

Ein interessantes Zwischenglied zwischen den beiden

Gattungen bildet *Cuscuta monogyna*. Das spärliche Vorkommen von Spaltöffnungen, die gleichmässige Ausbildung des chlorophylllosen Rindenparenchyms kennzeichnet die Pflanze als eine *Cuscuta*. Durch das Vorkommen von Sieb- und Sklerenchymzellen und mehrerer ein Mark umschliessenden Gefässbündel nähert sie sich der *Cassytha*.

Auf eine Vergleichung der Hauptwurzeln beider Pflanzen muss aus den schon angedeuteten Gründen Verzicht geleistet werden.

## II. Anschluss an ein Nährgewächs. Haustorialbildung.

Wenn nach der trockenen Jahreszeit der ausgedörrte Boden der Steppe, in welchem der *Cassytha*-Samen ruht, vom ersten Regenguss genässt wird, die entlaubten Bäume in kürzester Frist ihren Blätterschmuck erneuern, und ein frischer Grasteplich sich über die kahle Erde ausbreitet, dann beginnt auch der Same der *Cassytha* zu neuem Leben zu erwachen, um sich in ähnlicher Weise, wie es bei der *Cuscuta* geschieht, an ein Nährgewächs anzuschliessen.

Wenn auch der äusserliche Vorgang, wie er sich bei beiden Pflanzen abspielt, wohl keine wesentlichen Differenzen zeigt, so lässt sich doch aus dem anatomischen Bau der *Cassytha* errathen, dass es dieser Pflanze im allgemeinen nicht so erschwert ist, die ersten ungünstigen Lebensphasen siegreich zu überwinden, wie bei der *Cuscuta*. Denn während die Einfachheit in der anatomischen Struktur der letzteren Pflanze auf eine vollständige parasitische Lebensweise hindeutet, verräth die weitgehende Differenzirung im Bau des *Cassytha*-Stengels ein gewisses Maass von Selbständigkeit. Wie weit aber dieses selbständige Verhalten geht, lässt sich mit Sicherheit nur an dem anatomischen Bau und dem physiologischen Verhalten der lebenden Keimpflanze ergründen. Da uns aber ein solches Material nicht zugänglich ist, so wollen wir in kurzen Zügen die durch L. Koch<sup>1)</sup> näher bekannte Keimung der *Cuscuta* in den Kreis der Betrachtung zu ziehen.

1) L. Koch, Die Klee- u. Flachsseide. p. 7 u. figd.

Der im Samen spiralig gerollte *Cuscuta*-Keimling, der keine Spur von Keimblättern besitzt, resorbiert die ihm im Endosperm mitgegebenen Nährstoffe, streckt sich aus und lässt sein unteres kolbenförmig verdicktes Ende aus der Samenschale heraustreten. Nachdem er dasselbe im Boden befestigt hat, entzieht er diesem das zur Verflüssigung des Endosperms erforderliche Wasser, dehnt sich weiter aus und hebt dabei die Samenschale mit empor. Dieselbe fällt später ab, wenn das fadenförmige obere Ende des jungen Pflänzchens ihm alle Reservestoffe entzogen hat. Durch abwechselndes stärkeres Wachstum der einen und anderen Seite des Pflänzchens kommen revolute Nutationen der Stammspitze zu Stande, die günstigenfalls, mit dem Erreichen einer geeigneten Nährpflanze und einem Anheften an dieselbe, dem Schmarotzer die Möglichkeit einer Weiterentwicklung sichern. Findet aber der Keimling nicht in der allernächsten Nähe einen jungen Stengel oder ein Blatt vor, so sind die Aussichten für ein weiteres Fortkommen schon gering, denn bei dem völligen Mangel an Chlorophyll bleibt der Keimling lediglich auf die noch im verdickten Wurzelende aufgespeicherten Reservestoffe angewiesen. Nun wird ein letzter Versuch gemacht. Die noch vorhandenen Nährstoffe werden alle aus dem Wurzelende in die Spitze geleitet und liefern dieser Material für ein möglichst rasches Wachstum. Während die Wurzel von unten her abstirbt, erreicht die Stammspitze ein neues Terrain und vermag hier durch nutirende Bewegungen einen erneuten Versuch anzustellen, ein Nährgewächs zu erreichen. Gelingt ihr das nicht, so fällt, nachdem das im Samen aufgespeicherte Reservematerial durch Wachstum und Athmung erschöpft ist, das wachsende Ende zu Boden. Kommt nun nicht bald zufällig ein spät aufkeimendes Pflänzchen mit dem Keimling in Berührung, so stirbt letzterer ab.

Manches junge *Cuscuta*-Pflänzchen beginnt an sonnigem trockenem Standort seine Entwicklung; dann ist die Lage erst recht schwierig. Wenn auch die Transpiration durch den Mangel wasserverdunstender Blattspreiten eine minimale ist, so erfordert doch das schnelle Wachstum

des Schmarotzers eine beträchtliche Quantität Wasser. Wenn das untere keulenförmig verdickte Ende des Keimlings seine Baustoffe in die Spitze wandern lässt und dann zu Grunde geht, ist eine direkte Wasseraufnahme durch Regen, Thau oder ähnl. nothwendig; tritt Wassermangel ein, so kommt es bisweilen vor, dass Cuscutapflanzen, die schon eine Nährpflanze umwunden haben, die Haustorialbildung nicht vollenden können, weil ihr Wasservorrath erschöpft ist.

Aehnlich sind die Schwierigkeiten, mit denen die *Cuscuta* zu kämpfen hat, wenn sie ältere Stengeltheile antrifft, die ihr Wachsthum schon eingestellt haben und durch eine Korkschicht dem Eindringen des Parasiten erfolgreich Widerstand leisten können.

Kommt der Keimling mit einer todten Stütze in Berührung, so unterbleibt das Umwinden, mag die Stütze anorganischer oder organischer Natur sein. Es wäre das eine unnöthige Nährstoffvergeudung, die der Schmarotzer unter Umständen mit seinem Leben zu zahlen hätte. Ist dagegen einmal der Anschluss an einen Wirth erfolgt und schöpft der Parasit aus einer reichlichen Nährquelle, so umschlingt er auch todte Stützen, ja er versucht sogar zur Bildung von Haustorien zu schreiten, die natürlich aber rudimentär bleiben.

In Bezug auf lebende Stützen ist der Cuscutakeimling keineswegs wählerisch, er saugt sich an Pflanzen an, die er später verschmäh't; es kommt ihm ja vor allen Dingen darauf an, das erste Haustorium auszubilden; wenn das einmal geschehen ist, so ist er in die Lage versetzt, auf passendere Nährgewächse überzugehen. Um dieses erste Haustorium in die befallene Pflanze einzusenken, macht der Keimling einige feste Windungen, resorbirt dann alle rückwärts liegenden Nährstoffe und verwendet sie, unter vorläufiger Sistirung des Längenwachsthums, völlig zur Haustorialbildung, wobei der fest anliegende Stengel den nöthigen Widerstand beim Einbohren in die Nährpflanze leistet. Haben sich die Elemente des Haustoriums mit denen des befallenen Gewächses in Verbindung gesetzt, so ist die weitere Entwicklung gesichert. Das rückwärts

gelegene, im Verfall begriffene Ende schwindet mehr und mehr, bis der Desorganisationsprocess zu der Stelle fortgeschritten ist, wo die Anlage des ersten Haustoriums erfolgte.

In ähnlicher Weise gestaltet sich die erste Entwicklungsperiode bei unserer *Cassytha*, doch tragen verschiedene Umstände mit dazu bei, dem jungen Schmarotzer eine die Existenz sichernde Anheftung zu erleichtern. Assimilirende Laubblätter fehlen ebenso wie bei der *Cuscuta*, sie würden aber auch eine erhebliche Transpirationssteigerung begünstigen, deren Schädlichkeit durch eine reichliche Assimilationsthätigkeit nicht compensirt würde. Dafür enthält aber die Rinde reichliche Chlorophyllmengen, so dass die Möglichkeit geboten wird, dem mit dem unteren Ende aufgesogenen Nähstoff Kohlenhydrate und Eiweissstoffe abzurufen, wodurch der mit stärkereichen Keimblättern versehene Keimling in den Stand gesetzt wird, längere Zeit den die Existenz gefährdenden Einflüssen erfolgreich Widerstand zu leisten. Bedenkt man ausserdem, dass in den Tropen der Wiederbeginn einer üppigen Vegetation durch reichliche, längere Zeit anhaltende atmosphärische Niederschläge eingeleitet wird, dass also die Transpiration eine minimale und die Gelegenheit, die zum Wachsthum nöthige Quantität Wasser aufzusaugen, eine günstige ist, so gelangt man zu dem Resultat, dass der *Cassytha*-Keimling viel günstigere Aussichten hat, sich den Anschluss an eine Wirthspflanze zu sichern, wie die *Cuscuta*. In einer Hinsicht befindet sich unsere *Cassytha* im Nachtheil, da die Nährgewächse, welche sie befällt, als Bewohner dürrer Standorte ihre Epidermis durch eine mächtige Ausbildung von Cuticularschichten gegen zu starke Transpiration schützen; aber eben die selbständige Erzeugung von organischem Baumaterial befähigt die *Cassytha* zu einer grösseren Kraftentfaltung.

Ist mit der Bildung des ersten Haustoriums die Existenz des Schmarotzers gesichert, so wird durch die ausgiebige Zufuhr von Nährstoffen aus der befallenen Pflanze in die Spitze des Parasiten ein erneutes rasches Wachsthum hervorgerufen, der Schmarotzer windet sich höher. Während

aber die ersten Windungen zum Zweck der Bildung von Haustorien angelegt wurden und, um dem beim Eindringen des Haustoriums in den Wirth hervorgerufenen rückwirkenden Druck entgegenzuwirken, eng und fest ausfielen, soll jetzt, nachdem dieses erste Ziel erreicht ist, eine möglichst rasche Verbreitung erstrebt werden. Daher werden die nächsten Windungen steil und lose, und entbehren der Haustorien. Dann folgen wieder in regelmässigem Wechsel enge, feste Schlingen mit Haustorien und steile, lose Windungen ohne Saugwarzen. Da ausserdem bald Schuppenblättchen entstehen, in deren Achseln Seitenzweige angelegt werden, die in derselben Weise wie der Hauptspross durch abwechselnde enge und lose Windungen für ihre Ernährung und rasche Verbreitung Sorge tragen, so sind die Grundbedingungen für ein baldiges Ueberwuchern des angefallenen Nährgewächses gegeben.

Die dichte Verfilzung, welche ein solcher Strauch erkennen lässt, rührt zum grössten Theil von dem Umstande her, dass *Cassytha* ihre Saugwarzen in ältere Theile ihrer eigenen Epidermis einbohrt und so dem selbst schmarotzenden Zweig ihrerseits Nährsäfte entzieht. Da ein derartiges Umwinden der eigenen Zweige sich mehrfach wiederholt, zumal wenn, wie es bei *Byrsonima crassifolia* der Fall ist, das Nährgewächs ein ausdauerndes ist, so wird einerseits eine innige Verflechtung hervorgerufen, andererseits der Parasit erfolgreich gegen theilweise Verletzungen geschützt.

Verhält sich nun *Cassytha* mit ihrem abwechselnd festen und losen Winden wie eine Schlingpflanze oder wie eine echte Ranke?

Das Charakteristische für eine echte Schlingpflanze besteht zunächst darin<sup>1)</sup>, dass nicht besondere, von der Sprossachse ausgehende Kletterorgane die erfasste Stütze umwinden, sondern dass es die Sprossachse selbst ist, welche sich um die Stütze schlingt. Die ersten Internodien der windenden Pflanzen wachsen aufrecht und sind nicht

---

1) Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1. Aufl. pag. 816 und figd.

im Stande, sich um eine Stütze zu legen, erst die folgenden sich beträchtlich verlängernden Internodien umgeben die sich darbietende Stütze, und zwar in losen Spiralen, die erst durch nachträgliches Längenwachsthum steiler und zugleich fester werden. Im Gegensatz hierzu macht der Schmarotzerkeimling sofort, nachdem er aus dem Samen ausgetreten ist, nutirende Bewegungen, auch umfasst er die erreichte Stütze sofort mit engen Windungen.

Ein zweites wesentliches Moment liegt für eine Schlingpflanze in dem Umstande, dass dieselbe nur an aufrechten oder wenig geneigten Stützen sich emporzuwinden vermag und nur unter ganz besonderen Verhältnissen eine horizontale Stütze mit einigen Windungen umgeben kann. Für unsere Schmarotzergewächse ist die Neigung der Stützen völlig einflusslos auf das Verhalten derselben; wenn sie einmal mit der Nährpflanze verbunden sind, umschlingen sie horizontale oder geneigte Stengel mit derselben Leichtigkeit wie vertikale Stützen.

Die schlingenden Sprossachsen haben, abgesehen von seltenen Ausnahmen, eine für jede Art bestimmte Schlingrichtung, einige wenige sind rechts-, die überwiegende Mehrzahl linkswindende Pflanzen. Auch *Cassytha* lässt meist linksläufige Spiralen entstehen, sehr häufig aber tritt, beim Uebergang des Schmarotzers von einem Zweig auf einen andern, die entgegengesetzte Windungsrichtung ein.

Vergleichen wir unsere windenden Schmarotzer mit den rankenden Gewächsen.

Bei den Ranken führt nicht die Sprossachse selbst die schlingenden Bewegungen aus, sondern es sind hierzu besondere zum Klettern geeignete seitliche Organe vorhanden, deren morphologischer Charakter ein sehr verschiedener sein kann. Meist sind es metamorphosirte Sprossachsen, in anderen Fällen hat der Blattstiel selbst rankende Eigenschaften, oder es rankt die über die Blattspreite hinaus verlängerte Mittelrippe oder der vordere umgewandelte Theil eines zusammengesetzten Blattes und endlich kann das ganze Blatt rankende Fähigkeiten besitzen. Nichts von alledem gilt für unsere *Cassytha*,

welche sich in diesem Punkte wie eine echte Schlingpflanze verhält.

Die Ranken winden sich erst dann um Stützen, wenn sie etwa  $\frac{3}{4}$  ihrer Länge erreicht haben, also noch im Längenwachsthum begriffen sind; dann aber sind sie, gewöhnlich auf beiden Seiten, für den geringsten durch einen Druck hervorgerufenen Reiz empfänglich. Dieser durch die Berührung der Ranke mit einer Stütze hervorgebrachte Reiz wirkt hemmend auf das Wachsthum der gereizten, fördernd auf das Wachsthum der entgegengesetzten Seite ein und bewirkt auf diese Weise ein enges Anlegen an die Stütze; hierdurch kommen wieder andere Stellen der Ranke mit der Stütze in Berührung und so entstehen schliesslich durch die erneuten Reize jene korkzieherartigen Windungen, die man an den Ranken beobachtet. Hat die Ranke ihre definitive Grösse erreicht, ohne eine Stütze zu finden, so wird sie gegen Reiz unempfindlich, schrumpft allmählich ein und fällt ab. Da die Ranke meist auf beiden Seiten reizbar ist, so ist es vom Zufall abhängig, ob sie in der einen oder anderen Richtung ihre Windungen ausführt; äussere Umstände lassen gelegentlich eine Inconstanz in der Schlingrichtung eintreten. *Cassytha* hat im Gegensatz dazu ein unbegrenztes Wachsthum und ist jederzeit im Stande, eine Stütze zu umschlingen; das feste Umwinden des Stengels aber ist auf dieselbe Ursache zurückzuführen, wie bei den Ranken, während die losen Windungen nicht durch die Reizbarkeit der betreffenden Stammtheile hervorgerufen werden. Die Verschiedenheit der Windungsrichtung erfolgt wieder nach Analogie der Ranke. Wir können also die obengestellte Frage, ob die *Cassytha* den Schlinggewächsen oder den Ranken zuzurechnen sei, mit den Worten von L. Koch<sup>1)</sup> beantworten, der dasselbe Verhalten bei der windenden *Cuscuta*-Gattung constatirte:

„Unter Berücksichtigung aller dieser Momente kommen wir zu dem Schluss, dass die Stammtheile weder völlig die Eigenschaften der Ranke, noch diejenigen des schlin-

1) L. Koch, l. c. p. 21 u. 22.

genden Stammes besitzen, beide finden sich in ihnen bis zu einem gewissen Grad vereint.“

„Die Reizbarkeitserscheinungen stehen in direkter Beziehung zu der für das Leben des Parasiten so wichtigen Haustorialbildung. Erstere sind die Ursache, dass die von Natur aus schlingende Pflanze zeitweise Eigenschaften ihrer Stammtheile wahrnehmen lässt, welche derjenigen einer Schlingpflanze widersprechen. Sobald das Bedürfniss zur Entwicklung von Haustorien hervortritt — und dieses macht sich besonders bei der Keimpflanze geltend — verdecken die Reizbarkeitserscheinungen die charakteristischen Eigenschaften der schlingenden Pflanze, der Parasit windet sich nach Art der Ranke. Sind alsdann eine Anzahl fürs erste genügende Saugorgane entstanden, so wird die junge Pflanze unempfindlich und der jetzt von secundären Einflüssen unabhängige Parasit lässt die charakteristischen Eigenschaften der Schlingpflanze hervortreten. Die Windungen werden demgemäss lose, die Pflanze steigt rasch an ihrem Wirth in die Höhe. Mit der aus den Ernährungsverhältnissen resultirenden Nothwendigkeit erneuter Haustorialbildung kehrt der erste Zustand wieder, um nach erfolgter Anlage einer zweiten Serie von Saugwarzen dem losen Winden Platz zu machen.“

Ausser den typischen Haustorien kommen auch noch solche häufig vor, welche nicht in die Nährpflanze eindringen können. Diese sterilen Haustorien treten einzeln oder zu mehreren — im letzten Falle reihenweise — an verschiedenen Stellen des Parasiten auf. Entweder finden sie sich unmittelbar hinter den engen Windungen und dann gelingt es ihnen häufig noch, sich an die Nährpflanze anzuschliessen; oder sie entwickeln sich, der Nährpflanze zugewendet, an den steilen losen Windungen, die sich in einer Periode bildeten, wo eine Reizbarkeit nicht vorhanden war, oder endlich sie entstehen inmitten einer Reizbarkeitsperiode, wenn der Parasit eine oder zwei feste Windungen ausgeführt hat und dann durch irgend eine äussere Ursache veranlasst wird, auf einen benachbarten Zweig derselben Wirthspflanze oder eines anderen Cassythazweiges überzugehen und daselbst die noch fehlenden Windungen zu

vollenden. Im letzten Falle entsteht an dem Zwischenstück noch eine Reihe von Haustorien, in der Fortsetzung der Linie, welche die zuerst eingedrungenen Haustorien bilden. Diese sterilen Haustorien, die in der Form von kleinen Höckern oder von langen, spitzen Kegeln auftreten, erreichen unter Umständen eine ziemliche Länge; sie überrufen oft den Querdurchmesser des Cassythazweiges an der betreffenden Stelle. Hier und da erbreitern sich solche lange Haustorien an ihrem spitzen Ende nach Art der normalen, vielleicht in Folge des Reizes, der durch die Berührung mit einem Zweige hervorgerufen wird; zu einem Anschluss kommt es aber nicht mehr.

Fälle, wo sich vereinzelte sterile Haustorien zwischen zwei Reizbarkeitsperioden vorfinden, wo also der Schmarotzer lose windet, lassen sich dadurch erklären, dass in seltenen Fällen — und das Vorkommen solcher Haustorien ist kein gewöhnliches — die Reizbarkeit nicht völlig schwindet, und eine vorübergehende Berührung hinreicht, den Parasiten zu dem Versuch einer Haustorialbildung zu veranlassen; da aber der durch das feste Umwinden gegebene Widerstand gegen das Zurückweichen des Parasiten beim Einbohren in die Wirthspflanze fehlt, so müssen die Haustorien steril bleiben. Geht der Parasit während derselben Reizbarkeitsperiode auf einen andern Spross über, so wirkt der Reiz auch in dem Zwischenstück weiter und lässt an Stellen Haustorien entstehen, welche unter normalen Verhältnissen dem Spross anliegen würden.

Wie schon von de Candolle erkannt und von Koch <sup>1)</sup> bestätigt wurde, übt das Licht auf die Krümmungen der chlorophylllosen *Cuscuta* keinerlei richtenden Einfluss aus, während es bekanntlich bei chlorophyllhaltigen, assimilirenden Keimpflanzen bei einseitiger Insolation heliotropische Krümmungen verursacht. Es lässt sich voraussehen, dass das letztere auch bei der chlorophyllhaltigen *Cassyltha* der Fall sein wird; wie sich aber diese heliotropischen Bewegungen mit den nutirenden combiniren, bleibt einer Untersuchung an lebendem Keimmateriale vorbehalten.

1) L. Koch, l. c. pag. 23.

Wir wollen jetzt noch den Bau der Haustorien von *Cassytha* näher ins Auge fassen.

Um über die Entstehung der Haustorien näheren Aufschluss zu erhalten und an lückenlos auf einander folgenden Entwicklungsstadien einen Einblick in die Zelltheilungsvorgänge des Parasiten, deren Endzweck eben die Ausbildung der Saugwarzen ist, zu gewinnen, muss man zu ganz jungem Pflanzenmaterial seine Zuflucht nehmen, an welchem die Haustorien noch im Entstehen begriffen sind. Zwar bringt es der Zufall gelegentlich mit sich, dass ein Längsschnitt durch einen ausgewachsenen Stengel des Parasiten eine aus irgend welchen Gründen nicht zur Ausbildung gelangte junge Haustorialanlage trifft, in welcher die Zelltheilung schon begonnen hat; zu einer Serie aneinanderschliessender Entwicklungsphasen aber gelangt man auf diesem Wege nicht. Es würde sich also empfehlen, denselben Weg zu wählen, den Koch<sup>1)</sup> bei *Cuscuta Epilinum* und *C. Epithymum* einschlug: „Schneidet man kurz nach der ersten Anlage des Cuscutakeimlings an die Nährpflanze, also in einem Stadium, in welchem äusserlich von der Bildung der Saugorgane noch nichts zu bemerken ist, den Nährstengel quer, den diesen umwindenden Parasiten somit längs durch, so findet man, falls der Schnitt median gegangen ist, in den meisten Fällen die ersten Entwicklungsstadien des Haustoriums vor.“ Es zeigt sich dann, dass bei der *Cuscuta* sich von den 4 Rindenlagen, die sich nebst der Epidermis ziemlich gleichmässig an den ersten Zelltheilungen betheiligen, zunächst die inneren durch tangentiale und später durch radiale Querwände theilen, dass dann die Epidermiszellen ebenfalls in der Längsrichtung sich theilen und ausdehnen, doch so, dass ein mittlerer Theil im Wachsthum zurückbleibt und die Ansatzfläche des Parasiten einen kranzförmigen Wulst bildet. Durch wiederholte Theilungen der aus den inneren Rindenreihen hervorgegangenen Zellen kommt der Haustorialkern zu Stande, dessen Initialen schliesslich die noch über ihm liegenden Rindenreihen und Epidermiszellen

---

1) L. Koch, l. c. pag. 28.

durchbrechen und in die Nährpflanze sich einbohren. Dann treten die bis dahin zu einem gemeinsamen Vorstoss vereinigten Initialen des Kerns auseinander und beginnen in dem Gewebe des Wirthes ein selbständiges Wachsthum, wie ein Pilzmycel die Nährpflanze durchwuchernd. Nachdem dann in dem mittleren Theil des Kernes einige Zellreihen ihre Wände ring- oder netzförmig verdickt haben und zu Gefässreihen sich ausgebildet haben, die sich bis zu den gleichen Elementen der befallenen Pflanze fortsetzen, ist die Haustorialbildung vollendet.

Dass die Zelltheilungsvorgänge sich bei der *Cassytha* in ganz ähnlicher Weise vollziehen, ergibt sich daraus, dass die Haustorien beider Pflanzengattungen in ihrem allgemeinen Bauplan die grössten Uebereinstimmungen zeigen und nur im Einzelnen Differenzen erkennen lassen.

Betrachten wir ein fertiges Haustorium, wie es sich in die Blattlamina von *Byrsonima crassifolia* eingesenkt hat.

Da die lederartigen Blätter von *B. c.* in der dünnen Jahreszeit nicht abgeworfen werden, so zeigen sie zweckentsprechende Schutzvorrichtungen gegen die durch den sonnigen trockenen Standort hervorgerufenen Gefahren des überreichen Wasserverlustes. Wie allgemein bei Bewohnern dünner Standorte, so finden wir auch bei den immergrünen Blättern der *B.* eine aussergewöhnlich mächtige Ausbildung der Cuticularschichten der obern und untern Epidermis, wodurch die Blätter selbst bei hoher Temperatur und grosser Trockenheit der Luft gegen Wasserverlust geschützt sind. Einen weiteren Schutz gegen das Austrocknen bildet die succulente Ausbildung des Hautgewebes, welches so mächtig ist, dass die Epidermis der Ober- und Unterseite zusammen dem grünen Mesophyll an Stärke fast gleichkommen. Vornehmlich auf der der Gefahr des Austrocknens mehr ausgesetzten Oberseite der Blattspreite erreicht die Epidermis eine ungewöhnliche Dicke. Ihre Zellen sind pallsadenförmig gestreckt und fungiren mit ihrem wässerigen Saft als Wasserreservoir für das assimilirende Gewebe, dem sie bei eintretender Trockenheit von ihrem Wasservorrathe eine genügende Quantität abtreten.

Die Abbildung zeigt uns die Blattspreite im Quer-

schnitt, das Haustorium im medianen Längsschnitt getroffen. Wir erkennen den ringförmigen Wall von Zellen, der sich

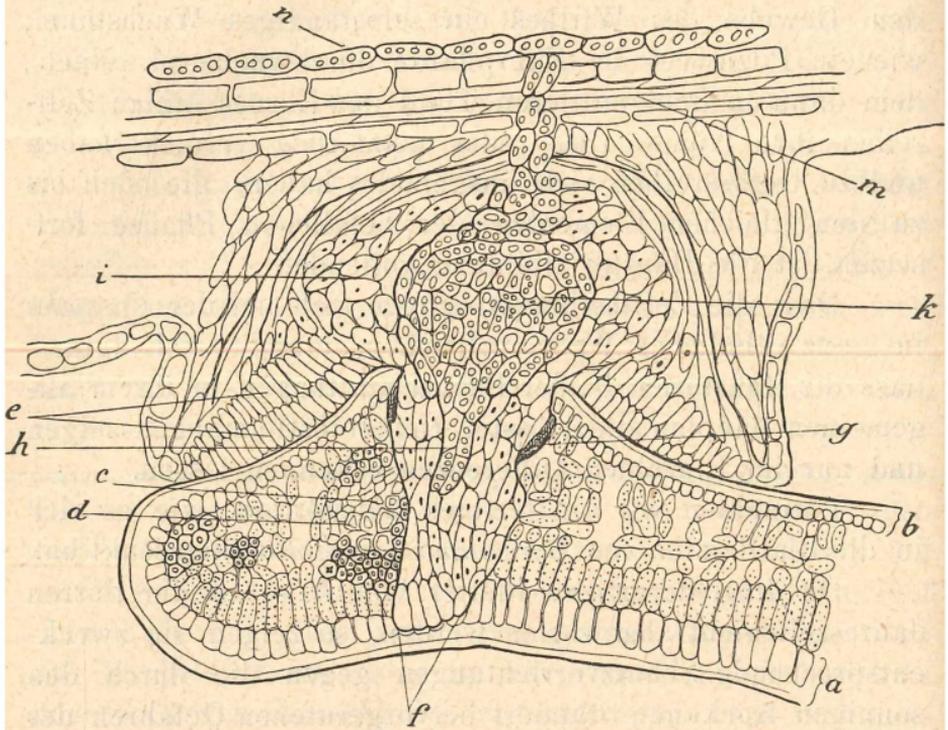


Fig. 2. Haustorium auf einem Blatte von *Byrsonima crassifolia* (90fache Vergr.) a Epidermis der Blattoberseite von *B. c.* b Epidermis der Blattunterseite von *B. c.* c Siebtheil des vom Haustorium gestreiften Gefässbündels. d Gefässtheil dess. e Ansatzfläche des Haustoriums. f Initialen dess. g Zerdrückte Epidermiszellen des Parasiten. h Gefässbündelstrang des Haustorialkernes. i Scheide dess. k Kugelförmige Anschwellung dess. m Sklerenchymzellen des Parasiten. n Gefässreihe dess.

an die Unterseite des befallenen Blattes anschmiegt. Dieser Ringwulst ist aus den Epidermiszellen des Schmarotzers durch wiederholte Längstheilung und papillenartige Vorstreckung hervorgegangen und hat sich schon zu einer Zeit an die Wirthspflanze angelegt, wo von dem später in dieselbe eindringenden „Kern“ des Haustoriums äusserlich noch nichts sichtbar war. Im Centrum des Wulstes bleiben die Epidermiszellen zunächst noch im Wachsthum zurück, so dass innerhalb des Walles ein Hohlraum bleibt. In

diesem Stadium sieht das Haustorium einem Saugnapf nicht unähnlich, und in der That ist es früher irrthümlicher Weise für ein solches Organ angesprochen worden, welches mit Hülfe des äusseren Luftdruckes die Epidermis des Wirthes sprengte und dem Kern den Eintritt gestattete, wobei man allerdings vergass, dass der Hohlraum durch die Spaltöffnungen mit dem Durchlüftungsraum des Blattes und dadurch auch mit der äusseren Luft in Verbindung gesetzt wird. Inzwischen haben die tiefer liegenden Rindenschichten des Schmarotzers durch radiale und tangentielle Theilungen Aenderungen erfahren; es hat sich ein kugelförmiger Zellverband im Innern abgesondert, der oben und an den Flanken von dünnwandigen, protoplasmatischen und stärkereichen Parenchymzellen wie von einer Scheide umgeben ist; an diese schliessen sich nach dem Innern des Schmarotzers zu im Halbkreise mehrere Reihen langgestreckter, schmaler Zellen an, die sich bogenförmig nach den papillenartig vorgewölbten Zellen des Gewebewulstes umbiegen und sich, etwas auseinandertretend, an dieselben anschliessen. Nach aussen zu ist der kugelförmige Theil zunächst noch von Rinden- und Epidermiszellen umgeben, die erst innerhalb der Nährpflanze von den auswachsenden Zellen des Kernes durchbrochen und zerquetscht werden; man sieht sie innerhalb der Nährpflanze unterhalb der Epidermis bei *g*. Nachdem der Haustorialkern die starke Epidermis der Unterseite durchbrochen hat, wachsen seine Initialen, ohne zunächst auseinander zu treten, weiter und durchbrechen das Mesophyll des Blattes. Hierbei tangiren sie bei *c* und *d* einen Fibrovasalstrang, an dessen Elemente sie sich aber noch nicht anschliessen; sie dringen vielmehr weiter durch die Pallisadenschicht durch, um direkt in den eigentlichen Wasserversorgungsapparat, in die pallisadenförmig gestreckten Epidermiszellen zu tauchen. Mittlerweile haben die Elemente der kugelförmigen Anschwellung im Innern des Kernes ihre Wände durch grosse Tüpfel verdickt und sich zu Gefässen umgestaltet; die mittleren der in die Lamina eingedrungenen Zellreihen tüpfeln ihre Wände ebenfalls und setzen sich kegelförmig an die Gefässkugel an. Nachdem dann noch die zwischen

der letzteren und den Gefässreihen des Schmarotzers vorhandenen Zellen dieselben Aenderungen erfahren haben, ist die Leitungsbahn für die Abführung der dem Wasserreservoir entnommenen Nährflüssigkeit in die Gefässe des Schmarotzers fertig gestellt. Die plasmareichen Initialen des Haustoriums treten innerhalb der Epidermis nur wenig auseinander; sie bilden ein Anziehungscentrum für das in dem Hautgewebe aufgespeicherte Wasser und führen dasselbe, da die dünnen radialen Epidermiswände das Zuströmen erleichtern, in reichlichen Mengen dem Inneren des Schmarotzers zu.

Da an der Durchbruchsstelle die Epidermis des Blattes nach dem Parasiten zu gehoben ist, so hat es den Anschein, als ob das „Haustorium“ in der That als ein Saugapparat gewirkt und dadurch die Hebung und Zerreißung der Epidermis hervorgerufen habe. Schon oben ist erwähnt worden, dass eine derartige Annahme hinfällig ist; man muss für diesen Fall vielmehr schliessen, dass die Oeffnung, die das Haustorium bei seinem ersten Eindringen gebohrt hatte, durch die nachträglich erfolgende Zellvermehrung des Haustorialkernes, soweit er sich im Innern des Blattes befand, nicht entsprechend erweitert wurde, dass die Cuticula vermöge ihrer kräftigen Entwicklung erfolgreichen Widerstand leisten konnte und dass der dadurch im Innern entstehende Druck zu einer Hebung der Epidermis und der darunter liegenden Schichten führte.

Welchen Vortheil hat nun die Ausbildung des Ringwulstes für unseren Schmarotzer?

Schon Mohl hatte die Beobachtung gemacht, dass bei der *Cuscuta*, die gleichfalls einen Ringwall bildet, an der Ansatzfläche eine an Alkoholmaterial verschwindende klebrige Substanz abgesondert wird, die nach seiner Meinung zur Anheftung des Schmarotzers dienen soll. Koch<sup>1)</sup> ist der Ansicht, dass die festen Windungen des Parasiten genügen, um den Rückstoss beim Eindringen der Haustorialinitialen zu paralysiren, und dass es daher wahrschein-

1) L. Koch, l. c. pag. 56.

lich ist, dass die ausgeschiedene Substanz die Epidermis der Nährpflanze für das Eindringen empfänglicher mache, also chemisch wirke. Der Ringwulst hat aber offenbar noch einen anderen Vortheil. Da er sich um die anzubohrende Stelle allseitig rings herum legt, so geht der Vorstoss der Initialen sicherer und kräftiger vor sich; ausserdem wird gerade an dieser Stelle der durch das Winden des Schmarotzers erzeugte Druck durch die zwischen letzteren und die Wirthspflanze eingeschobene Schicht erhöht und das Eindringen erleichtert. Die Ansatzfläche bietet ferner — und dieses ist wohl der Hauptvortheil, welchen die Ausbildung derselben für unseren Schmarotzer hat — einen wirksamen Schutz gegen das Zerbrecen des zarten Haustorialkernes; der abgeschiedene klebrige Stoff dient dabei zur Anheftung, aber nicht, wie Mohl meint, um den beim Eindringen des Haustoriums entstehenden rückwirkenden Druck unschädlich zu machen, sondern um einer seitlichen Verschiebung vorzubeugen, die ein Zerbrecen des Haustoriums zur Folge haben würde.

Wenn man den Bau des Haustoriums der *Cuscuta* mit dem eben besprochenen Haustorium von *Cassytha*, wie es sich in das Mesophyll des Blattes von *Byrsonima crassifolia* eingesenkt hat, vergleicht, so springen vor allem zwei Differenzen in die Augen. Zunächst ist bei der *Cuscuta* keine Spur von der eigenthümlichen kugelförmigen Anschwellung im Innern des Schmarotzers zu bemerken. Die aus den Rindenschichten sich bildenden Zellenzüge verlaufen im Innern des Parasiten in paralleler Richtung; die mittleren verholzen und es senkt sich ein dünner cylindrischer Gefässkörper in den Wirth. Sobald ferner bei der *Cuscuta* die zu gemeinsamem Vorstoss verbundenen Initialen die Rinde der Nährpflanze durchbrochen haben, treten sie auseinander und verbreiten sich mycelartig nach allen Seiten im Rindenparenchym. Die mittleren Lagen, die sich zu Gefässen ausbilden, trennen sich meist nicht, sondern suchen, falls sie nicht auf einen undurchdringlichen Sklerenchymbeleg stossen, den sie zu umwachsen genöthigt sind, auf dem direktesten Wege einen Anschluss an die Gefässe der befallenen Pflanze zu gewinnen. Die

Zellreihen aber, welche die Gewebeachse des Haustoriums umgeben, schwenken zum Theil rechtwinkelig von der ursprünglichen Richtung ab, um sich der im Rindengewebe aufgestapelten Kohlenhydrate zu bemächtigen, zum Theil legen sie sich an die Leitungsbahnen für die Eiweissstoffe, an die Siebtheile, an, um auch diese für ihren Bedarf auszunutzen. Bei *Cassytha* findet ein gemeinsamer Vorstoss der Initialen auch noch innerhalb des Wirthes statt. Es kommt bei dieser Pflanze in erster Linie darauf an, die Gefässe des Kernes mit den wasserführenden Gefässen des Wirthes in leitende Verbindung zu setzen. Kohlenhydrate producirt sie selbst; und wenn es auch nicht ausgeschlossen erscheint, dass sie die Kohlenhydrate ihrer Wirthspflanze nicht verschmäht, so bedarf es doch nicht einer so weitgehenden Durchwucherung des Nährgewächses, wie bei der *Cuscuta*.

In ähnlicher Weise gestaltet sich das Bild, wenn der Schmarotzer seine Saugwarzen in die auf der Unterseite des Blattes vorspringende Mittelrippe oder in junge Zweige der *Byrsonima* eintreten lässt. Es tritt dann wieder im Inneren des Parasiten der kugelige Gefässverband auf; die Initialen des Haustoriums durchbrechen die starke Epidermis und dringen durch das Rindenparenchym und die Siebtheile, um sich an die Elemente des Holzes anzulegen. Im Innern der Rinde divergiren die Initialen noch nicht, sie treten erst, wenn der Holzkörper erreicht ist, etwas auseinander.

Einer geringeren Kraftentfaltung bedarf der Schmarotzer beim Eindringen in die Steppengräser, deren Epidermiszellen eine bei weitem geringere Ausbildung der Cuticula aufweisen, wie es bei der perennirenden *Byrsonima* der Fall ist. Hier, bei den Gräsern, werden bekanntlich die beiden durch das zahlreiche Auftreten von Spaltöffnungen für eine allzu ausgiebige Transpiration geeigneten Hälften der Blattunterseite bei Trockenheit durch einen Einrollungsmechanismus einander genähert und gegen Wasserverlust geschützt, während sie sich bei reichlichem Dampfgehalt der umgebenden Luft wieder ausstrecken.

Die von der *Cassytha americ.* befallene Grasart zeigt auf dem Querschnitt in der Mitte der nach aussen ge-

richteten Unterseite des Blattes ein Gefässbündel, dessen nach aussen gelegener Sklerenchymbeleg bis an die Epidermis reicht, während die inneren Sklerenchymzellen in der Mitte des Blattes endigen. Die beiden Seitentheile des Blattes weisen ausser mehreren kleinen, der morphologischen Unterseite genäherten, noch je zwei grössere Bündel auf, welche den einander zugewandten Innenseiten des Blattes näher liegen, ihre Sklerenchymzellen gehen durch das gesammte Mesophyll, beiderseits die Epidermis erreichend.

Die Haustorien zeigen hier wiederum den zur Anheftung dienenden Gewebewulst, die charakteristische kugelförmige Anschwellung, deren Gefässe mittelst einiger sich zu Gefässen umbildenden Zellreihen sich einerseits an die Gefässe des Schmarotzers, andererseits an die Holztheile der befallenen Pflanze ansetzen, und die umgebende Scheide. Dringt das Haustorium in der Nähe des Blattrandes ein, wobei der sich bildende Gewebewall beide Blatthälften umfasst, so setzen sich seine Gefässzellen in ziemlich gerader Richtung an die Holzzellen des äussersten Fibrovasalstranges an. Bildet sich der Haustorialkern zwischen zweien der grösseren Gefässbündel aus, so weichen seine Gefässreihen innerhalb der Wirthspflanze von der ursprünglichen Richtung ab, um mit den Holzzellen des nächsten Fibrovasalstranges in Contact zu treten. Trifft das Haustorium gerade auf den mächtigen Sklerenchymbeleg eines der grösseren Gefässbündel, so durchbricht es diese starke Gewebeplatte nicht, sondern seine Elemente biegen seitwärts aus, um dann an der Innenseite des Sklerenchymbeleges solange weiter zu wachsen, bis die verholzenden Zellen des Kernes auf den Holztheil des Gefässbündels gestossen sind. Besonders in dem letzten Falle lässt das Haustorium die Tendenz erkennen, seine Initialen auseinandertreten zu lassen.

Am häufigsten trifft man, wie schon die dichte Verfilzung des Schmarotzers vermuthen lässt, Haustorien an, welche sich in andere Cassythazweige eing bohrt haben. In diesem Falle ändert sich das Aussehen des Haustorialkernes. Seine Initialen trennen sich kurz nach dem Ein-

tritt in den Cassythazweig, um sich divergirend in demselben zu verbreiten; der im Kern entstehende Gefässbündelcomplex ermangelt des scharf umgrenzten kugeligen Gefässverbandes. Die Anschwellung unterbleibt in den meisten Fällen und es treten die sich zu Gefässen ausbildenden centralen Zellreihen nach Art des Cuscutahaustoriums in ziemlich paralleler Anordnung in den Cassythastengel, um sich an dessen Holzgefässe anzulegen.

Schliesslich sei noch der sterilen Haustorien Erwähnung gethan. Sie sind kegelförmig zugespitzt und bauen sich auf aus längsgestreckten, parenchymatischen Zellen, die einer Differenzirung in Ansatzfläche und Kern völlig entbehren; ebensowenig ist eine Verdickung der Zellwände, also eine Gefässbildung zu erkennen.

---

Nach der Art des Anschlusses eines Schmarotzers an die Wirthspflanze kann man, drei verschiedene Gruppen parasitisch lebender Blütenpflanzen unterscheiden.

Bei der ersten Gruppe entsteht an der Vereinigungsstelle von Parasit und Nährpflanze ein knollenförmiger Körper, dessen Elemente sich aus den beiden in Verbindung tretenden Pflanzen zusammensetzen und so innig mit einander verwachsen und verschmelzen, dass es nicht möglich ist, eine feste Grenze zwischen den Zellen des Schmarotzers und des Wirthes zu ziehen. Aus dieser verdickten Masse, in der keine Spur einer Differenzirung in Wurzel und Stengel zu entdecken ist, bricht dann am oberen Ende der Blütenstengel oder auch direct die Blüthe hervor. Chlorophyll ist nicht vorhanden. Der Same enthält einen blatt- und wurzellosen Keimling.

Das aus dem Samen austretende Ende des Keimlings dringt bei den hierher gehörigen Orobanchen in die Erde und wächst hier schraubenförmig so lange weiter, bis es auf eine ihr zusagende Nährwurzel stösst. Jetzt verdickt sich das fadenförmige Ende, indem die in dem rückwärts gelegenen, einschrumpfenden Theile des Pflänzchens aufgestapelten Nährstoffe in den anschwellenden Theil übergeleitet werden. Schliesslich bleibt nur noch ein knollen-

förmiger Körper übrig, der warzenförmige Fortsätze treibt, die zum Theil in die Nährpflanze eindringen und innig mit ihr verschmelzen.

Bei den auf oberirdischen Wurzeln wachsenden Balanophoreen und Hydnooreen dringt das fadenförmige Ende des nicht in Wurzel und Stengel geschiedenen Keimlings direkt in die Wurzel ein, zerfasert die Holzzellen und veranlasst sie, mit den zerrissenen Enden nach oben in den sich bildenden knollenförmigen Körper einzudringen, worauf sie bald mit den auch in dem Parasiten entstehenden Holzelementen sich so innig durchflechten und verschlingen, dass man nicht mehr entscheiden kann, welche Zellen aus dem Schmarotzer und welche aus der Nährpflanze stammen. Gegenüber der Contactstelle entsteht dann eine Knospe, aus der sich meist unmittelbar der Blütenstand entwickelt.

Noch eigenartiger ist der Anschluss bei den parasitischen Rafflesiaceen. Hier dringt der Keimling durch die Rinde der befallenen Pflanze und bildet zwischen Holz und Rinde entweder einen mehrreihigen Vegetationskörper oder, wie bei *Pilostyles Hausknechtii*, einen mycelartigen Zellfaden, der sich besonders im Marke der Wirthspflanze auf weite Strecken hin verbreitet und den an gewissen Stellen durch Anschwellung erzeugten „Floralpolstern“ Nahrung zuführt. Die oft sehr mächtig entwickelte Blüthe entsteht direkt aus einer Endknospe des Polsters, unmittelbar der befallenen Wurzel aufsitzend.

Die zweite Reihe der phanerogamischen Schmarotzer wird gebildet von laubtragenden, chlorophyllreichen Pflanzen, deren mit zwei Samenlappen und einem Keimwürcelchen ausgestatteter Same auf Baumzweigen keimend, deren Rinde durchbricht, unterhalb derselben weiter wächst, Seitenwurzeln treibt und hinter dem fortwachsenden Ende immer neue „Senker“ entstehen lässt, die bis ins Holz hineinwachsen. Es gehören hierher verschiedene Loranthaceen, z. B. die bekannte Mistel und einige Santalaceen. Der reichliche Chlorophyllgehalt der zahlreichen Blätter lässt auf eine kräftige Assimilation schliessen.

Zur dritten Gruppe endlich gehören alle diejenigen Blütenpflanzen, bei denen die Keimwurzel (oder bei faden-

förmigem Keimling das der Keimwurzel entsprechende Ende) nicht direkt in die Nährpflanze dringt, sondern an den Kontaktstellen von Schmarotzer und Wirth seitliche Organe, die „Haustorien“ entstehen lässt, welche die Rinde durchbrechen und die Elemente ihres Haustorialkernes mit den entsprechenden Zellen der Wirthspflanze in Verbindung treten lassen.

Die Pflanzen dieser Gruppe zeigen einen sehr verschiedenen Grad von Parasitismus; neben reich beblätterten finden wir blattlose, neben chlorophyllreichen des Blattgrüns entbehrende, neben reich bewurzelten wurzellose.

Zu den in anatomischer Hinsicht am vollkommensten gebauten Schmarotzern dieser Gruppe gehören einige hundert Pflanzen aus den Familien der Santalaceen (z. B. *Thesium*) und Rhinanthaceen (z. B. *Euphrasia*, *Pedicularis*, *Rhinanthus*, *Melampyrum*). Aus den mit zwei Cotyledonen und einem Würzelchen versehenen Samen keimt ein Pflänzchen, welches zunächst auf Kosten der in den Cotyledonen aufgespeicherten Reservestoffe eine meist mehrere Centimeter lange Hauptwurzel mit Nebenwurzeln treibt und in der ersten Zeit sich genau wie jede nicht schmarotzende Pflanze verhält. Erst wenn die Nebenwürzelchen eine bestimmte Länge erreicht und eine passende Nährpflanze gefunden, kommt mit der Bildung der Haustorien der parasitische Charakter der Pflanzen zum Vorschein. Hiermit hört aber die Weiterentwicklung des absorbirenden Wurzelsystems nicht auf, dasselbe entwickelt sich sehr ausgiebig und schreitet sogar zur Bildung von Wurzelhaaren. Dieser letzte Umstand, sowie auch die zahlreichen, die Laubblätter erfüllenden Chlorophyllkörner deuten auf eine, mit der parasitischen Hand in Hand gehende, selbständige Ernährungsweise hin. Interessant ist die Thatsache<sup>1)</sup>, dass eine *Odontites lutea*, der man keine Gelegenheit gewährte, sich mit den Wurzeln anderer Pflanzen in Verbindung zu setzen, dennoch weiter wuchs und selbst Früchte zeitigte, wenn auch die Gesamtentwicklung gegenüber schmarotzenden Individuen derselben Art kümmerlich blieb.

---

1) Kerner von Marilaun, Pflanzenleben Bd. I, 167.

Tiefer greift der Parasitismus in das Leben der den Rhinanthaceen zugezählten *Lathraea*-Arten ein. Auch hier treibt die in die Erde wachsende Keimwurzel Seitenzweige, die sich vermittelt zahlreicher Haustorien an geeigneten Nährwurzeln befestigen; die oberirdischen, mit dichten Schuppen besetzten Stengel aber entbehren des Chlorophylls völlig, können also auch zu einer selbstthätigen Ernährungsweise nicht beitragen.

Bei den *Cuscuta*-Arten geht der Parasitismus noch einen Schritt weiter, indem die Ausbildung von Blattspreiten — abgesehen von den winzigen Knospendeckschuppen — völlig unterbleibt und die Verbindung mit dem Erdboden gänzlich aufgehoben wird. Der Keimling, der bei *Lathraea* noch Blätter und Wurzeln besass, zeigt hier wieder eine fadenförmige Gestalt, wie sie dem *Orobanchen*-Keimling eigen war; wie er zum Anschluss an ein Nährgewächs und zur Bildung seiner Haustorien gelangt, ist oben ausführlicher gezeigt worden.

*Cassytha* lässt sich keiner der drei Unterabtheilungen der mit Haustorien ausgerüsteten Parasiten subordiniren. Durch das chlorophyllreiche, assimilirende Parenchym der Rinde nähert sie sich der ersten der drei Gruppen, den chlorophyllhaltigen Santalaceen und Rhinanthaceen, zumal in den ersten Phasen ihrer Entwicklung, wo das eine Ende des Keimlings ihr den rohen Nährsaft aus dem Boden zuführt. Dass sich die Saugwarzen bei der einen Gruppe von Schmarotzern in die Wurzeln, bei den andern in die Zweige einbohren, ist nicht von Belang, da einige tropische Santalaceen, z. B. *Phacellaria* (?) sich mittels Haustorien an oberirdischen Zweigen festheften. Auch die Form der Haustorien lässt eine gewisse Aehnlichkeit erkennen: bei *Thesium pratense* schwillt der centrale Gefäßtheil des Haustoriums in dem kleinen Saugknöpfchen, welches sich an den Wurzelast anlegt, in ähnlicher Weise an, wie wir es bei der *Cassytha* beobachtet haben.

Während aber bei den Santalaceen und Rhinanthaceen der Parasitismus den Eindruck eines zwar zur vollständigen und üppigen Entfaltung nothwendigen, aber doch erst in zweiter Linie zu berücksichtigenden Lebensfactors macht,

ist *Cassytha*, ebenso wie *Cuscuta*, in allererster Linie auf die Säfte der befallenen Nährpflanze angewiesen. Denn nach der Bildung des ersten Haustoriums wird die Verbindung mit der Erde aufgehoben; die ältesten Haustorien richten allmählich den ergriffenen Pflanzentheil zu Grunde, der Parasit selbst stirbt beständig von unten her ab, während sein oberes Ende immer weiter wuchert.

Es bildet also *Cassytha* ein Zwischenglied zwischen Santalaceen und Rhinanthaceen einerseits und den *Cuscutas* anderseits. Bei den ersteren hängt die Ernährung in erster Linie von ihrer assimilatorischen Thätigkeit ab; die parasitische Lebensweise ist zwar nicht zu entbehren, tritt aber doch gegenüber der ersteren in den Hintergrund. Bei der *Cuscuta* ist die Selbständigkeit völlig verloren gegangen; hier hat das Nährgewächs den gesammten Bedarf an Nährmaterial zu decken. Die Existenz der *Cassytha* ist vor allem von der Nährpflanze abhängig; sie verdankt ihr Wachsthum und ihre Ernährung aber nicht ausschliesslich dem befallenen Nährgewächs, sondern zum Theil der eigenen assimilatorischen Thätigkeit, die zu der parasitischen hinzutreten muss, wenn die Entwicklung eine vollständige sein soll.

Barmen, im Januar 1889.

---

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des naturhistorischen Vereines der preussischen Rheinlande](#)

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: [46](#)

Autor(en)/Author(s): Hackenberg Hugo

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntniss einer assimilirenden Schmarotzerpflanze. \(Cassytha americana.\) 98-138](#)

