DIE NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgegeben von

Dr. Arnold Berliner und Prof. Dr. August Pütter

Fünfter Jahrgang.

23. Februar 1917.

Heft 8.

Zur Physiologie der schmarotzenden Rhinantheen, besonders der halbparasitischen.

Von Hofrat Prof. Dr. E. Heinricher, Innsbruck,
Vorstand des Botanischen Gartens und Botanischen Instituts
der Universität.

Die Rhinantheen sind eine Abteilung der Unterfamilie Rhinanthoideae aus der großen Familie der Scrophulariaceae. Von den 26 Gattungen ist jedenfalls die Mehrzahl parasitisch; bei den außereuropäischen fehlt meist noch der gesicherte Nachweis dafür. Alle sind Wurzelparasiten, das heißt, sie setzen sich mit dem Wurzelwerk der als Wirte dienenden Pflanzen in Verbindung, um dort durch Raub Nährstoffe für sich zu gewinnen. In ihrer Tracht verraten sie, ausgenommen *Lathraea*, den Parasitismus nicht, da sie ein gut entwickeltes Laubwerk und reichlich Chlorophyll führen. Das war auch Schuld daran, daß ihr Schmarotzertum verhältnismäßig spät, erst 1842, entdeckt wurde. Den Weg hierzu wies *Decaisne* die festgestellte Tatsache, daß die Aufzucht der Rhinantheen, falls ihre Samen für sich allein angebaut wurden, nicht gelingen wollte. Dies führte zur Untersuchung ihres Wurzelwerks und zur Auffindung der Haustorien (Saugwarzen), mittels welcher sie an den Wurzeln ihrer Wirte haften. Im einzelnen war aber der Einblick in ihre Entwicklungsgeschichte und ihre Lebensbedingungen ein recht geringer und die Meinungen darüber bedeutenden Schwankungen unterworfen.

Dies gilt selbst für die ganz parasitische, chlorophyllfreie *Lathraea*. Ihre systematische Zugehörigkeit zu den Rhinantheen, die *Solms-Laubach* gut begründet hatte, wurde vergessen, und wohl ihres Ganzparasitismus und des etwas abweichenden Baues der Fruchtkapsel wegen wurde sie der Familie der Orobanchaceen zugeteilt, wo sie in den meisten Florenwerken zu finden ist. Erst durch meine Arbeiten¹⁾ veranlaßt, beginnt in neuerer Zeit ihre Rückstellung an den richtigen Platz. Auch ihre rein parasitische Lebensweise, die durch die Untersuchungen von *Bowman* und *Pitra* als genügend erwiesen hätte gelten können, war durch phantasiereiche aber

wenig überlegte Ausführungen in Frage gestellt worden. Die Möglichkeit rein saprophytischer Lebensweise wurde behauptet und endlich sogar die Verquickung von Saprophytismus mit Carnivorie (*A. v. Kerner* und *R. v. Wettstein*) vorgenommen. Dies mußte wieder gut gemacht werden. Hier setzen meine Arbeiten über *Lathraea* ein, welche sowohl unsere einheimische *L. Squamaria* als die *L. Clandestina* des Mittelmeergebietes betreffen. Vor allem suchte ich durch Grabungen und sorgfältige Präparation in den Besitz vollständiger Exemplare zu gelangen. Die von mir veröffentlichten Abbildungen der Tausende von Saugorganen an den Wurzeln der Wirtspflanzen, der durch sie verursachten Wunden, sowie die ausführliche Darstellung des anatomischen Baues der Haustorien mußten doch bekehrend wirken. Bezüglich der Saugorgane wies ich entwicklungsgeschichtlich nach, daß kein Anlaß vorliegt, in ihnen „reduzierte Wurzeln“ zu erblicken, sondern daß es sich vielmehr um Neubildungen handelt, die den gewöhnlich unterschiedenen Organkategorien der Pflanzen nicht zugeteilt werden können, die Haustorien somit als Organe „sui generis“ (*Göbel*) zu betrachten seien.

Diese Saugorgane erscheinen als knötchenartige Anschwellungen an der sie erzeugenden Parasitenwurzel und folgen oft in dichter Drängung nacheinander, wodurch derartige Wurzelstücke ein perlenschnurartiges oder an den Körper einer Raupe gemahnendes Aussehen erhalten. Von jeder derartigen Anschwellung (Haustorialknopf) wird nun ein Fortsatz, das eigentliche Absorptionsorgan (Haustorialfortsatz), in das Innere der Nährwurzel entsendet. In der Größe sind weitgehende Schwankungen je nach der Pflanzenart, nach der Stärke der das Haustorium hervorbringenden Wurzel oder nach dem Alter des Parasiten vorhanden, so daß der extramatrikale Teil alle Abstufungen von der Größe eines kleinen Stecknadelkopfes bis zu jener einer kleinen Erbse (*Lathraea Clandestina*) erreichen kann. Die funktionstüchtige Ausgestaltung des Saugorganes erreicht ihren höchsten Grad bei unserer Schuppenwurz (*L. Squamaria*), wo der Saugfortsatz sich in isolierte schlauchartige Zellen mit bedeutender absorbierender Oberfläche aufzulösen vermag und durch Enzymwirkung auch die verholzten Gewebe des Wirtes zu lösen, zu durchwachsen und auszunützen imstande ist.

Die Schuppenwurzelarten führen ein unterirdisches Leben, oft in $\frac{1}{2}$ bis 1 Meter Tiefe unter der Bodenoberfläche; nur die Blütensprosse, die

¹⁾ Meine wichtigeren Veröffentlichungen über *Lathraea* sind: „Biologische Studien an der Gattung *Lathraea*. I.“ (Sitzungsber. d. kais. Akad. d. W., Wien 1892, 55 S., 2 Taf.) „Biolog. Studien usw. II.“ (Berichte d. D. Bot. Ges. Bd. XI, 1893, 18 S., 2 Taf.) „Die Keimung von *Lathraea*“ (Ebendort Bd. XII, 1894, 15 S., 1 Taf.) „Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten (*Lathraea Clandestina* Lam. und *L. Squamaria* L.)“ (Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. VII., 1895, 92 S., 7 Taf.).

im Frühjahr über dem Boden erscheinen, verraten auf kurze Zeit den Standort der Pflanze. Unsere Squamaria bildet aber auch unterirdisch Blütenstände mit unansehnlichen (kleistogamen) Blüten aus, die durch Autogamie unterirdisch reife Samen ergeben.

Erst mir gelang es, die Keimung der Samen zu erzielen, aus künstlicher Aufzucht den Entwicklungsgang zu verfolgen und auf diesem Wege zu blühenden und fruchtenden Pflanzen zu gelangen. Da Keimung und Entwicklung sich unterirdisch vollziehen, so ist leicht einzusehen, daß diese Ergebnisse nicht so ohne weiteres zu erreichen waren. *Bezüglich der Keimung ist das wichtige Ergebnis zu verzeichnen, daß eine solche nur unter dem Einflusse eines chemischen Reizes erfolgt, der von lebendem Gewebe (Nährwurzel) ausgeht.*

Nun wurde der Wunsch rege und der Plan gefaßt, auch den Entwicklungsgang und die Lebensbedingungen der grünen, halbparasitischen Rhinantheen zu verfolgen und aufzuklären. Besonders lag der Gedanke nahe, hinsichtlich der Ausgeprägtheit der parasitischen Lebensweise zwischen den einzelnen Gattungen und innerhalb der Arten einer Gattung Abstufungen aufzudecken, die es ermöglichen würden, eine Vorstellung zu gewinnen, wie sich der Parasitismus dieser Pflanzen entwickelt und allmählich gesteigert habe, um schließlich den *Ganz-Parasitismus* der *Lathraea* zu erreichen. Es wurden verschiedene Arten der in unserer Flora vertretenen Gattungen: *Euphrasia* (sensu latiori, nach der neueren Systematik: *Euphrasia*, *Odontites*, *Orphantha*), *Alectorolophus*, *Bartschia*, *Tozzia*, *Pedicularis* (nicht veröffentlicht) und *Melampyrum* in Kultur genommen und ihre Lebensbedingungen soweit erforscht, daß ihre volle Entwicklung mit Sicherheit erzielt werden konnte. Die betreffenden Studien gelangten dann zwischen 1897 und 1910 zur Veröffentlichung¹⁾. Der Anfang wurde mit *Odontites* und *Euphrasia* gemacht, denen alsbald *Alectorolophus* beigegeben wurde. Über *Euphrasia* (sensu strictiori) und *Alectorolophus* (*Rhinanthus*) lagen

schon die Ergebnisse von Koch¹⁾ durchgeführter Kulturen vor, die durch meine Versuche ihre Bestätigung und Erweiterung erhielten. In einwandfreier Weise wurde festgestellt, *daß die Samen der genannten Gattungen eines Anreizes durch lebendes Gewebe zur Keimung nicht bedürfen*, daß auch der einzeln für sich ausgelegte Same keimt. Ich konnte weiter mit Sicherheit nachweisen, daß die Bildung der Saugorgane nicht durch Berührungsreiz ausgelöst wird, sondern durch einen chemischen Reiz, der von der Nährwurzel ausgeht. In Bestätigung der Kochschen Befunde ergab es sich, daß bei Dichtsaat des Parasiten, ohne Zugabe einer Nährpflanze, die aufgehenden Pflanzen sich gegenseitig anfallen und daß es meist einigen von ihnen gelingt, unter Ausnützung der Artgenossen zum Blühen und Fruchten zu gelangen und ihren Lebenskreislauf, wenn auch kümmerlich, zu vollenden. Solche Dichtsaaten ohne Wirt erwiesen sich späterhin als ein brauchbarer Gradmesser für die Ausgeprägtheit des Parasitismus. Je vorgeschrittener letzterer war, um so mehr stieg die Schwierigkeit, auf solchem Wege bis zu einer blühenden Pflanze zu gelangen, während bei geminderten Ansprüchen auf parasitisch erworbenen Nahrungszuschuß die Zahl und relative Stärke der zur Blüte gelangenden Pflanzen größer wurde. Eine solche Abstufung innerhalb der Gattungen sowohl als innerhalb der Arten einer Gattung trat mehrfach deutlich zutage. So findet sich z. B. in der Gattung *Euphrasia* die parasitär wenig anspruchsvolle *Euphrasia minima* neben der recht anspruchsvollen *L. Rostkoviana* (in Dichtsaat allein ist kaum ein verzweigtes blühendes Exemplar zu erzielen) und dazwischen stehend *L. salisburgensis*.

Wichtig war der Nachweis zweier Arten, *die auch ganz ohne Parasitismus ihren Lebenslauf zu vollführen vermögen, ihn also zur Not entbehren können*. Das gilt für den kleinen Augentrost (*Euphrasia minima*) und die Zahnwurz (*Odontites verna*). Besonders letztere ist einer weitgehenden selbständigen Entwicklung fähig. Selbst im nährstoffarmen Flußsand konnten Pflanzen bis zur Bildung zweier Blüten gebracht werden. Gegenüber solchen Kümmerformen brachten es die Pflanzen in Humus zu verhältnismäßig stattlicher Größe: nahe an 90 % erreichten die Blüte und entwickelten viele, selbst 30 bis 50 Blüten. *Dies steht im Zusammenhang mit der Fähigkeit dieser Pflanzen, noch Wurzelhaare zu entwickeln*. Die Wurzelhaare sind ja die wichtigsten Absorptionsorgane der Landpflanzen, der Aufnahme des Wassers und der Nährsalze dienend. *Hier lag der springende Punkt für die Erklärung der Eigenart des Parasitismus der grünen Schmarotzer, der bisher übersehen worden war*. Sie be-

¹⁾ Abgesehen von einigen kürzeren Mitteilungen sind diese Studien alle in den Jahrbüchern für wiss. Bot. unter dem gemeinsamen Titel „Die grünen Halbschmarotzer“ erschienen; ein Nebentitel sucht den Inhalt enger zu bezeichnen, so für „I. *Odontites*, *Euphrasia* und *Orphantha*“ (Bd. XXXI, 1897, 46 S., 1. Taf.), „II. *Euphrasia*, *Alectorolophus* und *Odontites*“ (Bd. XXXII, 1898, 63 S., 2 Taf.), „III. *Bartschia* Tozzia nebst Bemerkungen zur Frage nach der assimilatorischen Leistungsfähigkeit der grünen Halbschmarotzer“ (Bd. XXXVI, 1901, 88 S., 2 Taf.), „IV. Nachträge zu *Euphrasia* *Odontites* und *Alectorolophus*. Kritische Bemerkungen zur Systematik letzterer Gattung“ (Bd. XXXVII, 1902, 72 S., 2 Taf.). Eingeschaltet dann eine Polemik „Kritisches zur Systematik der Gattung *Alectorolophus*“ (Bd. XXXVIII, 1903, 21 S.). „V. *Melampyrum*“ (Bd. XLVI, 1909, 104 S. 5 Taf.). „VI. Zur Frage nach der assimilatorischen Leistungsfähigkeit der grünen parasitischen Rhinanthaceen“ (Bd. XLVII, 1910, 67 S. 2 Taf.).

¹⁾ „Zur Entwicklungsgeschichte der Rhinanthaceen. I. *Rhinanthus minor* L.“ „II. *Euphrasia officinalis* L.“ (Jahrb. f. wiss. Bot.; I. 1889, Bd. XX, II. 1891, Bd. XXII.)

sitzen noch ein reichverzweigtes, gut entwickeltes Wurzelsystem, das auf den ersten Blick von einer Rückbildung nichts erkennen läßt. Und doch ist eine solche bei allen im Schmarotzertum vorgeschrittenen Arten vorhanden: *das Fehlen der Wurzelhaare*. Nur gewissermaßen die *Anfänger* im Parasitismus sind zu ihrer Ausbildung noch befähigt und damit auch an den Parasitismus nicht völlig gebunden. *Den Ersatz der Wurzelhaarfunktionen haben die Saugorgane dieser Schmarotzer zu besorgen. Der Schwerpunkt des Parasitismus der grünen Halbschmarotzer liegt darin, daß das Wasser und die Nährsalze durch Einbruch in die Wurzeln der Wirtspflanzen gewonnen werden.* Ich sagte darum: „Primitive Haustorienbildung muß den Parasitismus dieser Pflanzen eingeleitet haben. Erst damit war einerseits der Anstoß zur Rückbildung der Wurzelhaare, d. h. der normalen Wurzeltätigkeit, andererseits zur Vervollkommenung der Saugorgane gegeben.“

Alle weiteren Untersuchungen lieferten Ergebnisse, die im Einklang mit dieser Auffassung stehen. Zunächst wurde gezeigt, daß diese Schmarotzer keine besondere Auswahl von Wirtspflanzen treffen. Die Klappertopf- (*Alectrolophus*), Augentrost- (*Euphrasia*-) Arten und andere sind Wiesenpflanzen. — Es ist erklärlich, daß angenommen wurde, Gräser und Halbgräser dienten ihnen hauptsächlich als Wirte. Die Kulturen erwiesen aber, daß eine solche Gebundenheit nicht besteht. Diese Schmarotzer ergreifen die Wurzeln der verschiedensten Pflanzen, ja dasselbe Individuum konnte die Saugorgane den Wurzeln mehrerer systematisch gar nicht verwandter Pflanzen angeheftet haben, wie auch die verschiedensten Dikotylen, einzeln als Wirte gegeben, sich als sehr tauglich erwiesen. Auch zarte Einjährige, die in ihren Wurzeln keine Vorratsstoffe ablagern, genügten zu ihrem Gedeihen, was deutlich darauf hinweist, daß assimilierte Nahrung von diesen Schmarotzern nicht verlangt wird. Es war erstaunlich zu sehen, wie die Entwicklung einer *Euphrasia* oder dergleichen schon durch die Möglichkeit gehoben wurde, die Wurzel eines beigegebenen jungen Wirtspflänzchens auszunützen.

In einer Beziehung ergab sich allerdings eine gewisse Abhängigkeit von den Wirtspflanzen. Es zeigte sich, daß *die Halbparasiten ein großes Lichtbedürfnis und das Verlangen nach reichlicher Transpiration verraten*. Dichter Stand der Wirte und schattende Wirkung derselben führen zum Verkümmern, meist zum Untergange.

Dies steht vollkommen in Übereinstimmung mit der Auffassung, daß der Parasitismus der grünen Rhinanthen in erster Linie auf den Erwerb der *Nährsalze* gerichtet ist. Betrachten wir vorerst ihr Lichtbedürfnis. In richtiger Würdigung ihres gut entwickelten Laubwerks und ihres reichen Chlorophyllgehaltes scheint mir die Bezeichnung der grünen Parasiten als „Halbschmarotzer“ entstanden zu sein, doch weiß ich nicht,

von wem sie eingeführt wurde. Der Ausdruck sollte wohl bezeichnen, daß diesen Schmarotzern die Gewinnung des plastischen Baumaterials durch die Assimilation der CO₂ mittels ihres Chlorophylls selbsttätig möglich sei. Das steht im Einklange mit Aussprüchen unserer besten deutschen Pflanzenphysiologen. (*Sachs*: „Die bloße Tatsache, daß eine Pflanze grüne Blätter hat, ist ein Beweis, daß sie wenigstens zeitweilig des Tageslichtes bedarf, um Bildungstoffe für ihr ferneres Wachstum zu sammeln“; *Pfeffer*: „Bis dahin ist für keinen chlorophyllführenden Chromatophor eine völlige Unfähigkeit zur Assimilation nachgewiesen.“) Merkwürdigerweise hat sich aber späterhin die Auffassung des Parasitismus der grünen Halbschmarotzer garnicht obigen Sätzen entsprechend gestaltet. So finden wir in der Bearbeitung der *Scrophulariaceen* („Natürliche Pflanzenfamilien“ herausgegeben von *Engler* u. *Prantl*, IV. T., Abt. 6, S. 40) den Satz: „Die Halbparasiten entziehen durch an den Wurzeln befindliche Haustorien *organische* Substanz lebenden oder abgestorbenen Pflanzen.“ Verschuldet war solcher Irrtum wohl in erster Linie durch eine Arbeit des französischen Physiologen *G. Bonnier*¹⁾, der aus Versuchsergebnissen, die er mit einem von ihm konstruierten, recht komplizierten, unter gewissen Bedingungen aber auch zweifellos gut verwendbaren Apparat gewonnen hatte, folgerte: *die Assimilation dieser Parasiten sei sehr gering, bei Euphrasia nahezu Null*. *Bonnier* hatte nur übersehen, daß die Chlorophyllkörner sehr leicht inaktiviert werden. Da die Blätter dieser Schmarotzer sehr zart sind, ist in seinen Versuchen entweder solche Inaktivierung eingetreten, oder hatten sie, am Beginne des Welkens stehend, ihre Spaltöffnungen geschlossen, was bei ihrer großen Empfindlichkeit gegen Transpirationsverluste sehr wahrscheinlich ist. Befangen von seinem Versuchsergebnis beachtete *B.* gar nicht die gegen dasselbe sprechenden morphologischen Tatsachen: die reichliche und vollkommene Ausbildung des Blattwerks, das ja bei wirklich unselbständig sich ernährenden Pflanzen, sowohl Parasiten als Saprophyten, eine starke Rückbildung erfährt, auch ganz verschwindet oder doch einem Funktionswechsel (*Lathraea*) unterliegt. In voller Kenntnis davon, daß auch in anatomischer Beziehung keine Rückbildung des Assimilationsystems zu beobachten sei, läßt er sich zu einem scharfen Ausfall gegen die anatomisch-physiologische Forschungsrichtung verleiten, anstatt durch Beachtung der anatomischen Verhältnisse zu Bedenken über die Richtigkeit seiner Ergebnisse geführt zu werden. Und doch hätten recht einfache Versuche ihre Unrichtigkeit zu erweisen vermocht! Die Autorität *Bonniers* bestrickte aber selbst einen beträchtlichen Teil auch der deutschen Pflanzenphysiologen, und es brauchte eine

¹⁾ „Recherches physiologiques sur les plantes parasites. Bull. scient. du nord de la France et de la Belgique, t. XXV, 1893, p. 77.“

Reihe von Versuchen, mit ständig zunehmender Beweiskraft, um endlich die vollkommene Assimilationstüchtigkeit der grünen Halbschmarotzer, die ich vertrat, anerkannt zu finden. Der Hinweis auf die morphologisch und anatomisch vollkommene Ausbildung der Blätter und die zunächst vorgeführte Tatsache, daß die Sachsche Jodprobe in den Blättern der Augentrost- und Klappertopfarten, gleich wie an den Blättern nichtparasitischer Pflanzen, am Abend reichlichen Stärkegehalt, am Morgen Fehlen der Stärke feststelle, genügte nicht. Die untertags sich bildende Stärke sollte aus Assimilaten, die den Wirtswurzeln entnommen waren, stammen. Auch dann gab es noch Einwendungen, als ich bei einem *abgeschnittenen* (in seinen Blättern ursprünglich *stärkereich* gewesen, dann durch Verdunkelung *stärkeleer* gewordenen) Sproß von *Alectorolophus* am Lichte *neuerliche* Füllung der Blätter mit Stärke nachwies. Weiterhin zeigte ich, daß dieser Sproß das mit dem Wechsel von Tag und Nacht zusammenfallende Auftreten und Verschwinden der Stärke beobachten ließ. Nun gab es den Einwurf, die am Tage in den Blättern auftretende Stärke sei vielleicht aus der im Sprosse abgelagerten Reservestärke als Zucker zugewandert und regeneriert worden. Dieser wirklich schon gewaltsam und mit *sehr* geringer physiologischer Wahrscheinlichkeit ersonnene Einwand konnte kaum mehr anders, denn als der Ausdruck eines eigensinnigen Nichtgeltenlassen-Wollens aufgefaßt werden. Erst Versuche, die ich mit abgeschnittenen Sprossen in CO_2 -freier und CO_2 -haltiger Luft durchführte, wobei im ersteren Fall natürlich *keine* Stärke gebildet wurde, ferner Versuche über Schnelligkeit der Bildung und Ableitung von Stärke in den Blättern von *Melampyrum* und schließlich der Nachweis, daß die teilweise Verstopfung der die Spaltöffnungen führenden Blattflächen mit Kakaobutter an diesen Orten im Blatte die Stärkebildung unterband, während in den nicht verstopften Blattabschnitten Stärke reichlich auftrat, ließen die Kritik endlich verstummen. *So ist der Nachweis also unanfechtbar erbracht, daß die grünen Halbparasiten bezüglich der CO_2 -Assimilation autotroph (selbständig) sind.*

Hier möchte ich aber auf eine Ungenauigkeit in der pflanzenphysiologischen Ausdrucksweise aufmerksam machen. Es hat sich eingebürgert, die grünen, assimilationsfähigen Pflanzen schlechtweg als „autotroph“ zu bezeichnen; der Gegensatz dazu ist Heterotrophie. Wohin gehören nun die grünen Halbschmarotzer? Selbständig sind sie zumeist garnicht entwicklungsfähig, sie brauchen den Parasitismus obligat, sie sind also „heterotroph“. Gleichzeitig aber wären sie nach obiger Ausdrucksweise auch „autotroph“. Ein Nonsens! Es wird also wohl eine sorgfältigere Unterscheidung in der Bezeichnungsweise eintreten müssen. Man wird *vollständige* Autotrophie von *teilweiser* scharf zu sondern haben

und die Halbparasiten als heterotroph in Beziehung auf den *Nährsalzparasitismus*, in Beziehung aber auf die *CO_2 -Assimilation* als autotroph benennen müssen, wie andererseits bei den Ganzschmarotzern *vollständige* Heterotrophie herrscht.

Wenden wir uns nach dieser Abschweifung dem starken Transpirationsbedürfnis zu, welches, wie die Kulturversuche zeigten, die grünen Halbschmarotzer verraten. Es versagt nicht nur die Aufzucht, wenn durch zu dichten Stand der Wirtspflanzen oder sonst durch Eingriffe die Transpiration unterbunden oder stark eingeeengt wird, sondern es verrät sich die starke Transpiration augenfällig auch auf andere Weise. In meinen Arbeiten wurde wiederholt darauf hingewiesen, daß die Pflanzen, kaum dem Kulturbeete entrissen, sofort welken. Das vollzieht sich in wenigen Minuten, manchmal fast momentan. In exakterer Weise hat diese auffallend starke Transpiration einer meiner Schüler, Dr. R. Seeger¹⁾, bestätigt. Wie der Vergleich mit autotrophen Pflanzen lehrte, übertrifft die *Wasserabgabe bei den parasitischen Rhinantheen mehrfach die aller darauf untersuchten Autotrophen*. Z. B. gibt ein Blatt von *Euphrasia Rostkoviana* oder *Odontites verna* fünfmal mehr Wasser ab, wie ein gleich großes Blattstück aus dem Luftblatt der gelben Seerose, sechs- bis siebenmal mehr als die Blätter von *Gentiana*, *Callisia*, *Lamium* und anderen Mesophyten, vierzigmal mehr als die von *Rhododendron* (Xerophyt). Auch die der Rhinantheen-Gruppe angehörige nicht parasitische *Veronica Chamedrys* wird in der Transpiration um mehr als das Dreifache übertroffen.

Die Transpiration ermöglicht der Pflanze die Zufuhr der benötigten Nährsalze; ihre ungewöhnliche Höhe gerade bei den parasitischen Rhinantheen hängt also offenbar mit deren Schmarotzer-Eigenart zusammen, die, wie wir sahen, auf den Erwerb der Nährsalze durch Einbruch in die Wasserleitungsbahnen der Wirtswurzeln gerichtet ist. Damit diese Förderung der Nährsalze auch bei unterbundener Transpiration nicht unterbrochen wird, haben die Rhinantheen auch Einrichtungen getroffen, sie durch Abscheidung liquiden Wassers, durch „Gutation“, zu ersetzen. Sie haben sehr funktionsmäßig ausgestaltete Wasserdrüsen, die sogenannten „Schilddrüsen“²⁾.

¹⁾ „Versuche über die Assimilation von *Euphrasia* (sens. lat.) und über die Transpiration der Rhinantheen. (Sitzungsber. d. kais. Ak. d. W. in Wien, Bd. CXIX, 1910.)

²⁾ Über die Drüsen, welche der Gutation bei den Rhinantheen dienen, ist noch keine einheitliche Auffassung unter den Botanikern vorhanden. Mir scheinen die anatomischen Verhältnisse aber deutlich dafür zu sprechen, daß diese Aufgabe eben den Schilddrüsen zukommt. Ja es ist sehr wahrscheinlich, daß man sie geradezu als Führer zum Nachweis des Parasitismus benützen könne. Wie mein Schüler *Fedorowicz* ausführt, sind alle schilddrüsenbesitzenden Gattungen, die genauer erforscht sind, sicher Parasiten. Seine Vermutung, daß es auch alle Gattungen sein dürften, bei denen er weiterhin solche Drüsen nachweisen

Da die Rhinantheenparasiten mittels der Haustorien den Wasserleitungsbahnen ihrer Wirte angeschlossen sind, wird auf sie auch der in den Wurzeln herrschende Wurzeldruck übertragen. Erreicht dieser eine übermäßige Höhe, so verhindern die vorhandenen Hydathoden (Wasserdrüsen) nebenher auch die durch die Infiltration des Interzellularsystems schädliche Hemmung des Gaswechsels.

Schon in der zweiten Abhandlung über die halbparasitischen Rhinantheen sagte ich: „Der Einbruch in die Wirtswurzeln liefert zum Teil auch plastisches Material. Das Eindringen in an Reservestoffen reiche Organe kann zur Aufnahme größerer Mengen dieser geführt und damit auch den Anstoß zur Rückbildung der Assimilationsorgane gegeben haben. Ein solcher Prozeß vollzieht sich vielleicht bei *Tozzia alpina*; er ist vollständig durchgeführt bei der chlorophyllfreien Gattung *Lathraea*, deren Arten alles zu ihrem Aufbau nötige Material den Wirtspflanzen rauben.“

Die über *Tozzia* geäußerte Vermutung wurde durch die Kultur der Pflanze und die Klarlegung ihrer Entwicklungsgeschichte glänzend bestätigt. Aufgefallen war mir der schwächer grüne Ton ihres Laubes, und tatsächlich zeigen die Blätter eine recht bedeutende Rückbildung des Assimilationssystems: die vollkommenste Form der Assimilationszellen, *typische Palisadenzellen*, fehlten hier. Im weiteren muß ich mich auf eine kurze Hervorhebung des Allerwichtigsten beschränken. Wie bei *Lathraea* erfolgt die Keimung nur unter dem Anreiz einer Nährwurzel und kann schon in dem Jahre stattfinden, in welchem der Same seine Reife erlangte. *Tozzia* ist die einzige grüne *Rhinanthacee*, die hypogäische (unterirdische) Keimblätter hat; ihre erste Entwicklung macht sie unter der Erde als chlorophyllfreier Ganzschmarotzer durch. Die ersten Jugendstadien sind denen einer *Lathraea Squamaria* zum Verwechseln ähnlich. Unter langsamem Wachstum entsteht ein unverzweigtes, 1–1,5 cm langes Rhizom, dicht besetzt von gekreuzt stehenden fleischigen Schuppenblättern, die mit Speicherstoffen vollgefüllt werden. So erstarkt, legt dann die Pflanze den grünen, oberirdischen Trieb an und kommt nun als Halbschmarotzer ans Licht. Dies vollzieht sich im zweiten oder dritten Jahre nach der Keimung. Diese zweite, halbparasitische Periode, in der die Pflanze blüht und fruchtet, ist kurz, indem sie nicht weit über einen Monat hinausreicht. Nach dem Blühen stirbt das Individuum ab; die Angaben, daß *T.* ausdauere, erwiesen sich als falsch. Aber auch bei *Tozzia* ist das Laub noch assimilationsfähig und die Versorgung der reifenden Samen mit den nötigen Reservestoffen wird seiner Ernährungsleistung zuzuschreiben sein.

konnte, hat viel Berechtigung. (Vgl. S. Fedorowicz, „Die Drüsenformen der Rhinantheen“; Bulletin de l'academie des sciences de Cracovie, 1916.)

Damit war nun erwiesen, daß *Tozzia* eine ganz eigenartige Stellung in der Rhinantheengruppe einnimmt: sie ist nicht Ganzparasit und nicht Halbparasit, sondern beides in zeitlicher Folge und wird so zum biologischen (wahrscheinlich auch phylogenetischen) Bindeglied zwischen den Halbschmarotzern und der ganzparasitischen Gattung *Lathraea*.

Auch zwischen *Tozzia* und den einjährigen, typischen Halbschmarotzern (*Euphrasia*, *Odonites*, *Alectorolophus*) ließen meine Untersuchungen noch ein Bindeglied zutage treten: *Melampyrum*. Diese Gattung steht stammesgeschichtlich *Tozzia* nahe, wie vor allem der Bau der Frucht und des Samens andeutet. Der Kultur der *Melampyrum*arten stellten sich aber zunächst bedeutende Schwierigkeiten entgegen, so daß voller Erfolg erst nach Jahren erzielt wurde. Eine der Schwierigkeiten gilt mehr oder minder allgemein für die einjährigen Rhinantheen, daß nämlich ihre Keimung (enge bei *Alectorolophus*, etwas minder enge bei *Euphrasia* sens. lat. an das Frühjahr gebunden ist und im gleichen Jahre, in dem die Samenreife erfolgte, überhaupt nicht zu erzielen ist. *Melampyrum vulgatum* (pratense älterer Nomenklatur) macht zwar davon, im Anschluß an die mehrjährigen, teilweise oder ganz parasitischen Gattungen *Tozzia* und *Lathraea*, insoweit eine Ausnahme, als diesjährige Samen schon im Herbst keimen können, jedoch geht deren Weiterentwicklung — falls die Keimlinge den Winter überdauern — erst im nächsten Frühjahr vor sich. So bedarf jede neue Fragestellung auch ein neues Jahr zur Durchführung der betreffenden Versuche.

Ein weiteres Hemmnis war durch eine Arbeit von Koch¹⁾ gegeben, in der *M. pratense*²⁾ auf das bestimmteste als Saprophyt bezeichnet wurde, allerdings nicht auf Kulturversuche, sondern nur darauf gestützt, daß seine Haustorien vielfach toten Pflanzenteilen anhaften. Ich schenkte diesen Angaben zu viel Vertrauen und versuchte durch Jahre *M. pratense* und *M. silvaticum* auf dem Wege saprophytischer Ernährung zu erzielen. Alle die vielfach und verschiedentlich durchgeführten Versuche schlugen aber fehl. Die Haustorien, mit denen die Pflanze Humusteilen, auch Gesteinstrümmerchen erfaßt, konnte ich späterhin als eine Hungerreaktion der Wurzeln dieser Pflanzen erklären. In der Tat leisten diese Saugwarzen, die übrigens auch anatomisch geringe Ausgestaltung zeigen, für die Ernährung gar nichts. Alles wies also auch für diese Rhinantheen auf den Parasitismus hin. Festgestellt war, daß die Samen zwar ohne den chemischen Reiz einer Nährwurzel keimen, eine Pflanze für sich allein aber nur kümmerlich die ersten Entwick-

¹⁾ Über die direkte Ausnutzung vegetabilischer Reste durch bestimmte chlorophyllhaltige Pflanzen. (Ber. d. D. Botan. Ges. Bd. V, 1887.)

²⁾ Die als *Melampyrum pratense* bezeichnete Pflanze wird in neuerer Zeit als *M. vulgatum* benannt.

lungsstufen erreicht, dann jedoch eingeht. Auch Dichtsaat des Parasiten bringt keinen Erfolg. Bei *M. pratense* konnte unter alleiniger Ausnützung der Artgenossen kein Pflänzchen dominierend werden und bis zur Bildung einer Blüte gelangen. *M. silvestre*, das sich im ganzen ähnlich verhält, verrät in Dichtsaat Spuren einer Förderung einzelner Individuen.

Doch auch die Kulturen, die in der vollen Überzeugung, daß diese Wachtelweizenarten Schmarotzer sind, unternommen wurden, versagten zunächst fast gänzlich. Grasarten, einjährige und zweijährige Dikotyle, die alle für *Euphrasia*, *Odontites*, *Alectorolophus*arten als Wirte sich tauglich erwiesen hatten, führten hier nicht zum Ziele oder ergaben doch Pflanzen, die immer noch Kümmerlinge waren. Besonders *M. pratense* ließ durch diese Wirte kaum eine Förderung, die ihm zukäme, erkennen. Das deutete wohl an, daß der Parasitismus dieser *Melampyra* andersartig sein müsse als derjenige der Arten: Augentrost, Klappertopf usw.

Beobachtungen in der Natur schienen auf Bäume, Sträucher, überhaupt auf Pflanzen mit nahrungsreicheren Wurzeln hinzuweisen. Damit war das Richtige getroffen. *M. silvaticum* erzog ich in üppigem Gedeihen zunächst auf der Heidelbeere, *M. pratense* auf der Hasel, später beide auf zahlreichen verschiedenen Holzarten. Da diese fast durchgehend verpilzte Wurzeln (Mykorrhiza) haben, meinte ich zunächst, daß eine Spezialisierung auf Pflanzen mit Mykorrhizen vorliege¹⁾. Spätere, zum Teil noch nicht veröffentlichte Versuche scheinen dies aber nicht zu bestätigen, sondern das Entscheidende für die genannten 2 *Melampyra* ist, daß sie, besonders in den Jugendstadien, nahrungsreichere, in den Wurzeln reichlich Speicherstoffe führende Nährpflanzen verlangen; daß die meisten ihrer Nährpflanzen Mykorrhizen besitzen, ist eine zufällige Begleiterscheinung. *M. pratense* und *M. silvaticum* erscheinen so nicht mehr als reine Nährsalzparasiten, sie verlangen Wirte, welche ihnen — wenigstens in der ersten Zeit nach der Keimung — auch assimilierte Baustoffe abgeben können, und werden wohl zeitlebens solche aufnehmen. Einmal erstarkt, sind sie aber ebenfalls noch recht assimilationstüchtig, von einer Rückbildung des Assimilationssystems sind kaum Spuren zu entdecken, und die Blätter bilden noch Palisadenparenchym aus; auch stimmen sie mit den Nährsalzparasiten (*Euphrasia*, *Alectorolophus* usw.) durch das große Transpirationsbedürfnis überein und desgleichen auch durch das Verlangen nach gutem Lichtgenuß, als Ausdruck dessen, daß ihnen eigene Assimilationsarbeit noch nötig ist. Außer den beiden bisher besprochenen wurden auch noch die Arten *M. nemorosum*, *M. cristatum*, *M. barbatum* und *M. arvense* in Untersuchung gezogen.

¹⁾ „*Melampyrum pratense* L., ein in gewissen Grenzen spezialisierter Parasit.“ Vorläufige Mitt. (Ber. d. D. Botan. Ges., 1907.)

Auch für sie gilt, daß alle auf Holzpflanzen ein gutes Fortkommen finden, doch ist es von Bedeutung, daß sich auch innerhalb der Gattung *Melampyrum* deutliche Verschiedenheiten in der Ausprägung des Schmarotzertums vorfinden. Besonders *M. arvense* schließt sich eng an *Euphrasia* und *Alectorolophus* an, welche vorwiegend reine Nährsalzparasiten sind. Es vermag verzweigt selbst ohne Wirt zur Blüte zu gelangen, Dichtsaat ohne andersartigen Wirt ergibt ganz kräftige Pflanzen und schon einzelne Graspflänzchen oder schwache annuelle Dikotyle bewirken eine beträchtliche Förderung in der Entwicklung. So kann es als Bindeglied zwischen den ausgeprägten Nährsalzparasiten und seinen anspruchsvolleren Artgenossen *M. silvaticum* und *M. pratense* aufgefaßt werden. Diese aber kommen in ihrem Parasitismus vor *Tozzia* zu stehen, die ja auch systematisch *Melampyrum* nächstverwandt ist.

Von seiten jener Forscher, welche die zumeist ausreichende assimilatorische Tätigkeit der Halbschmarotzer anerkannten, ist die Ansicht ausgesprochen worden, daß letztere durch die Haustorien vielleicht den Bedarf an Stickstoff in organischer Bindung ihren Wirten entziehen. Für die ausgeprägten Nährsalzparasiten habe ich dieser Auffassung nicht beigeppflichtet und darauf hingewiesen, daß sie mit dem Nitrat, das in ihren Wirten und in ihnen selbst leicht nachweisbar ist, ihr Auslangen finden. Eher war ich aber geneigt, ein Bedürfnis nach Aufnahme assimilierten Stickstoffes für *Melampyrum* anzunehmen, dessen Arten, wie *M. pratense* und *M. silvaticum*, hauptsächlich auf Mykorrhizen führenden Pflanzen fußen. Durch weitere Versuche bin ich aber von dieser Ansicht zurückgekommen. Der Institutsbau und die Neuanlage des Botanischen Gartens haben mich bislang verhindert, die beabsichtigte Studie zur Stickstofffrage zu veröffentlichen. Ich kann nur sagen, daß mich die Ergebnisse zu der Annahme führen, daß für alle Rhinantheen der Nitratstickstoff als N-Quelle genügt, um ihre Lebensbedürfnisse befriedigen zu können.

Noch wäre darauf hinzuweisen, daß der Grad der Differenzierung, die der *Embryo* im Samen aufweist, im allgemeinen parallel mit dem Grad des Parasitismus geht. Die ganzparasitische *Lathraea* hat den am wenigsten differenzierten Keimling, ihr reiht sich die teilweise ganzparasitisch lebende *Tozzia* an, und am vollkommensten ausgestaltet ist er bei der ausgesprochen nährsalzparasitischen Gattung *Euphrasia* (sensu latiori¹⁾).

Wir sind am Ende unserer Ausführungen. Was das Ziel meiner Untersuchung war: eine Reihe von Abstufungen im Parasitismus der

¹⁾ Die Größe der Samen, in dem Sinne, daß sie mit fortschreitendem Parasitismus immer kleiner würden, zeigt aber keineswegs eine solche Parallele. *Lathraea clandestina*, *Melampyrum* haben relativ große Samen. Dies geht vielmehr vor allem parallel mit der Zahl der in der Frucht gebildeten Samen (bei den eben genannten höchstens vier), zum Teil mit den Einrichtungen zur Samenverbreitung.

Rhinantheen aufzudecken, scheint mir erreicht. *Wir dürften auch keine zweite Parasitengruppe haben, die einen besseren Einblick in die Lebensbedürfnisse und den Werdegang des Parasitismus bieten könnte.* Ein Bild über die phylogenetischen Beziehungen in der Reihe läßt sich unschwer gewinnen. Ich kann auch heute noch mit den Worten schließen, die ich am Ende meiner dritten Abhandlung brachte: „Die Rhinantheen leiten sich vermutlich alle von annuellen Stammformen ab. Der Wettbewerb um die rohen Nährstoffe hat den Parasitismus eingeleitet, der zunächst nur auf diese abzielte. Die Gewöhnung an mehrjährige, in Rhizomen und Wurzeln Reservestoffe speichernde Wirtspflanzen dürfte die Triebfeder gewesen sein, welche aus den annuellen Parasiten mehrjährige (Pedicularisarten, Tozzia), dann endlich perennierende Pflanzen (Bartschia¹⁾), Lathraea, einige Pedicularis?) erstehen ließ und andererseits den Hemiparasitismus allmählich zum Holoparasitismus fortschreiten machte.“

Der Blutungssaft der Bäume und seine Ausnutzung als Zuckerquelle.

Von Prof. Dr. F. W. Neger, Tharandt.

Wir leben in einer Zeit, in welcher unter dem eisernen Zwang der Not manche alte, in Vergessenheit geratene Industrie und Verwertung einheimischer Rohmaterialien wieder auflebt. Die mißachtete Nesselfaser kommt wieder zu Ehren. Die Flachsfaser braucht nicht mehr die ausländischen Konkurrenten (Sisal, Sansevieria u. a.) zu fürchten, die Gerbstoffe der Fichten- und Eichenrinde, die durch die Einfuhr von Dividivi, Quebracho u. a. in den Hintergrund gedrängt waren, ebenso wie die einheimischen Harze und Balsame, gelangen wieder zu hohem Ansehen. Der Rübenzucker, der — seit der Napoleonischen Kontinentalsperre — den tropischen Rohrzucker verdrängt hat, ist zwar ein einheimisches Erzeugnis. Gleichwohl reicht seine Produktion nicht aus, um dem gesteigerten Bedürfnis gerecht zu werden, und wir sind gezwungen, uns nach weiteren, wenn auch nicht ganz so ergiebigen, Zuckerquellen umzusehen. Wir haben Erfolg, wenn wir auch in dieser Hinsicht bei den „Alten“ in die Schule gehen. Die Gewinnung von Zucker aus dem Blutungssaft der Bäume ist kaum mehr dem Namen nach bekannt, und wenn wir näheres darüber erfahren wollen, so ist es hauptsächlich ältere Literatur, die uns befriedigenden Aufschluß darüber gibt.

Der aufsteigende Saftstrom der Bäume wird von der Laubkrone — infolge lebhafter Transpiration der Blätter — aufgenommen und verbraucht. Im ersten Frühjahr, bei Beginn der

Vegetationstätigkeit, fehlt bei sommergrünen Bäumen die transpirierende Blattmasse. Infolgedessen wird der saftleitende Holzkörper gewissermaßen vollgepumpt und der Saft tritt an jeder Wunde zutage, wobei der Druck, den die bei Erwärmung sich ausdehnende Innenluft auf den Saft ausübt, noch eine besonders bedeutende Rolle spielt.

Der aufsteigende Saftstrom ist auch das Transportmittel, um die im Holzkörper aufgespeicherten Kohlehydrate nach den Stellen stärksten Verbrauches — den Vegetationspunkten, wo sich die jungen Blätter und Achsen bilden — zu leiten. Demgemäß ist der im Frühjahr aus Wunden austretende Saft — man bezeichnet ihn allgemein als Blutungssaft — mehr oder weniger reich an gelösten Kohlehydraten, insbesondere an Zucker.

Von dieser Erfahrung machen Naturvölker seit alten Zeiten Gebrauch, indem sie im Frühjahr die Bäume anbohren, den austretenden Blutungssaft auffangen und für mancherlei Zwecke verwenden.

a) Zucker liefernde Bäume.

Das klassische Beispiel ist die Gewinnung von Zucker aus dem amerikanischen Zuckerahorn durch die Indianer Nordamerikas. Die weißen Einwanderer haben diese Kunst von den braunen Landeskinderen übernommen, und wir hören, daß bis zur Einführung der Zuckerrübenkultur in ganz Nordamerika jährlich etwa 400 000 Zentner¹⁾ Ahornzucker erzeugt worden sind. Namentlich in den weniger zugänglichen, vom See- und Landverkehr abgeschnittenen Gegenden in den nördlichen Staaten der Union und in Canada war die Baumzuckerproduktion für die ärmere Bevölkerung ein nicht unbedeutender Erwerbszweig.

Man rechnet, daß der Zuckerahorn pro Stamm und Jahr durchschnittlich 174 l Zuckersaft gibt und daß hieraus etwa 5 kg Zucker gewonnen werden können.

Freilich konnte diese Industrie nur in einem Lande, in welchem ein großer Überfluß an Brennholz herrscht, bestehen.

Denn der Verbrauch an Feuerungsmaterial zum Eindampfen des Baumsaftes ist sehr bedeutend. Bei den wandernden Zuckersiedereien in den Urwäldern Amerikas stand das Brennholz in unbegrenzten Mengen zur Verfügung.

Dem amerikanischen Zuckerahorn steht nun hinsichtlich der Qualität und Quantität des erzeugten Zuckers kaum nach unser einheimischer *Spitzahorn*, der ja auch mit dem Zuckerahorn nahe verwandt ist. Auch der Bergahorn soll viel und guten Zucker liefern. Weniger reich ist die Ausbeute aus anderen Bäumen, Birke, Buche, Hainbuche, Esche u. a., wie aus der nachstehenden Zusammenstellung hervorgeht²⁾:

¹⁾ Nach Gifford, Practical Forestry 1902: 500 000 Ztr. Zucker und 11,4 Mill. Liter Sirup.

²⁾ Auf Bartschia, deren interessanten, langsam verlaufenden Entwicklungsgang ich vollkommen klarlegen konnte, näher einzugehen, war im Rahmen dieser Darstellung nicht nötig.

²⁾ Außer Zucker (und zwar Rohrzucker in den Ahornarten, Fruchtzucker in den Birken) enthalten die meisten Blutungssäfte nur geringe Mengen anderer