

# Cuscuta glomerata Choisy.

Die sämmtlichen Pflanzen können rücksichtlich ihrer Ernährungsweise in zwei Categorien eingetheilt werden: a) assimilirende, d. h. solche, die aus der unorganischen Natur ihre Nährstoffe als unorganischen Substanzen (Wasser, Kohlensäure, Salpeter-Ammoniak-, Phosphor- und Kalisalze etc.) aufnehmen und dieselben als Bausteine zu organischen Verbindungen benützen, welche letztere sie selbst aus jenen unorganischen zu bilden vermögen. Diese Gewächse sind entweder mit dem grünen Farbstoff, den wir Chlorophyll nennen, versehen, oder sie enthalten einen — oder mehrere — dem Chlorophyll (Blattgrün) verwandten Farbstoff, welcher bei der Assimilation dieselben Funktionen ausübt, wie jener erstere. Die zweite Kategorie b) umfasst die nicht assimilirenden Pflanzen, welche sich — die Anwesenheit von Wasser vorausgesetzt — nur aus schon vorhandenen organischen Stoffen zu ernähren vermögen und des Chlorophylls oder eines verwandten Farbstoffes entbehren. Die einen dieser nicht assimilirenden Pflanzen ernähren sich vorwiegend oder ausschliesslich auf Kosten todtter organischer Körper: aus abgestorbenen Pflanzenresten, Thierleichen, Humus. Man nennt sie Saprophyten. Die andern der nicht assimilirenden Gewächse dagegen dringen in lebendige Naturkörper hinein: in lebende grüne Pflanzen oder in lebendige Thiere, um aus dem Innern dieser „Wirthe“ ihre Nährstoffe zu beziehen; diese Pflanzen nennen wir echte Parasiten.

Wir haben unter den Spaltpilzen (s. die Tafeln mit Bacterium Anthracis und „Schizomycetes“) Parasiten und Saprophyten kennen gelernt. Im gemeinen Knopfschimmel (s. Tafel mit Mucor Mucedo) lernten wir einen kosmopolitischen Saprophyten, im Getreiderost-Pilz (s. Tafel mit Puccinia Graminis) einen verderblichen Parasiten und in Peziza aurantia (s. die Tafel dieses Namens) einen harmlosen Saprophyten kennen. Alle diese in unserem „Atlas“ zur Darstellung gelangten Beispiele sind dem Reiche der Kryptogamen entnommen, wo Parasiten und Saprophyten allerdings viel häufiger vorkommen, als im Reiche der Blütenpflanzen. Nichts destoweniger gibt es auch unter den Phanerogamen eine beträchtliche Anzahl nicht assimilirender Gewächse, von denen einige wegen des durch sie angerichteten Schadens ein hohes Interesse beanspruchen. Es mag daher passend erscheinen, in vorliegendem Werk auch einen dieser letzteren Repräsentanten, einen Parasiten aus der Abtheilung der Phanerogamen zur Behandlung zu bringen. Wir haben hierfür eine der schönsten Cuscuta-Arten gewählt, weil sie einer Pflanzengattung angehört, die über alle fünf Erdtheile verbreitet ist, im Wesentlichen auch in allen ihrer Species dieselben Erscheinungen des Schmarotzerthums zur Geltung bringt und in verschiedenen Ländern der Erde auf mancherlei Nutzpflanzen oft beträchtlichen Schaden anrichtet.

Es sind bis jetzt 77 Arten von Cuscuta bekannt geworden. Amerika beherbergt deren 44, Asien 23, Afrika 13, Europa 9, Australien 7 Arten. Ausschliesslich auf Amerika beschränkt sind 39, auf Asien 12, auf

Afrika 7, auf Australien 5 Species, während die übrigen in verschiedenen Erdtheilen zugleich vorkommen. Europa entbehrt einer ihr ausschliesslich angehörenden Cuscuta-Art: alle europäischen Formen finden sich auch anderswo; sie haben hierzulande folgende deutsche Namen: Kleeseide, Flachsseide, Quendelseide, Lupinenseide, Hopfenseide oder europäische Seide. In vielen Gegenden der Schweiz nennt man alle die verschiedenen Cuscuta- oder Seide-Arten kurzweg „Ringel“, während da und dort in Deutschland dieselben Schmarotzerpflanzen schlechthin „Teufelszwirn“ genannt werden.

„Am gefährlichsten werden (in Europa) den Culturen die Arten Cuscuta Epilinum und C. Epithimum (mit einer Varietät Trifolii). Sie vermögen, günstige Entwicklungsbedingungen vorausgesetzt, Lein-, Klee- und Luzerne-Felder ganz oder stellenweise zu Grunde zu richten.“

Ganz ähnlich wie die genannten europäischen Seide-Arten in genannten Culturen verheerend auftreten, so erweist sich die in unserer Tafel dargestellte **Cuscuta glomerata** Choisy, eine amerikanische Art, manchen Compositen gegenüber sehr schädlich. Wir haben sie schon seit mehr als 10 Jahren in der Compositen-Abtheilung des botanischen Gartens in Zürich beobachtet. Hier scheint sie sich förmlich eingebürgert und acclimatisirt zu haben. In Amerika, ihrem Heimatland, ist sie ziemlich weit verbreitet und zwar im Prairiengebiet des centralen Nordamerika's, hauptsächlich auf Helianthus, Solidago, Vernonia, Silphium und andern Compositen, selten parasitisch auf Pflanzen anderer Familien. Einheimisch ist sie in folgenden Staaten: Indiana, Illinois, Missouri, Kansas, südlich von Canada und im Westen von Texas. Riehl fand sie auch in seiner Baumschule den Keimpflanzen der Birnbäume sehr schädlich.

Im botanischen Garten in Zürich habe ich Cuscuta glomerata im Sommer 1881 zuerst auf Aster bessarubicus (Bernh.) vegetirend angetroffen; von hier aus verbreitete sie sich rasch und kam zum Blühen und Fructificiren auf folgenden Compositen-Arten: Aster bessarubicus Bernh., Aster ericoides L., Aster cabulicus Nees, Aster irkutianus D. C., Aster creticus Ait., Aster laevigatus Willd., Aster robustus Nees. Alle frühzeitig befallenen Asterstengel blieben in der Entwicklung bedeutend zurück und kamen nicht zum Blühen. Auf einem benachbarten Beet mit unserem einheimischen Eupatorium cannabinum hat sie Alles überwuchert und die Nährpflanzen ebenfalls am Blühen verhindert, während sie das mannshohe Eupatorium verticillatum Mühlb. erst spät befiel und hier, die untersten, fingersdicken Internodien der 2 Meter hohen Stengel dicht umschlingend, lebhaft vegetirend und blühend, die höher stehenden Stengeltheile mit den weit gediehenen Inflorescenzen der Nährpflanze nicht zu erreichen vermochte. Während mancher Jahre gedieh unsere Cuscuta glomerata am besten und fast ausschliesslich auf Solidago Mühlenbergii, hier ebenfalls das Blühen verhindernd. Einmal trafen wir sie auch schlingend und saugend auf Oxalis stricta, einer

Sauerklee-Art, die im botanischen Garten in Zürich seit Jahren als Unkraut eingebürgert ist. Nach Vorstehendem ergibt sich die Wahrscheinlichkeit, dass *Cuscuta glomerata* sich in Europa einbürgern wird, und gegen Osten wandernd, bald der Gast aller oben genannten orientalischen Asten sein wird.

Durch die vortreffliche Arbeit von Dr. Ludwig Koch (die Klee- und Flachsseide, Heidelberg 1880) gelangten wir zu den wesentlichsten Aufschlüssen über die ganze Entwicklungsgeschichte einiger *Cuscuta*-Arten und zwar vom keimenden Samen an bis zur Entwicklung der Blüten und der reifen Samen. Eine Vergleichung der Koch'schen Arbeit mit unseren eigenen Untersuchungen ergibt, dass die wesentlichen Erscheinungen des Keimens und Vegetirens, der Blüten- und Fruchtbildung, namentlich die Entwicklung der charakteristischen Saugorgane und die damit zusammenhängenden Phänomene des Schmarotzerthums bei *Cuscuta glomerata* dieselben sind, wie bei den von Koch untersuchten europäischen Seide-Arten. Die nachfolgende Darstellung des Entwicklungsganges von *Cuscuta glomerata* schliesst sich darum am passendsten an die genannte Koch'sche Arbeit an und gilt, mit nebensächlichen Abweichungen, wohl für eine grosse Zahl der bis jetzt bekannt gewordenen *Cuscuten* der verschiedenen Erdtheile.

Schon die ganz junge Keimpflanze, welche dem nach der Aussaat aufquellenden Samen entschlüpft, unterscheidet sich von den Keimpflanzen der grünen, assimilirenden Gewächse. Der verhältnissmässig kleine Eiweisskörper des Samens ist von dem sofort in ein fadenförmiges Gebilde auswachsenden Keimpflänzchen in kurzer Zeit erschöpft, ohne dass sich — wie dies bei assimilirenden Dicotyledonen der Fall ist — vom Stengelchen, dessen unteres Ende in die keulenförmige weisse Wurzel übergeht, grüne, selbständig assimilirende Blätter bilden. Der nackte Scheitel des fadenförmigen Stengelchens trägt im günstigsten Fall ein Paar mikroskopischer Höckerchen, welche die Anlage schuppenförmiger Blattrudimente darstellen, wie man letztere da und dort später an verschiedenen Stammtheilen beobachtet. „Bei manchen *Cuscuta*-Arten fehlen im embryonalen Zustande die Blattanlagen vollständig.“ Die junge Keimpflanze der *Cuscuten* gelangt ebenso wenig als die spätere, erwachsene Pflanze zu selbständiger Assimilation; sie bleibt somit für ihre erste Entwicklung total auf die im Samen enthaltenen Reservestoffe angewiesen. Während sie dieselben ausnützt, muss die junge Pflanze den Anschluss an einen zweiten pflanzlichen Organismus, der sie weiterhin zu ernähren im Stande ist, erreichen, sofern sie nicht zu Grunde gehen soll. Durch abwechselnd gesteigertes und gemindertes Wachstum der verschiedenen Seiten des fadenförmigen Stengels treten bei den *Cuscuta*-Keimpflanzen Nutationsbewegungen auf und veranlassen Krümmungen, welche die Sprosspitze an ein Nährgewächs zu führen geeignet sind. Die Keimwurzel, welche sich nur so weit entwickelt, dass sie das für die Auflösung der im Samen enthaltenen Reservestoffe nöthige Wasser aus der Erde zu nehmen vermag, stirbt nach Erfüllung dieser ihrer einzigen Mission ab; sie spielt also im Leben dieser Pflanzen eine untergeordnete Rolle und vor ihrem Einschrumpfen und Zusammenfallen werden die noch in der Wurzel vorhandenen Nährstoffe in den

schlanken, fadenförmigen Stammtheil übergeführt. Die Wurzel liefert also vor ihrem Tode noch einiges Material zum ferneren Wachstum des Stengels. Dadurch wird den jüngern Stammtheilen die möglichst grösste Chance gegeben, auch auf einem von der Keimstelle entfernteren Terrain kreisförmige Bewegungen auszuführen und die hier vorhandenen Nährrpflanzen zu befallen.

Steht in dem auf diese Weise vergrösserten Nutationsbereiche der jungen *Cuscuta* eine geeignete Nährrpflanze, so wird diese in Folge der gehemmten kreisenden Bewegung umschlungen. Dabei setzt sich der Parasit mit dem Nährgewächs durch besondere Saugorgane, die Haustorien ( $h\ h' h'' h'''$  in Fig. 3) in Verbindung und mittelst dieser werden dem Wirthe die für eine ausgiebige Entwicklung des Schmarotzers nöthigen Nährstoffe entzogen. Ist die Haustorialbildung dann an einzelnen *Cuscuta*windungen einmal erfolgt, so wird der keimende Parasit zu weiterem Wachstum befähigt.

Das Umschlingen der Nährrpflanze erfolgt gewöhnlich in einer der Nutationsbewegung entsprechenden Richtung. Es werden (im botanischen Sinne linksläufige — im Sinne der Mechanik rechtsläufige) Spiralwindungen um den Stengel (oder Blattstiel) der Nährrpflanze gelegt. Das schliesst indessen nicht aus, dass — allerdings in seltenen Fällen — ein Umwinden auch in umgekehrter Richtung eintritt. *Cuscuta glomerata* sah ich einige Male — freilich unter tausend Fällen selten genug — die Windungen in umgekehrter Richtung ansteigen, doch immer nur einige wenige Umläufe in solch umgekehrtem Sinne verlaufen.

Bei dem ersten Anlegen der jungen Schmarotzerpflanze beobachtet man, dass diese gewöhnlich 3—5 enge Windungen um den Nährstengel und an diesen, an der Kontaktstelle mit dem letzteren, die ersten Haustorien entwickelt. Dann zieht die junge *Cuscuta* ihr Nährstoffmaterial aus ihren älteren und nun rasch absterbenden Theilen in die erwähnten engen Windungen, um es gelegentlich der Haustorialbildung zu benutzen. Die Gesammthätigkeit der jungen Pflanze concentrirt sich nun auf die Bildung dieser ersten Saugorgane, von deren Vollendung ihre Existenz abhängt. Erst nach Beendigung der ersten Haustorialbildung wächst der fadenförmige Stengel weiter und zwar von jetzt ab auf Kosten der Nährstoffe des Wirthes. Die nächstfolgenden Windungen legen sich aber nicht so dicht an den Stengel der Nährrpflanze an, sondern werden lose und bilden keine Haustorien. Der junge Schmarotzer sucht nun rascher nach höher liegenden, jüngeren, für die Ernährung vorzugsweise geeigneten Theilen des Wirthes vorzudringen. Noch während dieses geschieht, erfolgen aber erneute enge Windungen, verbunden mit Haustorialbildung, und diesen engen Windungen folgen dann wieder lose Spiralen. Hat sich der Parasit auf solche Art erst einmal an mehreren Stellen seines Wirthes befestigt, so schreitet sein Wachstum und besonders die Ausbildung seiner vegetativen Stammtheile im Gegensatz zu früher ausserordentlich rasch voran. An die höheren Partien seiner Nährrpflanze gelangt, erzeugt der Schmarotzer, entsprechend seinem losen und festen Winden, Haustorien; er leitet aber

auch eine Seitenverzweigung ein und sendet aus der Achsel seiner schuppenförmigen Blattorgane Seitensprosse, welche sich dem Stengel gleich verhalten. Durch das Weiterwachsen und die Wiederholung der Seitensprossbildungen wird das Nährgewächs alsbald vom Schmarotzer überwuchert (Fig. 1 A und 1 B) und mehr und mehr seiner eigenen Bildungsprodukte beraubt. Selbstverständlich wird die Wirthpflanze hiebei in der Entwicklung empfindlich geschädigt und dies in um so höherem Grade, je früher die aufsprössende Nährpflanze vom Schmarotzer befallen wird. Bei den von *Cuscuta glomerata* befallenen Compositen wird in der Regel die Blütenbildung unterdrückt, wenn die Nährpflanze vor der Bildung der Inflorescenzen die Invasion des Schmarotzers erduldet. Geschieht letzteres an ganz jungen, eben erst aufschliessenden Nährstengeln, so unterbleibt eine weitere Entwicklung fast ganz oder total; die Nährpflanze geht ein und der Schmarotzer muss auf einen Nachbar flüchten, um sich selbst vor Untergang zu retten. In der That geschieht dies bei *Cuscuta glomerata* in derselben Weise, wie bei der Klee- und Flachsseide (*Cusc. Epithymum* und *C. Epilinum*). Ermöglicht wird ein derartiges Weitergreifen der Schmarotzerpflanze dadurch, dass die zahlreichen Enden der an den obern Zweigen des Wirthes (Fig. 1 A, die obern Theile des Habitusbildes) frei wachsenden Sprosse des Parasiten ähnlich dem Keimling nütren und so die ihnen in den Weg tretenden Gegenstände umschlingen. Besonders günstig liegen für den Schmarotzer die Verhältnisse, wenn er in Kulturen (bei Lein, Klee, Luzerne,) oder in dichten Beständen der wildwachsenden Nährpflanze (bei Compositen für *Cuscuta glomerata*) auftritt. „Der dichte Stand der ihm zusagenden Nährpflanzen erleichtert es ihm ausserordentlich, sich von den obern Theilen einer befallenen Pflanze nach denen einer benachbarten zu begeben. Bei der Möglichkeit, sich auf diese Art rasch an vielen Stellen seines oder seiner Wirthes zu befestigen, steht ihm alles für seine üppige Entwicklung nothwendige Nährstoffmaterial zu Gebote; er breitet sich in Folge dessen rapid aus. So langsam er in den ersten Stadien wächst, so schnell geht es jetzt vorwärts. Von der zuerst befallenen Pflanze ausgehend, schreitet er radial nach weiteren vor, überdeckt und umstrickt diese. Auf diese Art entstehen die sich stets vergrössernden Seideheerde, an welchen im spätern Entwicklungsstadium die Blüten- und Fruchtbildung beginnt.“ (Fig. 1 A & B).

Häufig benützen die Cuscuten auch solche Pflanzen, die ihnen eigentlich wenig zusagen, als Uebergangsstation zu bevorzugteren, welche ferne stehen, um diese letzteren trotz der Entfernung erreichen zu können. So ist bei *Cuscuta Epithymum* (Kleeseide) längst bekannt, dass sie gelegentlich Unkräuter, wie Schachtelhalme, Grässer und Brennesseln vorübergehend oder — wenn keine besseren Wirthpflanzen für sie in der Nähe zu haben sind — auch bleibend benützt. Im botanischen Garten in Zürich sah ich *Cuscuta glomerata* in solcher Weise von einer Sauerklee-Art (*Oxalis stricta*) Gebrauch machen. Wenn die auf solche Weise befallenen, dem Schmarotzer aber wenig zusagenden Nährpflanzen die einzigen ihm zur Disposition stehenden Wirthes sind, so schränkt der Parasit seine vegetative Entwicklung ein und beginnt, ohne

sich sehr bemerkbar zu machen, frühzeitig mit der Blüten- und Fruchtbildung. Tote Stützen anorganischen wie organischen Materials umschlingt die keimende *Cuscuta* nicht. Erst wenn sie durch Ansaugung an einen passenden Nährstengel ihre Existenz gesichert hat, werden auch derartige Körper von ihr umwunden. Die weiterwachsenden, toten Stützen umwundenen Sprosstheile des bereits erstarkten Parasiten entwickeln an diesen sogar Haustorien, die bei der Untauglichkeit der betreffenden Körper natürlich nicht ausgebildet werden können und ihren physiologischen Zweck verfehlen müssen.

Sehr charakteristisch ist für die Cuscuten die Art und Weise, in welcher sie sich an ihren Wirthen hinaufwinden. *Cuscuta glomerata* schlingt sich (ähnlich wie *Cusc. Epithymum* und *C. Epilinum*) abwechselnd fest und lose um den Nährstengel und sendet von den engen Windungen aus Haustorien in ihn. (Fig. 1 A, 1 B, Fig. 2). Das lose Winden ist auf die gehemmte kreisende Bewegung (Nutation) der Sprossspitze des Schmarotzers zurückzuführen, während das feste Winden einer an den betreffenden Stammtheilen der *Cuscuta* sich geltend machenden Reizbarkeit zuzuschreiben ist. Die festen Windungen sind allein geeignet, Haustorien zu bilden; denn das Eindringen der Saugorgane in das Gewebe eines unverletzten Nährstengels erfolgt mit einer gewissen Gewalt und unter Geltendmachung von Druck und Gegendruck zwischen Nährstengel einer- und Parasitwindung anderseits. Wenn daher die engen, mit Haustorien sich ausstattenden Windungen des *Cuscuta*-Stengels beim Vorstoss der Saugorgane nicht dem Gegendruck des Nährstengels weichen sollen, so müssen sich diese Haustorialwindungen fest an den Nährstengel anschliessen, und diese Festigkeit wird eben nur durch das charakteristische enge Winden der Stammtheile des Parasiten erzielt, ähnlich wie das feste Winden der Ranken mancher assimilirender Gewächse.

Jene sich durch Bildung von engen und festen Windungen manifestirende Reizbarkeit des fortwachsenden *Cuscuta*-Stengels ist keine continuirliche, sondern eine intermittirende. Sind vom jungen Stammtheil einige enge, feste Windungen gebildet worden, so erlischt die Reizbarkeit für einige Zeit; es bilden sich dann einige lose Windungen, bis sich das Bedürfniss nach erneuter Haustorialbildung im Wiedererwachen der Reizbarkeit des fortwachsenden Stengels geltend macht. An jungen *Cuscuta*-Pflanzen sind die engen Haustorialwindungen zahlreicher, der Reizbarkeitszustand kehrt schneller wieder, als bei älteren Pflanzen, wo die entsprechenden Windungen der jeweiligen Reizperiode sich vermindern und die losen Stammtheile dominiren (vergl. den obern Theil des Habitusbildes in Fig. 1 A mit der jüngeren *Cuscuta* in Fig. 1 B, wo unten sogar 7 enge Windungen aufeinanderfolgen, in der Mitte 5 und oben 6 feste Spiralen den Nährstengel umspinnen, während in Fig. 1 A oben die engen Windungen oft bloss 2 oder 3 unmittelbar aufeinanderfolgende enge Umläufe zählen). Das Licht bewirkt keine Krümmungen der Schmarotzerpflanze.

„Wird während der jeweiligen Reizbarkeitsperiode der *Cuscuta*-Stämme seitens dieser die übliche Zahl der engen Schlingen um einen Nährstengel nicht vollendet und gelangt, wie das vorkommt, der betreffende Spross

nach ein- oder zweimaligem Umwinden nach einer benachbarten Stammartie seines Wirthes, um hier die noch fehlenden Windungen anzulegen, so zeigt das Uebergangsstück in Folge der auf dasselbe ausgeübten Reize die Anlage von Haustorien. Diese können, da sie nicht am Nährstamm liegen, nur steril ausgebildet werden; sie erscheinen in Gestalt warzenförmiger, mehr oder minder spitzer Höcker an derjenigen Seite des Cuscutastammes, welche früher nach der Stütze zugekehrt und hier äusseren Reizen ausgesetzt war.“ Ebenso werden gelegentlich — beim Uebergang von der einen Reizbarkeitsperiode zur andern, also während des losen Schlingens — nicht selten Haustorialbildungen beobachtet, doch sind dies ausnahmsweise Erscheinungen.

Wenn junge Triebe von der lebenden *Cuscuta* abgeschnitten oder abgerissen werden, so vermögen dieselben — auf feuchter Erde liegend — einige Zeit zu nutiren und allfällig im Bereich der Nutationsbewegungen liegende Nährpflanzen zu befallen unter ähnlichen Erscheinungen, wie bei Keimpflanzen von *Cuscuta*. Aeltere abgerissene Cuscutastücke vermögen unter gleichen Umständen nicht zu nutiren; dagegen entwickeln sie in solchen Fällen meist aus den Achseln ihrer schuppenartigen Blätter sehr dünne Seitentriebe, welche nutiren und geeignete Nährpflanzen zu umspinnen vermögen. Solche abgerissene, ältere oder jüngere Cuscutastücke verhalten sich also in allen Fällen wie künstliche Keimpflanzen — was bei Versuchen, den Parasiten durch Ausjäten auszurotten — wohl zu beachten ist.

Die normale Seitenverzweigung findet aus den Achseln der kleinen verkümmerten Schüppchenblätter statt, woselbst in der Regel nicht etwa bloss eine, sondern mehrere Sprossknospen vorhanden sind, von welch letztern gewöhnlich zwei zu vegetativen Stammtheilen (Seitenzweigen) auswachsen, während die übrigen Knospen derselben Gruppe längere Zeit unentwickelt bleiben, um entweder bei Verletzungen der Pflanze hervorzutreten oder später in die Bildung von Blütenständen überzugehen, (vergl. das Sprosssystem bei *sg* in Fig. 1 A, oberer Theil).

Ausser dieser normalen Verzweigung beobachtet man bei den *Cuscuten* eine sehr häufige Adventivsprossbildung, wobei an bestgenährten Stammtheilen, also an den Haustorialwindungen, da wo der Parasit mit seiner Nährpflanze in unmittelbarem Contact steht, endogene Sprosse, also im Innern der Cuscutarinde entstehende Sprossanlagen, gebildet werden. Diese Adventivsprosse durchbrechen ähnlich wie die Nebenwurzeln der Gefässpflanzen die Rinde des Mutterorganes und entwickeln sich entweder zu Blütenständen oder, wenn die Gesamtpflanze verletzt wurde, zu vegetativen Trieben. In Fig. 1 A zeigt unten am Nährstengel bei *a* ein bloss aus 3 Haustorial-Windungen bestehendes Cuscutastück eine Unzahl von Adventivblüthensprossen, die — rechts und links aus dem fest an den Nährstengel geklammerten Stengelstück hervorsprossend — in einer Doppelspirale dem Cuscutastengel folgen und diesen theilweise sogar unseren Blicken entziehen. Diese luxuriöse Adventivsprossbildung an dem blassgelben bis orangegelben Stengel von *Cuscuta glomerata* ist, nach der Monographie Engelmann's zu schliessen, ein charakteristisches Merkmal dieser Species. In der That scheint *Cuscuta*

*glomerata* ihre Blütenstände vorwiegend auf dem Wege der Adventivsprossbildung hervorzubringen (vergl. Fig. 1 A und Fig. 2). Häufig entwickeln sich die in den Haustorialwindungen ungeheuer zahlreich angelegten Adventivsprosse nicht weiter als bis zur Bildung kleiner Höcker, die an den betreffenden Stellen etwas über die Stengelfragmente der *Cuscuta* hinausragen (da in Fig. 1 A). Sie finden sich an den engen festen Windungen so zahlreich, dass wir sie auf dem Längsschnitt des Cuscutastengels jeweilen regelmässig in der Rinde zwischen je zwei auf einander folgenden Haustorien antreffen und zwar häufig paarweise beisammen liegend, wie dies bei *da da* in Fig. 3 zu sehen ist.

Interessant ist weiterhin die Thatsache, dass die *Cuscuten* sich auf ihren eigenen Zweigen anzusaugen vermögen (*ss* in Fig. 1 A, oben). Bei älteren Pflanzen mit wirt durch einander gewachsenen Stengeln und Zweigen findet man nicht selten, dass sich jüngere Sprosse während der Periode ihrer Reizbarkeit dicht um ältere Axentheile winden und in letztere hinein Haustorien treiben, ohne Zweifel auch Nährstoffe aus ihnen entnehmen, was für das Fortkommen und Umsichgreifen einer *Cuscuta*-Colonie ganz gewiss begünstigend wirkt. In bedeutend schwächerem Grade, als die Pflanze mit ihren jüngeren Stammtheilen weiterwächst, stirbt ihr ältester, hinterer Theil ab. Die von ihr durch die Haustorien aus den Nährpflanzen aufgenommenen organischen Substanzen sind in fortwährender Wanderung begriffen; ältere, absterbende Theile geben die weiterhin brauchbaren Zellinhalts-Bestandtheile an die jüngeren, sich weiter entwickelnden Organe ab. Bei dem Absterbeprocess gehen also auch hier möglichst wenig brauchbare Substanzen für die Gesamtöconomie der Schmarotzerpflanze verloren.

Die *Cuscuten* verdanken ihre parasitische Lebensweise, welche sie fast ganz von den Schwankungen in den atmosphärischen und mineralischen Nährstoffen unabhängig macht, den merkwürdigen Saugorganen, den **Haustorien**, welche sie als metamorphosirte Wurzeln in ähnlicher Weise in die Stengel ihrer Nährpflanzen treiben, wie die assimilirenden Pflanzen ihre Erdwurzeln in das mineralische Substrat absenden, um hier das für ihr Leben so nothwendige Wasser und die in diesem gelösten unorganischen Substanzen aufzunehmen und in die oberirdischen, assimilirenden Organe abzugeben. Die Haustorien der *Cuscuten* beanspruchen daher beim Physiologen ein nicht geringeres Interesse, als die Erdwurzeln der assimilirenden Pflanzen. Ihre Morphologie ergibt sich am besten aus der Entwicklungsgeschichte und ihre physiologische Bedeutung hinwieder wird erst verständlich durch die richtige morphologische Erkenntniss.

Ehe wir an die Besprechung der Haustorien herantreten, haben wir erst das Nothwendigste über den anatomischen Aufbau des Stengels mitzutheilen. In seiner grössten Ausdehnung ist der *Cuscuta*-Stengel cylindrisch, nur bei den fest am Nährstengel anliegenden Haustorialwindungen erscheint er etwas unregelmässig, meist in der Richtung des Radius vom Nährstengel-Querschnitt zusammengedrückt. Seine Dicke schwankt bei *Cuscuta glomerata* zwischen den Durchmesser der 4 Saiten einer Violine; die meisten Stengel einer gutgenährten Pflanze unserer Art haben den Durchmesser einer D-Saite (vergl. Fig. 1 A und 1 B).

Die peripherische Zellschichte des Stengels ist die relativ kleinzellige Epidermis (**e e** Fig. 3), in welcher nur höchst selten Spaltöffnungen angetroffen werden. Unter der Epidermis folgt das unregelmässige parenchymatische Rindengewebe (**R R** Fig. 3), welches aus ungefähr 5—7 concentrischen Schichten unregelmässiger Parenchymzellen besteht. Letztere enthalten bei *Cuscuta glomerata* meist kleine orangefelbe Körner im Zellinhalt; oft sind die sämtlichen Parenchymzellen auch reichlich mit Stärkekörnern angefüllt. An ausgewachsenen Pflanzen schimmern die Membranen der Rindenparenchymzellen gelblich. Dadurch und durch die Anwesenheit der orangefelben Körner erhält der ganze Stengel eine zwischen Blassgelb und Orangeroth schwankende Farbe. Innerhalb der Rinde folgen mehrere, meist 5, 6 oder 7 in einen Kreis geordnete Gefässbündel (**g** in Fig. 3), bestehend aus je einem Grüppchen von Ring-, Spiral- und Netzgefässen, die wir im Längsschnitt des Cuscutastengels leicht wiederfinden. Der Querschnitt (links unten bei Fig. 3) zeigt uns aber auch, dass zu jeder Gefässgruppe einige dünnwandige Bast-Elemente (**b b**) gehören, welche uns im Längsschnitte leicht entgegen. Nur selten findet sich in diesem Weichbast eine oder ein paar dickwandige, langgestreckte Faserzellen. Die sämtlichen Gefäss- und Bastbündel verschmelzen aber auf dem Querschnitt niemals zu einem geschlossenen Ring; es findet sich auch niemals ein Cambiumring, selbstverständlich fehlt auch ein sekundärer Holzring. Dagegen ist das centrale Mark (**M** Fig. 3) ziemlich stark entwickelt; seine Zellen sind wie diejenigen der Rinde häufig mit gelben Körnern und mit Stärke erfüllt. Eine weitere Differenzierung als die hier beschriebene, findet im Stengel von *Cuscuta glomerata* nicht statt. Es ergibt sich also, dass der Parasit im Vergleich zu den assimilirenden Dicotyledonen puncto Gewebebildung eine rückschreitende Metamorphose erlitten hat. Es finden sich nur die für das parasitische Leben unbedingt nothwendigen Gewebe-Elemente im Stengel.

Wenn schon die Entwicklungs-Geschichte des Cuscutastengels und die Anatomie des erwachsenen Stammes unseres Parasiten unzweideutig eine rückschreitende Metamorphose erkennen lassen, so gilt noch in viel höherem Masse von den in Haustorien verwandelten Saugwurzeln, die bei den Cuscuteen einen grossen Theil der Merkmale echter Nebenwurzeln eingebüsst haben. Wenn Dr. Koch in seiner klassischen Abhandlung über die Klee- und Flachsseide, gestützt auf seine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, zu dem Schlusse kommt, dass die Haustorien von *Cuscuta* nicht mit den Wurzelorganen höherer Gewächse zu vergleichen seien, so können wir seiner Auffassung nicht zustimmen. Einmal entstehen die Haustorien (**h h' h'' h'''** Fig. 3) der Cuscuten, wie Koch und andere gezeigt haben, im Innern des Cuscutastengels und zwar nicht etwa aus peripherischen, sondern mehr oder weniger tief unter der Epidermis gelegenen Rindenparenchymsschichten. Sie sind also endogene Gebilde, wie die Nebenwurzeln aller höhern Gewächse. Sodann ist der Mangel einer Wurzelhaube keineswegs ein Criterium gegen den Wurzelcharakter, weil ja manche Beispiele bekannt sind, wo dieses allerdings sehr charakteristische Organ notorischen Wurzeln fehlt. Endlich gibt der Umstand,

dass die Haustorien bei der Klee- und Flachsseide zumeist auf Neubildungen in der zweiten Schichte des Rindenparenchyms, viel weniger aber auf sekundäre Neubildungen in tiefer liegenden, dem Fibrovasalkörper näher gelegenen Rindenschichten zurückzuführen sind, kein durchschlagendes Argument gegen die Annahme ihres Wurzelcharakters; denn bei den Cuscuten ist die Grenze zwischen den Elementen des Fibrovasalkörpers einer- und dem Rindenkörper andererseits sehr schwer oder unmöglich ausfindig zu machen, da der Basttheil verkümmert erscheint und von einer Pleromscheide keine Spur, von Pericambium, aus welchem alle Nebenwurzeln entstehen sollen, ebenso wenig wahrzunehmen ist. Das Pericambium, die eigentliche Geburtsstätte aller echten Nebenwurzeln ist als solches bei keiner *Cuscuta*-Art zu erkennen, sondern wird ohne Zweifel repräsentirt durch die innersten Rindenzellen, welche den Fibrovasalkörper umgeben. Dass nun aber die Haustorien nicht ausschliesslich auf die innersten Rindenschichten zurückgeführt werden können, sondern zum grössten und wichtigsten Theil aus mittleren Rindenzellen hervorgehen, das alles beweist noch keineswegs, dass sie nicht in die Kategorie von Wurzeln gehören, dass sie also etwas von Nebenwurzeln total Verschiedenes seien; denn bei manchen Pflanzen entstehen, wie Nägeli und Leitgeb („Entstehung und Wachsthum der Wurzeln“) und Andere gezeigt haben, die Nebenwurzeln nicht ausschliesslich aus Derivaten von Pericambiumzellen, sondern in manchen Fällen werden zur Bildung der Wurzelhaube auch innere Rindenparenchymsschichten in Mitleidenschaft gezogen. Bei *Cuscuta* ist eine Wurzelhaube aber gar nicht nöthig und wenn diese somit eliminirt wurde und das Vorhandensein eines „bedeckten Vegetationspunktes“ nicht constatirbar ist, so beweist das Alles noch sehr wenig, oder gar nichts gegen den Wurzelcharakter der Haustorien. Im Gegentheil: gerade der Ort ihrer Entstehung, das Vermögen, in fremde Körper einzudringen und die physiologische Leistungsfähigkeit der wie Pilzfäden in die Gewebe der Nährpflanze eindringenden Haustorial-Initialen (**i i i** Fig. 3), die, wie Wurzelhaare in der Erde, hier aus dem lebendigen Substrat flüssige Nährstoffe aufsaugen — alles das spricht für den unverkennbaren Wurzelcharakter der Haustorien.

Allerdings ist das typische, morphologisch fast untrügliche Merkmal jeder echten Wurzel hier stark verwischt; das kann uns aber bei einem Parasiten nicht in Staunen versetzen. Alle echten Schmarotzer höherer Pflanzenfamilien haben in ihrer morphologischen Ausstattung grosse Modificationen erlitten. Und gerade von den Wurzel-Organen durfte dies zum Voraus in erhöhtem Masse erwartet werden.

Die Entwicklung der Haustorien beginnt in dem der Nährpflanze dicht anliegenden Cuscutastengel, wie bereits oben bemerkt, in den etliche Zelllagen unter der Epidermis liegenden Rindenzellen, woselbst eine beschleunigte Zelltheilung und ein rascheres Wachsthum erfolgt. An der den Nährstengel berührenden Peripherie des Cuscutastengels macht sich die Entstehung eines Haustoriums zunächst durch die Bildung eines Ringwalles geltend, in dessen Mitte die Epidermiszellen zunächst unverändert bleiben, während sie im Bereiche des Ringwalles sich radial verlängern

und dadurch über die ausserhalb des Ringwalles liegenden Epidermispartien nach Aussen vorragen. An diesem Wachstumsprocess nehmen dann auch die unmittelbar unter den gestreckten Epidermiszellen liegenden Rindenzellen theil; es treten nun in den beiderlei, radial gegen die Nährpflanze hin verlängerten Zellen tangentielle Theilwände auf; die Zellen vermehren sich also im Bereiche des Ringwalles. Dieser letztere wird zur Ansatzfläche des Haustoriums (**s s** beim Haustorium **h<sup>4</sup>** in Fig. 3). Ist die Ansatzfläche, welche also das Produkt einer Umbildung aus Epidermis und zunächst liegenden Rindenzellen darstellt, ausgebildet, so treten nun weitere rasche Zelltheilungen in jenen tiefer liegenden Rindenpartien ein, wo die erste Anlage des Haustoriums begonnen hat. Das fortschreitende Wachstum dieser neugebildeten Zellen in tieferen Rindenlagen führt zur Bildung eines Zellkörpers, welcher in Gestalt eines abgestutzten Kegels mitten aus der Ansatzfläche des Haustoriums durch die äusseren Rindenschichten und die Epidermis des Cuscutastengels gegen die Peripherie des Nährstengels hervorquillt. Dabei verhält sich namentlich eine die Scheitelfläche des abgestutzten Kegels einnehmende Zellschicht sehr auffallend: die Zellen stehen dichtgedrängt, stabförmig verlängert und reichlich mit Protoplasma erfüllt, senkrecht auf der Scheitelfläche des genannten Kegels und stellen den wichtigsten Theil des Haustorialkernes dar. Koch hat sie passend mit dem Ausdruck Initialen belegt. (Wir treffen sie in veränderter Form am ausgewachsenen Haustorium als die am tiefsten in die Gewebe der Nährpflanze eindringenden Gebilde, **iii** in Fig. 3). Diese Haustorial-Initialen dringen gewaltsam nicht nur durch die über ihnen liegenden Rinden- und Epidermis-Partien des Cuscutastengels, sondern weiter wachsend macht das Haustorium nun seinen Vorstoss ins Innere der Nährpflanze. Zunächst wird die Epidermis und dann die nächstliegende Parenchym-Rinde des Nährstengels durchbrochen, wobei abgestorbene Fetzen der vom Haustorium gewaltsam durchbrochenen Cuscuta-Rinde und ihrer Epidermis mitgerissen werden ins Innere der Wirthpflanze. Sobald das Haustorium in die äusseren Gewebe der Nährpflanze eingetreten ist, beginnen die bisher dicht beisammliegenden, pallisadenförmig angeordneten Initialen ein selbständiges Wachstum. Der Zusammenhang zwischen den benachbarten Initialen wird gelockert; letztere weichen, weiter wachsend und keulenförmig anschwellend, aus einander und wachsen, jede selbständig für sich, nach allen Richtungen divergirend, wie Pilzfäden in das tiefer liegende secundäre Rindengewebe des Nährstengels hinein. Damit ist aber die Entwicklung des Haustoriums noch keineswegs abgeschlossen. Da die Cuscutapflanze ihre sämtlichen Nährstoffe aus der Wirthpflanze zu beziehen angewiesen ist, so ergibt sich für die Haustorialbildung die Nothwendigkeit, in allen denjenigen Geweben der Nährpflanze zu wuchern, welche das zum Gedeihen des Schmarotzers nothwendige Material enthalten. Das bekanntlich der Weichbast vorzüglich der Leitung der Eiweissstoffe dient, so kann es nicht befremden, wenn die Haustorien der Cuscuten sich gewöhnt haben, ihre Initialen vorzüglich in diese Elemente des Nährstengels abzusenden. In der That sehen wir auf dem in Fig. 3 dargestellten Stengel-Querschnitt von *Solidago*

*Mühlenbergii* bei sämtlichen 7 Haustorien (**h' h'' h''' h''''** und **h**) die Initialen **iii** vorzüglich im Körper des Weichbastes, also zwischen dem Holzring und dem Kreis dickwandiger (hier roth gefärbter) Bastbündel wuchern. Nur beim Haustorium **h<sup>1</sup>** und **h<sup>5</sup>** (Fig. 3) hat sich an der peripherischen Seite eines dickwandigen Bastbündels ein Büschel von Haustorial-Initialen gestaut und ist eine kleine Anzahl der letzteren, auf der Aussenseite jenes Bastbündels weiter wachsend, auf eine kleine Strecke mit der grünen parenchymatischen primären Rinde des Nährstengels in Contact geblieben. Aber auch in diesen Fällen endigen die Haustorial-Initialen mit ihren keulenartig abgestumpften Spitzen im Weichbast des Wirthes.

Der in Fig. 3 dargestellte Querschnitt durch den Stengel von *Solidago Mühlenbergii* kann zugleich bei der Demonstration des typischen Dicotylen-Stengels gute Dienste leisten; denn er zeigt im Wesentlichen alle anatomischen Theile eines gut entwickelten Stammes dieser Pflanzenklasse: im Centrum das solide parenchymatische Mark **M**, letzteres peripherisch abgegrenzt durch die Primordialgefässe **PG**, welche in ihrer Gesamtheit die Markscheide oder Markkrone bilden. Daran schliesst sich nach Aussen der secundäre Xylemtheil, der Holzring **H** mit den eingestreuten secundären (porösen) Gefässen. Der Holzring hinwieder wird umgeben von einer äusserst dünnen Schichte zarter Cambiumzellen **C**, die in ihrer Gesamtheit den sogen. Verdickungsring (Cambiumring) bilden. Ausserhalb des letzteren folgt der zartwandige Weichbast **w** und an der peripherischen Seite desselben die dickwandigen Bastbündel **d**, welche wir vor Anfertigung unserer Figur durch Anilin roth gefärbt und in dieser künstlichen Färbung dargestellt haben, um den ganzen Kreis der Bastelemente stärker aus dem Gesamtbild herauszuheben. (In natürlichem Zustand erscheinen bekanntlich die dickwandigen Bastbündel durchaus farblos, auf dem Querschnitt stark lichtbrechend). Ausserhalb des Bastringes (**w & d**) folgt die grüne primäre Rinde, aus Parenchymzellen und Collenchymgewebe bestehend (**pr**). Das Ganze wird durch die dicht gefügte Epidermis abgeschlossen.

Die Haustorial-Initialen **iii** erscheinen in unserer Figur wie die Haare eines senkrecht und steif auf den Holzkörper der Nährpflanze (**H H** Fig. 3) gepressten Pinsels nach allen Richtungen in den Weichbastelementen ausgebreitet. Die Haustorien bestehen, soweit sie sich im Nährstengel befinden, aus langgestreckten, schlauchförmigen Zellen, die mit ihren abgestumpften Scheiteln im Nährgewebe weiterwachsen und bei dieser Gelegenheit von Zeit zu Zeit Querwände einschieben. Sie verhalten sich also in der That wie die in ein Substrat eindringenden Mycelfäden eines Pilzes; aber in vielen Fällen bilden die inneren, der Achse des Haustoriums angehörenden Zellreihen charakteristische, ring- und netzförmige Membranverdickungen, wodurch das Saugorgan mit ganz normalen Gefässsträngen ausgestattet wird.

Ganz so, wie die peripherischen Haustorial-Initialen — im Weichbastgewebe des Wirthes angekommen — sich nach allen Richtungen aus einander entfernen, ganz so divergiren auch die in der Axe des Haustoriums gelegenen Spiral- und Netzgefässe nach verschiedenen Richtungen, um sich, wie jene ersteren

theils im Weichbast der Nährpflanze zu zerstreuen, theils an die jungen secundären Gefässe an der Peripherie des Holzcylinders **H H** anzulehnen. Diese Erscheinung gewährt namentlich dort, wo die Gefässe des Schmarotzers sich an die senkrecht aus dem Nährstengel aufsteigenden Holzgefässe des Wirthes anlegen und somit beiderlei Gefässe in direkte Communication gerathen, wie dies an mehreren Stellen unserer Hauptfigur deutlich zur Ansicht gelangt, ein besonderes Interesse. Das Saugorgan des Schmarotzers trinkt sozusagen mit seinen Gefässen in vollen Zügen aus dem wässerigen Saftstrom, welcher an der Peripherie des jungen Holzcylinders sich lebhaft durch die jungen Gefässe von den Wurzeln der Nährpflanze aufwärts durch den Stengel bewegt, indess die im Weichbast verbreiteten Haustorial-Initialen andererseits mehr das Aufsaugen „plastischer“ Nährstoffe aus den entsprechenden Geweben des Wirthes besorgen. Man sieht, dass die Anpassung des Schmarotzers an seine Nährpflanzen durch die fast wunderbar zu nennende Ausbildung des Haustoriums eine vollkommene genannt zu werden verdient; denn durch jene Spiral- und Netzgefässe der Saugwurzel ist zwischen dem Gefässsystem des Cuscutastengels und demjenigen der Nährpflanze eine direkte Verbindung hergestellt, ähnlich wie zwischen Stamm und Zweigen derselben Pflanze. Ja, bei *Cuscuta glomerata* existirt sogar eine Communication zwischen dem Bastkörper des Schmarotzers einer- und dem Weichbast der Nährpflanze andererseits, indem sich bei genauer Untersuchung herausstellt, dass sich auch notorische Bastelemente längs der Gefässe des Haustoriums hinziehen und unmerklich in die entsprechenden Elemente des Parasitenstammes übergehen.

Je nach der stärkern oder schwächeren Ausbildung der primären Rinde, des dickwandigen Bastes, des Weichbastes und des Holz- und Gefässkörpers der verschiedenen Nährpflanzen, welche von Cuscuten befallen werden, je nachdem die Nährpflanze in ganz jungem Stadium oder erst in späterer Zeit, da die Gewebearbeitung mehr oder weniger vollendet ist, die Invasion des Parasiten erduldet, zeigen die Haustorien bei ihrem Weg in die Gewebe der Wirthspflanze mannigfaltige Abweichungen. Einige derselben mögen hier berührt werden:

Wird der Stengel von *Solidago Mühlenbergii* in jugendlichem Zustande von *Cuscuta glomerata* befallen, so dringen die Haustorial-Initialen (wie dies in Fig. 3 dargestellt ist) meist zwischen den dickwandigen Bastbündeln hindurch bis an die Peripherie des geschlossenen Holzcylinders vor. Steht in solchen Fällen ein dickwandiges breites Bastbündel dem Haustorialkerne hindernd im Wege, so weichen die Initialen des letztern bald nach Rechts, bald nach Links, oder nach beiden Seiten zugleich auseinander und umgehen die dickwandigen Bastbündel derart, dass sie schliesslich ebenfalls zwischen denselben hindurch in den Weichbast und zum Holzkörper gelangen, was in unserer Fig. 3 ebenfalls dargestellt ist. Ist dagegen der Stengel von *Solidago Mühlenbergii* schon sehr weit entwickelt, ehe er von der *Cuscuta* befallen wird, sind also seine Rinden- und Bastgewebe schon mehr oder weniger ausgebildet, so vermögen die Haustorien den Bastkörper nicht mehr anzugreifen und die Initialen dringen in solchen

Fällen bloss bis zur Pleromscheide vor, ohne diese zu forciren. Dagegen weichen sie hier nach allen Richtungen im grünen Parenchymgewebe der primären Rinde auseinander, diese möglichst vollständig ausaugend. Aehnliches beobachtete ich auf Querschnitten des Stengels von *Aster bessarabicus*, wo die dickwandigen Bastzellen tangential verbreiterte Bündel darstellen, welche die zarten Haustorial-Initialen von *Cuscuta glomerata* nicht zu durchwachsen vermögen, sofern diese Bastbündel bereits stark verdickte Membranen besitzen. In solchen Fällen dringt dann das Haustorium bloss bis zur innersten Zellschichte der primären Rinde vor und wuchert dann ausschliesslich in der letzteren, dieselbe oft wulstartig auftreibend. Bei *Eupatorium verticillatum*, dessen untere Stengeltheile sehr spät (kurz vor der Blüthezeit dieser Pflanze) von *Cuscuta glomerata* befallen wurden, sah ich im Querschnitt des Nährstengels die Haustorien fast regelmässig sich zwischen den nahe beisammen liegenden dickwandigen Bastbündeln durchdrängen, wobei sie eine enge Einschnürung erlitten, um sodann — im Weichbast angelangt — die Initialen nach allen Richtungen auszubreiten und Spiral- und Netzgefässe bis zur Peripherie des Holzkörpers vorzuschieben.

Aus der meisterhaften Darstellung europäischer Cuscuten von Dr. Koch geht hervor, dass bei der Kleeseide (*Cuscuta Epithimum*) die Haustorial-Initialen gelegentlich auch dickwandige Bastbündel des Kleestengels zu durchdringen vermögen, um bis zum Weichbast und Gefässkörper der Nährpflanze vorzudringen. Meistens aber umspinnen die auseinander weichenden Initialen dort die isolirt liegenden Fibrovasalbündel derart, dass sie den dickwandigen Bastkörper nicht zu durchbrechen gezwungen sind, um zum Weichbast und Holztheil des Gefässbündels zu gelangen. Ja, die Initialen der Kleeseide-Haustorien dringen sogar, die jungen Gefässbündel des Kleestengels umspinnend, bis zum Markkörper vor, dort die lebendigen Parenchymzellen durchwachsend, ohne dieselben zu tödten. In der centralen Markhöhle des Kleestengels angekommen, sistiren die Haustorial-Initialen ihr Wachsthum, schwellen manchmal blasenförmig an und sterben dann — der Peripherie der Markhöhle anliegend — ab.

Es gibt somit kein anatomisches Element einer der besprochenen Dicotyledonen-Pflanzen, welches nicht von den Initialen der *Cuscuta*-Haustorien durchdrungen werden könnte. Diese wunderlichen Organe besitzen also, wie die Mycelfäden der Pilze, die Fähigkeit, ältere und stärkere Membranen der Nährpflanze aufzulösen und Löcher zu bilden in lebendige Zellen, welche ihnen Nährstoffe abzugeben im Stande sind. Vom physiologischen Standpunkt rechtfertigt sich also der von einigen Autoren vorgeschlagene Ausdruck „Haustorial-Mycelium“ für die wuchernden Fäden der *Cuscuta*-Saugwurzeln.

Wenn auch die meisten *Cuscuta*-Arten vorwiegend die Stengeltheile der grünen Nährpflanzen befallen, so kommt es doch nicht selten vor, dass *Cuscuta*-Triebe während der mit der Haustorien-Bildung Hand in Hand gehenden Reizbarkeitsperiode auch Blattheile, junge Blätter und Blattscheiden umschlingen und ihre Saugorgane in diese senden.

Dr. Koch bemerkt, dass dies namentlich häufig bei der Kleeseide (*Cuscuta Epithimum*) der Fall ist. Aber auch bei *Cuscuta glomerata* fand ich ein ähnliches Verhalten. In unserer Habitusfigur 1 ist ein solcher Fall oben bei x'' dargestellt; dort wurden von einem und demselben Cuscutatrieb etliche junge Blätter umspinnen und Haustorien in dieselben getrieben. Ähnliches fand am obersten Theil von Fig. 2, oberhalb x statt.

Ganz ebenso wie an jungen Cuscutapflanzen die Haustorialwindungen weit häufiger sind als die losen Windungen, während an älteren Cuscutastämmen das umgekehrte Verhältniss eintritt, ganz ebenso ist die vegetative Verzweigung im Jugendzustand des Parasiten eine ausgiebigere, als in spätern Entwicklungsstadien. Hat die Schmarotzerpflanze schon längere Zeit auf einer oder mehreren Nährpflanzen gewuchert, so tritt die vegetative Verzweigung mehr und mehr zurück. Die an den jüngsten Sprossen in den Achseln der schuppenartigen Blättchen in Gruppen vorhandenen Sprossknospen entwickeln sich dann nicht mehr zu vegetativen Trieben, sondern zu Inflorescenzen. Auch an älteren Cuscutatrieben, wo in der Achsel jedes Schuppenblattes mehrere Knospen vorhanden sind, von denen häufig eine zu einem vegetativen Seitentrieb auswächst, während die übrigen Knospen derselben Gruppe im Ruhezustand verharren, tritt Blütenbildung ein, indem diese letzteren, zurückgebliebenen Knospen sich nun nachträglich zu Blütenständen entwickeln. Auf diese Weise entstehen so ziemlich an allen Stammportionen des Schmarotzers die luxuriösen Blütenknäuel (vergl. Fig. 1 A). Dazu kommt noch, dass an den bestgenährten Stengeltheilen der *Cuscuta*, also in den Haustorialwindungen, häufig Adventivknospen hervorbrechen, welche bei *Cuscuta glomerata* sehr ausgiebig die Blütenbildung vermehren. Diese Adventivknospen entwickeln sich nicht am ganzen Umfang des Cuscutastengels, sondern sie entstehen nur auf einer Seite und zwar auf der dem Nährstengel zugekehrten Seite des Parasitenstammes (Fig. 3 da da). Hier treten sie, wie wir schon oben bemerkten, bei *Cuscuta glomerata* in so grosser Zahl auf, dass sie während ihrer Entwicklung zu Blütenständen die Haustorialwindungen oft über und über bedecken (Fig. 1 A bei a), indem sie, rechts und links von der Contactfläche des Schmarotzerstengels austretend, alsbald mit ihren Scheiteltheilen über diesen letzteren emporragen.

Ueber die Entwicklungsgeschichte der Adventivsprosse und der Einzelblüte sind ebenfalls von Koch eingehende Untersuchungen angestellt worden. Es ist hier nicht der Ort, uns bei derselben aufzuhalten und verweisen wir daher zur weitem Orientirung auf jene verdienstliche Arbeit.

Wir haben in Kürze noch den Bau der Blüte zu skizziren:

Die Blüten von *Cuscuta glomerata* sitzen in dichten Knäueln beisammen, von mehr oder weniger deutlich entwickelten, schuppenartigen Deckblättchen (br Fig. 6) gestützt. Der Kelch besteht aus 5, an der Basis mit einander verwachsenen, blassgrünen oder grünlich gelben schuppenartigen Blättern (k k in Fig. 5 und 6) von eiförmigem Umriss. Die weisse Krone ist eine fast cylindrische, nur unbedeutend bauchig

ausgebogene Glocke co'', an deren (oberen) Rand 5 wagrecht abstehende weisse Zipfel co' stehen, die mit den Kelchblättern alterniren. Letztere reichen mit ihren Scheiteln nur wenig über die Hälfte der Kronröhre co'' hinauf. Mit den 5 Kronzipfeln co' alterniren die 5 Staubblätter, deren weisse Filamente an ihrer Basis auf der Innenseite der Kronröhre eingefügt sind. Dort finden sich auch fransenartig zerschlitzte, ebenfalls weisslich schimmernde Gebilde (st Fig. 5), die ohne Zweifel die Rolle einer Saftdecke spielen. Im Centrum der Blüte sitzt ein 2-fächeriger Fruchtknoten (fk Fig. 5), der von einem saftigen Gewebepolster, dem Nectarium bedeckt, und von zwei cylindrischen, am obern Ende je in eine kuglige Narbe n n endigende Griffel überkrönt ist. Die Blüten sind im ersten Stadium ihrer Anthese kurzgriffelig und entleeren aus den aufrecht stehenden Staubbeuteln sofort durch Längsrisse der Antherenfächer ihren cohärenten Pollen. Nachdem die Staubsäcke ihres Inhaltes entledigt sind, schrumpfen die Antheren zusammen und es neigen sich nun meist die Filamente (fi Fig. 5 und 6) etwas nach Innen, während die Griffel sich rasch strecken, um ihre kugeligen Narben (n n Fig. 6) in jene Höhe zu bringen, in welchen bei jüngeren Blüten im ersten Stadium die geöffneten Antheren sich befinden. In diesem zweiten Stadium ist die Blüte also langgriffelig. Alles deutet auf Proterandrie der Cuscutablüthen: die ungleichzeitige Vollendung der beiderlei Sexualorgane, der durch Oeltröpfchen cohärente Pollen, der bedeutend früher entleert wird, als die Griffel ihre endgiltige Länge erreicht haben, der feine Duft geöffneter Blumen, der reichliche Insektenbesuch, welcher den offenen Blüten zu Theil wird (*Cuscuta* wird von Bienenzüchtern als gute Honigpflanze betrachtet). Eine genauere Untersuchung wird zweifelsohne ergeben, dass nicht nur *Cuscuta glomerata*, sondern auch unsere einheimischen, europäischen Seidenarten der Fremdbestäubung angepasst sind (entgegen den Angaben, dass ihre Blüten cleistogam).

Nach stattgehabter Befruchtung entwickelt sich der Fruchtknoten zur 2-fächerigen Fruchtkapsel, die alsbald zu einem kugeligen Gebilde (Fig. 7) anschwillt, dessen Scheitel längere Zeit die Griffel trägt, nachdem schon längst die Krone und das Androeceum verschwunden sind. Obschon in jedem der beiden Fruchtknotenfächer zwei grundständige anatrophe Samenknochen vorhanden waren, so finden wir doch meistens in der erwachsenen Fruchtkapsel von *Cuscuta glomerata* nur 3 (statt 4) Samen, da gewöhnlich mindestens eine, nicht selten auch zwei Samenknochen sich nicht weiter entwickeln. Engelmann berichtet von den in Amerika gewachsenen Exemplaren von *C. glomerata*, dass die Fruchtkapseln 2, oder meist nur 1 Samen enthalten („seeds 2 or mostly 1 in each capsule“), was mit den im botanischen Garten in Zürich beobachteten Pflanzen derselben Species nicht übereinstimmt.

Fig. 1. A. Blühende und fructificirende *Cuscuta glomerata* auf *Aster bessarabicus* Bernh. Bei a, unten an der Nährpflanze, ein Stengel-Fragment aus 3 Haustorialwindungen bestehend, welche schon längst von benachbarten Cuscutatheilen isolirt waren und nun eine Unzahl von Adventiv-Blüthensprossen bildeten. Die zwei nächsten



Blätter der Nährpflanze sind durch den Schmarotzer zum Absterben gebracht. Bei **x x x** jeweilen die engen, fest anliegenden Haustorialwindungen des Parasiten; bei **z z** die mit jenen erstern alternirenden losen Windungen. **y** — ein unteres, absterbendes Stengelstück der von einer benachbarten Nährpflanze herübergekommenen *Cuscuta*. **z' z'** — lose Stengelfragmente von benachbarten *Cuscuten*, welche an diese vorliegende Nährpflanze Seitentriebe absandten. **z'' z''** — über die jüngsten Theile der Nährpflanze hinausragende, an entferntere Nährpflanzen überspinnende Stengeltheile des Parasiten. **z'''** — Bildung von Haustorien gegen eine Blattbasis der Wirthpflanze. **x'''** — Haustorialwindungen um junge Blätter von Aster. Bei **sg** haben sich nebst den vegetativen Seitensprossen auch Blüthensprosse gebildet. Bei **ss** winden jüngere *Cuscutazweige* um ältere Stengeltheile derselben Schmarotzerpflanze. **fr fr** — junge Früchte. Natürliche Grösse.

**Fig. 1.** **B.** Ein vegetirender Spross von *Cuscuta glomerata* auf einem schlanken Asterstengel; auf je 5—6 enge Haustorialwindungen folgen immer lose Stengeltheile. Natürliche Grösse.

**Fig. 2.** Ein blühender *Cuscuta*-Spross auf Aster *bessarabicus* bei 5-facher Vergrößerung. **x x** — enge Haustorialwindungen. **z** — loses Stengelfragment.

**Fig. 3.** Querschnitt durch einen von *Cuscuta glomerata* befallenen Stengel von *Solidago Mühlenbergii*, so geführt, dass der fast horizontal verlaufende Haustorial-Umlauf des Parasiten der Länge nach getroffen wurde. Nach Links-Unten geht der Längsschnitt des *Cuscutastammes* in ein unversehrtes Stück **Q** über, das auf der cy-

lindrischen Aussenfläche des *Solidagostengels* festsetzt. Diesem Fragment **Q** ist links der Querschnitt des *Cuscutastammes* angefügt. **M M** bedeutet überall Mark. **b** — Bast des *Cuscuta*-Querschnittes, **g** — Gefässgruppen. **da da** — Adventivsprosse der Haustorialwindung, in verschiedenen Tiefen im Innern der *Cuscutarinde* vom Schnitt getroffen. **h h' h'' h''' h<sup>4</sup> und h<sup>5</sup>** — Haustorien, zum Theil tangential, zum Theil im medianen Längsschnitt getroffen. **ii** — Haustorial-Initialen, im Weichbast der Nährpflanze wuchernd und zum Theil bis zum Holzkörper vordringend; bei **ss, ss** ist die Hausterial-Ansatzfläche des *Haustoriums* **h<sup>4</sup>** deutlich zu sehen. **M** — Mark des Nährstengels, **Pg** — Primordialgefässe, **H** — Holzring, **C** — Cambiumring, **w** — Weichbast, **d** — dickwandiger Bast (durch Anilin roth gefärbt), **pr** — grüne primäre Rinde des Nährstengels. Vergrößerung 63.

**Fig. 4.** Fragment einer *Cuscuta*-Inflorescenz mit etlichen Blütenknospen und einer geöffneten Blüthe. Vergrößerung 17.

**Fig. 5.** Eine der Länge nach halbirt Blüthe im ersten Stadium. **k** — Kelch, **co** — Krone, **fi** — Filament, **an** — Anthere, **fk** — Fruchtknoten, **n n** Narben, **st** — gefranste Schuppen an der Basis der Filamente. Vergrößerung 17.

**Fig. 6.** Eine Blüthe von *Cuscuta glomerata* von der Seite gesehen und zwar im zweiten (langgriffeligen) Stadium der Anthese. **co'** — Kronzipfel, **co''** — Kronröhre, **gr** — Griffel, hier mit den kopfigen Narben **n** über die geneigten Filamente hinausragend. Vergr. 17.

**Fig. 7.** Junge *Cuscuta*-Frucht. Bezeichnungen wie in **Fig. 5** und **6**. Vergrößerung ebenfalls 17. (Alle Figuren sind nach dem Leben gezeichnet).

**Literatur.** Bemerkungen über *Cuscuten* von Georg Engelmann, mitgetheilt von Alex. Braun. Bot. Zeitung 1846 Nr. 16.

**Engelmann, Georg.** Systematic Arrangement of the Species of the Genus *Cuscuta*, with critical Remarks on old Species and Descriptions of new ones. (Transactions of the Acad. of Sciences of St. Louis. Vol. I. 1856—1860.

**Engelmann.** Generis *Cuscuta* species etc. Ed. P. Ascherson. Berlin 1860.

**Liebe.** Ueber die geographische Verbreitung der Schmarotzerpflanzen. Berlin 1862.

**Solms-Laubach.** Ueber den Bau und die Entwicklung parasitischer Phanerogamen, in Pringsheim's Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik. VI. Bd.

**Uloth.** Beiträge zur Physiologie der *Cuscuteen*. Flora 1860 Nr. 17 und 18.

**Koch, Dr. Ludwig.** Untersuchungen über die Entwicklung der *Cuscuteen*, in Hanstein's botanischen Abhandlungen. II. Bd. 3. Heft 1874.

**Koch, Dr. Ludwig.** Die Klee- und Flachsseide (*Cuscuta Epithimum* und *C. Epilinum*). Untersuchungen über deren Entwicklung, Verbreitung und Vertilgung. Heidelberg 1880.

**Ascherson.** Flora der Provinz Brandenburg. pag. 433.

**Koch.** Synopsis der deutschen und Schweizer Flora. pag. 494.