

Zur Chemie heterotropher Phanerogamen

III. Mitteilung

Von

Julius Zellner

(Vorgelegt in der Sitzung am 8. Mai 1919)

Der Zweck der vorliegenden Abhandlung ist der, meine früheren Untersuchungen¹ über die Chemie chlorophyllarmer, heterotropher Phanerogamen in einigen Punkten zu ergänzen und vorläufig abzuschließen.

I.

Zunächst habe ich die quantitative Analyse der Asche jener fünf Pflanzenarten durchgeführt, deren Untersuchung Gegenstand meiner ersten Mitteilung gewesen ist. Die erhaltenen Zahlen sind in der folgenden Tabelle 1 zusammengestellt.

Ich muß bemerken, daß die Kieselsäuregehalte mit Ausnahme von *Cuscuta* durch die Anwesenheit von Sand und Ton beeinflusst sind, da die unterirdischen Organe trotz sorgfältiger Reinigung sich nicht vollends von Bodenpartikeln befreien lassen; besonders bei *Lathraea* bot die Beseitigung des an den unterirdischen eingerollten Blättern festhaftenden zähen Tones große Schwierigkeiten; die Werte für SiO_2 sind daher jedenfalls zu hoch gefunden worden, für die oberirdischen Teile der untersuchten Pflanzen ist ein Kieselsäuregehalt von 1 bis 5 % festgestellt worden; Ähnliches gilt auch

¹ Sitzungsber. d. Akademie, Bd. CXXII, p. 1577 (1913), und ebenda, Bd. CXXIII, p. 1011 (1914).

(mit Ausnahme von *Cuscuta*) für die Werte von Eisenoxyd und Tonerde, nur ist dort der durch Vorhandensein von Bodenpartikeln hervorgebrachte Fehler nicht so groß.

Tabelle 1.

	<i>Neottia nidus avis</i>	<i>Monotropa hypopitys</i>	<i>Cuscuta europaea</i>	<i>Lathraea squamaria</i>	<i>Orobanche gracilis</i> ¹
Al ₂ O ₃ + Fe ₂ O ₃ ..	4·40	4·04	0·58	3·54	6·31
Mn ₃ O ₄	0·52	0·13	0·23	0·24	0·65
CaO	8·00	4·32	3·27	8·60	8·54
MgO	2·61	2·14	2·72	8·73	2·17
K ₂ O	40·64	46·09	56·32	32·79	46·80
Na ₂ O	0·20	0·10	Spur	Spur	0·20
Cl	0·86	0·64	3·00	0·57	2·73
SO ₃	3·90	3·20	3·05	8·68	4·01
P ₂ O ₅	16·42	9·76	15·65	13·48	9·16
CO ₂	9·43	12·91	10·61	6·51	7·71
C	1·54	4·52	3·48	1·56	2·52
SiO ₂	10·96	11·87	2·62	15·20	10·26
	99·48	99·72	101·53	99·90	101·06
Dem Cl entspre- chender O....	0·18	0·14	0·67	0·13	0·61
Summe	99·30	99·58	100·86	99·77	100·45

Die Asche von *Monotropa*, *Lathraea* und *Cuscuta* stammte noch von demselben Material, das seinerzeit zu meinen Untersuchungen gedient hatte, während die Asche von *Neottia* und *Orobanche* aus neuerlich (jedoch an denselben Standorten) gesammeltem Material gewonnen wurde.

Wie ein Blick auf die Tabelle lehrt, zeigen die fünf untersuchten Pflanzenarten trotz ihrer teilweise sehr verschiedenen systematischen Stellung in der Zusammensetzung der Asche ziemliche Übereinstimmung. In allen Fällen ist der Kaliumgehalt groß; dies ist bei *Cuscuta europaea* schon von Wolff,²

¹ Man vergleiche auch die in der 2. Mitteilung angeführten Aschenanalysen von *Orobanche Muteli* und *O. ramosa*.

² Vgl. 1. Mitteilung, p. 1591, und 2. Mitteilung, p. 1013.

bei *Monotropa* von Weevers¹ festgestellt worden und ist eine bei wasserreichen Pflanzen und Pflanzenteilen weit verbreitete Erscheinung. Natrium findet sich hingegen stets nur in sehr kleiner, quantitativ meist nicht mehr mit Sicherheit bestimmbarer Menge vor. Die Quantität des Calciums ist mittelmäßig oder gering, in allen Fällen kleiner wie bei grünen krautigen Pflanzen oder Baumblättern, in denen sie meist 20 bis 40 % beträgt. Hingegen erscheint das Magnesium im Vergleich mit chlorophyllhaltigen Kräutern nicht vermindert; nun ist es bekannt, daß das Calcium mit der Assimilation der Kohlensäure, das Magnesium mit der Befruchtung und Samenbildung in näherem Zusammenhang steht; da die erstere bei den untersuchten Pflanzen mehr oder weniger vollständig unterdrückt ist, die letzteren aber normal sind, so wird der niedrige Calciumgehalt bei gleichzeitigem normalen Magnesiumgehalt verständlich. Das Vorkommen von Mangan dürfte kaum zufällig sein, da sich dieses Element — wenn auch in wechselnder Menge — bei allen fünf, in sehr verschiedenen Substraten gewachsenen Arten vorfindet, und zwar auch bei *Cuscuta*, die überhaupt nicht mit dem Erdboden in Berührung steht; vielmehr hängt er wahrscheinlich mit dem Vorhandensein kräftig wirkender Oxydasen zusammen; von einigen anderen Pflanzen ist es ja bekannt, daß die Tätigkeit ihrer Oxydasen mit der Anwesenheit von Mangan verknüpft ist (Bertrand²). Der Chlorgehalt ist schwankend, aber meist unerheblich; ein Zusammenhang mit dem Natriumgehalt ist nicht zu bemerken. Auch Schwefelsäure ist in nicht bedeutender Menge vorhanden, mit Ausnahme von *Lathraea*, die auch einen ungewöhnlich hohen Gehalt an Magnesium aufweist. Ob dies für *Lathraea* charakteristisch oder nur in dem speziell untersuchten Fall durch die besondere Bodenbeschaffenheit veranlaßt ist, bleibt vorläufig fraglich. Der Phosphorsäuregehalt ist von mittlerer Größe, ebenso der Kohlensäuregehalt, der bekanntlich durch das Verhältnis der organischen und anorganischen Säuren bestimmt wird.

¹ Vgl. 1. Mitteilung, p. 1591, und 2. Mitteilung, p. 1013.

² Comptes rendus, 124, p. 1032 und 1355 (1897).

II.

Des weiteren möchte ich auf die in den chlorophyllarmen heterotrophen Phanerogamen vorkommenden Stickstoffverbindungen zu sprechen kommen. Lutz¹ hat nämlich in einer Reihe phanerogamer Parasiten und Saprophyten das Vorkommen von Nitraten nachgewiesen und zog später² aus quantitativen Bestimmungen den Schluß, daß im allgemeinen die absoluten Parasiten (die alle Nährstoffe aus dem Wirt beziehen) ärmer an Gesamtstickstoff sind wie die relativen Parasiten (die auch durch Wurzeln aus dem Boden Stoffe aufnehmen), besonders falls sie Chlorophyll enthalten (Halbparasiten), und daß bei chlorophyllosen Parasiten das Verhältnis vom Nitrat- zum Gesamtstickstoff höher ist wie bei den grünen und Halbparasiten. Außerdem hängt der Nitratgehalt vom Stickstoffgehalt des Substrates ab. Von den Zahlen, die Lutz anführt, kommen für die vorliegende Untersuchung folgende in Betracht:

	In Prozenten der Trockensubstanz	
	Gesamtstickstoff	Nitratstickstoff
<i>Neottia nidus avis</i>	2·325	0·0156
<i>Monotropa hypopitys</i>	2·604	0·0739
<i>Cuscuta europaea</i>	3·244	0·0175
<i>Lathraea clandestina</i> ³	1·746	0·0178
<i>Orobancha cruenta</i> ³	3·126	0·0551

Der Gesamtstickstoff wurde nach der Methode von Dumas, der Nitratstickstoff nach der von Schloesing bestimmt.

Die Werte für den Gesamtstickstoff liegen bei *Neottia* und *Cuscuta* den von mir gefundenen sehr nahe, die für *Orobancha* und *Lathraea* differieren etwas stärker, die größte Abweichung zeigen die Werte von *Monotropa*; vielleicht hat

¹ Bull. de la société botanique de France, Bd. LV, p. 104 (1908).

² Comptes rendus, 1912, I, p. 1247.

³ Diese beiden Spezies stehen den von mir untersuchten systematisch sehr nahe.

Lutz die unterirdischen Teile mitanalysiert, was bei meiner Untersuchung nicht der Fall war; die Differenzen erklären sich abgesehen von den durch Ort und Zeit bedingten Schwankungen wohl auch dadurch, daß bei blühenden Pflanzen das Entwicklungsstadium der in den Blüten befindlichen Fruchtanlagen den Stickstoffgehalt wesentlich beeinflußt. Ich habe übrigens in dem ursprünglich untersuchten Material von *Mono-tropa* die Stickstoffbestimmung nach Kjeldahl wiederholt und einen mit dem damals angegebenen völlig übereinstimmenden Wert erhalten.

Auch ich habe seinerzeit auf Nitrate geprüft, konnte aber weder in den ursprünglichen noch in den mit Bleizucker und Schwefelsäure gereinigten und nach der Neutralisation eingedampften Säften die Nitratreaktion mit dem Diphenylaminreagens erhalten. Nun hat Molisch schon vor langer Zeit¹ darauf hingewiesen, daß dieses Reagens unter Umständen versagt und Lutz hat aus diesem Grunde für den makrochemischen Nachweis der Nitrate die Reaktion mit Phenolschwefelsäure (Bildung von Pikrinsäure) als empfindlicher empfohlen. Ich habe mich nun neuerdings davon überzeugt, daß nicht nur die wässrigen Extrakte von *Cuscuta* und *Lathraea* als solche keine Nitratreaktion geben, sondern daß auch Zusätze von Nitraten in solchen Mengen, daß in reinem Wasser sehr starke Reaktionen mit dem Diphenylaminreagens erhalten wurden, in den betreffenden Pflanzensäften nicht mehr mit Sicherheit konstatierbar sind. Molisch² hat gezeigt, daß insbesondere Huminsubstanzen, wie sie z. B. bei Anwesenheit von Zucker durch die konzentrierte Schwefelsäure des Reagens gebildet werden, den Eintritt der Reaktion verhindern. Da nun die Heterotrophen, wie in der ersten Abhandlung gezeigt wurde, stets erhebliche Mengen von Zucker enthalten, so ist das Ausbleiben der Reaktion in diesen Fällen ganz erklärlich. Übrigens ist auch die Reaktion mit Phenolschwefelsäure nicht verlässlich (wie ich mich bei *Lathraea* überzeugt habe), weil trotz der Reinigung mit Bleiessig Stoffe vorhanden sind, die

¹ Ber. d. deutsch. botan. Gesellschaft, 1883, Bd. I.

² Mikrochemie der Pflanze, p. 84 (1913).

mit der konzentrierten Schwefelsäure des Reagens Gelb- oder Braunfärbung geben. Indessen geht aus den obigen Zahlen von Lutz hervor, daß die Menge der Nitate sehr gering ist; da weiters Molisch¹ gefunden hat, daß Nitate in wechselnder Menge auch in grünen Pflanzen verbreitet sind, so erscheinen mir die oben zitierten Schlüsse von Lutz nicht als einwandfrei, wenigstens solange nicht genügende Vergleichszahlen bezüglich autotropher Gewächse vorliegen.

Molliard² hat die Ansicht ausgesprochen, daß in den vegetativen Organen chlorophyllarmer Pflanzen das Verhältnis der löslichen zu den unlöslichen Stickstoffverbindungen größer sei als in den grünen Gewächsen. Man kann wohl annehmen, daß es bei diesen $\frac{1}{10}$ bis $\frac{1}{5}$ beträgt. Molliard hat für einige der in Betracht kommenden Pflanzen folgende Werte gefunden:

	In Prozenten der Trocken- substanz		Löslicher Stickstoff in Prozenten des Gesamt- stickstoffes
	Gesamt- stickstoff	Löslicher Stickstoff	
<i>Neollia nidus avis</i> , Stengel samt Schuppen	2·03	0·30	14·7
<i>Cuscuta epithimum</i> ³	1·97	1·32	66·9
<i>Orobanche cruenta</i> , ³ Stengel ohne Blüten	0·62	0·15	24·2

Dabei ist zu bemerken, daß der unlösliche Stickstoff von Molliard in folgender Weise bestimmt wurde: Etwa 2 g der trockenen feinpulverisierten Substanz werden in 100 cm³ siedendes Wasser eingetragen und sodann mehrere Stunden digeriert; hierauf gibt man 4 cm³ Eisessig und 0·5 g Alaun hinzu, erhitzt durch eine Viertelstunde zum Sieden, filtriert, wäscht bis zum Verschwinden der sauren Reaktion, trocknet und behandelt den Rückstand samt Filter nach dem Kjeldahl'schen Verfahren. Der so bestimmte unlösliche Stickstoff entspricht annähernd dem Proteinstickstoff (einschließlich des Peptonstickstoffes).

¹ Mikrochemie der Pflanze, p. 85 u. 86.

² Revue générale de Botanique, Tome 25 (1913), Recherches physiologiques sur les galles, chap. IV.

³ Diese beiden Spezies stehen den von mir untersuchten systematisch sehr nahe.

Auch bei den seinerzeit von mir gefundenen Zahlen tritt in drei Fällen (bei *Cuscuta*, *Lathraea* und *Orobanché*) etwas Ähnliches zutage.¹ Ich habe die Sache damals nicht weiter verfolgt, da sie mir nicht allgemeiner Natur zu sein schien. Meine Zahlen bezogen sich auf die ganzen Pflanzen und es ist, wie bereits oben bemerkt, klar, daß die Anwesenheit von Blüten, beziehungsweise Fruchtanlagen mit mehr oder minder entwickelten Samen den Gesamtstickstoff erhöht und das Verhältnis des löslichen zum unlöslichen Stickstoff erniedrigt. Aus diesem Grunde wie auch deshalb, weil ich den sogenannten Proteinstickstoff nach der bekannten Methode von Stutzer bestimmt halte und die Werte nach der jeweils angewandten Methode schwanken, sind meine damaligen Zahlen mit denen Molliard's, der nach seiner eigenen, oben kurz angegebenen Methode gearbeitet hat, nicht unmittelbar vergleichbar. Um diesen Vergleich zu ermöglichen, habe ich nun neuerlich in frisch gesammeltem Pflanzenmaterial, und zwar lediglich in vegetativen Teilen, Bestimmungen des Gesamtstickstoffes nach Kjeldahl-Jodlbauer und des löslichen Stickstoffes nach Molliard ausgeführt. Die von mir erhaltenen Zahlen enthält Tabelle 2.

Aus diesen Zahlen geht hervor, daß tatsächlich bei sämtlichen untersuchten Pflanzen das Verhältnis des löslichen Stickstoffes zum Gesamtstickstoff ein relativ hohes ist, aber nicht in allen Teilen; gerade die Stengel, die Molliard hauptsächlich in Betracht gezogen hat, sind arm an löslichem Stickstoff, natürlich mit Ausnahme von *Cuscuta*, die kein anderes vegetatives Organ als den Stengel besitzt; sonst aber sind die unterirdischen, als Aufnahms- und Speicherorgane funktionierenden Teile dieser Gewächse besonders reich an löslichen Stickstoffverbindungen. Daraus erklärt sich jetzt, warum ich seinerzeit bei *Neottia* und *Monotropa* nur wenig löslichen Stickstoff fand: das damals verwendete *Neottia*-Material enthielt zwar Wurzeln, bestand aber doch der Hauptmenge nach aus Stengeln und *Monotropa* wurde, wie bereits damals angegeben, ohne Wurzeln untersucht.

¹ Siehe 1. Mitteilung, p. 1613.

Tabelle 2.

	In Prozenten der Trocken- substanz		Löslicher Stickstoff in Prozenten des Gesamt- stickstoffes
	Gesamt- stickstoff	Löslicher Stickstoff	
<i>Neottia nidus avis</i> , Stengel mit Schuppen (ohne Blüten)	2·26	0·20	8·8
<i>Neottia nidus avis</i> , Wurzel ..	3·54	1·20	34·7
<i>Monotropa hypopitys</i> , Stengel samt Blättern (ohne Blüten)	1·28	0·27	21·1
<i>Cuscuta europaea</i> , Stengel (ohne Blüten).....	2·69	0·99	36·8
<i>Lathraea squamaria</i> , ober- irdische Stengel mit Schup- pen (ohne Blüten).....	1·84	0·20	10·8
<i>Lathraea squamaria</i> , unter- irdische Stengel mit Schup- penblättern.....	1·77	0·54	30·5
<i>Orobanche gracilis</i> , Stengel (ohne Blüten).....	1·00	0·06	6·0
<i>Orobanche gracilis</i> , unter- irdisches zwiebel förmiges Speicherorgan.....	1·12	0·45	40·2

Meine Zahlen stimmen, soweit dies den Umständen nach erwartet werden kann, mit den Molliard'schen überein, nur der für den löslichen Stickstoff bei *Cuscuta* von Molliard gefundene Wert erscheint mir unwahrscheinlich, wenigstens steht er ganz ohne Analogon da.

Was die Art der löslichen Stickstoffverbindungen anlangt, so machen Nitrate, wie aus den oben erwähnten Daten von Lutz hervorgeht, nur einen geringen Bruchteil derselben aus, Ammoniumverbindungen sind, wie ich mich bei *Monotropa* und *Lathraea* überzeugte, wenn überhaupt, so nur in minimaler, quantitativ nicht bestimmbarer Menge vorhanden; die Quantität cholinartiger Basen ist ebenfalls sehr gering; der Hauptanteil des löslichen Stickstoffes gehört also wohl niedrigeren Abbauprodukten der Eiweißkörper, Aminosäuren u. dgl. an.

III.

Noch einen Gegenstand möchte ich berühren, der für die Biochemie der Heterotrophen von Wichtigkeit ist, nämlich den osmotischen Druck der Zellsäfte. Die direkte Bestimmung des osmotischen Druckes ist zwar bisher an experimentellen Schwierigkeiten, die in der Saftarmut der Wirtspflanzen, der Zersetzlichkeit der Zellsäfte und dem Mangel geeigneter Membranen ihren Grund haben, gescheitert; doch dürften die Schwierigkeiten keine unüberwindlichen sein. Vorläufig möchte ich nur folgendes bemerken:

Aus den bisherigen Beobachtungen der Physiologen geht hervor, daß der osmotische Druck der Pflanzensäfte höher ist als der jener Lösungen, mit denen sie in osmotischem Austausch stehen (Bodenflüssigkeiten, Nährlösungen, Süß- und Meerwasser). Dadurch wird die Wasserzufuhr sichergestellt. Es ist also zu erwarten, daß auch die Säfte der Heterotrophen einen höheren osmotischen Druck zeigen wie diejenigen der Wirtspflanzen oder sonstigen organischen Substrate. Nun ist bei sämtlichen Heterotrophen (auch Pilzen) ein hoher Wassergehalt festgestellt. Um in so wasserreichen Säften den erforderlichen osmotischen Druck hervorzubringen, ist eine Anhäufung löslicher, krystalloider, osmotisch wirksamer Stoffe erforderlich. Das ist ein bei fleischigen Wurzeln und Früchten bekanntes Phänomen. Ganz ähnlich scheinen sich nun die Heterotrophen zu verhalten. Dies schließe ich aus folgenden Gründen:

1. Ist in solchen Pflanzen ein hoher Gehalt an wasserlöslichen Stoffen nachgewiesen;

2. ist die Menge des Traubenzuckers beträchtlich (bis zu 13 % der Trockensubstanz) und selbst in den Fällen geringsten Gehaltes (2 % der Trockensubstanz) erheblich größer als in den meisten grünen krautigen Pflanzen; dazu kommen noch bei *Lathraea* und einigen *Orobanche*-Arten nicht unbedeutende Quantitäten von Mannit;

3. ist der durch Titration der Säfte konstaterbare Säuregehalt wesentlich höher (zwei- bis viermal so groß) wie bei

autotrophen Kräutern; da es sich kaum um freie Säuren handeln kann, muß wohl angenommen werden, daß hauptsächlich saure organisch- und phosphorsaure Salze vorliegen. Dieser relativ hohe Säuregehalt hängt offenbar mit der Art der aufgenommenen Stickstoffverbindungen zusammen. Bekanntlich werden bei der Eiweißsynthese Basen disponibel, wenn der Stickstoff vorwiegend als Nitrat assimiliert wird, hingegen organische Säuren, wenn er in Form von Ammoniumsalzen oder organischen Amidverbindungen aufgenommen wird;¹ bei den Heterotrophen ist, wie aus dem vorigen Abschnitt hervorgeht, hauptsächlich das letztere der Fall; in grünen Pflanzen werden nun die organischen Säuren, soweit sie nicht in die Eiweißsynthese mit eingehen, häufig nach partieller Oxydation als Calciumoxalat abgelagert und so aus dem Stoffwechsel eliminiert; bei den Heterotrophen bleiben sie augenscheinlich als saure Kalisalze gelöst;

4. ist der Gehalt an solchen stickstoffhaltigen Körpern, die nicht eiweißartiger Natur sind, höher wie bei grünen Pflanzen; dabei handelt es sich hauptsächlich um Aminoverbindungen, die krystalloid und osmotisch wirksam sind; auch der von Lutz ermittelte Gehalt an Nitraten — mag deren Menge auch sehr klein sein — wirkt, wenn auch nur geringfügig, im gleichen Sinne;

5. sind die Mineralstoffe zum größten Teil in wasserlöslicher Form vorhanden; insbesondere ist, wie im 1. Abschnitt gezeigt wurde, die relativ große Menge von Kalium bemerkenswert.

Aus diesen Gründen schließe ich, daß die chlorophyllarmen Heterotrophen reicher sind an osmotisch wirksamen Stoffen wie die grünen Pflanzen. In den Analysen der trockenen Materialien tritt dieser Unterschied sehr auffallend hervor; aber auch auf die lebenden, wasserhaltigen Gewebe bezogen, dürften die prozentuellen Werte der osmotisch wirksamen Stoffe bei den Heterotrophen höher sein wie

¹ Vgl. Nathanson, Stoffwechsel der Pflanzen, p. 332 (1910).

bei den Wirtspflanzen oder sonstigen Substraten — zumindest in jenen Organen, die der Stoffaufnahme dienen.

Solange Messungen der osmotischen Drucke fehlen, können nur Konzentrationsbestimmungen ein vorläufiges, freilich noch recht unbestimmtes Bild der hier obwaltenden Verhältnisse gewähren. Ich habe bisher zwei solcher Fälle untersuchen können, wobei die in Tabelle 3 zusammengestellten Zahlen erhalten wurden. Die verwendeten analytischen Methoden waren die gleichen wie die in der ersten Abhandlung angegebenen; die Werte bedeuten Prozente der frischen Pflanzen, beziehungsweise des Saftes; die in den Kolonnen II stehenden Zahlen sind aus denen der zugehörigen Kolonnen I berechnet.

Es ergibt sich bei der Mehrzahl der Bestimmungen, daß — auf Lebendgewicht bezogen — die Konzentrationen beim Parasiten höher sind wie bei der autotrophen Wirtspflanze. Nicht dasselbe zeigt sich bei den berechneten Saftkonzentrationen (besonders bei *Lathraea* und ihrem Wirt); jedoch ist zu berücksichtigen, daß die Zahlen in den analogen Rubriken nicht immer auf dieselben, sondern häufig auf osmotisch sehr verschieden wirksame Stoffe sich beziehen: so handelt es sich bei den löslichen Mineralsalzen von *Cuscuta* vorwiegend um Kaliumphosphat, während beim Hopfen vorzugsweise organische Kalksalze in Betracht kommen; bei *Prunus Padus* wird die Prozentzahl für Traubenzucker durch das Amygdalin beeinflusst, das wahrscheinlich einen geringeren osmotischen Wirkungswert hat wie der Zucker; auch sind mehrere Werte (Extrakt, löslicher Stickstoff) durch kolloide Stoffe erhöht; schließlich ist nicht festgestellt, ob die osmotisch wirksamen Stoffe in ihrer Gesamtheit auch wirklich im gelösten Zustand in den Pflanzen vorhanden sind. Es liegt in der Natur der Sache, daß diese Analysen nur ein grobes, ungefähres Bild des Sachverhaltes liefern können. Das eine läßt sich aber doch mit großer Wahrscheinlichkeit sagen, daß die Konzentrationen der Zellsäfte bei Parasit und Wirt trotz des oft riesigen Unterschiedes im Wassergehalt nicht sehr verschieden sind.

Tabelle 3.

	<i>Cuscuta europaea</i>		<i>Humulus Lupulus</i> , von <i>Cuscuta europaea</i> befallene Stengel und Blattstiele		<i>Lathraea squamaria</i> , unterirdischer Stamm		<i>Pinus Padius</i> , von <i>Lathraea</i> befallene Wurzel	
	I frische Pflanze	II Zellsaft	I frische Pflanze	II Zellsaft	I frische Pflanze	II Zellsaft	I frische Pflanze	II Zellsaft
Trockensubstanz	12.19	—	23.00	—	20.17	—	54.20	—
Wassergehalt	87.81	—	77.00	—	79.83	—	45.80	—
In heißem Wasser lösliche Stoffe (Extrakt)	5.81	6.61	4.25	5.52	6.76	8.46	4.68	10.22
Lösliche, Fehling'sche Lösung, reduzierende Stoffe als Trau- benzucker berechnet	0.28	0.32	0	0	0.81	1.01	1.18	2.57
Freie Säure als Äpfelsäure be- rechnet	0.63	0.71	0.19	0.24	0.33	0.41	0.33	0.72
Stickstoff im wässrigen Aus- zug (nach Kjeldahl)	0.12	0.13	0.05	0.06	0.12	0.15	0.11	0.24
Lösliche Mineralstoffe (Extrakt- asche)	1.06	1.21	1.63	2.12	1.19	1.49	0.33	0.72
Sonstiges	—	—	—	—	0.24 Mannit	0.30	—	—
								Amygdalin, nicht quantitativ bestimmt

Die in der vorstehenden Tabelle 3 bei *Lathraea* angegebenen Werte unterscheiden sich mehrfach nicht unbeträchtlich von den in der 1. Mitteilung angegebenen Zahlen. Dies rührt daher, daß diesmal nur die unterirdischen Schuppenstämme, damals die ganzen Pflanzen untersucht wurden. Ich habe zum Vergleich einige Bestimmungen in den unterirdischen und oberirdischen Teilen derselben Pflanzenindividuen ausgeführt; dabei zeigt sich, daß diese Organe recht bemerkenswerte Unterschiede in quantitativer Beziehung aufweisen:

Tabelle 4.

	<i>Lathraea</i> , oberirdischer Stengel samt Blüten		<i>Lathraea</i> , unterirdischer Schuppenstamm	
	Prozente des Lebendgewichtes	Prozente der Trockensubstanz	Prozente des Lebendgewichtes	Prozente der Trockensubstanz
Wasser	89·36	—	79·83	—
In heißem Wasser lösliche Stoffe	5·53	51·99	6·76	33·51
Traubenzucker	1·38	12·97	0·81	4·01
Stickstoff im wässrigen Auszug	0·03	0·30	0·12	0·59
Freie Säure (als Äpfelsäure berechnet)	0·19	1·79	0·33	1·63
Lösliche Mineralstoffe ..	0·86	8·08	1·19	5·89
Mannit	0·16	1·50	0·24	1·19

Noch ist anzuführen, daß die Wurzel von *Prunus Padus*, auf welcher *Lathraea* schmarotzt, ganz merkliche Mengen eines Nitrilglukosides (Amygdalin oder Laurocerasin) enthält, daß aber ein solcher Stoff im Parasiten ebensowenig nachweisbar ist wie Nikotin in der auf Tabak schmarotzenden *Orobancha Muteli* (2. Mitteilung).

Ich möchte ausdrücklich bemerken, daß ich die Annahme, derzufolge der Zellsaft der Heterotrophen ein höheres osmotisches Potential besitzt wie der Saft der Wirtspflanzen oder sonstigen Substrate, zwar für wahrscheinlich, aber nicht für einwandfrei halte; denn erstens sind die oben mitgeteilten Zahlen nicht entscheidend; zweitens sind mir bei Pflanzen gallen zwei Fälle¹ vorgekommen, in denen zweifellos die Kon-

¹ Es sind dies *Exobasidium Vaccinii*, Monatshefte f. Chemie, 34, 311 (1913), und *Cynips folii*, Zeitschr. f. physiol. Chemie, 90, 495 (1914).

zentration des Gallensaftes geringer ist wie diejenige des Zellsaftes der befallenen Organe (freilich brauchen die Gallen trotz vieler chemischer Ähnlichkeiten durchaus nicht in allen Punkten mit den Heterotrophen übereinzustimmen); drittens kann jene Annahme nur die Aufnahme von Wasser, nicht aber die der anderen Nährstoffe begreiflich machen, für deren Resorption — rein physikalisch genommen — gerade das Gegenteil günstig wäre; indes ist zu bedenken, daß ganz ähnliche Verhältnisse bei der Aufnahme von Mineralstoffen aus den ungemein verdünnten Bodenflüssigkeiten durch grüne Pflanzen obwalten und daß diese vergleichsweise einfacheren Vorgänge noch keineswegs physikalisch-chemisch erklärt sind.

IV.

Am Schlusse dieser Untersuchungen, die mich durch eine Reihe von Jahren beschäftigt haben, sei es mir gestattet, diejenigen allgemeineren Ergebnisse, die bisher von anderen Forschern und mir in bezug auf die Biochemie der heterotrophen Phanerogamen gewonnen worden sind, in möglichster Kürze übersichtlich zusammenzustellen:

1. Die Armut, beziehungsweise der völlige Mangel an Chlorophyll stehen in Korrelation zu der von den verwandten grünen Arten sehr abweichenden, äußeren morphologischen Beschaffenheit; dahin gehört die meist weiche, fleischige oder wächserne Konsistenz; die Reduktion der Blätter, die infolge der fehlenden oder sehr eingeschränkten assimilatorischen Tätigkeit ganz verschwunden oder zu Schuppen eingeschrumpft sind oder in veränderter Gestalt anderen Zwecken dienen (*Lathraea*); damit in Verbindung die Reduktion der Achsenorgane, Fehlen der Verzweigungen, Ausbildung einfacher Blütenschäfte, Rückbildung der mechanischen Gewebe, Mangel an Verholzung. Mit der mangelnden Assimilation und der Notwendigkeit, organische Nährstoffe von außen aufzunehmen, geht bei den Parasiten Verminderung oder Fehlen des Wurzelsystems und Ausbildung besonderer Saugorgane (Haustorien), bei den Saprophyten eigentümliche Umgestaltung der Wurzeln zu fleischigen, korallenförmigen Gebilden einher. Hingegen

zeigen die Sexualorgane und Früchte keine merkliche Abweichung von der Norm (wohl aber die Samen¹).

2. Der Wassergehalt ist gegenüber den grünen Pflanzen wesentlich erhöht. Mangel oder Funktionslosigkeit der Spaltöffnungen² deuten auf Einschränkung der Transpiration, um den hohen Wassergehalt dauernd zu erhalten.

3. Um trotz der eingeschränkten Durchlüftung die Atmung zu fördern, sind häufig kräftig wirkende Oxydasen vorhanden.

4. Unter den Mineralstoffen erscheint der Gehalt an Kalium erhöht, an Calcium vermindert, der des Magnesiums etwa ebenso hoch wie in grünen Kräutern; das Vorkommen von Mangan dürfte mit den Oxydasen zusammenhängen; Phosphorsäure ist in mittlerer Menge vorhanden. Die relative Kalkarmut hängt mit dem Fehlen der assimilatorischen Tätigkeit zusammen, während das Magnesium für die Befruchtung und Samenbildung von besonderer Wichtigkeit ist und daher nicht vermindert erscheint. Den hohen Kaliumgehalt haben die Heterotrophen mit anderen wasserreichen Geweben (Früchten, Wurzeln u. dgl.) gemeinsam.

5. Hinsichtlich der organischen Stoffe zeigen sich qualitativ keine besonderen Abweichungen von den grünen Pflanzen. Im ganzen ist die chemische Beschaffenheit keine so fremdartige, wie es der äußere Habitus und wie es namentlich der Wegfall oder die Einschränkung der Kohlensäureassimilation, dieses fundamental wichtigen Prozesses, von vornherein erwarten ließe. Die Annahme, von der meine Untersuchungen ausgegangen sind, daß nämlich die chemische Zusammensetzung der Pilze als typischer Heterotrophen ihre Analogien bei den chlorophyllarmen Phanerogamen, und zwar besonders in dem Auftreten sonst nur im Tierkörper vorkommender Stoffe³ finden müsse, hat sich nicht bewahrheitet. Die stoffliche Beschaffenheit der heterotrophen Phanerogamen ist sowie die der Pilze in erster Linie nicht durch ihre besondere Ernährungsweise, sondern durch ihre systematische Stellung bedingt.

¹ Kerner, Pflanzenleben, 1. Aufl., Bd. I, p. 158 ff.

² Heinricher, Sitzungsber. d. Akad., Bd. CI, p. 458 (1892).

³ Zellner, Chemie der höheren Pilze, p. 241 (1907).

6. In quantitativer Beziehung ist eine Verschiebung zugunsten der wasserlöslichen und da wieder besonders der kristalloiden, osmotisch wirksamen Stoffe zu bemerken. Erhöhter Prozentsatz an Traubenzucker (auch Mannit), an sauren organisch- und phosphorsauren Kalisalzen und von niedrigmolekularen Stickstoffverbindungen (Aminosäuren, Nitraten?) gehört hierher. Vielleicht wird dadurch ein genügend hoher osmotischer Druck in den wasserreichen Geweben ermöglicht, der die Wasserzufuhr sicherstellt.

7. Was das Vorhandensein reichlicherer Mengen einfach gebauter Stickstoffverbindungen anlangt, so schreiben Laurent und Marchal¹ die Funktion der Assimilation des Nitratstickstoffes dem Chlorophyll zu und demgemäß würde sich die Anwesenheit nicht assimilierter Nitrate aus dem Chlorophyllmangel der Heterotrophen erklären; in ähnlicher Weise bleibt die Synthese hochmolekularer Eiweißkörper bei Chlorophyllmangel unvollständig. Diese Anschauung teilen auch Pantanelli² sowie Paris und Trotter³ wenigstens in bezug auf die ebenfalls chlorophyllarmen Pflanzengallen. Molliard⁴ hält nicht den Chlorophyllmangel für das Initialphänomen, sondern die Anwesenheit einfacher gebauter Proteine (z. B. Peptone), deren Anreicherung die Chlorophyllbildung beeinträchtigt.

8. Daß die synthetischen Prozesse in den Heterotrophen langsamer oder unvollständiger erfolgen wie bei grünen Pflanzen, dafür spricht außer dem Vorhandensein von Nitraten und der stellenweisen Anreicherung von niedrigmolekularen organischen Stickstoffverbindungen auch das Vorkommen der sogenannten Amylodextrinstärke, eines im Vergleich zur Stärke minder hoch kondensierten Polysaccharides, das in *Monotropa*, *Lathraea* u. a. nachgewiesen wurde.⁵ Doch muß bemerkt werden, daß sowohl Nitrate wie Amylodextrinstärke auch in mehreren grünen Gewächsen aufgefunden wurden und daß

¹ Bull. de l'acad. royal de Belg., 1908.

² Stazione speriment. agrar. Italian., 1911, p. 44.

³ Marcellia, 1911, p. 10.

⁴ Revue générale de Botanique, 1913.

⁵ Siehe Euler, Pflanzenchemie, I, p. 60 (1908). und Molisch, Mikrochemie d. Pflanze, p. 348.

andererseits die Heterotrophen auch der Synthese höchstkonzensierter Stoffe fähig sind; das letztere geht daraus hervor, daß sie eiweißhaltige Samen ausbilden und daß die unterirdischen Schuppenblätter von *Lathraea* sowie die zwiebel-förmig verdickten Stengelendigungen der *Orobanche*-Arten reichliche Mengen normaler Stärkekörner aufgespeichert enthalten.

9. Aus dem ganzen Tatsachenmaterial ergibt sich, daß der Stoffwechsel der Heterotrophen im allgemeinen ebenso vor sich geht wie derjenige der autotrophen Pflanzen.¹ Sie bauen ähnliche und gleiche Stoffe aus denselben einfachen Bausteinen auf wie die grünen Pflanzen, mit dem wesentlichen Unterschied allerdings, daß sie die sonst im Chlorophyllkorn synthetisierten Verbindungen einfacher Bauart fertig aus ihren Wirten oder sonstigen Substraten beziehen. So hat Molliard² gezeigt, daß *Cuscuta monogyna* auf Nährböden gezogen werden kann, die außer Mineralstoffen nur Traubenzucker enthalten, woraus hervorgeht, daß die Assimilation des anorganischen Stickstoffes (ähnlich wie bei den Pilzen) auch bei Abwesenheit des Chlorophylls möglich ist; weiters haben Wosolsobe und ich gefunden, daß die von *Orobanche Muteli* befallenen Tabakswurzeln besonders an Stärke und organisch-sauren Kalisalzen weniger auffallend an Stickstoff verarmen; da die Stärke als solche nicht transportabel ist, muß ein Abbau zu Traubenzucker vorausgehen. Es kann mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß die heterotrophen Phanerogamen ihre Nährstoffe in Form von Traubenzucker und einfachen Stickstoffverbindungen, die Mineralsubstanzen vorwiegend als organischsaure Salze und Phosphate beziehen.

10. Die Aufnahme singulärer Stoffe ist noch nicht klar-gestellt; nachgewiesen ist, daß *Orobanche Muteli* kein Nikotin aus der Tabakswurzel und *Lathraea squamaria* kein Amygdalin aus der Wurzel von *Prunus Padus* aufnimmt (vgl. die 2. Mitteilung und oben p. 305) — ob aber nicht doch das Vorhandensein spezifischer Stoffe die Wahl der Wirtspflanze von seiten des Parasiten in entscheidender Weise beeinflusst,

¹ Vgl. Nathanson, Der Stoffwechsel der Pflanzen, 22. Kap. (1910).

² Comptes rendus, 147, p. 685 (1908).

ist eine Frage, die noch genaueren Studiums bedarf, besonders in Hinblick auf das recht wählerische Verhalten mancher Parasiten in bezug auf ihre Wirte. Die Annahme ist nicht fernliegend, daß es sich hier um Phänomene handelt, die den Immunitätserscheinungen analog sind.

11. Nach dem im Punkt 5 und 9 Gesagten wird es verständlich, daß das Auftreten singulärer Stoffe und sonstiger Besonderheiten der chemischen Zusammensetzung ganz ebenso im Zusammenhang mit der systematischen Stellung der betreffenden heterotrophen Pflanze steht wie bei den grünen Gewächsen und daß sich verwandtschaftliche Beziehungen auch in chemischen Analogien widerspiegeln. Einiges darüber findet sich in der 1. Mitteilung.

12. Was die Art der Stoffaufnahme anlangt, so könnte man sich bei den Parasiten wohl vorstellen, daß, sobald einmal die Verbindung mit dem Wirt hergestellt ist, die gesamte Stoffaufnahme auf dem Wege der Osmose stattfindet. So einfach ist die Sache aber in Wirklichkeit sicher nicht; so wenig bei den grünen Pflanzen die Aufnahme der verdünnten Bodenflüssigkeit in die konzentrierteren Zellsäfte als einfacher osmotischer Vorgang zu begreifen ist, ebensowenig ist der Übergang gelöster Stoffe aus der Wirt- in die Gastpflanze, deren Zellsaft wahrscheinlich der konzentriertere ist, in diesem Sinne erklärlich. Das komplizierte Zusammenspiel chemischer und physikalischer Prozesse läßt sich hier noch nicht durchschauen. Fermente zelluloselösender und amylolytischer Art sind in den Haustorien von *Cuscuta* nachgewiesen worden,¹ doch ist es unbestimmt, ob diese bloß zur Zerstörung der Zellen des Wirtes dienen, um dem eindringenden Parasiten Platz zu schaffen, oder ob auch weiterhin durch Ausscheidung diastatischer und proteolytischer Fermente, die in die Wirtszellen hinein abgesondert werden, die Stoffzufuhr in den Parasiten gefördert wird. Für die Aufnahme von Mineralstoffen sind die Fermente jedenfalls bedeutungslos. Bei den Saprophyten muß wohl eine energische Fermentwirkung angenommen werden, um den Abbau der Humusstoffe zu verwertbaren Nähr-

¹ Peirce, Annal. of Botany, 1894, p. 105.

substanzen zu erklären, sofern nicht derselbe durch Mikroorganismen erfolgt. Die Bildung und Ausscheidung solcher Fermente schreibt man den betreffenden Mykorrhizen¹ zu, da die Phanerogamenwurzeln im allgemeinen der Ausscheidung kräftiger Fermente zu ermangeln scheinen.

13. Nach dem Gesagten ist es nicht schwer, sich ein Bild von der Biochemie der grünen Parasiten und Halbparasiten zu machen, obwohl mit Ausnahme der Mistel² keine dieser Pflanzen genauer untersucht ist. Wir können mit großer Sicherheit erwarten, daß die oben dargelegten Verhältnisse bei diesen Gewächsen um so deutlicher in Erscheinung treten werden, je vollkommener der Parasitismus entwickelt, je kleiner der Chlorophyllgehalt, je schwächer die Assimilation und je mehr die direkte Aufnahme von Mineralstoffen aus dem Boden durch Rückbildung der Wurzeln beschränkt ist.

Ich habe das Problem der heterotrophen Ernährung der Pflanzen von drei Seiten aus in Angriff genommen, durch das chemische Studium der heterotrophen Phanerogamen, der Pilze³ und der Gallen.⁴

Die bezüglich der erstgenannten Gruppe gewonnenen allgemeinen Ergebnisse habe ich, soweit ich sie aus dem bisher vorliegenden Tatsachenmaterial herauszulesen vermag, im vorangehenden dargelegt. Über die beiden anderen Gruppen hoffe ich später berichten zu können.

¹ Vgl. Kerner, Pflanzenleben, I, p. 229, 1. Aufl. (1888); Czapek, Biochemie der Pflanzen, II, p. 125, 221 (1905); Euler, Pflanzenchemie, II, III, p. 144 (1909).

² Wehmer, Pflanzenstoffe, p. 165 (1911).

³ Sitzungsber. d. Akad., 1904—1918.

⁴ Zeitschr. für physiolog. Chemie, Bd. 90, p. 495 (1914), und Bd. 101, p. 255 (1918).