

Aus der Abteilung für Spezielle Botanik der Universität Ulm

**Zur Evolution des Parasitismus bei den *Scrophulariaceae*  
und *Orobanchaceae***

Von

**Hans Christian Weber, Ulm**

(Eingegangen am 30. Juli 1979, in endgültiger Form am 26. Jänner 1980)

**Evolution of Parasitism in *Scrophulariaceae* and *Orobanchaceae***

**Key Words:** *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Euphrasia*, *Rhinanthus*, *Melampyrum*, *Pedicularis*, *Tozzia*, *Lathraea*, *Odontites*, *Bartsia*, *Bellardia*, *Parentucellia*, *Orobanche*, *Hyobanche*, *Alectra*, *Striga*.—Parasitism, primary and secondary haustoria, wart- and leaf-haustoria, evolution.

**Abstract:** Different growth forms and life forms of parasitic plants in *Scrophulariaceae* and *Orobanchaceae* were studied from a comparative point of view. The most primitive form of parasitism is found in small, annual root parasites. Small wart-haustoria in the hypocotylar region of larger root parasites point towards a tendency of these plants to form hypocotylar tubercles as primary haustoria. Wart-haustoria also can develop on scale leaves, demonstrating an evolutionary trend towards the most advanced form of parasitism in these two families the formation of large leaf haustoria.

Die engen verwandtschaftlichen Bindungen zwischen den Scrophulariaceen und den Orobanchaceen sind kaum noch bestreitbar (BECK-MANNAGETTA 1966), was nicht zuletzt auch durch die nach wie vor unsichere Stellung von *Lathraea* (HUTCHINSON 1959, POLUNIN 1969, EHRENDORFER 1973, KUIJT 1973, WEBER 1975) und einigen anderen, vollparasitisch lebenden Scrophulariaceen zum Ausdruck kommt. Seit PITRA (1861), SOLMS-LAUBACH (1867), HEINRICHER (1898—1931) oder beispielsweise TUBEUF (1923), um nur einige zu nennen (Lit. vgl. OZENDA 1965, KUIJT 1969), sind die parasitisch lebenden Blütenpflanzen recht gut bekannt (siehe neuere Literatur in ATSATT 1979). In den letzten Jahren hat man sich besonders mit dem Parasitismus und den Haustorien der *Scrophulariaceae/Orobanchaceae* beschäftigt (OKONKWO 1966—1975, CÉZARD 1969—1974, BITZ 1970, CHUANG & HECKARD 1971, BORG 1972, DOBBINS & KUIJT 1973, OESAU 1973, WEBER 1973—1979,

DÖRR & KOLLMANN 1974—1976, NWOKE & OKONKWO 1974—1978, KARLSSON 1974, MUSSELMAN & DICKISON 1975, OKONKWO & NWOKE 1975—1978, WEBER & WEBERLING 1975, MUSSELMAN & MANN 1976—1977, MUSSELMAN & RICH 1976, WEBER & UHLARZ 1976, ATSATT & MUSSELMAN 1977, DÖRR, VISSER & ALBERS 1977, VISSER, DÖRR & KOLLMANN 1977, ATSATT & HANSEN 1978, HEINEMANN & ATSATT 1978 und ATTAWI & WEBER 1980). Hinsichtlich des unterschiedlichen Grades parasitischer Lebensweisen der Pflanzen dieser Familien sowie der verschiedenartigen Haustorialstrukturen konnten bestimmte Typen beschrieben werden (MUSSELMAN & DICKISON 1975, WEBER 1976, ATTAWI & WEBER 1979), die es ermöglichen, bestimmte phylogenetische Tendenzen aufzuzeigen. Die erst kürzlich entdeckten Blatthaustorien (VISSER, WEBER & KUIJT 1978, KUIJT, VISSER & WEBER 1978, WEBER & VISSER 1980) bieten sich geradezu an, zusammen mit den Wurzel- und Sproßparasiten (siehe Diskussion) dieser Pflanzengruppe, einen umfassenderen Überblick der Entwicklung des Parasitismus zu liefern.

#### Material und Methode

Als Untersuchungsmaterial dienten Pflanzen zahlreicher Arten und Gattungen der Familien *Scrophulariaceae* und *Orobanchaceae*, die an natürlichen Standorten über mehrere Jahre gesammelt und in FPA fixiert wurden. Die zum Teil bereits publizierten Einzelergebnisse (siehe Literatur) wurden durch neuere Ergebnisse eigener Untersuchungen und denen anderer Autoren vergleichend betrachtet (Näheres zu Material und Methode bei WEBER 1973—1979). Herbarbelege der untersuchten Pflanzen befinden sich im Herbarium H. CHR. WEBER, Ulm.

#### Ergebnisse

In dem natürlichen Verwandtschaftskreis der *Scrophulariaceae/Orobanchaceae* findet man eine Vielzahl von Sippen, die in ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung offensichtlich erst am Anfang einer parasitischen Lebensweise stehen. Gleichmaßen sind hier aber auch Formen bekannt, die bereits als hochspezialisierte Parasiten angesehen werden dürfen. Kriterien für die Beurteilung der Intensität des Parasitismus stellen die anatomische Struktur des Kontaktorgans, seine Herkunft, der Grad der Spezialisierung auf bestimmte Wirte oder die augenscheinliche Schädigung von Wirtspflanzen dar, ebenso aber auch Rückbildungserscheinungen am Parasiten selbst. Als Umkonstruktionen oder Rudimentationen von Wurzelsystemen, Blättern oder dem Hypokotyl zu Haustorialorganen erscheinen sie als Anpassungen an die parasitische Lebensweise und müssen als phylogenetische Progressionen gewertet werden.

Die annualen Arten der *Rhinanthoideae*-Gattungen *Euphrasia*, *Odontites* oder *Parentucellia* repräsentieren die einfachste Form des Parasitismus in dieser Gruppe. Es handelt sich um kleinwüchsige Wurzelparasiten mit einfachen Wurzelsystemen und nur wenig differenzierten Kontaktorganen, den sogenannten Sekundärhaustorien. Die Pflanzen sind nicht wirtsspezifisch, nahezu jede benachbart stehende Pflanze kann also als Wirtspflanze dienen. Üblicherweise werden zwar Wurzeln attackiert, hin und wieder kann man aber auch an anderen Pflanzenteilen (Rhizomen, Blättern, Sprossen) festgeheftete Haustorien finden. Den Pflanzen sieht man ihre parasitische Lebensweise nicht an. Sie sind kräftig grün und in jeder Beziehung „normal“ entwickelt. Dasselbe gilt für die Wirtspflanzen. Sie zeigen keinerlei Veränderung durch den Haustorialbefall. Für die Erhaltung der Sippen ist die parasitische Lebensweise zwar unumgänglich geworden, einzelne Individuen dieser Gattungen können aber auch ohne Wirt blühhfähig werden (WEBER, in Vorbereitung).

*Rhinanthus*, *Pedicularis*, *Bellardia* oder *Bartsia* sind Gattungen der Rhinanthoideen mit überwiegend kräftigen annualen oder mehrjährigen Individuen. Auch bei ihnen handelt es sich um Wurzelparasiten mit Sekundärhaustorien, die allerdings im Vergleich mit der vorher beschriebenen Gruppe etwas weitergehend differenziert sind. Im oberen Bereich des kräftigeren Wurzelsystems bis hin zum Hypokotyl findet man zusätzlich hin und wieder kleine Organe ausgebildet, die als Warzenhaustorien bezeichnet werden. Es handelt sich um vereinfachte, aus nur wenigen Zellen bestehende Haustorien, deren Entstehung auf eine unvollständige Unterdrückung der Ausbildung normaler Haustorien in diesem Bereich der Pflanze zurückzuführen ist.

Bei *Tozzia* und *Lathraea* haben wir es ebenfalls mit Wurzelparasiten zu tun, die hinsichtlich ihres Wurzelsystems, ihrer Haustorien bzw. ihren Beziehungen zu Wirtspflanzen den bisher beschriebenen Rhinanthoideen entsprechen. Das Aufgeben grüner Laubblätter (bei *Tozzia* nur in den ersten Entwicklungsstadien) zugunsten von Schuppenblättern verdeutlicht dagegen eine stärkere, bei *Lathraea* sicherlich eine vollkommene Abhängigkeit von den Wirtspflanzen. Im übrigen kommt es bei diesen Gattungen zur Stauchung der unterirdischen Sprosse: es entstehen dichtbeblätterte sogenannte Schuppenkomplexe.

Einige parasitische Scrophulariaceen, wie etwa *Striga* oder *Alectra*, sowie alle Orobanchaceen zeichnen sich dadurch aus, daß sie sich nur mit Hilfe eines Primärhaustoriums entwickeln können. Aus den winzigen Samen entwickelt sich ein kleiner Keimschlauch (germ tube-like organ), der nach Berührung mit einer dicht benachbarten Wurzel terminal anschwillt. Es entsteht ein Kontaktorgan (Abb. 1a), das als

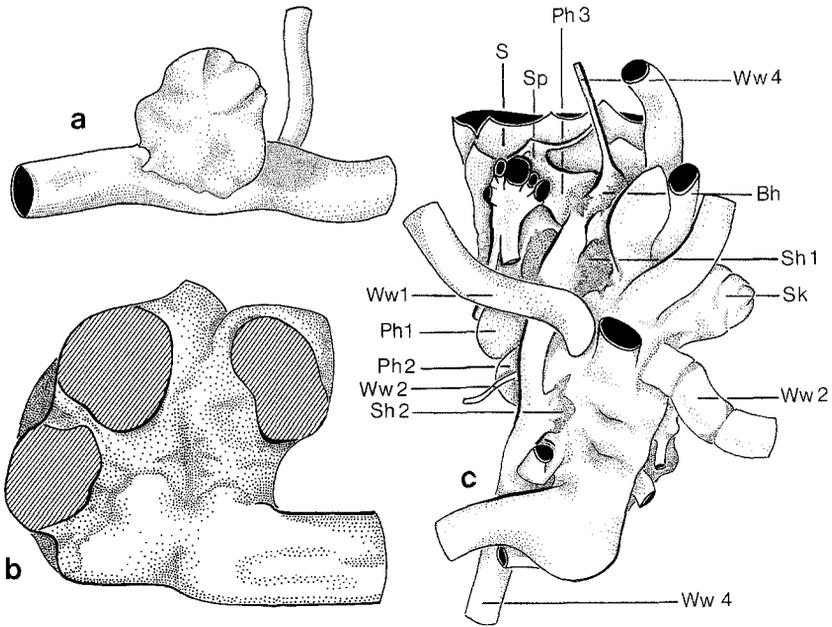


Abb. 1. *Orobanche teucryi*. a Junges Primärhaustorium ( $\varnothing$  1 mm), b Primärhaustorium ( $\varnothing$  ca. 3 mm) mit drei kurzen Wurzeln (Abbruchstellen schraffiert), c Kontakte von Haustorien mit Wirtswurzeln in einem kaum übersehbaren Geflecht zwischen Wirt und Parasit (Länge ca. 2 cm). Bh Blatthaustorium, Ph Primärhaustorium, S Schuppenkomplex von Ph 1, Sh Sekundärhaustorium, Sk Seitenknospe, Sp Selbstparasitismus, Ph 3 parasitiert mit Seitenwurzeln auf dem Blattgrund von S, Ww Wirtswurzel

„Vegetationsknolle“ oder „Hypokotylknolle“ bezeichnet wird — eben ein Primärhaustorium (siehe Diskussion). Im weiteren Verlaufe der Entwicklung schwillt dieses Primärhaustorium mächtig an und bringt einen oder mehrere dicht schuppig beblätterte Sprosse hervor. Sie durchbrechen später die Erdoberfläche und bilden den generativen Abschnitt der Pflanze. Da diese Pflanzen nicht ergrünen, spricht man — ebenso wie bei *Lathraea* — von Voll- bzw. Holoparasiten, doch sind die Schuppenblätter noch stärker reduziert.

Die Unterscheidung der parasitischen Scrophulariaceen/Orobanchaceen in grüne und nichtgrüne, also in Halb- und Vollparasiten, richtet sich verständlicherweise primär nach visuellen Gesichtspunkten. Diese Gliederung wird aber auch funktionellen Aspekten gerecht. Neue Untersuchungen zeigen nämlich, daß bei den Vollparasiten die ohnedies komplizierten Haustorialstrukturen auch Phloem-, zumindest phloemverwandte Elemente beinhalten; sicherlich ein wichtiges Kriterium für den fortgeschrittenen Parasitismus. Weiter ist auch die

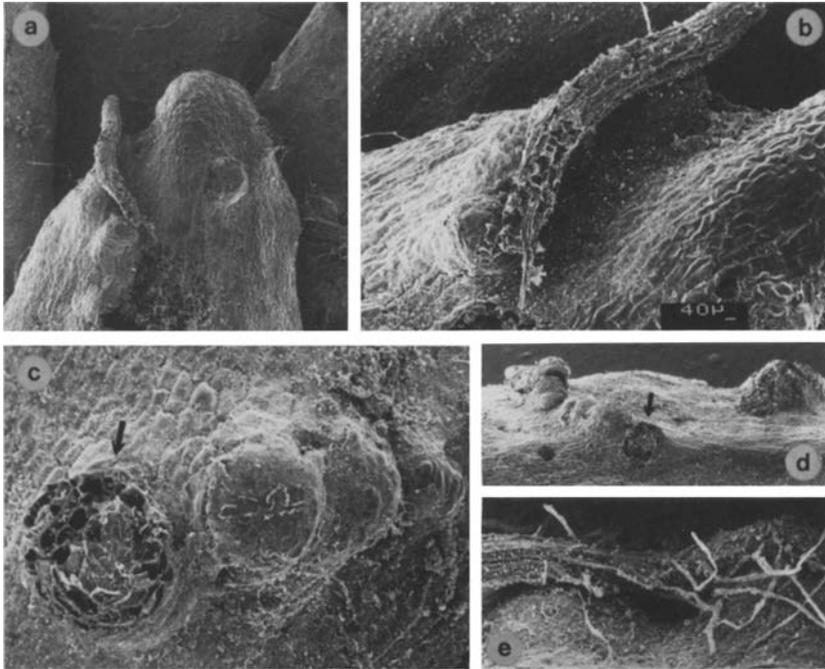


Abb.2. *Orobanche teucrui*. *a, b, e* Blatthaustorien attackieren kleine Wirtswurzeln, *c, d* abgetrennte Wirtswurzel verdeutlicht aufgrund der Verletzung des Haustoriums den innigen Kontakt (Pfeile). Durchmesser der Wirtswurzel (*a, b, e*) ca. 150  $\mu\text{m}$ , der verletzten Haustorien (*c, d*) ca. 300  $\mu\text{m}$

Blattrückbildung und die totale Wirtsabhängigkeit am natürlichen Standort in Verbindung mit einer zunehmenden Spezialisierung auf bestimmte Wirte bedeutungsvoll. Als wichtigstes Merkmal für den erhöhten Grad des Parasitismus muß aber sicherlich der Verlust des gesamten Wurzelsystems gewertet werden: Parallel damit wird nämlich die bereits angesprochene parasitische Ausgestaltung des Hypokotyls als Primärhaustorium entscheidend gefördert.

Bei zahlreichen Arten der Gattung *Orobanche* kommt es an der Hypokotylknolle zur Ausbildung von kurzen dicken Wurzeln, die von saftig-fleischiger Konsistenz sind (Abb. 1*b*). Bei gewissen *Orobanche*-Arten bleiben diese Adventivwurzeln aber nicht gedrunken, sondern wachsen mit wenigen Verzweigungen lang aus (Abb. 1*c*): Eine abermals höher zu wertende Form des Parasitismus, denn an solchen Wurzeln entstehen Sekundärhaustorien, die zusätzlich mit Wirtswurzeln in Verbindung stehen. Beispiele für Primärhaustorien ohne (oder mit kurzen) Wurzeln findet man bei *Orobanche hederæ* DUBY, *O. crenata* FORSK., *O. rapum-genistæ* THUILL. oder *O. reticulata* WALLR., Arten mit

Primärhaustorien und langen Wurzeln mit Sekundärhaustorien sind *O. gracilis* SMITH, *O. alba* STEPH. ex WILLD. und *O. caryophyllacea* SMITH (ATTAWI, mündl. Mitteilung). Bemerkenswert ist die Tatsache, daß die Sekundärhaustorien solcher Adventivwurzeln in ihrer Struktur den höchstentwickelten Sekundärhaustorien der bereits erwähnten Rhinanthoideen ähnlich sind bzw. infolge des Auftretens von mehreren Meristemen darüber sogar noch hinausführen. Im oberen Bereich der kräftigen Wurzeln konnten auch bei *Orobanche* Warzenhaustorien gefunden werden. Warzenhaustorien-ähnliche Organe kommen aber auch auf den Schuppenblättern des unterirdisch ausgetriebenen Sprosses vor, z. B. bei *Orobanche teucris* HOL. Da sie mit kleinen Wirtswurzeln fest in Verbindung stehen (Abb. 2a, b) bzw. in die Wirtswurzel eingedrungen sind (Abb. 2c, d), kann man derartige Organe als Blatthaustorien bezeichnen. Von ihrer Struktur her sind diese Kontaktorgane, vergleichbar mit den Warzenhaustorien an Wurzeln oder Hypokotyl, stark vereinfacht. Immerhin ist ihr Einfluß auf die Wirtswurzel aber so intensiv, daß diese als Reaktion auf den Befall im Kontaktbereich zahlreiche Wurzelhaare bilden kann (Abb. 2e). Wenn gleich es sich also nur um warzenähnliche vereinfachte Blatthaustorien handelt, ist die beginnende Einbeziehung von Blättern in die Haustorienbildung doch bemerkenswert.

*Hyobanche glabrata* HIERN. und *H. sanguinea* L. sind ausgesprochene Blattparasiten, die vollparasitisch und zumindest als ältere Pflanzen wurzellos leben. Während *H. glabrata* oftmals noch ein kleines Primärhaustorium aufweist<sup>1</sup>, findet man bei den älteren Entwicklungsstadien von *H. sanguinea* stets nur mächtige Blatthaustorien entwickelt. Die Ausbildung derartiger Kontaktorgane beginnt ähnlich wie bei *Orobanche teucris* mit einer kleinen Anschwellung am Blatt — eine mächtige Anschwellung der Wirtswurzel im Kontaktbereich weist als empfindliche Reaktion auf den starken Einfluß durch das Haustorium hin. Bei *H. glabrata* ist zumeist das Haustorium als Bildung des Schuppenblattes auch im älteren Zustand noch erkennbar, bei *H. sanguinea* dagegen bildet sich das gesamte Blatt zu einem riesigen Kontaktorgan um. Bei beiden Arten ist neben allen unterirdischen Blättern auch der unterirdische Sproß in der Lage, Haustorien zu bilden. Der gesamte Schuppenkomplex kann also durch Haustorienbildung an jeder Stelle aggressiv werden. Die Schuppenblätter sind noch stärker reduziert als bei *Lathraea* oder *Orobanche*, wenn man von den in dieser Gruppe üblichen Laubblättern ausgeht. Die älteren Blatthaustorien weisen eine komplizierte Struktur auf. Bereits bei lichtmikroskopischer Betrachtung kann in den intrusiven Abschnitten

<sup>1</sup> Über die Ontogenie dieser Parasiten ist bisher nichts bekannt.

Phloem identifiziert werden. Da über die Lebensweise dieser vollparasitischen *Hyobanche*-Sippen keine näheren Angaben vorliegen, kann man über Wirtsspezialisierung und -abhängigkeit noch nichts sagen.

### Diskussion

Die ältesten Angaben über parasitische Pflanzen sind bereits einige hundert Jahre v. Chr. von THEOPHRASTOS VON ERESUS überliefert worden (TUBEUF 1923), und schon im 10. Jahrhundert schienen die Araber eine recht gute Kenntnis von der Lebensweise einiger parasitischer Blütenpflanzen zu besitzen (SOLMS-LAUBACH 1867). Wie schwierig es aber noch Anfang des letzten Jahrhunderts war, die Beziehung zwischen Parasit und Wirt richtig zu beurteilen, zeigen die Arbeiten von MEYEN (1829), KNORZ (1948) oder REGEL (1854), obwohl damals der Begriff des Haustoriums (DE CANDOLLE 1813) bereits geprägt war und die zahlreichen bekannten Parasiten nach physiologisch-morphologischen Gesichtspunkten recht gut gruppiert wurden (DE CANDOLLE 1832). Im Verlaufe der letzten Jahre haben sich zahlreiche Wissenschaftler mit den verschiedensten Parasitengruppen beschäftigt (KULJT 1969). Daher ist es nicht verwunderlich, daß es bei der Fülle von Bezeichnungen und Begriffen (KULJT 1977) zu gewissen terminologischen Verwirrungen gekommen ist. Die zum vorliegenden Thema wichtigen Begriffe sollen daher vorab erläutert werden:

1. Parasit. Nur solche Blütenpflanzen werden als Parasit bezeichnet, die mit Hilfe von Kontaktorganen, den sogenannten Haustorien, andere Pflanzen angreifen und in sie eindringen. Zusammen mit den Mycorrhiza-Pflanzen und gewissen anderen Ernährungsspezialisten nennen wir Pflanzen, die „von anderen leben“, Schmarotzer (WEBER 1978).

2. Wurzelparasit — Sproßparasit — Blattparasit. Einer derartigen Gliederung der parasitischen Blütenpflanzen sollte die Bürtigkeit des Kontaktorgans zugrunde liegen und nicht, wie es üblicherweise gehandhabt wird, das jeweilige Grundorgan der Wirtspflanze. Wurzelbürtige Haustorien können nämlich beispielsweise Rhizome, Stengelabschnitte oder Blätter attackieren, sproßbürtige Haustorien findet man auf Wirtswurzeln ebenso wie auf -sprossen. Als Blattparasit bezeichnen wir daher Pflanzen, die mit ihren Blättern andere Pflanzen anzapfen (VISSER, WEBER & KULJT 1978).

3. Vollparasit — Halbparasit (Holo- und Hemiparasit). Eine derartige Unterscheidung kann nur nach visuellen Gesichtspunkten (grün oder nicht grün) getroffen werden und ist daher äußerst problematisch. Funktionelle Aspekte (nur Xylem-Anschluß/Xylem- und Phloem-Anschluß) können dafür kaum herangezogen werden, da zahl-

reiche ausgesprochen grüne Parasiten auch Phloem-Kontakte aufweisen (KULJT & DOBBINS 1971, DAMASCHKE 1974, SALLÉ 1976), nicht-grüne Parasiten dagegen oftmals jeglichen Phloems im Haustorium entbehren (ZIEGLER 1955, WEBER 1973, 1976, RENAUDIN 1974). Auf weitere Termini soll an dieser Stelle nicht eingegangen werden, da sie zu speziell sind und zudem erst vor kurzem von KULJT (1977) zusammengestellt wurden.

Daß die kleinwüchsigen annuellen Arten der parasitischen Scrophulariaceen (Rhinanthoideen) sich in ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung erst am Anfang einer parasitischen Lebensweise befinden (KULJT 1969), dürfte zumindest bei den heimischen Vertretern kaum zu bezweifeln sein (WEBER 1976a). Hinweise darauf findet man in der einfachen Struktur ihrer Haustorien (MUSSELMAN & DICKISON 1975, WEBER 1973, 1976), der wenig ausgeprägten Wirtsspezialisierung (WEBER 1973b, 1976b), der beachtlichen Unabhängigkeit von Wirtspflanzen (BORG 1972, WEBER 1978 u. in Vorb.), vor allem aber auch im augenfälligen Halbparasitismus (BONNIER 1891, 1893, HÄRTEL 1956, 1959, GOVIER, BROWN & PATE 1968, vgl. weitere Lit. bei KULJT 1969). Die zum Teil winzigen Sekundärhaustorien dieser Wurzelparasiten sind exogene Bildungen vornehmlich an Seitenwurzeln höherer Ordnung, selten auch im unteren Bereich der Hauptwurzel (WEBER 1976b). Bemerkenswert ist die Tatsache, daß die Haustorien der kräftigeren annuellen Rhinanthoideen (z. B. Arten von *Rhinanthus*, *Melampyrum* und *Pedicularis*) keine wesentlichen Unterschiede zu denen der mehrjährigen Arten (z. B. von *Bartsia*, *Lathraea* und *Pedicularis*) aufweisen; handelt es sich doch bei den letzteren um Sekundärhaustorien von sproß- (z. B. *Bartsia*) oder hypokotylbürtigen Wurzeln (z. B. *Lathraea*, *Pedicularis*-Arten), hin und wieder auch um sekundär sproßbürtige Wurzeln (WEBER 1975), wie sie bei *Lathraea* nach Verletzung an der Abbruchstelle eines Schuppenastes entstehen können. Andere sproßbürtige Wurzeln (HARTL 1969—1974) findet man bei *Lathraea squamaria* L. ebensowenig wie die Bildung eines Primärhaustoriums (HEINRICHER 1931, KULJT 1973, WEBER 1975, 1976), wie fälschlicherweise hin und wieder berichtet wird (MUSSELMAN 1973, MUSSELMAN & DICKISON 1975, TERYOKHIN 1977).

Das Hauptwurzelsystem älterer *Lathraea*-Pflanzen (HARTL 1974) kann wie bei einigen anderen Rhinanthoideen (WEBER 1976c) im erstarkten oberen Bereich sogenannte Warzenhaustorien aufweisen, deren Entstehung auf eine unvollkommene Hemmung der Haustorienbildung zurückgeführt wird. Bemerkenswerterweise kann man hin und wieder derartig vereinfachte Organe auch im Bereich des Hypokotyls vorfinden. Wenngleich solchen Warzen für die Ernährung des Individuums sicherlich keine bedeutende Rolle zukommt (WEBER 1976c,

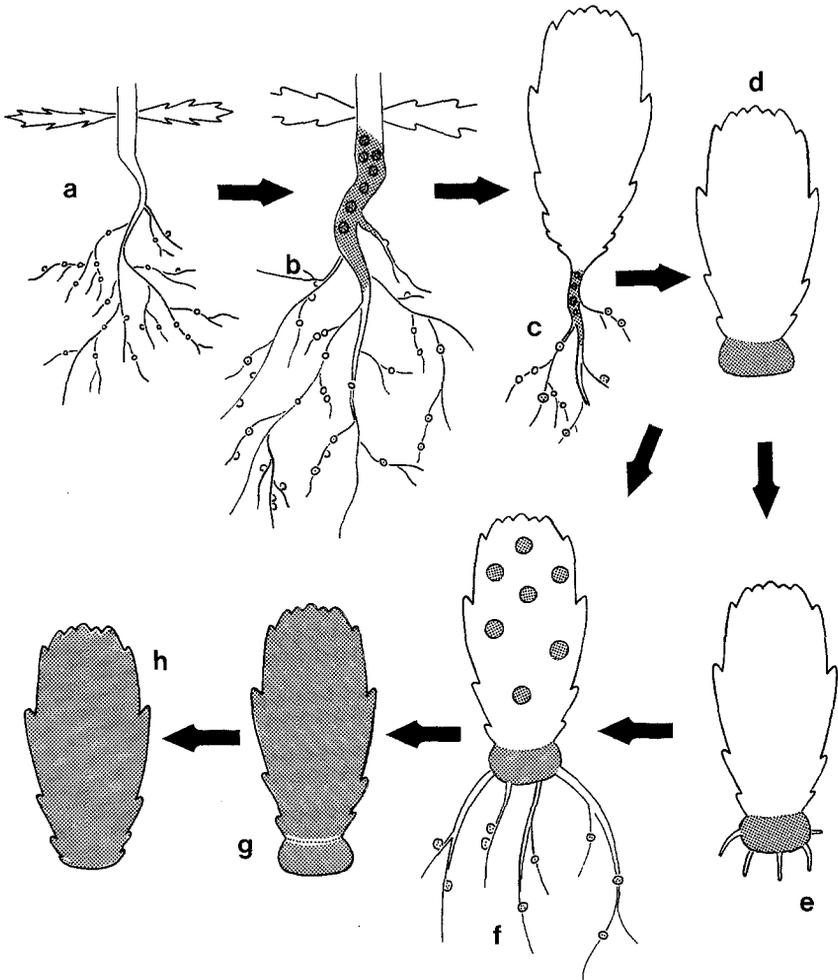


Abb.3. Vermutliche phylogenetische Etappen der Entwicklung des Parasitismus bei den *Scrophulariaceae/Orobanchaceae*. a *Euphrasia*, b *Rhinanthus*, c *Tozzia*, d, e, f diverse *Orobanche*-Arten, g, h *Hyobanche*. Schematisch. — Weitere Erklärungen im Text

ATTAWI & WEBER 1980), kann man doch vermuten, daß von *Euphrasia* über *Rhinanthus*, *Lathraea* oder *Tozzia* (Abb.3a—c) die Neigung des Hypokotyls zur Ausbildung dieser parasitischen Eigenschaft erhöht wird. Von hier aus betrachtet, stellt das Primärhaustorium der Scrophulariaceen und Orobanchaceen eine phylogenetische Umkonstruktion des Hypokotyls dar, handelt es sich dabei doch um eine

Hypokotylknolle (RAUH 1937, Lit. vgl. ATTAWI 1977). Pflanzen mit wurzellosen Primärhaustorien<sup>1</sup> findet man beispielsweise in der Gattung *Boschniakia* oder *Orobanche* (Abb. 3d), aber auch in anderen Parasitengruppen hat sich diese Gestaltung manifestiert (z. B. bei *Balanophoraceae* etc., siehe KUIJT 1969, HANSEN 1972). Bei anderen *Orobanche*-Gattungen entstehen an dieser Hypokotylknolle kurze, unverzweigte Adventivwurzeln (Abb. 3e), die zur Bildung von Sekundärhaustorien nicht befähigt sind. Wieder andere *Orobanche*-Arten dagegen (Lit. bei ATTAWI 1977, ausführlicher über *Orobanche* bei KOCH 1878, 1887 und BECK-MANNAGETTA 1890) bilden längere Adventivwurzeln, die mit zahlreichen Sekundärhaustorien ausgestattet sind (ATTAWI & WEBER 1979). Nicht zuletzt aufgrund der komplizierten Strukturen von Primär- und Sekundärhaustorien der Pflanzen dieser Wuchsform kann man hier bereits von weit fortgeschrittenem Parasitismus sprechen, was ja bekanntermaßen auch in der Problematik ihrer Bekämpfung zum Ausdruck kommt (BAKR AHMED & ZAHRAN 1958, KADRY, OMAR & SALAME 1959, DE ALMEIDA 1959, DAWSON 1965, BEILIN 1967, BISCHOF & KOCH 1974).

Die erst vor kurzem bekannt gewordenen Lebensweisen von *Hyobanche glabrata* HIERN. und *H. sanguinea* L. (VISSER, WEBER & KUIJT 1978, KUIJT, VISSER & WEBER 1978, WEBER & VISSER 1980) haben nun aber eine ganz andere Art der Haustorienbildung gezeigt. Aufgrund der Möglichkeit, Sproß- und Blatthaustorien hervorzubringen, ist die gesamte Oberfläche der unterirdisch lebenden Pflanze „am Parasitismus beteiligt“ (Abb. 3g, h). Das kann sogar soweit gehen, daß — zumindest bei älteren Stadien (vgl. WEBER & VISSER 1980) — auch die Primärhaustorien durch mächtige Blatthaustorien ersetzt werden (Abb. 3h). Unter Berücksichtigung der kaum zu bestreitenden Zugehörigkeit von *Hyobanche* (MARLOTH 1932) zu den Scrophulariaceen/Orobanchaceen stellte sich nach Kenntnis der Blatthaustorien die Frage nach der stammesgeschichtlichen Entwicklung derartiger Parasiten (KUIJT, VISSER & WEBER 1978). Die daraufhin gezielt durchgeführten Untersuchungen der Blattoberflächen von *Tozzia*, *Lathraea*, *Aeginetia* und einigen *Orobanche*-Arten<sup>2</sup> waren negativ (vgl. auch WEBER 1973 b, 1975). Bei *O. teucris* HOL. dagegen bestätigte sich die Vermutung, daß

<sup>1</sup> Die Bezeichnung „Primärhaustorium“ wird üblicherweise nur für den intrusiven Abschnitt dieser Hypokotylknolle verwendet. Einer einheitlichen Terminologie wegen (siehe Sekundärhaustorium, Blatthaustorium) und der anatomischen Struktur entsprechend sollte man das gesamte verdickte Organ als Primärhaustorium bezeichnen. Es stört dabei nicht, daß „aus einem Haustorium andere Grundorgane hervorgehen“.

<sup>2</sup> Untersucht wurden bisher *Orobanche minor* SM., *O. gracilis* SMITH und *O. australiana* NUTT.

Blatthaustorien auch bei anderen Parasiten dieses Verwandtschaftskreises vorkommen können (WEBER 1979). In ihrer anatomischen Struktur sind sie mit den bereits erwähnten Warzenhaustorien vergleichbar. Ein Übergang vom nichtparasitischen Schuppenkomplex (Abb. 3e) zum parasitischen bei *Hyobanche* ist demzufolge phylogenetisch über warzenähnliche Blatthaustorien (Abb. 3f) denkbar. In analoger Weise wird man erwarten können, derartige warzenähnliche Organe auch an den Wurzeln einiger nichtparasitisch lebender Pflanzen der Scrophulariaceen zu finden: als Beginn des Übergangs zum Parasitismus. Genauere Kenntnisse über die Häufigkeit des Vorkommens von Blatthaustorien bei den entsprechenden Scrophulariaceen- und *Orobanche*-Arten (oder sogar Arten anderer *Orobanchaceae*-Gattungen) würden in jedem Fall den hier modellartig mit Hilfe bisher bekannter Glieder konstruierten phylogenetischen Trend des Parasitismus erhärten — allenfalls wäre eine Verkürzung der Entwicklungsschritte denkbar (wie beispielsweise durch den schrägen Pfeil in Abb. 3 von *d* nach *g/h* angedeutet), wenn man *d*-Formen finden würde, die im Besitz von Blatthaustorien sind. Obwohl ein experimentell gesicherter Funktionsnachweis noch nicht vorliegt, wird man doch davon ausgehen können, daß Warzenhaustorien für den Parasiten von relativ geringer Bedeutung sind, ganz gleich, ob sie an Wurzel, Sproß (Hypokotyl) oder Blatt entstehen. Für die Beurteilung stammesgeschichtlicher Entwicklungstendenzen erscheinen sie dagegen recht hilfreich.

### Zusammenfassung

Unterschiedliche Wuchsformen und Lebensweisen von parasitischen Sippen der *Scrophulariaceae* und *Orobanchaceae* wurden vergleichend untersucht. Im Mittelpunkt standen dabei solche Merkmale, die sich als Kriterien für die Beurteilung der Intensität des Parasitismus eignen. Im wesentlichen sind dies Herkunft und Struktur des Kontaktorgans, Abhängigkeit und Spezialisierung hinsichtlich der Wirtspflanze, Grad der augenscheinlichen Schädigung des Wirtes sowie Rückbildungserscheinungen am Parasiten. Dabei werden im Hinblick auf den Parasitismus dieses Verwandtschaftskreises bestimmte phylogenetische Progressionen deutlich (Abb. 3).

Kleinwüchsige annuelle Halbparasiten mit wurzelbürtigen wenig differenzierten Sekundärhaustorien stellen die einfachste Form des Parasitismus in diesem Formenkreis dar. Warzenhaustorien, die bei großwüchsigen annualen oder perennierenden Halbparasiten zusätzlich zu den Sekundärhaustorien vom oberen Bereich des Wurzelsystems bis in den Bereich des Hypokotyls vorkommen, stellen den Übergang vom Wurzel- zum Hypokotyl- bzw. Sproßparasitismus dar. Derartige

Vollparasiten mit Primärhaustorien in Form von Hypokotylknollen können nun die Bildung von warzenähnlichen Haustorialorganen auf die Schuppenblätter ausdehnen. So entstehen schließlich stark abgeleitete Vollparasiten mit Schuppenkomplexen und kompliziert strukturierten Blatthaustorien, die — nach dem jetzigen Stand der Kenntnisse — neben sämtlichen Wurzeln auch das Primärhaustorium aufgegeben haben.

Die vorliegende Arbeit basiert auf früheren und neueren weiterführenden Untersuchungen, welche von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt wurden. Der DFG, meinen studentischen Mitarbeitern sowie allen anderen, die mir bei meinen Studien geholfen haben, möchte ich auch an dieser Stelle danken.

#### Literatur

- ATSATT, P. R., 1979: Parasitic flowering plants. In: Handbook of Nutrition and Food. — CRC Press, Inc., Cleveland, Ohio, in Druck.
- MUSSELMAN, L. J., 1977: Surface characteristics of roots and haustoria of *Orthocarpus purpurascens* (Scrophulariaceae). — Beitr. Biol. Pflanzen **53**, 359—370.
- HANSEN, I. M., 1978: Correlations between haustoria formation and parasitic development in *Orthocarpus purpurascens* (Scrophulariaceae). — Ann. Bot. **42**, 1271—1276.
- ATTAWI, F. A. J., 1977: Morphologisch-anatomische Untersuchungen über den Parasitismus, die Entwicklungsweise und die Struktur der Haustorialorgane von *Orobanche*-Arten sowie über Samenstrukturen bei *Orobanchaceae*. — Diss. Gießen.
- WEBER, H. CHR., 1980: Zum Parasitismus und zur morphologisch-anatomischen Struktur der Sekundärhaustorien von *Orobanche*-Arten (*Orobanchaceae*). — Flora **169**, 55—83.
- BAKR AHMED, M., ZAHKAN, M. K., 1958: Control of *Orobanche* on horse bean. — The Bulletin, Cairo, **204**, 3—31.
- BECK v. MANNAGETTA, G., 1966: *Orobanchaceae*. In A. ENGLER (Ed.), Das Pflanzenreich **96**, 1—348.
- BELLIN, I. G., 1967: Control of dodder and broomrape. — Moscow: Kolos.
- BISCHOF, F., KOCH, W., 1974: Chemical and biological control of *Orobanche aegyptiaca*. — The Fifth Plant Medicine Congress of Iran, 1—12.
- BITZ, W., 1970: *Melampyrum pratense* L. Sein Wurzelwerk und seine Wirte. — Staatsexamensarbeit, Mainz.
- BONNIER, G., 1891: Sur l'assimilation des plantes parasites a chlorophylle. — C. R. Acad. Sci. **113**, 1074—1076.
- 1893: Recherches physiologiques sur les plant vertes parasites. — Bull. Sci. France et de la Belgique **25**, 77—92.
- BORG, S. J., 1972: Variability of *Rhinanthus serotinus* (SCHÖNH.) OBORNY in relation to the environment. — Proefschrift, Rijksuniversiteit te Groningen.
- CÉZARD, R., 1965: Orobanchacées: I. Culture experimentale. — Bull. de l'Acad. Soc. Lorraines des Sciences **5**, 279—285.
- 1973: Orobanchacées: II. Levee de la dormance de graines d'*Orobanches* par suppression d'une inhibition. — Bull. de l'Acad. Soc. Lorraines des Sciences **12**, 97—120.

- CÉZARD, R., 1974: Orobanchacées: V. Le jeune tubercule d'*Orobanche Rapum-genistae* THUILL. Son intérêt lors de l'étude de la biologie des Orobanches. — Bull. de l'Acad. Soc. Lorraines des Sciences **13**, 285—307.
- CHUANG, T.-I., HECKARD, L. R., 1971: Observations on rootparasitism in *Cordylanthus* (*Scrophulariaceae*). — Amer. J. Bot. **58**, 218—228.
- DAMASCHKE, U., 1974: Strukturelle Beziehungen zwischen Parasit und Wirt bei *Cassytha*. — Wissenschaftliche Hausarbeit, Kiel.
- DAWSON, J. H., 1965: Prolonged emergence of field dodder. — Weeds **13**, 373—374.
- DE ALMEIDA, J. M., 1959: Broomrape hinders the growing of some Legumes. — Agriculture (Lisboa) **3**, 35—60.
- DE CANDOLLE, A. P., 1813: Théorie élémentaire de la botanique. — Paris.
- 1832: Des parasites phanerogames. — Cours de Bot. Phys. **3**, 1414.
- DOBBINS, D. R., KULT, J., 1973: Studies on the haustorium of *Castilleja* (*Scrophulariaceae*). I. The upper haustorium, II. The endophyte. — Can. J. Bot. **51**, 917—922, 923—931.
- DÖRR, I., KOLLMANN, R., 1974: Strukturelle Grundlage des Parasitismus bei *Orobanche*. I. Wachstum der Haustorialzellen im Wirtsgewebe. — Protoplasma **80**, 245—259.
- 1975: Strukturelle Grundlage des Parasitismus bei *Orobanche*. II. Die Differenzierung der Assimilat-Leitungsbahn im Haustorialgewebe. — Protoplasma **83**, 185—199.
- 1976: Strukturelle Grundlagen des Parasitismus bei *Orobanche*. III. Die Differenzierung des Xylemanschlusses bei *O. crenata*. — Protoplasma **89**, 235—249.
- VISSER, J. H., ALBERS, F., 1977: On the parasitism of *Alectra vogelii* BENTH. (*Scrophulariaceae*). II. Origin of lateral roots in the contact area of the haustorium. — Z. Pflanzenphysiol. **85**, 349—359.
- EHRENDORFER, F., (Ed.), 1973: Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. — Stuttgart: G. Fischer.
- GOVIER, R. N., BROWN, J. G. S., PATE, J. S., 1968: Hemiparasitic nutrition in angiosperms. II. Root haustoria and leaf glands of *Odontites verna* (BELL.) DUM. and their relevance to the abstraction of solutes from the host. — New Phytol. **67**, 963—972.
- HÄRTEL, O., 1956: Der Wasserhaushalt der Parasiten. — In RUHLAND, W., (Ed.): Handbuch d. Pfl.-Phys. **3**, 951—960.
- 1959: Der Erwerb von Wasser und Mineralstoffen bei Hemiparasiten. — In RUHLAND, W., (Ed.): Handbuch d. Pfl.-Phys. **11**, 35—45.
- HANSEN, B., 1972: The genus *Balanophora* J. R. + G. Forster, a taxonomic monograph. — Dansk Bot. Arkiv **28**, 1—188.
- HARTL, D., 1969—1974: *Scrophulariaceae*. — In HEGI, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa **6**, 261—469.
- HEINEMANN, R. T., ATSATT, P. R., 1978: Nutritional studies of hemiparasitic *Orthocarpus* (*Scrophulariaceae*). — J. of Experimental Botany **29**, 789—796.
- HEINRICHER, E., 1898: Die grünen Halbschmarotzer. I. *Euphrasia*, *Odontites*, *Orphantha*. — Jahrb. Wiss. Bot. **31**, 77—124.
- 1898: Die grünen Halbschmarotzer. II. *Euphrasia*, *Alectorolophus*, *Odontites*. — Jahrb. Wiss. Bot. **32**, 389—452.
- 1901: Die grünen Halbschmarotzer. III. *Bartschia* und *Tozzia*, nebst einigen Bemerkungen zur Frage nach der assimilatorischen Leistungsfähigkeit der grünen Halbschmarotzer. — Jahrb. Wiss. Bot. **36**, 665—752.

- HEINRICHER, E., 1902: Die grünen Halbschmarotzer. IV. Nachträge zu *Euphrasia*, *Odontites* und *Alectorolophus*. Kritische Bemerkungen zur Systematik letzterer Gattung. — Jahrb. Wiss. Bot. **37**, 264—337.
- 1908: Die grünen Halbschmarotzer. V. *Melampyrum*. — Jahrb. Wiss. Bot. **46**, 273—376.
- 1931: Monographie der Gattung *Lathraea*. — Jena: G. Fischer.
- HUTCHINSON, J., 1959: The Families of Flowering Plants. I. Dicotyledons. — Clarendon Press, Oxford.
- KADRY, A. R., OMAR, A.-M., SALAME, S. A., 1959: A study on the effect of parasitism of *Orobanche* sp. on some agronomic characters of *Vicia faba*. — Ann. Agr. Sci. **3**, 105—112.
- KARLSSON, T., 1974: Recurrent ecotypic variation in *Rhinantheae* and *Gentiana-ceae* in relation to hemiparasitism and mycotrophy. — Bot. Notiser **127**, 527—539.
- KNORZ, A., 1848: Über den von Hrn. DECAISNE angegebenen Parasitismus der Rhinanthaceen. — Beil. zur Bot. Ztg. **6**, 239—241.
- KOCH, L., 1878: Über die Entwicklung des Samens der Orobanchen. — Jahrb. Bot. **11**, 218—261.
- 1887: Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen. — Heidelberg: Karl Winter.
- KUJIT, J., 1969: The Biology of Parasitic Flowering Plants. — Berkeley, Los Angeles.
- 1973: Biologische und morphologische Hinweise zur systematischen Stellung von *Lathraea*. — Beitr. Biol. Pfl. **49**, 137—146.
- 1977: Haustoria of phanerogamic parasites. — Ann. Rev. Phytopathol. **17**, 91—118.
- DOBBINS, D. R., 1971: Phloem in the haustorium of *Castilleja* (*Scrophulariaceae*). — Can. J. Bot. **49**, 1735—1736.
- VISSER, J. H., WEBER, H. CHR., 1978: Morphological observations on leaf haustoria and related organs of the South African genus *Hyobanche* (*Scrophulariaceae*). — Can. J. Bot. **56**, 2981—2986.
- MARLOTH, R., 1932: The Flora of South Africa **8**, 131—140. — London: Wheldon & Wesley.
- MEYEN, J., 1829: Über das Herauswachsen parasitischer Gewächse aus den Wurzeln anderer Pflanzen. — Flora **12**, 49—64.
- MUSSELMAN, L. J., 1973: On the anatomy of the haustoria of parasitic *Scrophulariaceae*. — Malta, Proc. Eur. Weed Res. Coun. Symp. Parasitic Weeds, 149—153.
- MANN, W. F., 1976: A survey of surface characteristics of seeds of *Scrophulariaceae* and *Orobanchaceae* using scanning electron microscopy. — Phytomorphology **25**, 370—378.
- — 1977: Host plants of some *Rhinanthoideae* (*Scrophulariaceae*) of Eastern North America. — Plant Syst. Evol. **127**, 45—53.
- — 1977: Parasitism and haustorial structure of *Schwalbea americana* (*Scrophulariaceae*). — Beitr. Biol. Pflanzen **53**, 308—315.
- DICKISON, W. C., 1975: The structure and development of the haustorium in parasitic *Scrophulariaceae*. — Bot. J. Linn. Soc. **70**, 183—212.
- RICH, S. D., 1976: Notes on the hemiparasite *Bartsia alpina* (*Scrophulariaceae*). — Acta Bot. Isl. **4**, 16—18.
- NWOKE, F. I. O., OKONKWO, S. N. C., 1974: Facultative hemiparasitism in *Buchnera hispida* BUCH.-HAM. ex D. DON. — Ann. Bot. **38**, 993—1002.

- NWOKE, F. I. O., OKONKWO, S. N. C., 1978: Structure and development of the primary haustorium in *Alectra vogelii* BENTH. (*Scrophulariaceae*). — Ann. Bot. **42**, 447—454.
- OESAU, A., 1973: Keimung und Wurzelwachstum von *Melampyrum arvense* L. (*Scroph.*). — Beitr. Biol. Pfl. **49**, 73—101.
- OKONKWO, S. N. C., 1966: Studies on *Striga senegalensis* BENTH. I. Mode of host-parasite union and haustorial structure. — Phytomorphology **16**, 453—463.
- 1966: Studies on *Striga senegalensis* BENTH. II. Translocation of C<sup>14</sup>-labelled photosynthate, urea-C<sup>14</sup> and sulphur-35 between host and parasite. — Amer. J. Bot. **53**, 142—148.
- 1966: Studies on *Striga senegalensis* BENTH. III. In vitro culture of seedlings. Establishment of cultures. — Amer. J. Bot. **53**, 679—687.
- 1966: Studies on *Striga senegalensis* BENTH. IV. In vitro culture of seedlings. Effect of various sugars and glutamine. — Amer. J. Bot. **53**, 687—693.
- 1970: Studies on *Striga senegalensis* BENTH. V. Origin and development of buds from roots of seedlings reared in vitro. — Phytomorphology **20**, 144—150.
- 1975: In vitro post-germination growth and development of embryos of *Alectra* (*Scroph.*). — Physiol. Plant **34**, 378—383.
- NWOKE, F. I. O., 1975: Bleach-induced germination and breakage of dormancy of seeds of *Alectra vogelii*. — Physiol. Plant **35**, 175—180.
- 1975: Observations on haustorial development in *Striga gesnerioides* (*Scrophulariaceae*). — Ann. Bot. **39**, 979—981.
- 1978: Initiation, development and structure of the primary haustorium in *Striga gesnerioides* (*Scrophulariaceae*). — Ann. Bot. **42**, 455—463.
- OZENDA, P., 1965: Recherches sur les phanérogames parasites. I. Revue des travaux récents. — Phytomorphology **15**, 217—310.
- PITRA, A., 1861: Über die Anheftungsweise einiger Phanerogamen Parasiten an ihre Nährpflanzen. — Bot. Z. **19**, 53—76.
- POLUNIN, O., 1969: Flowers of Europe. — Oxford: Univ. Press.
- RAUH, W., 1937: Die Bildung von Hypokotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. — Nova Acta Leop. **4**, 410—421.
- REGEL, E., 1854: Die Schmarotzergewächse und die mit denselben in Verbindung stehenden Pflanzenkrankheiten. — Diss., Zürich.
- RENAUDIN, S., 1974: Contribution à l'étude de la biologie des phanérogames parasites: recherches sur *Lathraea clandestina* L. (*Scrophulariaceae*). — Thèse présentée à l'U. E. R. des Sciences de la Nature de l'Université de Nantes.
- SALLÉ, G., 1976: Le phloème des cordons corticaux du *Viscum album* L. (Loranthacées). — Protoplasma **87**, 17—25.
- SOLMS-LAUBACH, H., 1865: Über den Bau und die Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen. — Jahrb. Wiss. Bot. **6**, 509—638.
- TERYOKHIN, E. S., 1977: Origin and evolution of the basic types and modes of parasitism in flowering plants. — Bot. Žurn. (Leningrad) **62**, 777—792.
- TUBEUF, C., 1923: Monographie der Mistel. — München: Oldenbourg.
- VISSER, J. H., DÖRR, I., KOLLMANN, R., 1977: On the parasitism of *Alectra vogelii* BENTH. (*Scrophulariaceae*). I. Early development of the primary haustorium and initiation of the stem. — Z. Pflanzenphysiol. **84**, 213—222.
- WEBER, H. CHR., KUIJT, J., 1978: *Hyobanche sanguinea* L. (*Scrophulariaceae*), ein Blattparasit. — Naturwissenschaften **65**, 209.

- WEBER, H. CHR., 1973a: Zur Morphologie und Anatomie des Haustoriums von *Tozzia* L. (*Scrophulariaceae*) und der Anschluß an das Wirts-Xylem. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **86**, 563—570.
- 1973b: Zur Biologie von *Tozzia alpina* L. (Standort, Wirtspflanzen, Entwicklung und Parasitismus). — Beitr. Biol. Pflanzen **49**, 237—249.
- 1975: Vergleichende Betrachtungen über die unterirdischen Organe von *Lathraea squamaria* L. und *Tozzia alpina* L. (*Scrophulariaceae*). — Beitr. Biol. Pfl. **51**, 1—15.
- 1976a: Anatomische Studien an den Haustorien einiger parasitischer Scrophulariaceen Mitteleuropas. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **89**, 57—84.
- 1976b: Über Wirtspflanzen und Parasitismus einiger mitteleuropäischer *Rhinanthoideae* (*Scrophulariaceae*). — Pl. Syst. Evol. **125**, 97—107.
- 1976c: Studies on new types of haustoria in some Central European *Rhinanthoideae* (*Scrophulariaceae*). — Pl. Syst. Evol. **125**, 223—232.
- 1978: Schmarotzer. Pflanzen, die von anderen leben. — Stuttgart: Chr. Belser.
- 1979: Die Gamander-Sommerwurz (*Orobanche teucris* HOL., *Orobanchaceae*), ein dreifacher Parasit an seinen Wirtspflanzen. — Naturwissenschaften **66**, 367—368.
- WEBERLING, F., 1975: Zur Morphologie der Haustorien von *Rhinanthoideen* (*Scrophulariaceae*). — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **88**, 329—345.
- UHLARZ, H., 1976: Die Kontaktaufnahme parasitischer Rachenblütler mit den Wurzeln ihrer Wirtspflanzen. — Naturwissenschaften **6**, 296.
- VISSER, J. H., 1980: Zur anatomischen Struktur der aus Schuppenblättern hervorgegangenen Kontaktorgane von *Hyobanche* (*Scrophulariaceae*). — Flora **169**, 476—497.
- ZIEGLER, H., 1955: *Lathraea*, ein Blutungssaftschmarotzer. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **68**, 311—318.

Anschrift des Verfassers: DR. HANS CHRISTIAN WEBER, Universität Ulm, Abt. f. Spezielle Botanik, Postfach 4066, D-7900 Ulm/Donau, Bundesrepublik Deutschland.