Onderzoek naar de relatie gastheer-halfparasiet.

(Rhinanthus serotinus)

De koolhydraat- en stikstofgehaltes.

Doct. verslag plantenfysiologie.

dec. - april 1972

Margje v.d. Duim.

Delleweg 3

Loppersum.

Inhoud.

	bldz.
Inleiding.	1
Materiaal en Methode.	3
Resultaten.	7
a: De invloed van Rhinanthus op verschillende gastheren.	7
b: Rhinanthus met Hordeum en Trifolium als gastheer.	9
c: Rhinanthus met Hordeum als gastheer.	12
Discussie.	14
Effect van een bloeiende gastheer op Rhinanthus.	17
De klieren van Rhinanthus serotinus.	20
Samenvatting.	23
Suggesties voor volgend onderzoek.	24
Literatuur.	25

Inleiding.

De halfparasiet Rhinanthus serotinus (=glaber),de ratelaar behoort tot de familie der Scrophulariaceae en wel tot de onderfamilie der Rhinanthoideae. Deze onderfamilie bestaat voornamelijk ui halfparasieten. Enkele soorten zoals Lathrea en Hyobanche zijn holoparasitair.
Halfparasieten zijn in tegenstelling tot holoparasieten in staat tot fotosynthese. Zij bezitten Chlorophyl.
De Rhinanthoideae zijn zg. wortelparasieten. Ze staam met haustoria in verbinding met de wortels van een gastheer. Deze binding is een xyleem-xyleem binding.(Härtel 1956)
De mate van onafhankelijkheid van de gastheer is niet voor alle soorten binnen de Rhinanthoideae gelijk.(Schmucker 59) Odontites en Euphrasia gelden als de minst afhankelijken: zij kunnen zonder gastheer hun levenscyclus voltooien. Melampyrum,Pedicularis en Rhinanthus kunnen dit niet. Tozzia en Striga zijn in hun jeugdfase volledig parasitair: later gaan ze over op een hemiparasitaire levenswijze.
Welke stoffen hebben de halfparasieten nodig van hun gastheer? Al in de19^{e}eeuw is onderzoek hierover gedaan. Bonnier(1891) vond voor de halfparasieten een uiterst zwakke fotosyntheseactiviteit. Ze hadden derhalve volgens hem organische nodig. Heinricher(1924) en Kostytschew(1922) bestreden dit. Zij vonden een fotosyntheseactiviteit vergelijkbaar met die van autotrofe planten. De Boer(71) vond voor Rhinanthus serotinus hetzelfde. Volgens Kostytschew (1922), Hienricher(1924) en Härtel(1959) zou de halfparasiet,gezien ook zijn slecht ontwikkeld wortelstelsel,afhankelijk van de gasthe r zijn van water en de daarin zittende mineralen. De halfparasieten zouden verder gekenmerkt zijn door een hoge transpiratiesnelheid. Bovendieh zouden ze de spleetwijdte van hun stomata niet kunnen reguleren.
Door een hogere transpiratiesnelheid dan zijn gastheer kan de halfparasiet passief water onttrekken aan de wortels van de gastheer.
Actief kan water onttrokken worden door een verschil in osmotische waarde tussen gastheer en gastweefsel. Het verschil met de gastheerweefsels bedraagt echter nooit meer dan 1-3 atm. Volgens Jacob(1968) wordt waterdan ook voornamelijk onttrokken aan de gastheer door de transpiratietrek.
Dat er niet alleen water overgaat van gastheer naar halfparasiet is aangetoond met behulp van isotopen. Rogers en Nelson(1962) toonden transport van gastheer naar halfparasiet aan van de isotopen $^{45}Ca^{++}$, $^{32}PO_4^{\equiv}$ en $^{35}SO_4^{\equiv}$

bij Striga asiatica; Govier, Nelson en Pate(1967) van $^{32}PO_4^{\equiv}$ bij Odontites vernan Na toediening van gelabeld CO_2 aan de gastheer vonden Govier, Nelson en Pate(1967) gemerkte aminozuren, amiden, organische zuren en suikers in de halfparasiet Odontites verna. Meyboom(1968) vond hetzelfde na toediening van gemerkt CO_2 aan Rhinanthus serotinus. Transport van halfparasiet naar gastheer komt niet of nauwelijks voor.
Naast water en mineralen gaan er dus ook organische stoffen naar de halfparasiet.
Wat heeft dit nu voor invloed op de gastheer en de halfparasiet?
Klaren(1971) vond bij Rhinanthus die alleen stond een lager aminozuurgehalte.
De Boer(1971) vond aanwijzingen voor een hoog zetmeelgehalte in de alleengroeiende ratelaars.
Ik heb nu de invloed van de gastheer op de halfparasiet en omgekeerd proberen na te gaan door de koolhydraat- en stikstofgehaltes te bepalen van zowel gastheer zonder parasiet, gastheer met parasiet, als de ratelaar met een gastheer en de ratelaar alleen.

Verder heb ik gekeken naar de bladklieren. Mogelijk vervullen deze een functie bij het aantrekken van stoffen aan de gastheer voor de halfparasiet.

Materiaal en Methode.

De bepalingen werden uitgevoerd met materiaal van Rhinanthus serotinus, gekweekt met de volgende gastheren:

Serie a. Festuca rubra - rood zwenkgras.
Cynosurus cristatus - kamgras.
Plantago lanceolata - smalbladige weegbree.
Rumex acetosella - schapezuring.

serie b. Trifolium repens - witte klaver.
Stellaria media - muur.
Hordeum spec. - gerst.

serie c. Hordeum spec. - gerst.

Serie a. werd gekweekt door A. Kingma- Bouma in de zomer van 1969 in de volle grond. 14 Weken na kieming is het materiaal geoogst, gedroogd bij 70 C en fijngemalen.
Hierna is het materiaal gescheiden in wortel en spruit. Als referentie voor de gastheer dienden planten van dezelfde soort, die dan echter niet beparasiteerd werden.

Serie b. werd gekweekt in de kas van het laboratorium van plantenfysiologie in het voorjaar van 1972.
De planten werden op een turfbevattende tuingrond gekweekt. Het zaad van de ratelaar heeft een koudeperiode van 2 maand bij 4 °C nodig om te kunnen kiemen. Kiemende ratelaarzaden werden bij kiemende gastheerzaden in de pot gezet en wel:4 gastheren- 4 ratelaars, 4 gastheren alleen, 6-8 ratelaars alleen per pot.
de serie werd ingezet: 23-12-71
geoogst: 11- 2-72
Alleen de bovengrondse delen van deze serie konden worden geoogst.
Er bleven te veel turfdeeltjes aan de wortels kleven. Het vers- en droog gewicht werd van de spruit bepaald. Om het effect van bloei van de gastheer op de parasiet na te gaan, werden uit de helft der potten met Stellaria media als gastheer systematisch de bloetknoppen uit de gastheer verwijderd.

Serie c. werd gekweekt op een leembevattend dekzand ("kakelhof"grond)
Aan deze serie werd om de 14 dagen een $\frac{1}{2}$ n. Hoagland oplossing toegevoegd.

Er werden 4 gerst-4 ratelaars, 4 gerst alleen en 6 ratelaars alleen per pot uitgezet.
De serie werd ingezet: 4 - 2 - 72.
geoogst: 15 - 3 - 72.
Zowel de bovengrondse als ondergrondse delen konden geoogst worden.
Hiervan werd het vers- en drooggewicht bepaald.

In serie a. bloeiden Rumex en Plantago, in serie b. Stellaria.
Rhinanthus bloeide in geen enkele serie.

Suiker en zetmeelbepaling.
wortels en spruit worden gewogen en daarna fijngemaakt in vloeibare stikstof.
Door 60 min. te schudden met 15 ml. 90% ethanol worden de suikers die hierin oplossen gescheiden van het zetmeel. Na centrifugatie wordt het ekstract overgespoeld in een maatkolfje van 50 ml. aangevuld met aquadest en gemengd. Het suikergehalte wordt colorimetrisch bepaald met de anthronbepaling.
Het residu wordt 2,5 à 3 uur gekookt met 25 ml. 2,5% HCl aan een terugvloeikoeler. Het zetmeel wordt hierbij gehydrauliseerd tot suikers.
Na afkoelen wordt 5 ml. 10% $Al(OH)_3$ suspensie toegevoegde en het ekstract afgecentrifugeerd.
Het ekstract wordt na centrifugatie overgespoeld in een maatkolf van 50 ml. aangevuld met aquadest en gemengd. Het suiker gehalte wordt colorimetrisch bepaald met de anthronbepaling.

Anthronbepaling op suikers. (Fales,1951)
1 ml. van de te meten oplossing wordt in een reageerbuis gepipetteerd. voorzichtig wordt 10 ml. anthronzwavelzuur toegevoegd en de inhoud goed gemengd. De reageerbuizen worden afgesloten met een knikker en precies 7 min. verwarmd in een kokend waterbad.
Daarna worden de buizen 7 min. afgekoeld in een koud waterbad.
De extinctie van de oplossing (blauwgroen) wordt gemeten bij 620 mμ

N bepaling volgens Kjeldal.

Wortels en spruit worden gewogen en afzonderlijk fijngemaakt in vloeibare stikstof. Door twee uur te schudden met 3% HCl (0,5-1 g. materiaal/10 ml. 3% HCl) kunnen de eiwitten die hierin niet oplossen gescheiden worden van de aminozuren en andere oplosbare N verbindingen.
De wortel en spruit worden afgefiltreerd,gewassen,de fracties overgespoeld in kjeldalkolfjes en ingedampt tot ongeveer 2 ml. waarna 3 ml. geconcentreerd zwavelzuur en een mespuntje katalysatormengsel(1 deel $CuSO_4$+ 3 delen K_2SO_4) toegevoegd worden.
Er lopen steeds twee blanco bepalingen mee.(1 met en 1 zonder filtreerpapiertje)
De inhoud van de kolven wordt aan de kook gebracht. Volgens Kjeldal wordt organische stikstof door langdurig koken met sterk H_2SO_4 omgezet tot $(NH_4)HSO_4$. Dit duurde 4-12 uur.
Het heldere destructiemengsel wordt na afkoelen en verdunnen met 10 ml. aquadest in een dubbelwandige destillatiekolf gegoten. Er wordt nog enkele malen nagespoeld en er wordt 20 ml. 7,5N NaOH toegevoegd.
De gevormde ammoniak wordt door stoom overgedistilleerd en opgevangen in een erlemeyer met 10 ml. 1/70 N H_2SO_4 en 10 ml. aquadest.
Precies 5 min. nadat de eerste druppel in de zwavelzuuroplossing is terecht gekomen wordt de erlemeyer weggenomen. het destillaat wordt overgespoeld.in een maatkolf van 50 ml. aangevuld met aquadest en gemengd.
Daarna wordt het stikstofgehalte colorimetrisch bepaald volgens Nessler.

NH_4 bepaling volgens Nessler.

In een reageerbuis wordt 1 ml. van de te meten stof gepipetteerd. Waren er Ca^{++} en Mg^{++} ionen aanwezig,dan werd er 0,5 ml. K.Na tartraat toegevoegd, zodat geen neerslag van $Ca(OH)_2$ of $Mg(OH)_2$ kan ontstaan.
Met aquadest wordt aangevuld tot 9,5 ml,waarna 0,5 ml Nesslers reagens wordt toegevoegd en gemengd.

$$2\ HgI_2 2KI + 3\ KOH + NH_4 \longrightarrow \underset{\text{geelbruin}}{Hg_2ONH_2I} + 3KI + 2H_2O$$

De extinctie van de oplossing wordt binnen 10 minuten in een spectrofotometer (Unicam) gemeten bij 410 mμ

Anatomisch onderzoek.

De blaadjes worden gebleekt in verwarmde 96% alkohol, in melkzuur gelegd en en daarna onder de mikroscoop bekeken.
Van at random gekozen oppervlakten werd het aantal klieren geteld.
De tekeningen werden met behulp van een tekenprisma gemaakt.

Gebruikte afkortingen.

Ga. = gastheer zonder ratelaar.	voorbeeld: Rumex.
$Ga_{Ra.}$ = gastheer met een ratelaar.	voorbeeld: $Rumex_{Rhin.}$
$Ra_{Ga.}$ = ratelaar op een gastheer.	voorbeeld: $Rhin._{Rum.}$
Ra. = ratelaar die alleen staat.	voorbeeld: Rhin.

De betekenis van de gebruikte kleuren in de blokdiagrammen staat op bldz.8a.

Resultaten.

De invloed van Rhinanthus op verschillende gastheren.

Rhinanthus is op 4 verschillende gastheren gekweekt. Van deze gastheren is het suiker en zetmeelgehalte per gram drooggewicht bepaald, en het oplosbare en onoplosbare N gehalte per gram drooggewicht. Van de gastheer-referenties zijn deze gehaltes ook bepaald, tevens die van Rhinanthus op de verschillende gastheren.
In tabel 1 staan de gegevens over de drooggewichten van de gebruikte planten.

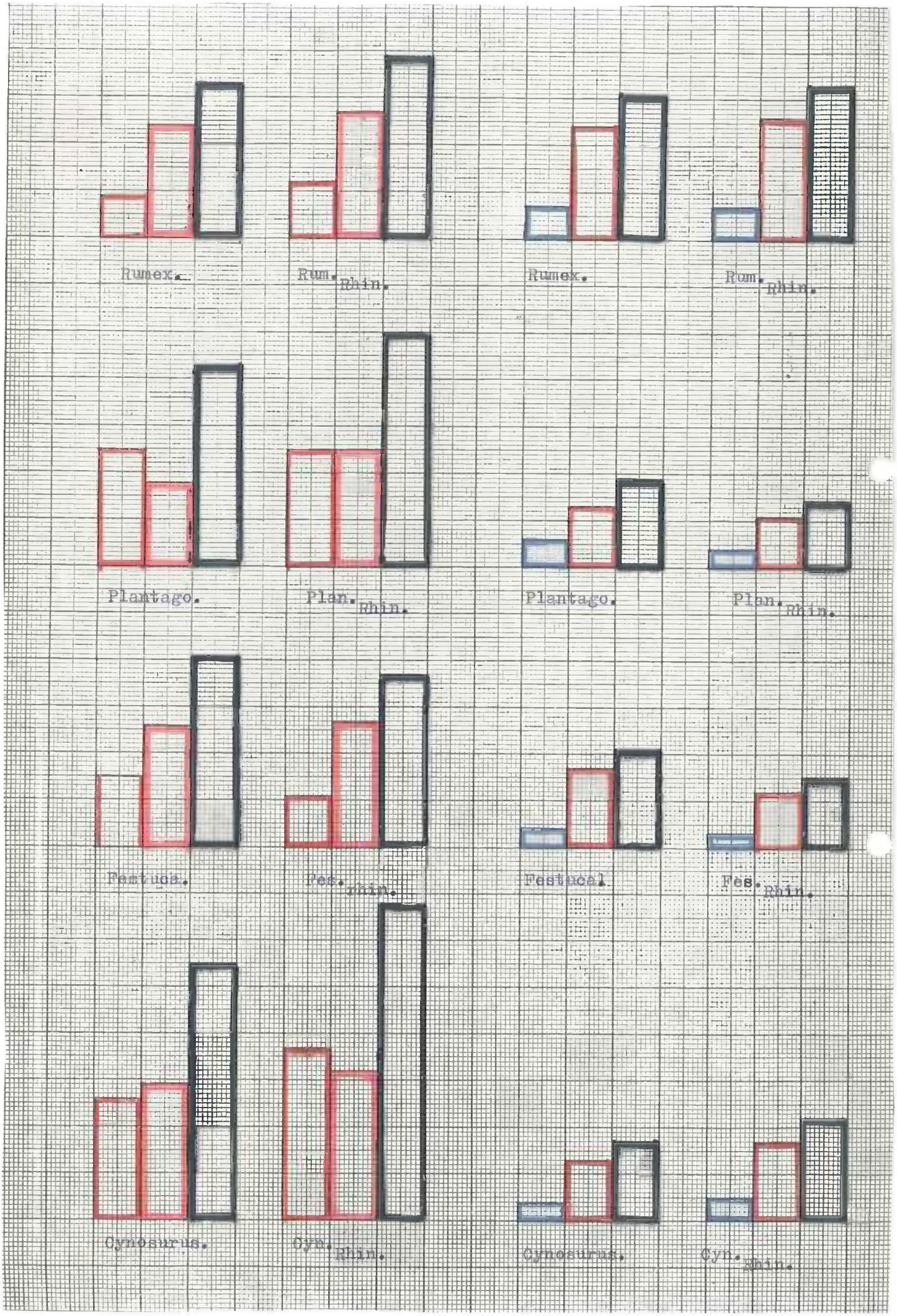
tabel 1 — drgew. in gr. van de spruit.

	gasth.ref.	gasth.	ratelaar	A	B
Rumex acetosella(2)+	40,2	9,9	6,0	37%	76%
Plantago lanceolata(9)	23,1	16,7	11,5	66%	76%
Festuca rubra(11)	15,0	10,6	10,2	50%	30%
Cynosurus cristatus.	12,8	2,9	33,3	92%	77%

A = percentage dat de ratelaar uitmaakt in drooggewicht van de gastheer-gast combinatie.
B = relatieve opbrengstdaling in procenten van de gastheer t.g.v. de parasitering ten opzichte van de blanco gastheer.

We zien in deze tabel dat het drooggewicht van de gastheer enorm gedaald is t.o.v. de gastheerreferentie. Met kweekproeven is aangetoond, dat deze opbrengstdaling het gevolg is van de parasitering.(Bastiaans,1969)
De drooggewichten van de ratelaars lopen nogal uiteen. Hoe hoger het percentage , dat de ratelaar uitmaakt van de gastheer-gast combinatie, hoe hoger het drooggewicht. De ratelaars op Rumex en Plantago hebben een laag drooggewicht. Dezebeide gastheren bloeiden.
In tabel twee (2) staan de gegevens van de verschillende bepalingen.
Deze gegevens zijn verder verwerkt in blokdiagrammen.(grafiek 1 en 2)

+ nummer achter plant correspondeert met het nummer gegeven door A. Kingma-Bouma

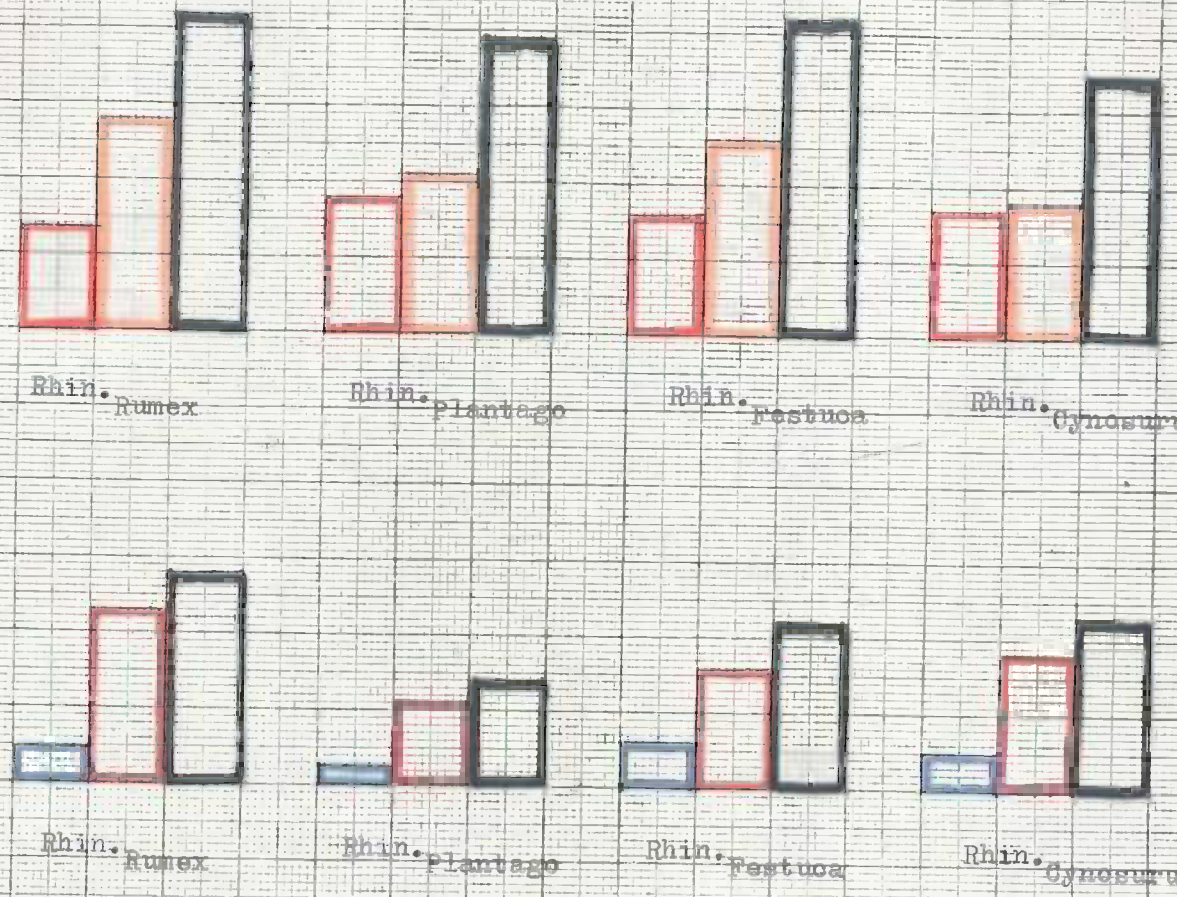

Rumex.
Rum. Rhin.
Rumex.
Rum. Rhin.
Plantago.
Plan. Rhin.
Plantago.
Plan. Rhin.
Festuca.
Fes. Rhin.
Festuca.
Fes. Rhin.
Cynosurus.
Cyn. Rhin.
Cynosurus.
Cyn. Rhin.

tabel 2.

	suiker	zetmeel	totaal	oplosb. N	onoplosb. N	totaal
Rumex	37,8	96,3	134,1	6,8	24,3	31,1
Rum.Rhin.	47,7	106,2	153,9	7,2	25,6	32,8
Rhin.Rum.	57,6	111,6	169,2	4,8	22,8	27,6
Plantago	99,9	72,0	171,9	6,0	13,2	19,2
Plant.Rhin.	99,9	99,9	199,8	3,6	10,6	14,2
Rhin.Plant.	71,1	84,6	155,7	2,7	11,4	14,1
Festuca	60,3	104,4	164,7	4,3	16,5	20,8
Fest.Rhin.	45,9	107,1	153,0	3,4	12,0	15,4
Rhin.Fest.	63,0	102,6	165,6	5,5	16,4	21,9
Cynosurus	102,6	114,3	216,9	4,3	13,0	17,3
Cyn.Rhin.	142,2	127,8	270,0	5,1	17,1	22,2
Rhin.Cyn.	68,4	73,8	142,2	5,1	18,2	23,3
	uitgedrukt in mg.gluc/gr. drgew.			uitgedrukt in mg. N/gr. drgew.		

Bij Rumex, Cynosurus en Plantago is het suikergehalte en/of het zetmeelgehalte per gram drooggewicht toegenomen. Het totale koolhydraatgehalte komt daardoor hoger te liggen dan bij de referentie. Bij Festuca neemt het totaale koolhydraatgehalte enorm af. Het totale stikstofgehalte (oplosbaar+onoplosbaar)neemt af bij Festuca en Plantagoper gr. drgew. Bij Rumex is een geringe toename. Bij Cynosurus is die toename groter. In alle gevallen treedt er een verandering op in de koolhydraat- stikstof balans. Door verandering (meestal toename) in het suiker en zetmeelgehalte per gr, drgew, en verandering (meestal afname) in het stikstofgehalte per gr. drgew. wordt de balans verschoven.
Die verschuiving is bij Rumex en Cynosurus zeer gering. Bij Cynosurus neemt zowel het koolhydraat als het stikstofgehalte per gr. drgew. toe, wanneer er een ratelaar opstaat.

De suiker en zetmeelgehaltes van de ratelaars op de verschillende gastheren lopen weinig uiteen. Op Cynosurus heeft de ratelaar het laagste suiker en zetmeelgehalte per gr. drgew.
In het stikstofgehalte treden nogal wat verschillen op. Die verschillen liggen in het eiwitgehalte per gr. drgew.
Behalve bij Rumex is het totale stikstofgehalte per gr.drgw. van de halfparasiet hoger dan dat van de gastheer, waarop de halfparasiet staat.



= suikergehalte per g. drgew.

= zetmeelgehalte per g. drgew.

= oplosbaar N gehalte per g. drgew

= onoplosbaar N gehalte per g. drgew.

= totaal koolhydraat of stikstofgehalte per g. drgew.

grafiek 2

Rhinanthus met Hordeum en Trifolium als gastheer

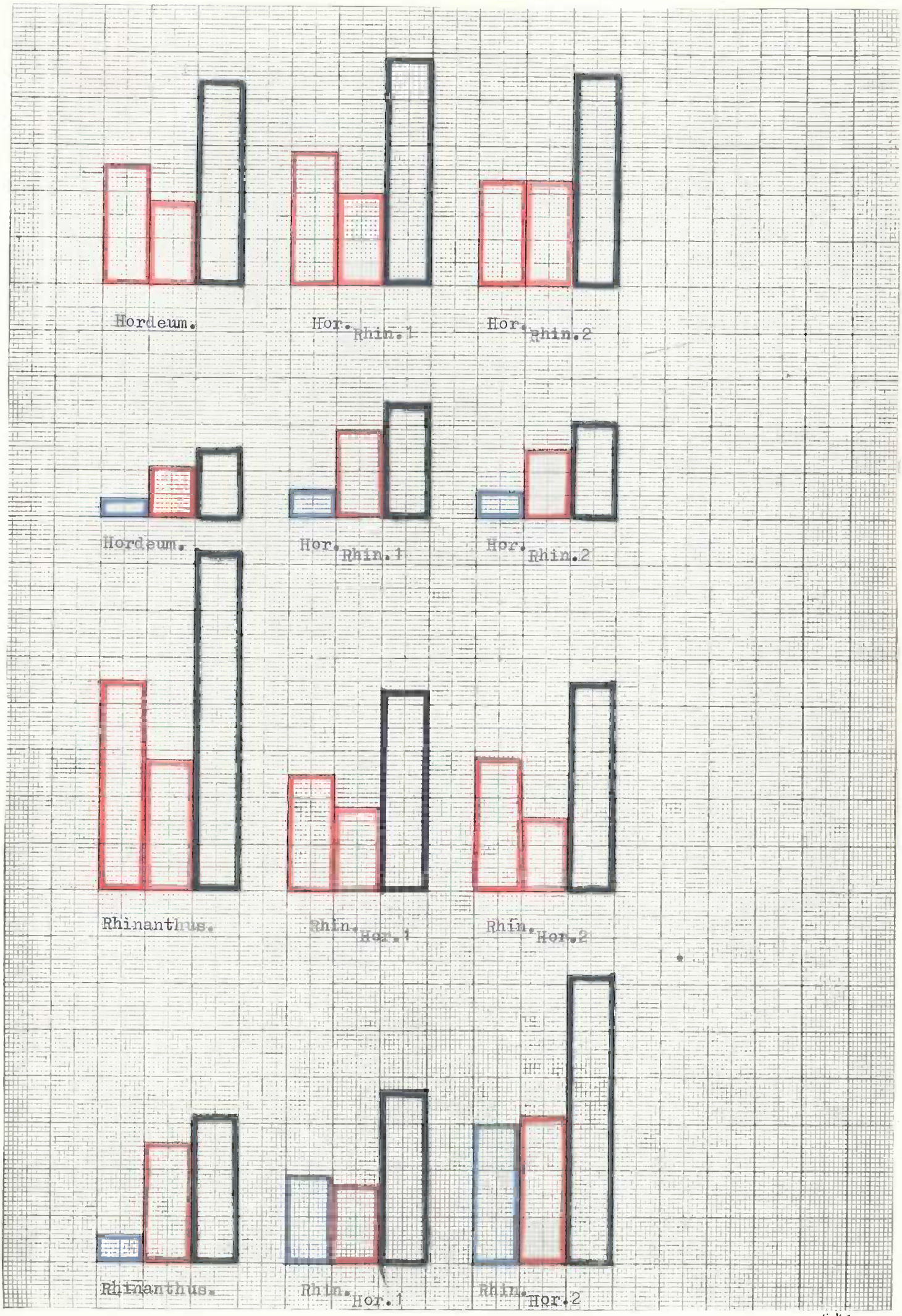
Rhinanthus is in deze serie gekweekt met Hordeum(gerst) en Trifolium (witte klaver) als gastheer.
Bovendien zijn ratelaars alleen gekweekt. Onder optimale kweekomstandigheden is de ratelaar alleen soms in staat zijn levenscyclus te voltooien en tot zaadzetting te komen.(mond.mededeling S.J. ter Borg 1972)
Meestal sterft hij voortijdig af,
De serie is gekweekt op turfbevattende tuingrond. De wortels konden niet worden geoogst. Er bleven te veel turfdeeltjes aan de wortels zitten.
Trifolium had wortelknolletjes gevormd.
In tabel 3 en 4 staan de gegevens van de drooggewichten van de verschillende series vermeld.

tabel3.
vers- en drooggewichten van de spruit in grammen.
serie ingezet 23-12-71 geoogst 11-2-72

	versgew.	drooggew.	drgew.%	gemidd. gewicht van
Hordeum.	2,45	0,56	22,8	5 planten
Hor.$_{Rhin.1}$	2,53	0,41	16,2	4 "
Hor.$_{Rhin.2}$	1,40	0,21	14,9	4 "
Rhin.$_{Hor.1}$	0,72	0,054	7,6	3 "
Rhin.$_{Hor.2}$	1,09	0,095	8,8	4 "
Rhinanthus.	0,13	0,018	13,8	30 "
Trifolium	0,78	0,10	12,8	10 "
Trif.$_{Rhin.1}$	0,70	0,083	11,7	8 "
Trif.$_{Rhin.2}$	0,51	0,074	14,5	8 "
Rhin.$_{Trif.1}$	0,39	0,063	16,1	4 "
Rhin.$_{Trif.2}$	0,53	0,073	13,8	4 "
Rhinanthus.	0,13	0,018	13,8	30 "

tabel 4.

De drooggewichten van de gastheren zijn afgenomen o.i.v. de parasitering. Hord.$_{Rhin.1}$ met 27% , Hord.$_{Rhin.2}$ met 62% ten opzichte van de gastheer-referentie. Trif.$_{Rhin.1}$ met 17 % , Trif.$_{Rhin.2}$ met 26% t.o.v. de gastheer-referentie. Trifolium heeft minder te lijden gehad van de parasitering.
Het drooggewicht van de ratelaars is toegenomen op de beide gastheren.
Het gemiddelde gewicht van de ratelaars alleen is bepaald van 30 planten.
De ratelaars hechten zich daarbij via de haustoria op elkaar. De gewichten


Hordeum.
Hor. Rhin. 1
Hor. Rhin. 2
Hordeum.
Hor. Rhin. 1
Hor. Rhin. 2
Rhinanthus.
Rhin. Hor. 1
Rhin. Hor. 2
Rhinanthus.
Rhin. Hor. 1
Rhin. Hor. 2

grafiek 3

van de individuele planten lopen nogal uiteenn Zo varieert het versgewicht van een ratelaar alleen van 0,047 tot o,274 gram.Waarschijnlijk gaat de groei van de een ten koste van de ander, wanneer ze zich op elkaar hechten. In tabel 5 staan de gegevens van de koolhydraat- en stikstofgehaltes, de gegvens verwerkt in blokdiagrammen in grafiek 3 en 4.

tabel 5.

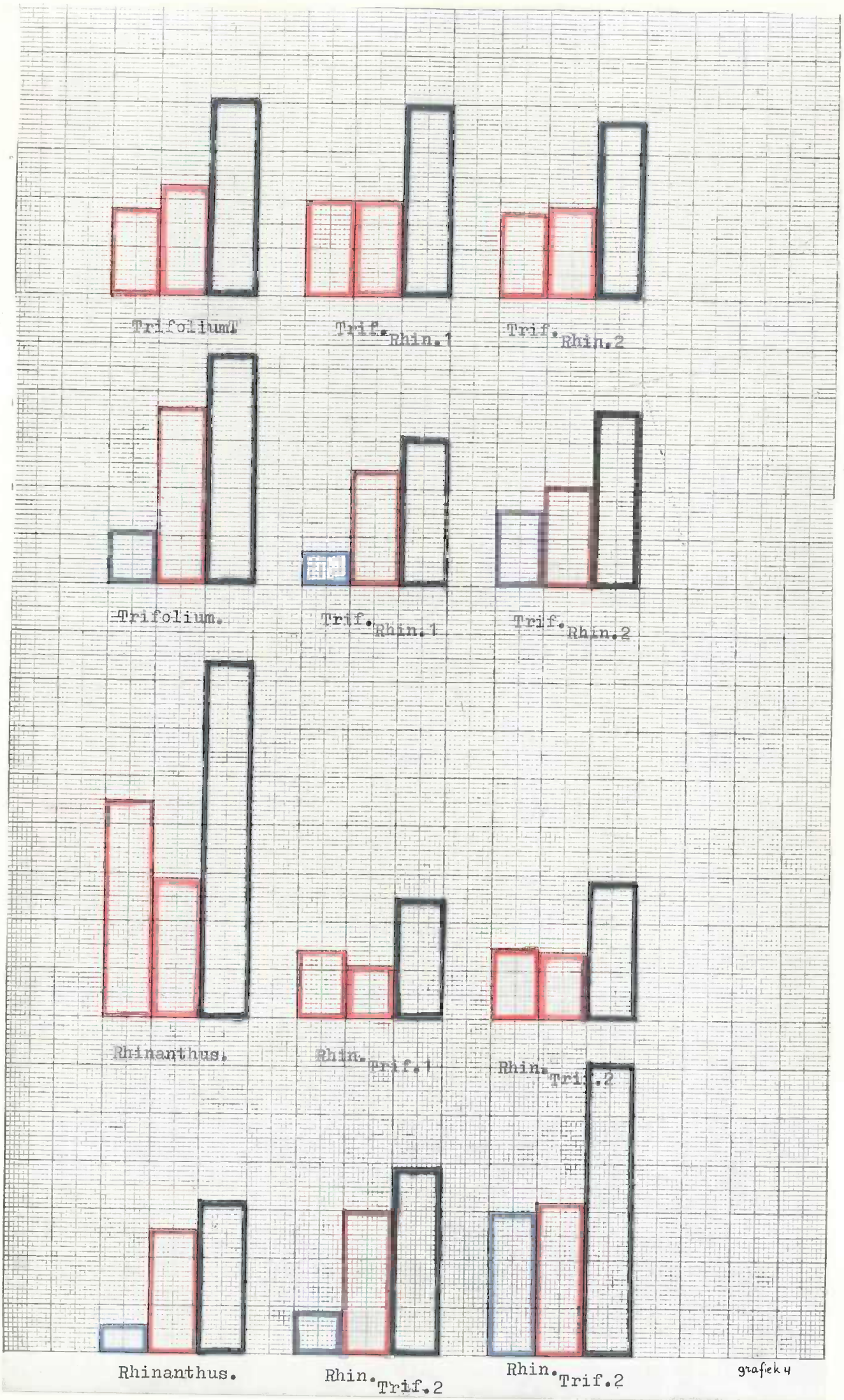
	suiker	zetmeel	totaal	oplosb.N	onoplosb.N	totaal
Hordeum.	105,3	70,2	175,5	4,1	11,3	15,4
hor.$_{Rhin.1}$	115,2	82,8	198,0	5,7	19,3	25,0
Hor.$_{Rhin.2}$	91,8	92,7	184,5	5,6	14,5	20,1
Rhin.$_{Hor.1}$	100,8	73,8	174,6	19,1	18,1	37,2
Rhin.$_{Hor.2}$	114,3	64,8	179,1	29,5	31,6	61,1
Rhinanthus.	181,8	114,3	296,1	5,8	25,8	31,6
Trifolium.	72,0	90,0	162,0	10,8	36,5	47,3
Trif.$_{Rhin.1}$	78,3	80,1	158,4	7,4	24,4	31,8
Trif.$_{Rhin.2}$	72,0	74,7	146,7	16,3	21,3	37,6
Rhin.$_{Trif.1}$	55,8	45,0	100,8	9,3	29,8	39,1
Rhin.$_{Trif.2}$	60,3	56,7	117,0	29,8	31,7	61,5
Rhinanthus.	181,8	114,3	296,1	5,8	25,8	31,6
	uitgedrukt in mg. gluc./gr,drgew.			uitgedrukt in mg. N /gr.drgew.		

De opvallendste verschillen zijn te zien tussen de ratelaars alleen en de ratelaars op een gastheer. De ratelaars die alleen gestaan hebben , hebben een hoog suiker en zetmeelgehalte per gram drooggewicht. Staan ze op een gastheer dan neemt dit gehalte enorm af. Er is zowel een daling in het suiker- als zetmeelgehalte per gr. drgew. De daling is voor de ratelaar op Trifolium het sterkst. Er treedt een gemiddelde daling op van 64% in het koolhydraatgehalte.

Het stikstofgehalte per gr. drgew. daarentegen ligt veel hoger bij de ratelaar op een gastheer. Vooral in de oplosbare fractie is een sterke toename te zien.Bij de ratelaars op Hordeum 2 en Trifolium 2 treedt bijna een verdubbeling op van het stikstofgehalte per gr. drgew.

Deze ratelaars hebben ook een hoger drooggewicht en maken een hoger deel van de gastheer-gast combinatie uit. De gastheer van de betreffende ratelaar laat een grotere relatieve opbrengstdaling zien.

We zien dat wanneer de ratelaar alleen staat, er een ophoping ontstaat


Trifolium
Trif. Rhin. 1
Trif. Rhin. 2
Trifolium.
Trif. Rhin. 1
Trif. Rhin. 2
Rhinanthus.
Rhin. Trif. 1
Rhin. Trif. 2
Rhinanthus.
Rhin. Trif. 2
Rhin. Trif. 2

grafiek 4

van suiker en zetmeel. Staat hij op een gastheer , dan treedt er een daling op in het koolhydraatgehalte per gr. drgew. Tevens treedt er een duidelijke toename van het stikstofgehalte per gr. drgew. op , vooral in de oplosbare fractie.

De reactie van de gastheer op de parasitering is niet gelijk.

Hordeum als gastheer vertoont een toename van het suiker- en zetmeelgehalte per gr. drgew. o.i.v. de parasitering. Hij vertoont ook een toename van het totale stikstofgehalte per gr. drgew. De toename is bij $Hor._{Rhin.1}$ groter dan bij $Hor._{Rhin.2}$, zowel wat betreft het koolhydraat- als stikstofgehalte per gr. drgew.

Bij Trifolium als gastheer zien we een daling van het koolhydraatgehalte per gr. drgew. optreden , voornamelijk een daling van het zetmeelgehalte per gr. drgew. Ook treedt er een daling op in het stikstofgehalte per gr. drgew.

In beide gevallen treedt er een verandering op in de koolhydraat-stikstof balans. De verschuiving is voor Hordeum het grootst.(van 11,3 naar 8,3 voor $Hor._{Rhin.1}$ en naar 9,1 voor $Hor._{Rhin.2}$) De balans van Trifolium verschuift van 3,4 naar 4,9 voor $Trif._{Rhin.1}$ en naar 3,9 voor $Trif._{Rhin.2}$.

De balans van Rhinanthus verschuift van 9,7 naar 4,6 voor $Rhin._{Hor.1}$, naar 2,9 voor $Rhin._{Hor.2}$, naar 2,6 voor $Rhin._{Trif.1}$ en naar 1,9 voor $Rhin._{Trif.2}$.

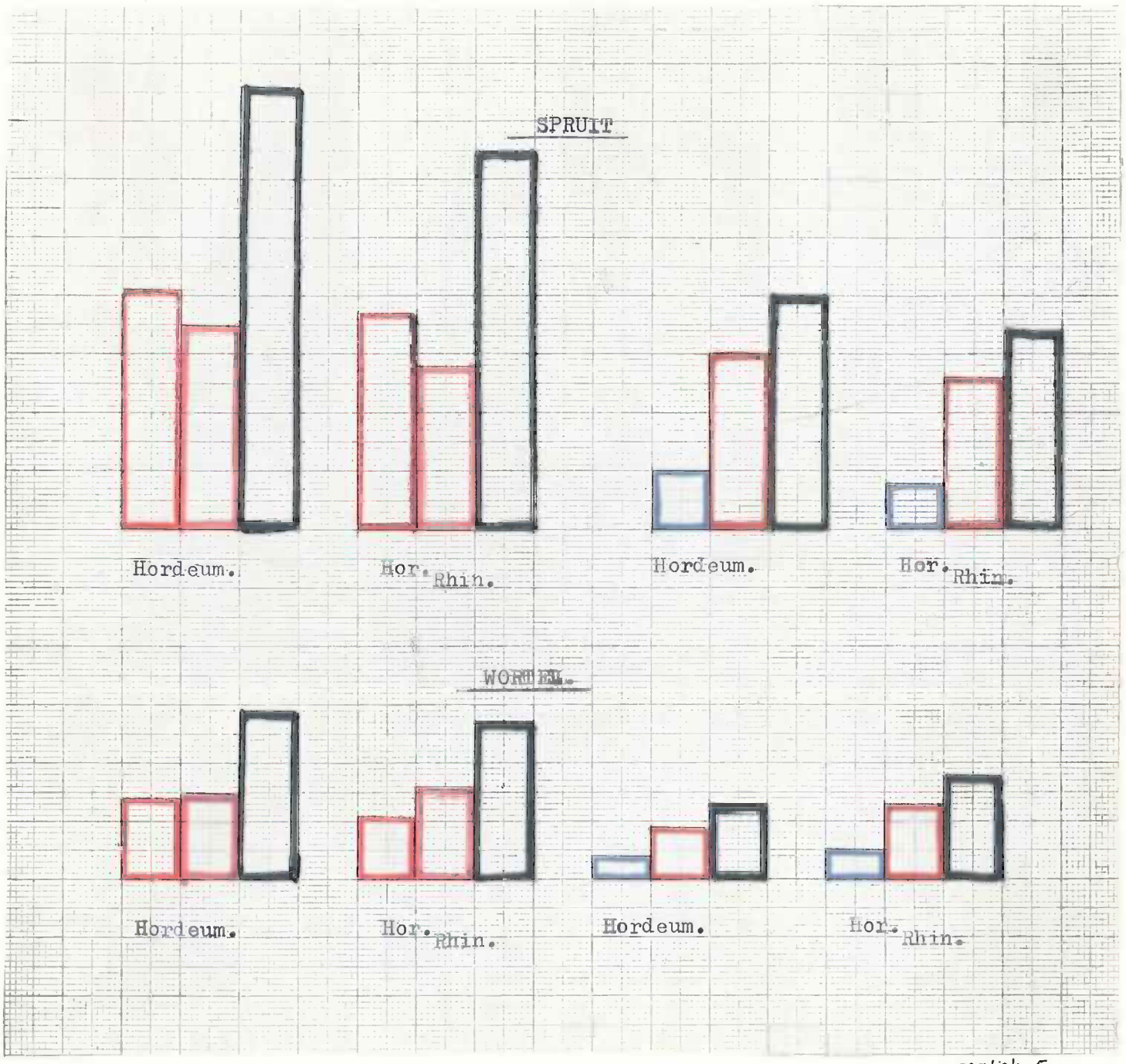
Rhinanthus met Hordeum als gastheer.

Deze serie werd gekweekt op een leembevattend dekzand. Van deze serie zijn ook de wortels geoogst. Deze serie kan niet zonder meer met de vorige vergeleken worden, omdat de kweekomstandigheden niet gelijk waren. (andere grond , andere periode gekweekt etc.)
In tabel 6 staan de gegevens van de vers- en drooggewichten in grammen.

tabel 6
ingezet 4-2-72, geoogst 10-3-72.

		versgew.	drgew.	drgew %	spr/wortel	gem. gewicht
Hordeum	spruit	2,96	0,49	16,7	0,88	van 4 planten
	wortel	2,81	0,56	20,0		
Hor.$_{rhin.}$	spruit	1,03	0,19	18,1	0,59	4 "
	wortel	1,95	0,31	16,1		
Rhin.$_{hor.}$	spruit	1,62	0,184	11,4	92?	2 "
	wortel	0,021?	0,002?	9,1		
Rhinanthus	spruit	0,099	0,014	14,8	8,5	6 "
	wortel	0,041	0,003	8,5		

De gastheer vertoont een duidelijke daling in drooggewicht onder invloed van de parasitering. (relatieve opbrengstdaling voor de spruit 63%, wortel 45%) de daling is voor de spruit hoger dan voor de wortel. Er treedt daardoor een verandering op in de spruit-wortel verhouding.
De spruit van de ratelaar op Hordeum is 16x het versgewicht van de alleengroeiende ratelaar.
De gegevens over de gewichten van de wortels van Rhinanthus op Hordeum zijn niet betrouwbaar. Mogelijk zijn niet alle wortels van Rhinathus geoogst. Ze zijn moeilijk van elkaar te scheiden door de vele haustoria.
Achter de spruit-wortel verhouding van Rhin.$_{Hor.}$ moeten we daarom een vraagteken zetten. Wel is bekend , dat ratelaars die alleen staan een uitgebreider wortelstelsel vormen, dan de ratelaars die op een gastheer staan.
In tabel 7 staan de gegevens van de verschillende bepalingen. In grafiek 5 en 6 zijn de gegevens in blokdiagrammen verwerkt.


SPRUIT
Hordeum.
Hor. Rhin.
Hordeum.
Hor. Rhin.
WORTEL.
Hordeum.
Hor. Rhin.
Hordeum.
Hor. Rhin.

grafiek 5.

tabel 7

		suiker	zetmeel	totaal	oplosb. N	onoplosb. N	totaal
spruit:	Hordeum	162,0	141,3	303,5	9,5	29,6	39,1
	Hor.$_{Rhin.}$	146,7	110,7	257,4	7,5	26,1	33,6
	Rhin.$_{Hor.}$	63,9	72,0	135,9	18,8	33,9	52,7
	Rhinanthus	189,9	127,8	317,7	23,0	26,3	49,3
wortel:	Hordeum	55,8	58,5	114,3	3,6	9,2	12,8
	Hor.$_{Rhin.}$	42,3	63,0	105,3	4,6	13,2	17,8
	Rhin.$_{Hor.}$				20,9	63,1	83,0
	Rhinanthus	132,1	187,2	319,3	6,4	36,9	43,3
		uitgedrukt in mg. glucose/gr. drgew.			uitgedrukt in mg.N/gr.drgew.		

Rhinanthus alleen heeft een hoog suiker en zetmeelgehalte per gr. drgew. zowel in de spruit als in de wortel. Het totalekoolhydraatgehalte per gr. drgew. verschilt niet veel van het koolhydraatgehalte gevonden bij de alleenstaande ratelaars in de vorige serie.

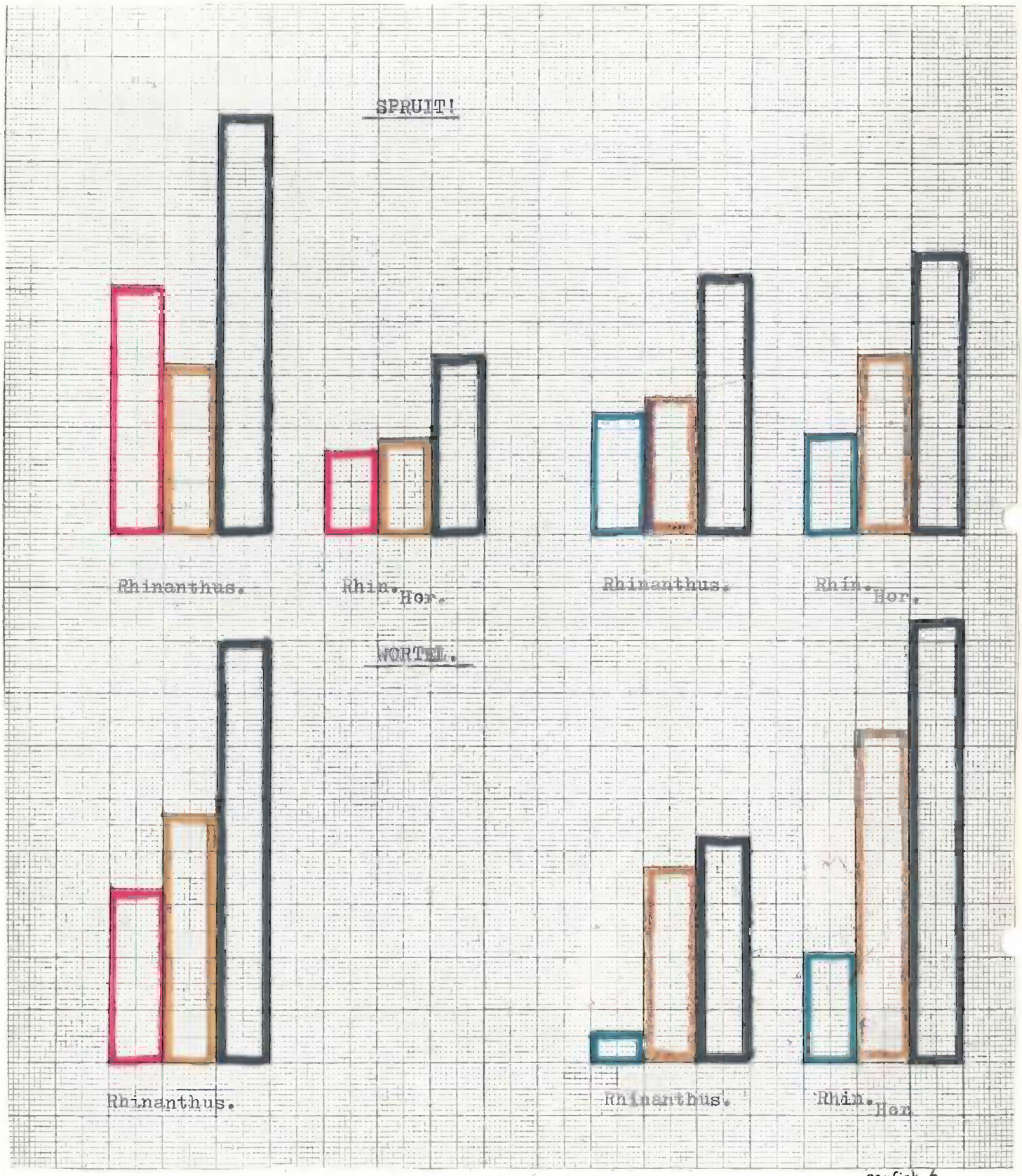
Staat de ratelaar op een gastheer dan treedt er een enorme daling in het suiker- en zetmeelgehalte per gr. drgew. op. Dit zagen we ook in de vorige serie.

In het stikstofgehalte per gr. drgew. is geen groot verschil in de spruit bij de allenstaande ratelaar en de ratelaar op een gastheer. In de wortel daarentegen vinden we wel een verschil. Het stikstofgehalte per gr.drfew. van de Rhin.$_{Hor.}$ is bijna het dubbele van dat van de alleenstaande ratelaar. Per plant berekend ligt het stikstofgehalte van de ratelaar op een gastheer vele malen hoger($\pm$13x) dan het gehalte van de alleenstaande ratelaar. De koolhydraat-stikstof balans van de spruit verschuift van 6,4 naar 2,5 voor de ratelaar op een gastheer.

Bij de gastheer treedt in de spruit een daling op in het suiker- en zetmeel gehalte per gr. drgew. Ook in de wortel treedt een daling op.

Wat het stikstofgehalte betreft, ligt dit gehalte per gr. drgew. in de spruit ~~/~~ van de niet beparasiteerde gastheer hoger dan in de beparasiteerde gastheer. In de wortel is het stikstofgehalte per gr. drgew van de gastheer hoger wanneer hij beparasiteerd wordt.

In de spruit treedt dus zowel een daling op in het koolhydraatgehalte als stikstofgehalte per gr. drgew. De koolhydraat-stikstof balans verschuift daardoor zeer weinig. (van 7,7 naar 7,6) In de wortel treedt een grotere verschuiving op in de koolhydraat-stikstof balans.(van 8,9 naar 5,9)


SPRUIT!
Rhinanthus.
Rhin. Hor.
Rhinanthus.
Rhin. Hor.
WORTEL.
Rhinanthus.
Rhinanthus.
Rhin. Hor.

grafiek 6

Discussie.

Invloed van de parasiet op de gastheer.

Alle gastheren vertoonden een relatieve opbrengstdaling t.o.v. de gastheer-referentie onder invloed van de parasitering.
Dit varieerde van 17% bij Trifolium 1 tot 92% bij Cynosurus. Binnen de gastheersoort kan de gastheer in verschillende mate van de parasiet te lijden hebben. In serie b. met Hordeum als gastheer varieerde de relatieve opbrengstdaling van 27% tot 62%.
De opbrengstdaling van de gastheer kan veroorzaakt worden door het verlies van stofwisselingsprodukten aan de halfparasiet.
Er traden veranderingen op in de koolhydraat- en stikstofgehaltes per gr. drgew. bij de gastheren die beparasiteerd werden. Het patroon van die veranderingen was niet gelijk voor al de gastheren.
Bij Plantago trad een afname van het stikstofgehalte per gr. drgew. en een toename van het koolhydraatgehalte per gr. drgew. op vergeleken met de gastheerreferentie. EEn afname van zowel het koolhydraat- als stikstofgehalte per gr. drgew. werd gevonden bij de gastheren Festuca, Trifolium 1, Trifolium 2, en Hordeum spruit. Bij Rumex, Cynosurus, Hordeum 1 en2 was een toename van zowel het koolhydraat- als stikstofgehalte per gr. drgew. vergeleken met de referentie.
De toe- of afname van de verschillende gehaltes per gr. drgew. kan veroorzaakt worden door verschillen in samenstelling van de stofwisselingsprodukten, die van de gastheer naar de halfparasiet gaan.
Govier, Nelson en Pate (67) vonden dat de samenstelling van de organische verbindingen varieerde met de gastheersoort.
Met Trifolium als gastheer ging 90% van de koolstof , vastgelegd in de fotosynthese, naar Odontites in de vorm van stikstofverbindingen, voornamelijk in de vorm van amiden, terwijl met Hordeum als gastheer de koolstof voornamelijk in de vorm van monosaccharide en organische zuren beschikbaar was.
Per plant berekend neemt het koolhydraat- en stikstofgehalte van de gastheer o.i.v. de parasitering sterk af. Singh ea. (1968) vonden weinig verschil in zetmeelgehalte per gr. drgew. tussen de gastheer geinfecteerd door Cuscuta en Orobanche en de gastheerreferentie. Per plant berekend ging het zetmeelgehalte van de beparasiteerde gastheren sterk achteruit.
In de gastheren,geinfecteerd door Cuscuta of Orobanche,vonden ze een sterk toegenomen fosforylase activiteit.(fosforylase breekt zetmeel af tot kleinere componenten.) Cuscuta en Orobanche zijn holoparasieten.

In alle gevallen treedt er een verandering op in de koolhydraat-stikstof balans van de gastheer t.o.v. de referentie.
Bij enkele gastheren (Cynosurus, Rumex, Trifolium 2 en Hordeum spruit) is deze verandering echter zeer gering.
Mogelijk tracht de plant een bepaalde koolhydraat-stikstofbalans te handhaven. Hoewel er stofwisselingsprodukten naar de halfparasiet gaan, tracht de plant deze verliezen zo goed mogelijk te compenseren om die balans te handhaven.
Het hangt mijns inziens van de gastheersoort en mogelijk gastheerindividu af, hoe deze op de parasitering reageert en of hij de koolhydraat-stikstof balans kan handhaven. Verder hangt dit van milieufaktoren af. In kweekproeven is aangetoond, dat hoe lager het bemestingsniveau, hoe meer de gastheer van de parasitering te lijden heeft. (Bastiaans 1969)
In serie c trad een verandering op in de spruit-wortel verhouding van Hordeum door de parasitering. De spruitgroei werd relatief meer geremd dan de wortelgroei.
Volgens Brouwer(1963) wordt de spruitgroei relatief meer geremd dan de groei van de wortel bij onvoldoende water- en mineraal toevoer. Vooral door onvoldoende stikstoftoevoer wordt de spruitgroei geremd. De wortelgroei wordt relatief meer geremd dan de spruitgroei bij onvoldoende koolhydraat toevoer.
Mogelijk gaat er vooral stikstof naar de ratelaar, zodat de spruitgroei van de gastheer geremd wordt.
Govier, Nelson en Pate(1967) wezen op de mogelijk belangrijke rol van stikstof en stikstofverbindingen in de relatie gastheer-halfparasiet.
Odontites, groeiend op Trifolium die wortelknolletjes had, ontwikkelde zich zeer goed in een medium zonder anorganische stikstof.

De invloed van de gastheer op de halfparasiet.

Het drooggewicht van Rhinanthus neemt sterk toe , wanneer hij op een gastheer staat. (maximaal met een factor 13 in serie c.)
Bovendien treden er duidelijke veranderingen op in de koolhydraat- en stikstofgehaltes per gr. drgew. vergeleken met de ratelaar zonder gastheer.
Een ratelaar zonder gastheer heeft een hoog suiker- en zetmeelgehalte per gr. drgew. Staat hij op een gastheer dan neemt dit gehalte sterk af. (gemiddeld met 64%) Het stikstofgehalte per gr. drgew. van de ratelaar op een gastheer vooral de oplosbare fractie neemt toe.
De ratelaar zonder gastheer hoopt suikers en zetmeel op. Toch blijven de planten zeer klein t.o.v. planten, die op een gastheer groeien.

Een slechte watervoorziening kan de oorzaak zijn van dit niet uitgroeien. Dit wordt door verschillende onderzoekers aangenomen.(Kostytschew 1922, Hartel 1956)
Dit niet uitgroeien kan mijns inziens ook veroorzaakt worden door een tekort aan stikstof en stikstofverbindingen. Het stikstofgehalte per gr. drgew. is met een factor 2 toegenomen vergeleken met het gehalte per gr. drgew. van de ratelaar zonder gastheer.
Door tekort aan stikstof en stikstofverbindingen kunnen de suikers van de alleengroeiende ratelaars niet verder verwerkt worden.
Het tekort kan veroorzaakt worden door een geringe opnamecapaciteit.
Een andere oorzaak voor de ophoping van de koolhydraten kan zitten in het niet functioneren of het in niet voldoende mate aanwezig zijn van bepaalde enzymen,nodig voor het verwerken van de suikers.
De glutaminezuurdehydrogenase-activiteit is nog niet bepaald in een alleengroeiende ratelaar.
In Cuscuta is transaminase en glutaminezuurdehydrogenase activiteit aangetoond. Cuscuta is niet afhankelijk van absorptie van deze enzymen van de gastheer.(Mac Leod 1963)
Mogelijk is er ook een tekort aan bepaalde verbindingen nodig voor de groei,(groeistoffen) De ratelaar is dan afhankelijk van deze verbindingen van de gastheer.
Dit zal nader onderzocht moeten worden.

Effect van een bloeiende gastheer op Rhinanthus.

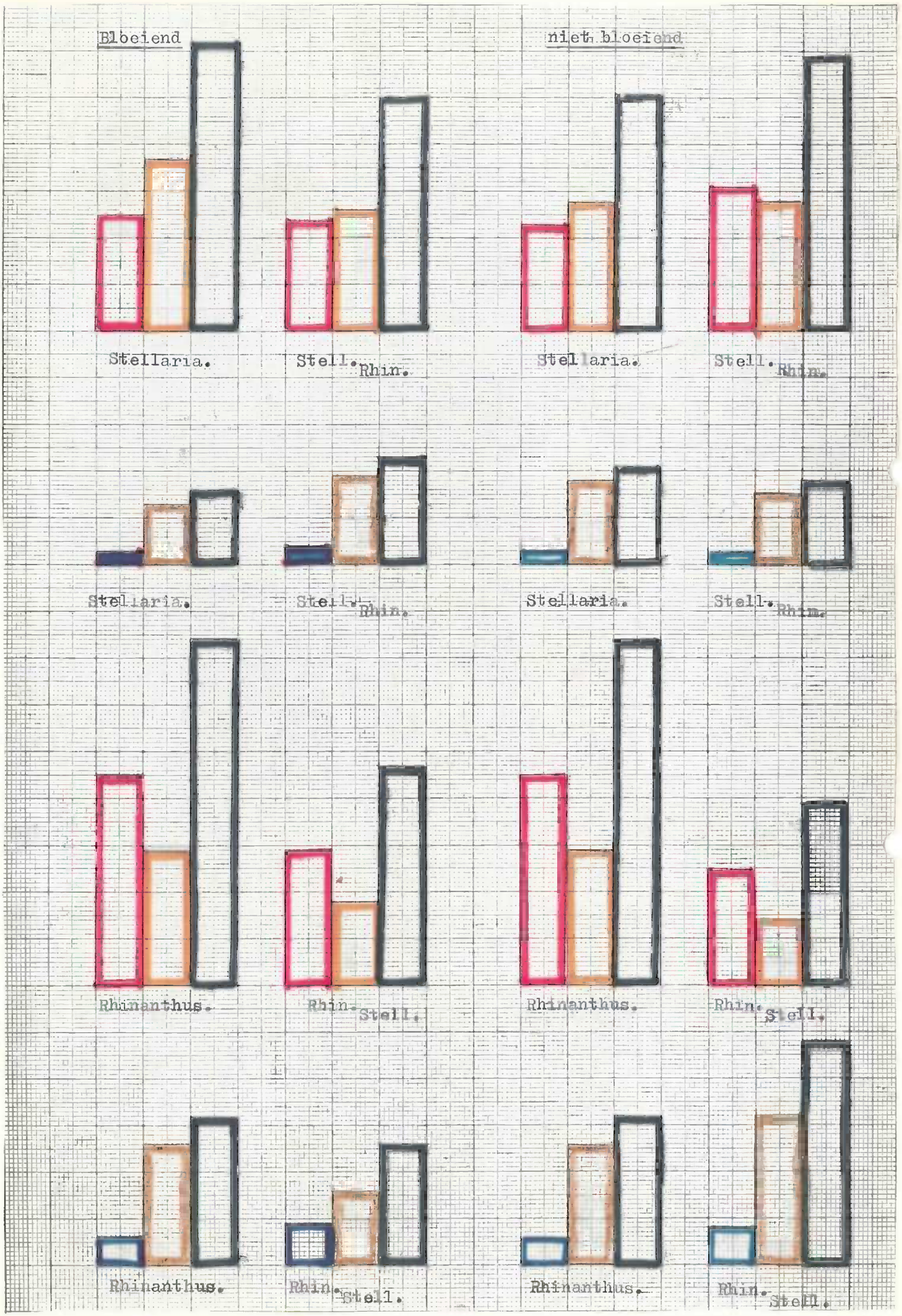
Govier,Nelson en Pate(1967) vonden dat bloeiende gastheren minder aan hun parasiet Odontites afstonden dan niet bloeiende.
I.Klaren(1971) vond bij de aminozuuranalyse dat bloeiende gastheren minder aminozuren afstonden aan Rhinanthus.
Bij bloeiende planten treedt een vertraging op in de vegetatieve groei. (Murneek,1932) Er worden minder koolhydraten gemaakt door de afname van de vegetatieve groei en de koolhydraten zijn nodig voor de vruchtzetting. Bloeiende planten transporteren derhalve niet dezelfde hoeveelheid suikers naar de wortels als niet bloeiende.
De afname van het resulteert in een afname van aminozuren en organisch stikstofgehalte in de wortels van bloeiende en vruchtzettende planten. (J.J.Hofstra 1966)
Het effect van bloei op de koolhydraat- en stikstofgehaltes van de ratelaar is nagegaan door bloeiknoppen gedurende 2 weken voor de oogst systematisch bij de gastheer te verwijderen.
De gegevens zijn vergeleken met die waarbij de bloeiknoppen niet verwijderd zijn. Als gastheer werd Stellaria media=muur gebruikt. Er moet gezegd worden dat Stellaria niet bij uitstek een geschikte plant is om het effect van bloei na te gaan.
Stellaria vormt zeer veel bloemknoppen en het valt tegen deze systematisch te verwijderen. Stellaria was echter de enige gastheer van serie b die tot bloei kwam.

Resultaten en discussie.

In tabel 8 staan de gegevens van de vers-en drooggewichten van de gebruikte planten.

tabel 8 vers-en drooggew. van de spruit in grammen.

		versgew.	drooggew.	drgew.%	gem. gewicht van
bloeiend:	Stellaria	2,34	0,33	14,1	7 planten
	Stell.Rhin.	1,81	0,21	11,8	6 "
	Rhin.Stell.	0,91	0,082	9,1	4 "
	Rhinanthus	0,13	0,018	13,8	30 "


Bloeiend
niet bloeiend
Stellaria.
Stell.
Rhin.
Stellaria.
Stell.
Rhin.
Stellaria.
Stell.
Rhin.
Stellaria.
Stell.
Rhin.
Rhinanthus.
Rhin.
Stell.
Rhinanthus.
Rhin.
Stell.
Rhinanthus.
Rhin.
Stell.
Rhinanthus.
Rhin.
Stell.

grafiek 7.

tabel 8(vervolg)

		versgew.	drooggew.	drgew.%	gemiddeld gew, van
bloemknoppen	Stellaria	2,51	0,25	10,1	6 planten
verwijderd.	Stell.$_{Rhin.}$	1,75	0,18	10,1	6 "
	Rhin.$_{Stell.}$	0,82	0,072	8,8	4 "
	Rhinanthus	0,13	0,018	13,8	30 "

De drooggewichten van Stellaria bloeiend en niet bloeiend zijn in beide gevallen gedaald o.i.v. de parasitering. Stellaria bloeiend met 37% en Stellaria niet bloeiend met 28%.

Het drooggewicht van de ratelaar op de bloeiende Stellaria is iets hoger dan het drooggewicht van de ratelaar op de niet bloeiende Stellaria. (niet bloeiend=bloemknoppen verwijderd)

Het drooggewicht van de ratelaar op de gastheer is ongeveer met een factor 4 toegenomen t.o.v. de ratelaar zonder gastheer.

Het drooggew.% van de ratelaar is afgenomen wanneer hij op een gastheer staat.

In tabel 9 staan de gegevens van de koolhydraat- en stikstofgehaltes.

In grafiek 7 zijn deze gegevens in blokdiagrammen verwerkt.

tabel 9 .

		suiker	zetmeel	totaal	opl. N	onopl.N	totaal
bloeiend:	Stellaria	101,7	149,4	250,1	2,9	13,4	16,3
	Stell.$_{Rhin.}$	96,3	105,3	201,6	4,0	18,8	22,8
	Rhin.$_{Stell.}$	114,3	71,1	185,4	9,2	16,3	25,5
	Rhinanthus	181,8	114,3	296,1	5,8	25,8	31,6
bloeiknoppen	Stellaria	90,9	112,5	203,4	3,2	18,1	21,3
verwijderd.	Stell.$_{rhin.}$	126,9	113,4	240,3	3,3	15,1	18,4
	Rhin.$_{Stell.}$	101,7	57,6	159,3	8,3	32,1	48,4
	Rhinanthus	181,8	114,3	296,1	5,8	25,8	31,6
		mg.glucose/gr.drgew.			mg.N / gr. drgew.		

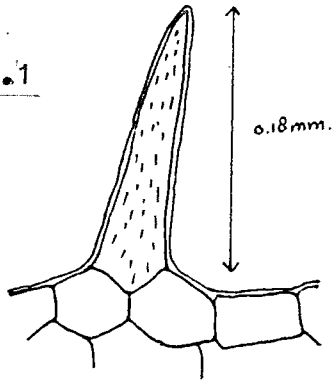
Er treedt een daling op in het koolhydraatgehalte per gr. drgew. en een steiging in het stikstofgehalte per gr. drgew. bij de ratelaar op de niet bloeiende Stellaria.

Dit werd ook gevonden in de vorige series.

De koolhydraat-stikstofbalans verschuift van 9,4 naar 3,3 voor de ratelaar op de niet bloeiende Stellaria. De gemiddelde koolhydraat-stikstofbalans van de ratelaar in de vorige series was 3,0.(op een gastheer) Dit wijkt niet veel af van de nu gevonden waarde. Bij de ratelaar op de bloeiende

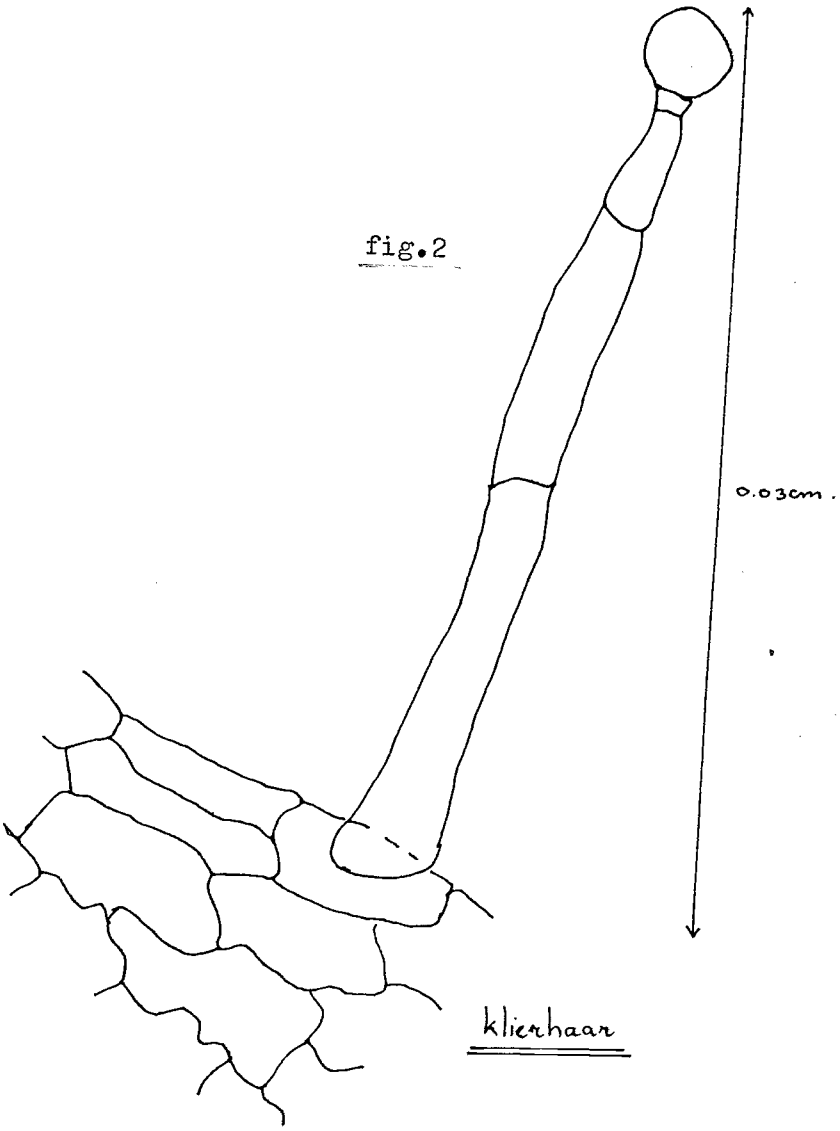
Stellaria is de daling van het koolhydraatgehalte per gr. drgew.minder sterk dan bij de ratelaar op de niet bloeiende .
Er is echter een daling opgetreden in het stikstofgehalte per gr. drgew.
De koolhydraat-stikstofbalans verschuift daardoor slechts van 9,4 naar 7,3.
Uit deze gegevens blijkt dat door bloei van Stellaria er minder beschikbaar is voor de ratelaar.
Bloei van de plant resulteerde in een afname van aminozuur en organisch stikstofgehalte in de wortels.(J.J.Hofstra 1966)
De groei van de ratelaar kan nu beperkt worden door onvoldoende stikstoftoevoer. Waarschijnlijk is het evenwicht tussen gastheer en halfparasiet ten ongunste voor de halfparasiet veranderd door bloei van de gastheer.
Het verwijderen van de bloem en bloemknoppen doet zowel de wortel als spruit groei toenemen van een plant.
De toename van de wortelgroei is echter groter dan die van de spruit. (Murneek 1926) Dit kan gunstig voor Rhinanthus zijn. De gastheer kan meer opnemen,er is meer beschikbaar voor de ratelaar.
Er is weinig verschil in vers en drooggewicht van Rhinanthus op de bloeiende en niet bloeiende Stellaria. Dit kan verklaard worden door het feit,dat Stellaria in bloei kwam tegen het eind van de vegetatieve groeifase van de ratelaar.
Er treden veranderingen op in de koolhydraat- en stikstofgehaltes per gr. drgwe. bij de bloeiende en niet bloeiende Stellaria door de parasitering.
Stellaria ondergaat grote veranderingen in de koolhydraat-stikstofbalans.
De balans verschuift voor de bloeiende Stellaria met halfparasiet van 15,3 naar 8,8 voor de niet bloeiende van 9,5 naar 13,1.
Zoals in de discussie hiervoor al is gebleken,is het moeilijk uit de veranderingen in de verschillende gehaltes conclusies te trekken.

fig. 1



eencellige haar

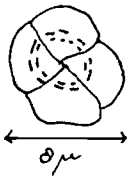
fig. 2

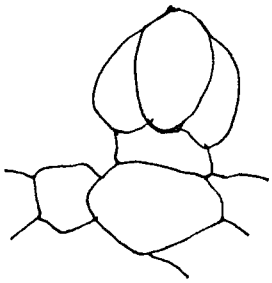


klierhaar

fig. 3

bovenaanzicht

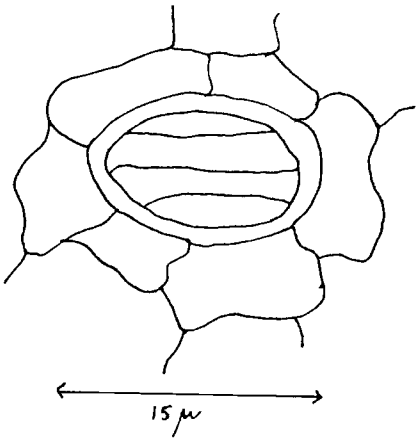




zijaanzicht

kopklier

fig. 4



bovenaanzicht

schildvormige klier.

De klieren van Rhinanthus serotinus.

De bladeren van Rhinanthus serotinus zijn dicht bezet met klieren. Dit is ook kenmerkend voor andere soorten van de Scrophulariaceae.(Fedorowitz 1915).

Bij Rhinanthus zijn 4 typen haren te onderscheiden.

1: een eencellige haar van ± 0,10 mm. met een dikke cuticula. deze haar komt voornamelijk voor langs de randen van de bladeren en verder hier en daar verspreid op de boven en onderzijde van de bladeren. (fig. 1)

2: langgesteelde klierharen. deze bestaan uit een 2 tot 3 cellige steel, een halscel en een topcel .(0,3 mm.lang) ze komen verspreid voor op de boven en onderzijde van de bladeren.(fig. 2)

3: kopklieren . deze bestaan uit een 1 of 2 cellige steel,een halscel en een viercellige kop (fig.3) ze komen zowel op de boven- als onderzijde van het blad voor. Op de bovenzijde liggen ze in de inzinkingen van de nerven, voornamelijk de hoofdnerf.Op de onderzijde zijn ze veel talrijker. Ook hier liggen ze langs de nerven en wel talrijker naar de bladrand toe.

4: schildvormige klieren. deze zijnalleen van de bovenzijde bekeken.(fig. 4) het maken van een goede dwarscoupe van deze cellen is niet gelukt.

Fedorowitz(1915) heeft deze klieren beschreven als de zg. Schilddrüsen. Ze bestaan uit een schildvormige kop bestaande uit 4 cellen, een halscel en een 1 of 2 cellige voet. Deze klieren komen alleen aan de onderzijde van het blad voor langs de nerven. Ze worden vaak door kopklieren omgeven. Ze zijn veel minder talrijk dan de kopklieren. (zie verder fig.5 en 6)

Al de klieren,uitgezonderd de eencellige haar,hebben een zeer dunne cuticula. Schnepf(1964) vond dit ook bij de klieren van Lathrea (kop-en schildklieren)

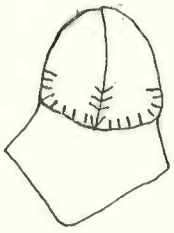
De kopklieren komen bij zeer veel soorten der Scrophulariaceae voor, ook bij niet parasitaire soorten.(Metcalfe en Clark 1950)

De schildvormige klieren komen alleen voor bij de hemi- en holoparasieten van de scrophulariaceae, o.a. bij Euphrasia,Melampyrum,Pedicularis Rhinanthus,Tozzia,Lathraea enz. (Fedorowitz 1915. Pate en Gunning 1972)

Beide klieren zijn zeerrijk aan mitochondrien.

De schildvormige klieren zijn hydathoden.(Goebel 1897) Ze scheiden actief een waterige oplossing af.

De schildvormige klieren zijn verder gekenmerkt door een bijzondere anatomische boum.Uit elektronenmikroscopisch onderzoek is gebleken dat deze cellen wandinstulpingen hebben. Ze vallen daarmee onder de groep van transfer-cellen.(Pate en Gunning 1968 , 1972)



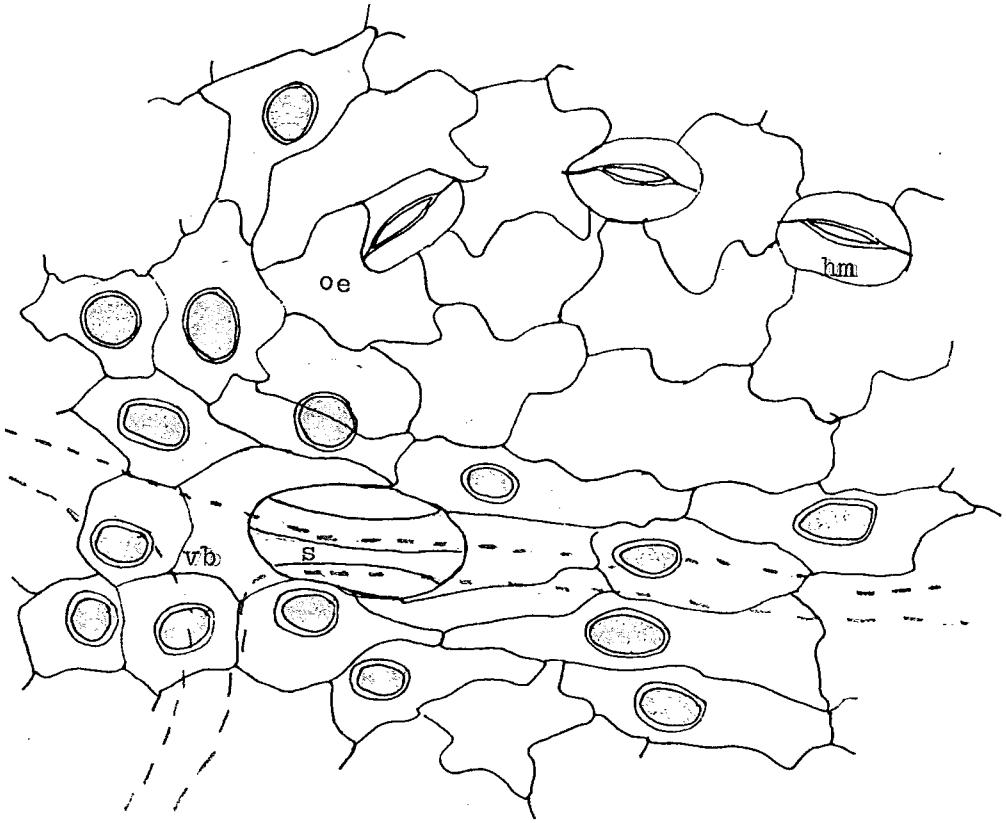
schildvormige klier met wandinstulpingen. (Rhinanthus)
(Pate en Gunning 1972)

De schildvormige klieren zijn waarschijnlijk ontwikkeld om het xyleemsap, onttrokken aan de gastheer, via deze klieren weer uit te scheiden, nadat onderweg de verbindingen, nodig voor de halfparasiet, er uit gehaald zijn. Mogelijk vindt deze resorptie van stoffen in de klier zelf plaats in de zone van de wandinstulpingen.
De functie van de kopklieren is nog onbekend. Deze klieren gutteren ook. (Govier en Pate 1968) De klieren zijn verder gekenmerkt door vele wandinstulpingen.

kopklier met wandinstulpingen. gevonden bij o.a. Lathrea (Schnepf 1964), Rhinanthus, Euphrasia en Vicia. (Pate en Gunning 1968, 1972)

De halfparasiet kan o.a. water verliezen of door actieve secretie van de klieren of door verdamping door de dunne cuticula van de klieren.
Door dit waterverlies kan de halfparasiet een hoge transpiratie snelheid bereiken.
De halfparasiet kan hierdoor in het voordeel zijn, xyleemsappen aan de gastheer te onttrekken, vooral wanneer deze de huidmondjes gesloten heeft en weinig water verliest door transpiratie.
Kostytschew (1922) en Härtel (1956) vonden voor Rhinanthus en andere halfparasieten een transpiratiesnelheid hoger dan die van de gastheer.
De klieren vervullen derhalve een belangrijke functie voor de halfparasiet.
Al de klieren zijn reeds volledig ontwikkeld in een jong blad , voordat het xyleem en phloeem zich gedifferentieerd hebben en voordat de stomata geperforeerd zijn. (Govier, Brown en Pate 1968)
Zijn de klieren volledig ontwikkeld en in hetzelfde aantal aanwezig op een ratelaar zonder gastheer?
Blaadjes van verschillende ouderdom zijn daartoe onder de mikroskoop bekeken en vergeleken met blaadjes van dezelfde ouderdom van ratelaars met een gastheer.
Van at random gekozen oppervlakten werden de klieren (alleen de kop-en schildvormige klieren) geteld, van zowel de ratelaar zonder gastheer als de

s
s
s
s
s
vb
hm
oe


oe
hm
vb
s

ratelaar met een gastheer.
De anatomische bouw van de klieren van ratelaars zonder gastheer week lichtmikroskopisch niet af van die van ratelaars met een gastheer.
In totaal werden zowel op blaadjes van ratelaars met gastheer als ratelaars zonder gastheer 8 à 9000 klieren aangelegd.
De ratelaar zonder gastheer had per oppervlakteeenheid meer klieren dan de ratelaar met gastheer. De ratelaar met gastheer heeft een groter blad oppervlak.(± 3 maal)
Of de klieren van de alleenstaande ratelaars functioneren blijft de vraag.

In figuur 5 en 6 is een gedeelte van de onderzijde van het blad met kop- en schildvormige klieren in detail getekend.
De kop- en schildvormige klieren liggen langs de nerven.
De schildvormige klieren worden vaak omgeven door kopklieren.
In figuur 6 is de mikroscoop scherp gesteld op de halscellen van de kopklieren.
De kopklieren zijn donker aangegeven.
s = schildvormige klier.
vb= vaatbundel.
hm= huidmondje
oe= onderepidermiscel.

Samenvatting.

1: Er treden veranderingen op in de koolhydraat- en stikstofgehaltes van de gastheren beparasiteerd door Rhinanthus serotinus.
Het patroon van die veranderingen is niet uniform.
Mogelijk tracht de gastheer een bepaalde koolhydraat-stikstof balans te handhaven.

2: Een alleenstaande ratelaar hoopt suikers en zetmeel op. Staat hij op een gastheer dan neemt het koolhydraatgehalte per gr. drgew. sterk af. Het stikstofgehalte per gr. drgew. neemt toe vergeleken met de alleengroeiende ratelaar.

3: Een bloeiende gastheer staat minder af aan Rhinanthus. Het evenwicht tussen de gastheer en Rhinanthus wordt ten ongunste van de ratelaar verschoven door bloei van de gastheer.

4: Er komen 4 typen haren op het blad van Rhinanthus serotinus voor, een eencellige haar, klierharen, kopklieren en schildvormige klieren. De schildvormige klieren komen alleen voor bij de hemi- en holoparasieten van de Scrophulariaceae.

5: De anatomische bouw van de kop- en schildvormige klieren van alleen groeiende ratelaars wijkt lichtmikroscopisch niet af van die van ratelaars met een gastheer.

6: Op blaadjes van ratelaars met en zonder gastheer wordt hetzelfde aantal klieren aangelegd. (8 à 9000) De ratelaar zonder gastheer heeft per eenheid van oppervlak meer klieren dan de ratelaar met gastheer. (de ratelaar met gastheer heeft een groter bladoppervlak)

Suggesties voor volgend onderzoek.

1: De ratelaars zijn allen vlak voor hun bloei , dus aan het eind van hun vegetatieve periode geoogst.
Het zou interessant zijn gegevens te verkrijgen over de koolhydraat- en stikstofgehaltes gedurende het hele groeiverloop van zowel Rhinanthus als de gastheer. Dit zou aangevuld kunnen worden met andere gegevens, zoals fotosyntheseactiviteit en chlorofylgehaltes.

2: De activiteit van glutaminezuurdehydrogenase en de transaminaseactiviteit zouden bepaald kunnen worden in de alleengroeiende ratelaar en de ratelaar met een gastheer.

3: Het wel of niet functioneren van de klieren op de alleengroeiende ratelaar zou nader bekeken kunnen worden.

Literatuur.

1: Bastiaans J.C. 1969. Onderzoek naar de relatie gastheer-halfparasiet. doct. verslag plantenoecologie.

2: de Boer J.M.U. 1971. Onderzoek naar de relatie gastheer-halfparasiet. De beinvloeding van de fotosynthesesnelheid. doct. verslag plant. fys.

3: Bonnier G. 1893. Recherches physiologiques sur les plantes parasites. Bull. scient.Fr. Belg. 25 77.

4: Brouwer R. 1963. Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. Jaarboek I.B.S. 31-39.

5: Fales F.W. 1951. Journal of biol. Chem. 193 113.

6: Fedorowitz S. 1915. Die Drüsenformen der Rhinanthoideae-Rhinantheae. Bull. Int. Acad. Sci. Cracovie B. 286.

7: Goebel K. 1897. Uber die biologischen Bedeutung der Blatthöhlen bei Tozzia und Lathrea. Flora 83 band 444-453.

8: Govier R.N. Nelson M.D. and Pate J.S. 1967. Hemiparasitic nutrition in Angiosperm 1 . New Phytol.66 285-297.

9: Govier R.N. Brown J.G.S. and Pate J.S. 1968. Hemiparasitic nutrition in Angiosperm 2. New Phytol. 67 963-972.

10: Gunning B.E.S. and Pate J.S. 1969. Transfer cells. Protoplasma 68 107-133.

11: Härtel O. 1956. Die Wasserhaushalt der Parasiten. Handb. Pfl. Phys.3 951-960.

12: Härtel O. 1959. Der Erwerb von Wasser und Mineralen bei Hemiparasiten. Handbuch Pfl. Phys. 11. 33-45.

13: Heinricher E. 1924. Zum Parasitismus der Rhinantheen. Ber. dt. Bot. Ges. 42. 243.

14: Hofstra J.J. 1966. Aminoacid in the root and bleedingsap of tomato-plants. proefschrift.

15: Jacob F. 1968. Die Stoffaufnahme phanerogamer Holoparasiten. Biol. Rundschau 6. 221-223.

16: Klaren I. 1971. Enige biochemische aspecten van de relatie gastheer-halfparasiet. doct. verslag. plantenfysiologie.

17: Kostytschew S. 1922. Uber die Ernährung der grünen Halbschmarotzer. Ber . dt. Bot. ges. 40. 273.

18: Mac Leod D.G. 1963. The parasitism of Cuscuta. New Phytol. 62. 257.

19: Metcalf C.R. and Chalk L. 1950. Anatomy of the dicotyledons. Oxford. 978-988.

20: Meyboom H. 1968. Het transport van organische stof van de gastheer naar Rhinanthus glaber. doct.verslag plantenphysiologie.

21: Murneek A.E. 1926. Physiology of reproduction in horticultural plants 2. Reproduction and metabolic effeciency in the tomato. Univ. Mo. Agr. Expt. Sla. Res. Bull. 90. 19pp.

22: Murneek A.E. 1932. Growth and development as influenced bij fruit and seed formation. Plant. Physiol. 7. 79.

23: Rogers W.E. and Nelson R.R. 1962. Penetration and nutrition of Striga asiatica. Phytopathology 52. 1064-1090.

24: Pate J.S. and Gunning B.E.S. 1972. Transfer cells. Ann. Rev. Plant. Phys.23. 173-196.

25: Scheidecker D.1966. Nutrition des phanerogames parasites. Ann. Biol.5. 41B.

26: Schmucker T. 1959. Honere Parasiten Scrophulariaceae. Handb. Pfl. Phys. 11. 511-515.

27: Schnepf E. 1964. Uber Zellwandstrukturen bei der Köpfendrusen der Schuppenblätter von Lathrea clandestina. Planta 60. 473.

28: Singh M. e.a. 1968. Biochemical aspects of parasitism bij the Angiosperm parasites: Starch accumulation. Physiol. Plant. vol. 21. 525-538.