

# Untersuchungen über den Bau der Haftorgane einiger Pflanzen.

Von

Reinhard Wegener.

---

Mit 26 Abbildungen im Text.

---

## A. Historische und allgemeine Vorbemerkungen.

„Zu den verschiedenen Mitteln, welche die Pflanzen zu ihrer Verbreitung besitzen, gehört auch dieses, daß sie mit Vorrichtungen versehen sind, vermöge welcher sich ihre Früchte, selten die einzelnen Samen, an die Haare oder das Gefieder der Tiere anheften, so daß sie von letzteren in der Nähe oder in der Ferne, jedenfalls in einem verhältnismäßig großen Abstände von ihrer Mutterpflanze ausgestreut werden können.“ So schreibt Hildebrand in seiner Abhandlung „Über die Verbreitungsmittel der Pflanzenfrüchte durch Haftorgane“ (1).<sup>1)</sup> Er geht in dieser Arbeit auf derartige Verbreitungsmittel näher ein und weist darauf hin, daß bereits Gärtner in seiner *Carpologie*<sup>2)</sup> solche der Verbreitung von Früchten dienende Vorrichtungen für viele Fälle richtig beschrieben und abgebildet, ihre Bedeutung für die Pflanze aber nicht erkannt hat. Hildebrand zeigt nun, daß solche Verbreitungsmittel an den morphologisch verschiedensten Teilen der Pflanzen vorkommen und daß sie, obwohl alle demselben Zwecke dienend, in ihrem anatomischen Bau große Mannigfaltigkeit aufweisen. Er teilt sie in zwei Gruppen ein, nämlich erstens in solche, bei welchen die Verschleppung durch hakige, stachelige oder rauhe Anhänge bewirkt wird und zweitens in solche, bei welchen dieser Zweck durch Klebrigkeit oder Verschleimung erreicht wird. Die Haftorgane der ersten Gruppe, die allein in vorliegender Arbeit

---

<sup>1)</sup> Hildebrand, l. c. p. 885.

<sup>2)</sup> Gärtner, *De fructibus et seminibus plantarum*.

berücksichtigt werden sollen, hat Hildebrand auf ihren morphologischen Wert, auf ihre Anordnung an den einzelnen Teilen der Pflanze und auf ihren anatomischen Bau untersucht. Was den letzten Punkt anbetrifft, so hat er die allgemeinen Bauprinzipien dieser Haftvorrichtungen angegeben, die einzelnen von ihm untersuchten Fälle beschrieben und abgebildet, meist in Form von Übersichtsbildern, zum Teil aber auch in Form genauerer anatomischer Zeichnungen. Hildebrand weist zwar darauf hin, „daß diejenigen Teile der Haftorgane, welche dem Anheften speziell dienen, vor den anderen eine hervortretende Verdickung zeigen und dadurch zweckentsprechend gestärkt und widerstandsfähig sind usw.“, dagegen hat er auf die chemische Beschaffenheit der betreffenden Teile keine Rücksicht genommen. — In neuerer Zeit findet man bei A. Kerner (5)<sup>1)</sup> solcher Haftorgane Erwähnung getan. Kerner geht auf den anatomischen Bau jedoch nicht ein und gibt auch nur Übersichtsbilder. — In seiner „Physiologischen Pflanzenanatomie“ hat Haberlandt (6)<sup>2)</sup> im Schlußkapitel des Abschnittes über das mechanische System betitelt: „Einrichtungen für besondere mechanische Leistungen“ einige der typischen Haftorgane beschrieben und z. T. auch abgebildet. Zunächst werden hier die sogenannten Kletterhaare der Kletter- und Schlingpflanzen berücksichtigt, sodann die widerhakenförmigen und krallenförmigen Haftorgane der Samen und Früchte betrachtet.

Gegen Ende des Wintersemesters 1910/11 veranlaßte mich Herr Geh. Regierungsrat Prof. Dr. Haberlandt, den anatomischen Bau der Haft- und Kletterorgane zum Gegenstand weiterer genauer Untersuchungen zu machen, deren Resultate im folgenden geschildert werden sollen.

Die Beschreibung der anatomischen Verhältnisse der von mir untersuchten Haftorgane wird in zwei Abschnitten vorgenommen werden.

Im ersten Teil der Arbeit mögen diejenigen Haftorgane besprochen werden, welche, vom morphologischen Standpunkt aus betrachtet, als Haare aufzufassen sind, die also dadurch zustande kommen, daß Epidermiszellen der Fruchtwand, des Stengels usw. zu entweder kurzbleibenden oder langauswachsenden, ein- oder mehrzelligen hakenartigen Organen werden. Die an die Haftzelle grenzenden Epidermiszellen können dabei entweder nur dadurch für die Haftfunktion in Betracht kommen, daß sie die Hakenzelle mit der Fruchtwand, dem Stengel usw. mehr oder weniger fest verbinden, oder außerdem noch auf andere Weise der Haftfunktion dienen, wenn sie nämlich mehr oder weniger stark ausgeprägte, zuweilen hoch über die Oberfläche des betreffenden Pflanzenteiles emporragende Sockel bilden.

Im zweiten Teil gelangen dann diejenigen Haftvorrichtungen zur Besprechung, welche aus größeren Gewebekomplexen bestehen.

<sup>1)</sup> Kerner, l. c. p. 806 ff.

<sup>2)</sup> Haberlandt, l. c. p. 186 ff.

## B. Spezielle Untersuchungen.

### 1. Trichome.

#### a) Einzellige Trichome.

Zunächst sollen die der Haftfunktion dienenden einzelligen Haare beschrieben werden. Wenn diese nur kurz auswachsen, so läßt sich im allgemeinen bemerken, daß sie gar nicht oder nur sehr wenig gekrümmt sind, gewöhnlich die Form eines Sägezahnes haben, außerordentlich starke Wände besitzen und mit scharfer, häufig massiver Spitze enden. Die Basis ist gewöhnlich von elliptischer Form, häufig sehr langgestreckt, und zwar liegt die große Achse dieser Ellipse in derselben Richtung, in der die Hauptanspruchnahme des Haftorganes erfolgt. Dadurch ist mit Rücksicht auf die Festigkeit viel gewonnen, denn es liegt eine biegungsfeste Konstruktion vor. Diese besonders an Kletterpflanzen vorkommenden Haftorgane sind meistens so orientiert, daß die Spitzen nach abwärts zeigen.

Die als Haftorgan fungierende Epidermiszelle kann aber auch in anderen Fällen und zwar besonders dort, wo es sich um Haftvorrichtungen der Früchte handelt, zu einem längeren Trichom auswachsen, welches nur an der Spitze mehr oder weniger hakenförmig umgebogen ist. Die Wände sind dann nicht immer allzu stark, auch sind die Haken nicht in allen Fällen sehr spitz. Der Querschnitt der Basis ist nicht elliptisch, sondern ungefähr kreisförmig. Eine Aussteifung in bestimmter Richtung ist hier nicht vorhanden und wohl auch nicht notwendig, da die Inanspruchnahme vor allem auf Zugfestigkeit und in verschiedenen Richtungen erfolgt.

#### *Asperula aparine* M. B.

Der Stengel und die Ränder und Mittelrippen der Blätter dieser Pflanze sind mit einzelligen Hakenzellen versehen, von denen die am Stengel befindlichen den durch mechanische Stränge verstärkten, weit hervorspringenden Kanten aufsitzen. Die Spitzen sind stengelabwärts gerichtet. Die Hakenzellen sind außerordentlich kräftig gebaut und haben eine massive, sehr scharfe Spitze. Die Wand besteht aus zwei schon in ungefärbtem Zustande scharf voneinander abgesetzt erscheinenden Schichten. Die innere und schwächere Schicht ist gelblich-weiß, die äußere, außerordentlich starke, sehr deutlich geschichtete und cutinisierte Lamelle intensiv gelb. Die Cutinisierung ist aber nicht auf die Wände der Hakenzelle und der Epidermiszellen beschränkt, sondern dringt tiefer ein, so daß auch die Wände der hypodermalen Bastzellen cutinisiert sind. Die starke Cuticula ist stark braun-gelb gefärbt und erscheint nicht ganz homogen.

Im Prinzip genau so gebaute, nur etwas kleinere Haftorgane sitzen an den Rändern und auf den Mittelrippen der lanzettlichen Laubblätter. Die Spitzen der an den Blatträndern befindlichen Haftzellen sind durchweg nach der Blattbasis gerichtet, während

die auf der Rippe sitzenden ihre Spitzen der Blattspitze zukehren. Auch die an den Blättern sitzenden Haftorgane haben außerordentlich starke cutinisierte Außenwände und scharfe Spitzen, sodaß wie die Stengelkanten so auch die Blattränder und Blattmittellrippen fest und scharf wie Sägen sind.

Wahrscheinlich dienen diese scharfspitzigen kurzen Haare von *Asperula aparine* nicht nur zum Klettern, sondern stehen auch im Dienste der Verbreitung der Pflanze, umsomehr, als sonst wohl in keiner Weise für die Fortbewegung der Früchte gesorgt ist; denn die Früchte sind glatt und nicht wie die von *Galium rotundifolium* und anderen Rubiaceen mit Haken besetzt. Stirbt die Pflanze im Herbst ab, so wird sie, sich an den Pelz vorbeistreifender Tiere heftend, in Teilen oder auch als Ganzes fortgeführt (5).<sup>1)</sup> In der Tat haftet die Pflanze infolge der sehr zahlreichen, festen und scharfen Haftorgane ausgezeichnet, wobei es übrigens als großer Vorteil betrachtet werden muß, daß die Spitzen der Haftzellen nicht alle dieselbe Richtung haben. Daß die Haftzellen des Stengels den Kanten aufsitzen, hat den doppelten Vorteil, daß sie erstens eine gut exponierte Stellung einnehmen und zweitens sehr fest inseriert sind, da sie mit den an den Stengelkanten verlaufenden mechanischen Strängen verbunden sind.

#### *Galium uliginosum* L.

besitzt am Stengel derbe, schwach gekrümmte mit der Spitze nach abwärts gerichtete Zähne, die in ihrem Bau im wesentlichen mit denen von *Asperula aparine* übereinstimmen. Die Blätter sind frei von solchen Haftorganen.

Genau so verhält sich *Sherardia arvensis* L., nur sind in diesem Falle die Blätter mit Haftorganen versehen.

#### *Crucianella herbacea* L.

besitzt an den Blatträndern und zwar besonders zahlreich gegen die Blattspitze zu Haftorgane, deren Spitze der Blattspitze zugewendet ist. Diese scharfspitzigen Vorrichtungen haben ebenfalls ungefähr das Aussehen der bei *Asperula aparine* vorkommenden Organe. Zuweilen ist die Außenwand der betreffenden Epidermiszelle nur wenig über die Oberfläche des Blattrandes emporgewachsen, und der Haken ist dann klein. Meist aber treten kräftige stark vorspringende Haken auf. Während die Innenwand der Haftzelle, die ebenso wie die Wände der dahinter liegenden Bastzellen mit zahlreichen einfachen Tüpfeln versehen ist, ungefähr die Stärke der gewöhnlichen Bastzellwände hat oder diese nur um wenig übertrifft, erreicht die Außenwand die vier- bis fünffache Stärke; die Spitze wird vollständig massiv. Was die Struktur und chemische Beschaffenheit der Wände betrifft, so beobachtet man nach der

<sup>1)</sup> v. Kerner, l. c. p. 809. — Nach Kerner kommt diese Art der Verbreitung bei mehreren Rubiaceen vor. Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch die im folgenden erwähnten Rubiaceen *Galium uliginosum*, *Sherardia arvensis* und *Crucianella herbacea* auf dieselbe Weise verbreitet werden.

Behandlung mit Chlorzinkjod, daß die Außenwand aus zwei ungefähr gleich starken Schichten besteht, von denen die innere hellgrau mit einem schwachen Stich ins Gelbe erscheint, während die äußere Schicht Gelbfärbung annimmt. Jede der beiden Lamellen zeigt ihrerseits eine sehr feine Schichtung. Unter dem Einfluß von konzentrierter Schwefelsäure bleibt nur die äußere cutinisierte Schicht erhalten.

*Rubia tinctorum* L.

*Rubia tinctorum* ist ebenso wie *Humulus lupulus* ebenfalls mit einzelligen kurz ausgewachsenen Haaren, die als Haftorgane fungieren, versehen. Diese Organe weichen aber insofern von den bisher besprochenen ab, als die eigentliche Haftzelle auf einem Sockel sitzt, der von Epidermiszellen und einigen darunter liegenden Zellschichten gebildet wird. Da nun der Sockel in diesen

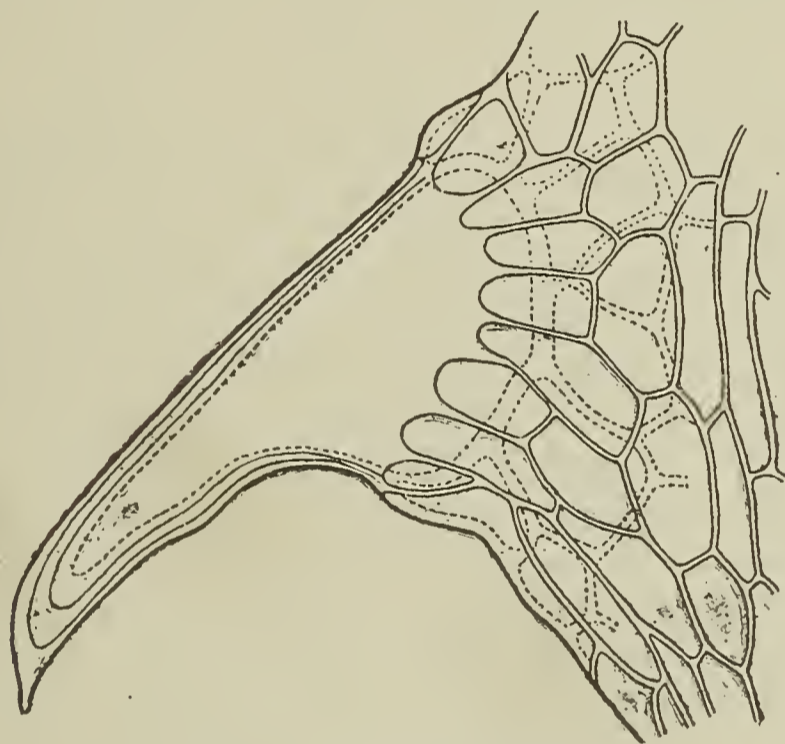


Fig. 1. *Rubia tinctorum*.

Opt. Längsschnitt durch eine Hakenzelle des Blattrandes. Vergr. 204.

Fällen einen besonders ausgeprägten Charakter erhält und sicher für die Haftfunktion von großer Bedeutung wird, so könnte man auch Sockel und Haftzelle zusammen als Haftorgan auffassen. Man hätte es dann mit einem Zellkörper, der der Haftfunktion dient, zu tun und müßte diesen Fall erst im zweiten Teil besprechen. Da aber die im zweiten Teile zu behandelnden Haftorgane ausgesprochene Emergenzen bzw. Phyllome sind, so möge die Darstellung von *Rubia* sowie auch die von *Humulus* schon hier stattfinden.

Bei *Rubia* sind die Ränder der Laubblätter und die Kanten der Stengel mit Haken ausgerüstet, die das Festhaften der Pflanze ermöglichen. Die am Blattrande stehenden hakenförmigen Organe werden von Epidermiszellen gebildet, die mit Rücksicht auf die Funktion eine besondere Ausgestaltung erfahren haben. Die betreffenden Zellen haben eine bedeutende Größe und sind haken-

förmig gebogen (Fig. 1<sup>1</sup>); ihre deutlich geschichteten Außenwände sind sehr stark, die Hakenspitzen sind massiv, erscheinen stark lichtbrechend und sind außerordentlich scharf. Diese hakenförmigen Zellen sitzen auf nur wenig über den Blattrand hervorragenden Sockeln. Die ganze Einrichtung ähnelt sehr einer Kralle. Die Außenwände der gewöhnlichen Epidermiszellen des Blattrandes sind ebenfalls ziemlich stark, außerdem stellt der ganze Blattrand einen kräftigen Saum dar, der besonders auf der Unterseite des Blattes stark hervortritt. Die Hakenzellen stehen auf dem Saum in zwei Reihen, die Spitzen der Haken der einen Reihe sind nach der Spitze des Blattes, die der Haken der anderen Reihe nach der Blattbasis gerichtet. Die Blattspitze sowie die Blattfläche selbst ist frei von Haken.

Bei *Rubia cordifolia* L. trägt auch die Oberseite der Blätter Haken, die Spitzen derselben sind vorwiegend nach der Blattspitze gerichtet. Auf der Unterseite ist nur die Mittelrippe mit Haken besetzt.

Bei der Behandlung der Rubiablätter mit Chlorzinkjod heben sich die Haken, die sich intensiv gelb bis gelb-braun färben, deutlich von der dunkelviolettfärbten Lamina ab. Die Haken werden von konzentrierter Schwefelsäure nicht angegriffen, sind also nicht verholzt, sondern cutinisiert. Die am Stengel sitzenden Haftorgane weichen im Bau von den soeben beschriebenen Organen nur insofern ab, als sie auf einem mehrzelligen, relativ hohen Sockel sitzen. Die Hakenorgane, deren Spitzen stengelabwärts gerichtet sind, fehlen im oberen Teil der Internodien, also unmittelbar unter den Blattansatzstellen; nach unten zu stellen sie sich dann immer zahlreicher ein. Die Sockel sitzen nur auf den mechanischen Strängen, die an den Kanten des Stengels verlaufen, sie kommen nie auf den Seitenflächen des Stengels vor. Es ist dies deshalb vorteilhaft, weil die Haken an den Kanten am günstigsten exponiert sind und ihre Sockel hier in bester Verbindung mit dem mechanischen System des Stengels stehen. Was nun den Bau der Sockel betrifft (Fig. 2), so sind diese etwa zwei- bis viermal so lang wie die Hakenzellen und haben eine ungefähr zylindrische Gestalt; nicht selten sind sie an der Basis allseitig eingeschnürt (oft noch stärker, als die Figur zeigt), jedoch können sie sich auch nach der Spitze zu verjüngen. Am Ende des Sockels sitzt dann die Hakenzelle. Die Sockel bestehen aus unregelmäßigen, mehr oder weniger großen Zellen mit nicht zu starken, einfach getüpfelten Wänden. Die Zellen enthalten einige Chlorophyllkörner. Sowohl auf Längs- wie auf Querschnitten durch die Sockel kann man einen zentralen Zellkomplex von dem epidermalen Mantel unterscheiden. Die Epidermis entspricht der Epidermis des Stengels, während der innere Teil des Sockels in die mechanischen Zellen, die an den Kanten des Stengels liegen, übergeht.

---

<sup>1</sup>) Sämtliche Figuren wurden mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates entworfen.

Die Sockel stehen oft sehr dicht hintereinander; zuweilen verschmelzen sie miteinander. Die Hakenspitzen sind am Stengel stets nach abwärts gerichtet.

Auffallend ist die Tatsache, daß die am Stengel befindlichen Hakenzellen auf einem Sockel sitzen. Man könnte die Bedeutung desselben zunächst darin erblicken, daß durch ihn der Haken weiter von der Stengelachse entfernt wird und dadurch leichter Gelegenheit findet, sich einem Gegenstande anzuheften. Tatsächlich ist

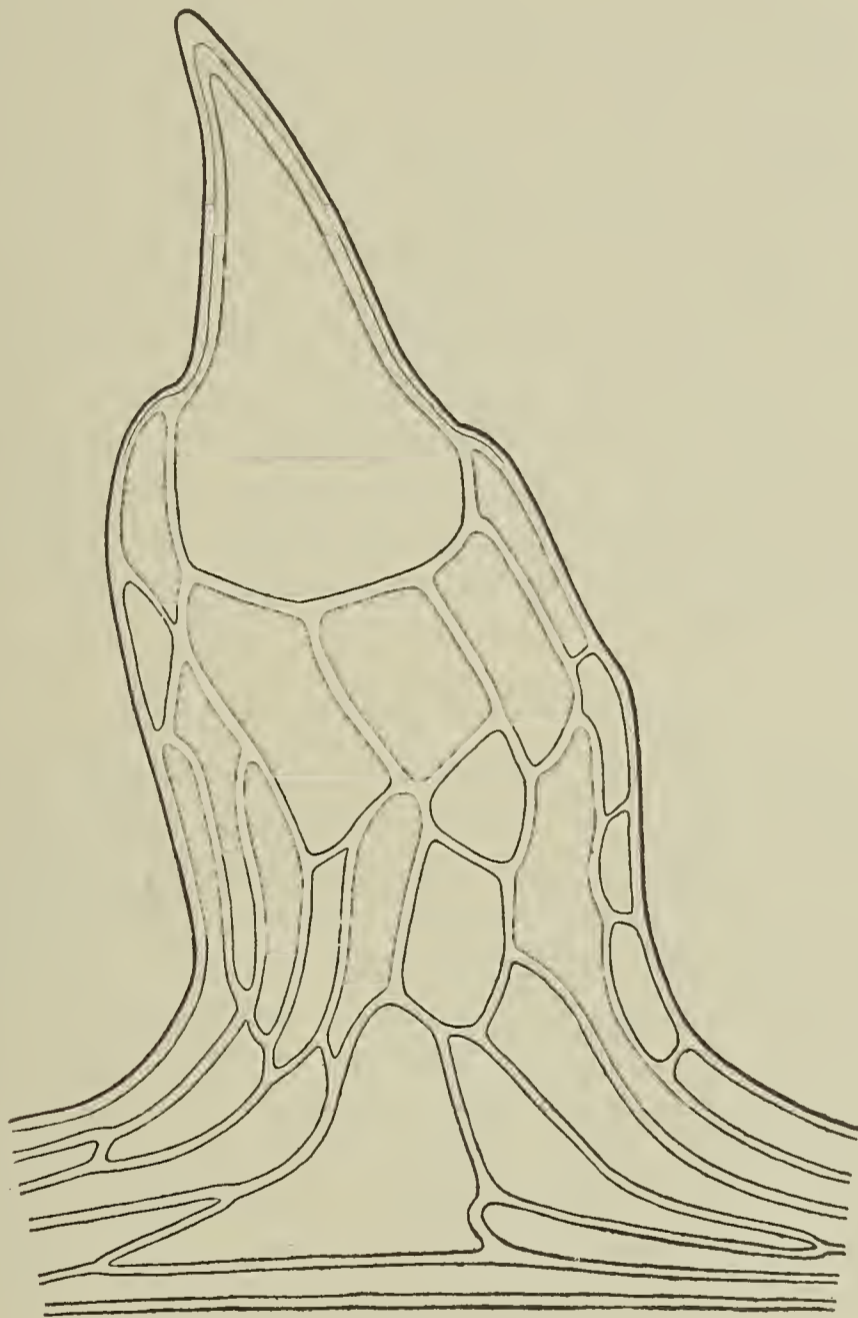


Fig. 2. *Rubia tinctorum*.

Längsschnitt durch den Sockel. Vergr. 62.

der Sockel aber doch zu klein (etwa 2 mm lang), als daß dadurch ein nennenswerter Vorteil gewonnen würde. Ich glaube vielmehr, daß die Bedeutung des Sockels in ganz anderer Richtung liegt. Es zeigt sich nämlich, daß derselbe ziemlich beweglich ist, und zwar nicht nur in der Ebene, die durch die Stengelachse geht, sondern auch nach der Seite. Diese allseitige Beweglichkeit wird sowohl durch die kreisförmige Querschnittsform und die Einschnürung an der Basis, als auch durch die nicht allzustarken Zellwände ermöglicht; letztere dürfen andererseits wegen der Inanspruchnahme

auf Zugfestigkeit nicht ganz schwach sein. Der Sockel stellt also ein Gelenk dar; die Hakenzelle sitzt, einer Kralle ähnlich, an einem Gliede, das am Stengel beweglich angebracht ist. Wird die festhaftende Pflanze durch Wind oder andere Umstände hin- und hergezerrt, so wird ein Abbrechen des Hakens durch den elastischen Sockel verhindert bzw. doch erschwert.

Die Entwicklungsstadien der Hakenzellen lassen sich an ganz jungen Blättern sehr leicht beobachten. Die Epidermiszellen, aus denen später Hakenzellen hervorgehen, zeichnen sich durch größere Zellkerne aus; sie wachsen stärker als die gewöhnlichen Epidermiszellen, wölben sich hervor und zeigen schon frühzeitig die Tendenz, sich nach einer Seite zu krümmen. So gewinnen sie bald ihre endgiltige Gestalt, indem der obere Teil unter zunehmender Wandverdickung hakenförmig wird, während die Basen sich verbreitern. Hinsichtlich der Lage des Kernes in der heranwachsenden Hakenzelle ist zu bemerken, daß er fast immer an der Basis der Zelle, jedenfalls immer im unteren Teil derselben wahrgenommen wurde und niemals an der Spitze. In weiter vorgeschrittenen Entwicklungsstadien, in denen im Plasma schon große Vakuolen sichtbar waren, war eine starke Plasmaströmung zu beobachten, die vielleicht mit dem zu dieser Zeit einsetzenden Prozeß der Wandverdickung im Zusammenhang steht.

#### *Humulus lupulus* L. (6).

Der Stengel und die Blattstiele dieser Pflanze sind mit Haftvorrichtungen versehen, die schon mehrfach beschrieben und abgebildet wurden.<sup>1)</sup> Am Stengel sitzen die großen zweiarmigen Hakenzellen an den hervorspringenden Kanten, die durch mechanische Gewebe ausgesteift sind, und zwar sind sie mit ihrem fast kugeligen Bulbus in ziemlich lange und schmale leistenförmige Zellkomplexe eingelassen (Fig. 3). Die beiden zum größten Teil massiven Haken liegen in der Medianebene der Stengelachse und schließen mit letzterer einen spitzen, nach unten offenen Winkel ein. Die ganze Vorrichtung hat die Gestalt eines zweiarmigen Hebels, dessen unterer Arm vom Stengel absteht, wogegen der obere der Leiste aufliegt.<sup>2)</sup> Die Leiste, welche die Haken trägt, besteht aus langgestreckten Zellen mit mäßig verdickten Wänden und schwach kollenchymatischem Charakter. Die Zellen, welche unmittelbar an das Lumen der großen Haftzelle grenzen, sind jedoch kurz. Die Wand der Haftzelle ist besonders dort, wo sie frei nach außen grenzt, sehr stark. Man unterscheidet an der Hakenwand eine bläulich erscheinende Innenlamelle, auf die mehrere hellgelbe Schichten folgen. Außen ist die Wand von einer starken Cuticula bedeckt. Die Hakenwand färbt sich mit Chlorzinkjod gelb. Die Außenfläche der Haftzelle ist entweder glatt oder mit sehr flachen Wärzchen

<sup>1)</sup> Vgl. Haberlandt, l. c. p. 187.

<sup>2)</sup> Bei dem in Fig. 3 abgebildeten Präparat hat sich der obere Hebelarm infolge des später zu erwähnenden Spannungszustandes ein wenig unter die Zellen der Leiste geschoben.



bedeckt, die in der Flächenansicht langgestreckt elliptische Form zeigen und heller sind als ihre Umgebung.

Die an den Blattstielen sitzenden Haftorgane sind ebenso gebaut, wie die eben besprochenen, nur sitzen sie hier meistens nicht auf langgestreckten Leisten, sondern auf Sockeln (6).<sup>1)</sup> Diese Sockel, die in den allermeisten Fällen nur eine mäßige Höhe erreichen, bestehen aus parenchymatischen, chlorophyllhaltigen Zellen mit nicht allzu starken Wänden. Im wesentlichen haben sie den Bau der Sockel von *Rubia tinctorum*.

Auf den Unterseiten der Laubblätter stehen auf der Blattrippe ebenfalls hakige Organe auf Sockeln, zuweilen auch auf Leisten,

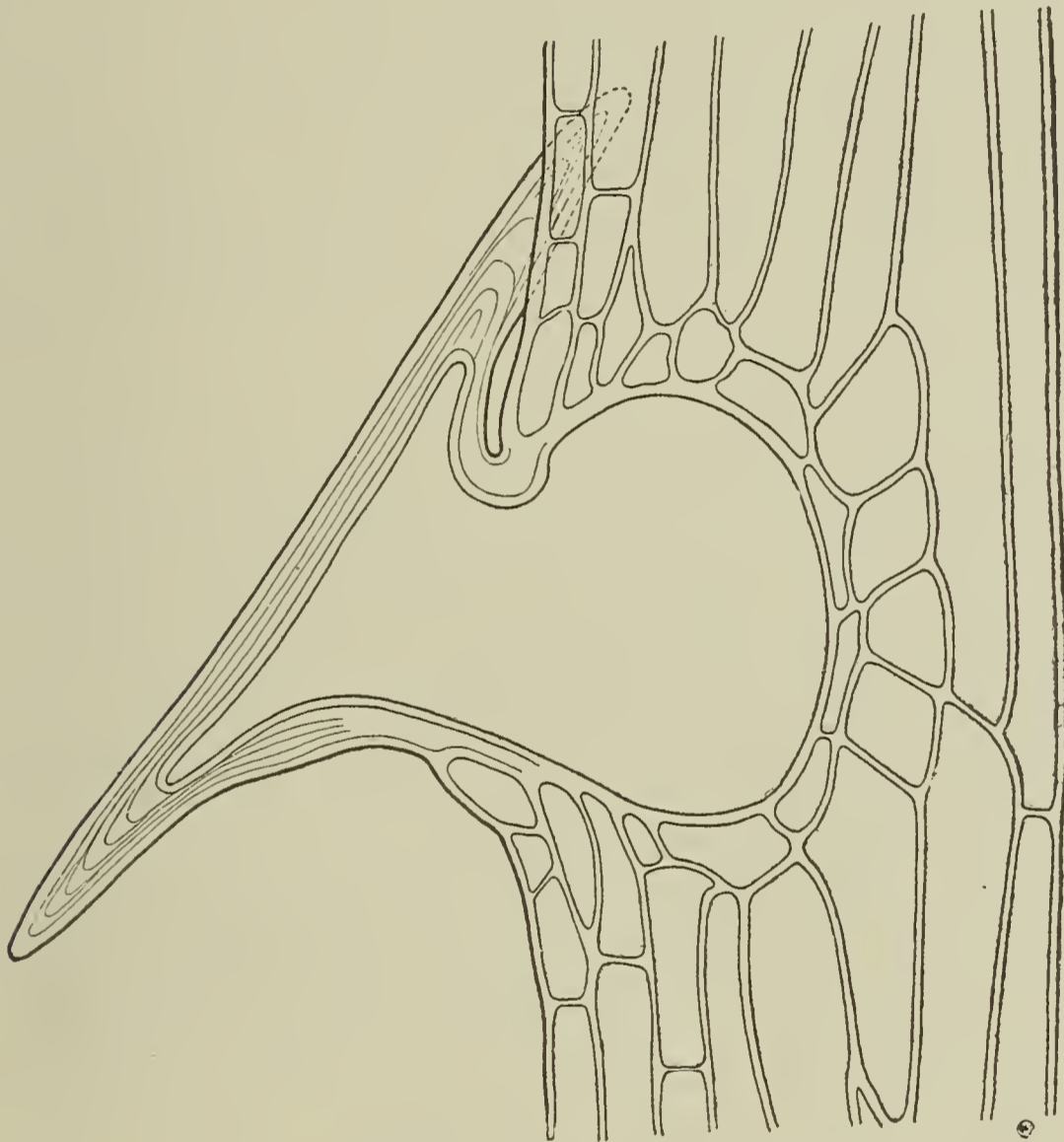


Fig. 3. *Humulus lupulus*.

Längsschnitt durch ein Haftorgan des Stengels. Vergr. 110.

die aber nicht zweiarmig sind. Die betreffenden Zellen senden vielmehr nur einen Fortsatz aus. Übrigens weichen diese Organe hinsichtlich ihres Baues voneinander ab. Es finden sich alle Übergänge von kurzen, kräftigen, schwach gekrümmten Hakenzellen mit ziemlich starken Wänden bis zu langen, dünnen, schwachwandigen Haargebilden. Die Spitzen aller dieser Trichome sind, zuweilen in wenig ausgeprägter Weise, nach der Blattspitze gerichtet.

Bei oberflächlicher Betrachtung eines *Humulus*-Stengels glaubt man, daß der Stengel mit der Spitze nach unten gerichtete Borsten

<sup>1)</sup> Haberlandt, l. c. p. 187.

trage, so dicht liegt der obere Hebelarm der Leiste an. Fährt man mit der Hand von oben nach unten über den Stengel hinweg, so hat man nur das Gefühl von kleinen Unebenheiten des Stengels; in umgekehrter Richtung hingegen verspürt man einen sehr großen Widerstand, es gelingt kaum, den Stengel in diesem Sinne durch die Hand zu ziehen. Bei Anwendung von größerer Gewalt brechen dann die Haftorgane ab.

Es fragt sich nun, zu welchem Zweck die Zelle, der die Haftfunktion übertragen wurde, doppelarmig konstruiert ist. Zunächst ist es sehr vorteilhaft, daß der untere Hebelarm vom Stengel absteht und der obere glatt anliegt, denn wäre es umgekehrt, so würde die ganze Vorrichtung nicht nur nutzlos, sondern schädlich sein, indem dann der obere abstehende Arm sich beim Aufwärtswachsen des Stengels gegen Widerstände aufstemmen würde. Für das Einhaken bzw. Aufstützen kommt nur der untere Zellarm in Betracht; aber auch der obere ist nicht bedeutungslos. Er stellt eine Arretiervorrichtung dar, die verhindert, daß der untere Zellarm übergebogen wird und dadurch von der Stütze abgleitet. Wichtig für diese Funktion ist, daß die Längsachse des zweiarmigen Hebels und die des Stengels in einer Ebene liegen; denn würden die beiden Achsen schief zu einander stehen, so könnte der obere Hebelarm nie als Arretiervorrichtung und Stütze wirksam sein.

Die Sockel und Leisten stellen wahrscheinlich wie die Sockel von *Rubia* elastische Polster oder Gelenke dar. Es fragt sich noch, warum die Haftorgane am Stengel auf Leisten, an den Blattstielen dagegen hauptsächlich auf Sockeln sitzen. Dies hängt vielleicht damit zusammen, daß die Haftorgane des Stengels im Gegensatz zu denen des Blattstieles ausschließlich in der Richtung der Stengelachse in Anspruch genommen werden. Infolgedessen sind die Sockel am Stengel in dieser Richtung gestreckt, d. h. also zu langgestreckten Leisten umgewandelt, wodurch ihre Biegefestigkeit erhöht wird. Ähnliches findet sich bekanntlich bei den Dornen kletternder Rosen. Bei den Haftorganen der von der Achse schräg abstehenden Blattstiele ist die Richtung der Inanspruchnahme eine viel unbestimmtere, und aus diesem Grunde auch die allseits gleiche Biegefestigkeit der Sockel verständlich. Damit hängt wohl auch zusammen, daß hier die Doppelhaken nur wenig gegen die Achse geneigt sind, so daß beide Spitzen als Haftorgane in Betracht kommen, und die Funktion des einen Armes als Arretiervorrichtung in den Hintergrund tritt.

An noch nicht ganz ausgewachsenen Internodien kann man beobachten, daß die zweiarmige Hakenvorrichtung der Stengel beweglich ist. Es läßt sich mit einer Nadel der untere Hebelarm niederdrücken; hebt man aber den Druck auf, so kehrt er sofort in die ursprüngliche Stellung zurück. Bei älteren Organen geht diese Beweglichkeit verloren; versucht man hier, den abstehenden Arm herabzudrücken, so bricht er bei stärkerem Drucke ab.

Diese Beweglichkeit des Hebels sowie das Bestreben, in der Normalstellung zu verharren, ist für die jungen wachsenden Sprosse sicher vorteilhaft; denn erstens brechen dadurch die Haare weniger

leicht ab und zweitens werden Haare, die beim Passieren eines Widerstandes herabgebogen werden, niemals in dieser für das Weiterwachsen ungünstigen Stellung verbleiben.

Die auf den Blattrippen stehenden Haare kommen als Haftorgane wahrscheinlich garnicht oder doch nur in ganz untergeordnetem Maße in Betracht.

Die Entwicklungsgeschichte der Haftorgane von *Humulus* habe ich nicht genauer untersucht. Nur soviel mag hier angeführt werden, daß die betreffenden Zellen sehr früh mit der Bildung des doppelarmigen Teiles beginnen. In ganz jungen Entwicklungsstadien steht der Hebel parallel zur Stengelachse. Da die Arme zu dieser Zeit verhältnismäßig sehr lang sind, die Internodien aber noch kein Streckungswachstum erfahren haben, so überdecken sich die Fortsätze benachbarter Haftorgane ganz oder teilweise. Erst später werden sie durch das Streckungswachstum des Internodiums voneinander getrennt, dann nehmen sie unter zunehmender Wandverdickung ihre schiefe Stellung zum Stengel und den Spannungszustand an.

#### *Galium rotundifolium* L.

An der Fruchtwand dieser Pflanze sind zahlreiche Epidermiszellen zu im Verhältnis zur Dicke der Fruchtwand sehr langen, an der Spitze halbkreisförmig gebogenen, spitz endigenden Haftorganen ausgewachsen. Am Grunde der Hakenhaare befindet sich eine von den angrenzenden Epidermiszellen gebildete Rosette, die oft als ein schwacher Sockel hervorragt. Die Wände der Haftzellen sind nicht sehr stark; man unterscheidet an ihnen eine innenliegende sehr dünne Zelluloselamelle, darüber eine bedeutend stärkere, ziemlich deutlich geschichtete cutinisierte Lamelle. Ganz außen liegt eine deutlich markierte glatte Cuticula, die dort, wo sie die übrigen Epidermiswände überzieht, mit Wärzchen bedeckt ist. — Die Früchte haften sehr gut.

#### *Galium boreale* L.

besitzt an der Fruchtwand Haftorgane, die nach demselben Prinzip gebaut sind. Die guthaftenden Früchte erhalten durch diese Haftzellen einen seidenartigen Überzug.

Die Hakenhaare dieser Pflanze unterscheiden sich von den bei *G. rotundifolium* vorkommenden dadurch, daß sie bedeutend kleiner sind, ihre Spitze nicht so weit umgebogen ist und die Wand eine viel größere Stärke besitzt. Die kurzen gedrungenen Hakenzellen sitzen mit breiter Basis auf. Die Wand besteht aus zwei ungefähr gleich starken Schichten, von denen die innenliegende nach der Behandlung des Präparates mit Chlorzinkjod weißlich bis schwach bläulich erscheint, während die äußere intensiv gelb wird.

Sämtliche Haken sind mit ihren Spitzen genau nach aufwärts gerichtet, d. h. von der Fruchtbasis hinweg gekrümmt.

*Asperula odorata* L.

An der Frucht dieser Pflanze finden sich Hakenhaare, die denen von *Galium* sehr ähneln. Die Krümmung des Hakens ist nicht so charakteristisch wie bei *Galium rotundifolium*, auch ist die Spitze nicht sehr scharf. Die Wände haben eine bedeutende Stärke und sind viel kräftiger als bei jenen Zellen, welche die Haarbasis umgeben. Man beobachtet daher, wenn man an einem nicht zu dünnen Schnitt durch die Fruchtwand die Hakenzelle mit einer Nadel bewegt, daß sich das Haar selbst so gut wie gar nicht biegt, sondern als Ganzes nach der Art eines einarmigen Hebels an der Ansatzstelle sich bewegen läßt.

Interessant ist es, daß etwa das oberste Drittel der Hakenzelle zahlreiche Membrankappen in kleinen Abständen voneinander enthält. Man könnte meinen, daß diese Membranen für die Haftfunktion von Bedeutung sind, indem sie die röhrenförmige Hakenzelle aussteifen. Doch sind sie im Verhältnis zu den dicken Außenwänden viel zu zart, als daß ihnen eine mechanische Bedeutung zukommen könnte.

Wie die Chlorzinkjod-Reaktion erkennen läßt, besteht die innerste dünne Lamelle aus Zellulose, der übrige Teil der geschichteten Wand ist cutinisiert.

Die Früchte von *A. odorata*, die, wie überall in ähnlichen Fällen, im Reifezustand nur noch in losem Verband mit der Mutterpflanze stehen, werden bei der Berührung mit Kleidungsstücken usw. leicht von der Pflanze abgestreift und haften sehr gut.

In jungen Stadien der Entwicklung sind die frühzeitig angelegten Haftzellen im Verhältnis zur Frucht außerordentlich groß. Die jungen Hakenzellen sind dann nur wenig und fast gleichmäßig gekrümmt, der Kern liegt wandständig, ungefähr in der Mitte der Zelle. Schon in diesem Entwicklungszustande beobachtet man, daß in der Spitze die oben erwähnten Zellulosekappen sich bilden.

*Parietaria officinalis* L. (1)<sup>1)</sup>

Auf dem Rücken der die Blüte umgebenden Deckblätter dieser Pflanze sitzen besonders im oberen Teile gekrümmte Haftorgane, die schräg nach rückwärts ragen (Fig. 4). Die Basis dieser Hakenzellen ist klein; die Wände sind mittelstark, sie nehmen im oberen Teil an Stärke zu. Der Haken ist gut ausgebildet und endet mit einer sehr scharfen, massiven Spitze. Im oberen Teile der Haftzelle erkennt man eine deutliche Schichtung der Wand. Nach der Behandlung mit Chlorzinkjod bemerkt man, daß nur die äußersten Schichten, auch in der massiven Spitze, gelb gefärbt sind, während alles Übrige, also der größte Teil der Wand, sich violett färbt; doch sind die violetten Partien gegen die gelben nicht scharf abgesetzt. Bei der Einwirkung von konzentrierter

<sup>1)</sup> Hildebrand, l. c. p. 902.

Schwefelsäure behalten die Haftorgane, zumal im oberen Teile, ihre Form. An der Spitze selbst bleibt außer der Cuticula auch die schon an ungefärbten Objekten bemerkbare äußerste, nicht allzu starke Lamelle erhalten.

*Circaea mollis* Sieb. et Zucc. (1)<sup>1)</sup>

besitzt an der Frucht ähnliche Haftvorrichtungen, die sich von denen von *Parietaria* in einigen Punkten unterscheiden. Es schließt nämlich die Haftzelle nicht mit scharfer Spitze, sondern



Fig. 4. *Parietaria officinalis*.  
Vergr. 220.

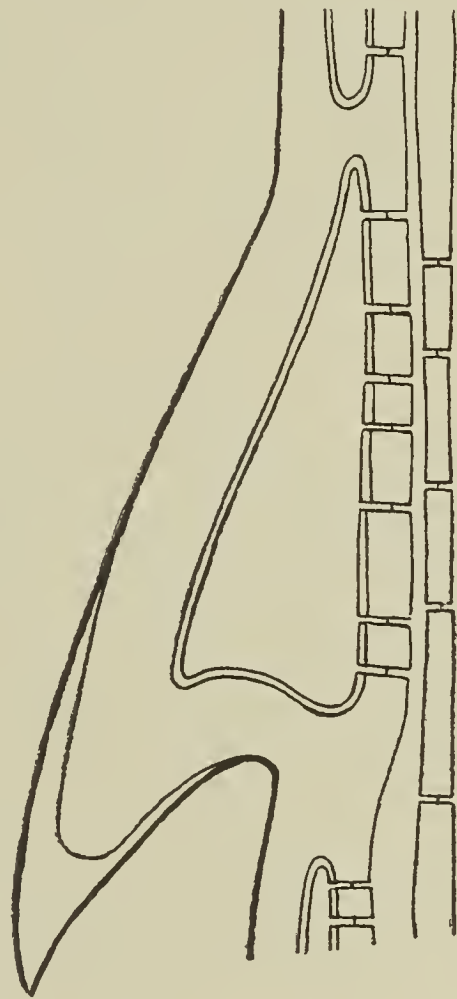


Fig. 5. *Panicum verticillatum*.  
Vergr. 600.

mit abgerundetem Ende, und es befindet sich am stumpfen Ende ein kleiner Zipfel. Außerdem besteht die Wandung aus zwei scharf voneinander getrennten Schichten, die schon ohne Zusatz von Farbstoffen zu erkennen sind. Jede der beiden Lamellen zeigt ihrerseits eine sehr feine Schichtung. Die innere stärkere Schicht färbt sich mit Chlorzinkjod grau, die äußere gelb. Letztere bleibt bei Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure erhalten.

Wie bei *Galium boreale*, so gehen auch hier die Medianebenen aller Haken durch die Längsachse der Frucht, jedoch sind in diesem Fall die Hakenspitzen der Ansatzstelle der Frucht zugekehrt.

<sup>1)</sup> Vergl. *Circaea lutetiana*, Hildebrand, l. c. p. 902.

*Panicum verticillatum* L.

besitzt, wie es bei Gräsern nicht selten ist (4), an den Infloreszenzachsen und an den Spelzen sehr kleine, außerordentlich zahlreiche und sehr spitze Haftorgane, die dem Typus der Haftorgane der Rubiaceen *Asperula aparine*, *Crucianella herbacea* u. a. sehr ähnlich sind. Die Spitzen sind abwärts gerichtet. Die Haftorgane, deren Basis oval ist, sind in den allermeisten Fällen gerade, selten zeigen sie eine schwach bogenförmige Krümmung (Fig. 5). Die Innenwände besitzen zahlreiche einfache Tüpfel, die Außenwände sind sehr stark, die Spitze ist massiv. Abgesehen von der innen liegenden, sehr dünnen, schwach bläulichen Lamelle erscheint der übrige sehr starke Teil der Wand weißlich und weist eine sehr feine Schichtung auf. Die Hakenspitze ist mit einer scharfspitzigen Kappe bedeckt, die im Gegensatz zu allen übrigen Teilen der Haftzelle in konzentrierter Schwefelsäure erhalten bleibt. Sie ist, wie die Reaktionen lehren, nicht verkieselt, sondern cutinisiert.

Die Infloreszenzen dieser Pflanzen haften z. B. an rauhen Stoffen außerordentlich fest.

## b) Mehrzellige Trichome.

Auch mehrzellige Trichome können so gebaut sein, daß sie der Haftfunktion dienen. Untersucht habe ich solche Organe bei *Thladiantha dubia*, *Apios tuberosa*, *Desmodium canadense* und *Aristolochia angustifolia*.

Die Haftorgane von *Apios tuberosa* stellen sehr kurze Zellreihen dar und ähneln in ihrer Gestalt den einzelligen Haftorganen von *Asperula aparine* u. a. Die Haftvorrichtungen der übrigen genannten Pflanzen sind lang und erinnern in ihrer Form an die Haftzellen von *Galium rotundifolium* u. a. Im Ganzen kommen bei den mehrzelligen Hafthaaren dieselben Bauprinzipien zur Anwendung wie bei den einzelligen Trichomen (vgl. S. 5).

*Thladiantha dubia* Bunge.

Am Stengel, an den Ranken und auf der Unterseite der Laubblätter (ganz vereinzelt auch auf deren Oberseite) dieser Kletterpflanze kommen, aus einer Reihe von Zellen bestehende, sehr kleine Klimmhaare in großer Anzahl vor. In ihrer Gesamtform erinnern diese Klimmhaare an die Haftzellen von *Parietaria*. Sie bestehen aus drei bis vier basalen kurzen Zellen, darauf folgt eine lange, schwach gebogene Zelle und schließlich eine U-förmig gebogene, sehr scharf zugespitzte kurze Hakenzelle (Fig. 6). Die Wände sind nicht sehr stark; auffallend ist die Wandverdickung an der Ansatzstelle der eigentlichen Hakenzelle.

Mit Chlorzinkjod färben sich die Wände der beiden oberen Zellen gelb, die der kurzen basalen Zellen undeutlich hell-gelb. Bei der Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure bleiben die Wände der eigentlichen Hakenzelle und der anschließenden langen

Zelle erhalten, von den übrigen Zellen bleibt nur die allerdings ziemlich starke Cuticula unversehrt.

*Apios tuberosa* Moench (6).<sup>1)</sup>

Am Stengel dieser Pflanze stehen zahlreiche außerordentlich kleine Haftorgane, deren Spitze regelmäßig nach abwärts gerichtet ist. Diese Haftorgane unterscheiden sich dadurch von den bei *Asperula aparine* u. a. vorkommenden Organen, daß sie von vier Zellen gebildet werden. Außer der eigentlichen Hakenzelle bestehen sie noch aus zwei ganz flachen Zellen und einer basalen

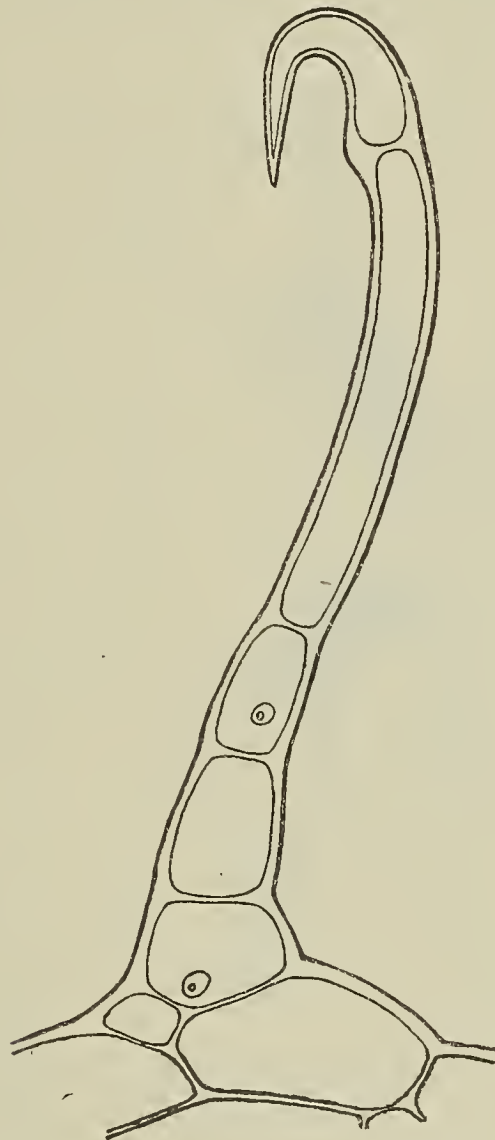


Fig. 6. *Thladiantha dubia*. Vergr. 198.

breiteren Zelle. Diese vier Zellen sind nur durch Zellulose-Wände voneinander getrennt. Das Eigentümliche an diesen Haftvorrichtungen besteht nun darin, daß die drei untersten, etwa ovalförmigen Zellen von einem dicken, sehr stark cutinisierten Ring umschlossen werden. Auf Längsschnitten durch das Haftorgan, sowohl in der Medianebene, als auch senkrecht zu derselben, sieht man nämlich, daß die drei Basiszellen auf jeder Seite von einer gelblichen, stark lichtbrechenden Masse begrenzt werden, welche sechs Zipfel besitzt (Fig. 7). Je einer dieser Fortsätze geht in die Cuticula der Haftzelle, ein anderer in die cutinisierte Schicht der Außenwände

<sup>1)</sup> Vgl. Haberlandt, l. c. p. 136.

der angrenzenden Epidermiszellen über. Je drei ragen in die dünnen Querwände, die die basalen Zellen voneinander trennen, und der letzte drängt sich in die antikline Zellwand ein, welche die unterste Basiszelle von den angrenzenden Epidermiszellen trennt. Dieser letzte Zipfel ist sehr kräftig, zuweilen sehr lang und immer etwas gekrümmt, so daß er einem Teil der Krümmung des Lumens der Basiszelle ungefähr parallel läuft. In Wirklichkeit sind diese Zipfel ringförmige Leisten, die einem festen Ringe aufsitzen. Die sonderbare Beschaffenheit der Basis dieser Haftorgane erkennt man in ungefärbtem Zustande sehr schwer. Nach der Behandlung mit Chlorzinkjod färben sich die stark glänzenden Wandpartien, also der Ring mit den Leisten, zunächst gelb-braun,

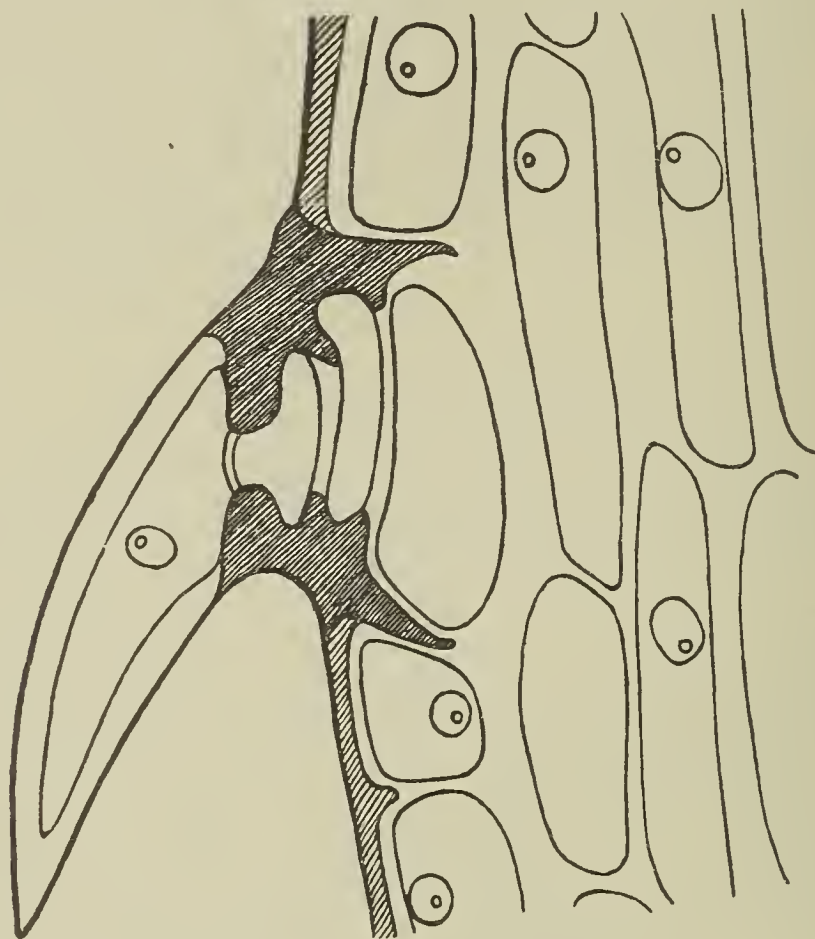


Fig. 7. *Apios tuberosa*. Längsschnitt durch ein Haftorgan des Stengels.  
Vergr. 450.

bei längerem Einwirken schließlich dunkel-rot-braun, so daß man jetzt deutlich die Zipfel von den umgebenden Zellulosepartien sich abheben sieht. Die ziemlich starke Wand der eigentlichen Haftzelle besteht nur aus Zellulose, sie ist von einer starken, nach der Färbung mit Chlorzinkjod deutlich braun erscheinenden Cuticula abgegrenzt. Die Außenwände der gewöhnlichen Epidermiszellen sind kräftig und bestehen aus zwei ungefähr gleichstarken Schichten, von denen die äußere schwach cutinisiert ist.

Ein genaues Bild von der Beschaffenheit der Basis der Haftorgane erhält man, wenn man Quer- oder Längsschnitte durch den Stengel der Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure aussetzt. Es bleiben dann der stark cutinisierte Ring mit seinen Anhängen, die äußere Schicht der Epidermiszellenaußenwände und von der eigent-



lichen Haftzelle nur die Cuticula erhalten. Beobachtet man den isolierten Ring von oben oder unten, so sieht man, daß er oval oder fast kreisrund ist und von der kutinisierten Schicht der angrenzenden Epidermiszellen eingeschlossen wird. An dem Ring kann man bei verschiedener Einstellung die einzelnen vorspringenden ringförmigen Leisten erkennen.

Worin die Bedeutung dieses stark cutinisierten Ringes mit den Leisten besteht, ist im einzelnen schwer zu sagen; sicher ist aber, daß durch ihn eine sehr feste Verbindung zwischen Haken

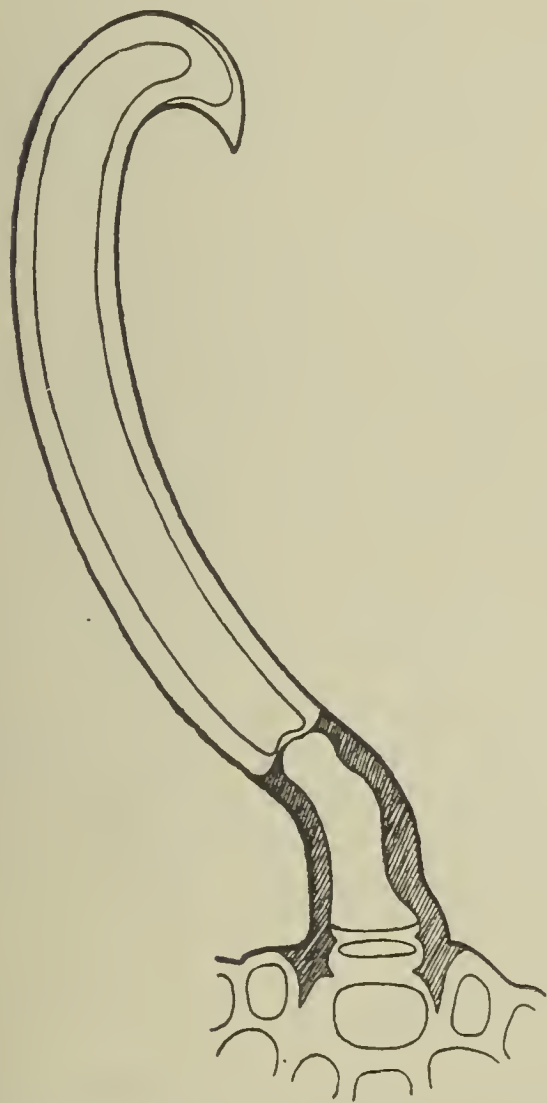


Fig. 8. *Desmodium canadense*.

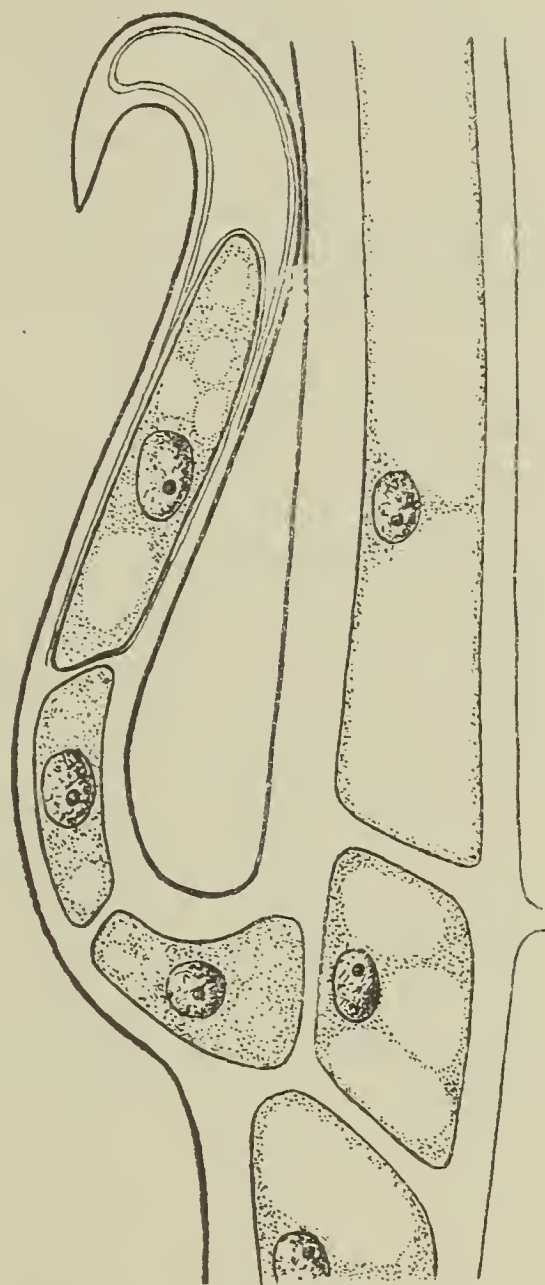


Fig. 9. *Aristolochia angustifolia*.  
Vergr. 600.

und Epidermis hergestellt wird. Besonders die nach innen vorspringende Leiste verankert das Haar und verhindert dessen Losreißen.

*Desmodium canadense* L. (1).<sup>1)</sup>

besitzt an der Frucht Haftorgane, die aus vier Zellen bestehen. Die Basis wird von zwei nicht über die Oberfläche der Frucht

<sup>1)</sup> Hildebrand, l. c. p. 904.

hervorragenden Zellen gebildet, einer rundlichen und einer darüber liegenden ganz flachen Zelle. Über die Epidermis emporragend schließen sich an die kurze Zelle eine längere, etwas gekrümmte und eine noch etwa fünfmal so lange Zelle, die ebenfalls schwach gekrümmt und außerdem am Ende hakig gebogen ist. Die Konkavität der Schlußzelle ist der Hakenspitze zugekehrt. Da die Krümmungen der beiden langen Zellen nach entgegengesetzten Seiten gerichtet sind, so erhält das Haar die Form eines S, dessen unterer Bogen schwach ausgebildet ist (Fig. 8). An der Basis der Hafthaare von *Desmodium* bemerkt man ähnliche Verhältnisse wie bei *Apios tuberosa*. Es liegt auch hier ein cutinisierte Ring vor, der mit ringförmigen Leisten ausgestattet ist; der Unterschied besteht nur darin, daß die oberste der drei basalen Zellen ein beträchtliches Längenwachstum erfahren hat, so daß der cutinisierte Ring zu einem dickwandigen, etwas gebogenen, stark cutinisierten Zylinder umgestaltet ist. Die lange mit dem Haken endigende Schlußzelle ist ebenfalls starkwandig; die Hakenspitze ist massiv und mit einer sehr spitz auslaufenden, stark lichtbrechenden Kappe versehen. Die Wände des Hafthaares sind sehr fein geschichtet; Chlorzinkjod färbt die Wand der eigentlichen Hakenzelle hell-grau, die Kappe bleibt ganz farblos und hebt sich infolgedessen deutlich ab. Im unteren Teil des Haftorganes färbt sich der oben besprochene dickwandige Zylinder mit den Leisten intensiv gelb-braun; dieser stark cutinisierte Teil bleibt in konzentrierter Schwefelsäure erhalten, während von der obersten Zelle nur die starke Cuticula und die massive Spitze nicht aufgelöst wird. Die Kappe ist anscheinend verkieselt.

Die Früchte, die durch die Bekleidung mit den Hakenhaaren ein schwach seidenartiges Aussehen erhalten, haften sehr gut. Was die Größe der Haftorgane betrifft, so ist zu bemerken, daß ihre Länge die Stärke der Fruchtwand übertrifft; doch kommen in der Größe der Hakenorgane bedeutende Unterschiede vor. Die Medianebenen der zahlreichen Haken jeder Frucht lassen in ihrer Orientierung keine Regelmäßigkeit erkennen.

#### *Aristolochia angustifolia.*

Am Stengel dieser Pflanze stehen allseitig zahlreiche sehr kleine Klimmhaare, welche aus drei Zellen bestehen. Außer diesen kommen am Stengel noch vier- bis fünfzellige gerade Haare von etwa zehnfacher Länge vor. Die Klimmhaare (Fig. 9) sind schwach S-förmig gebogen, die Medianebene des Hakens geht immer durch die Stengelachse; außerdem ist das Haar gleich an der Austrittsstelle aus der Epidermis rechtwinkelig aufwärts gebogen, so daß es im obersten Teil dem Stengel anliegt. Die Hakenspitze ist stets abwärts gerichtet. Das Haar besteht aus zwei kurzen Zellen und einer langen Endzelle, die zugleich den spitzen, vortrefflich ausgebildeten Haken trägt. Die Wände der Zellen des Haftorganes sind ebenso wie die Außenwände der Epidermiszellen des Stengels ziemlich stark. Das oberste Drittel der eigentlichen Haftzelle ist

massiv. Die natürliche Farbe der Wände ist, abgesehen von einer dünnen innersten, schwach-bläulich erscheinenden Lamelle weißglänzend, besonders die spitz endigende Kappe zeichnet sich dadurch aus. Das Innere des massiven Teiles der Hakenzelle ist nicht homogen sondern macht einen körnigen Eindruck.

Chlorzinkjod, welches bei diesem Objekt nur sehr schwer einwirkt, färbt die Wände aller drei Zellen, ebenso die Außenwand der Epidermiszellen gelb, später gelb-braun. Im massiven Teil, abgesehen von der Spitze, kann man jetzt dunkle Körnchen, die bei gewisser Einstellung stark lichtbrechend erscheinen, erkennen. Trotz der Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure bleibt das Klimmhaar erhalten. Die farblose homogene Spitze ist verkieselt.

Die Pflanze vermag sich an rauhen Gegenständen sehr gut festzuhalten.

Nach Solereder (7)<sup>1)</sup> finden sich bei *Aristolochia tomentosa* ähnliche Klimmhaare vor. Jedoch liegen diese „Klammerhaare“ seinen Angaben zufolge nicht dem Stengel an, sondern stehen schräg aufwärts von ihm ab.

## 2. Emergenzen und Phyllome.

Es sollen jetzt diejenigen Haftorgane zur Besprechung gelangen, die aus größeren Gewebekomplexen bestehen und zu den Emergenzen zu zählen sind oder metamorphosierte Blattgebilde darstellen. Sie erfüllen ihre Aufgabe in zweierlei Weise. Entweder ist ein säulenförmiger Zellkomplex vorhanden, der sich gegen die Spitze verjüngt und daselbst hakenförmig umgebogen ist; oder es dient die Emergenz der Haftfunktion indirekt, indem sie einen Schaft darstellt, an dem Unebenheiten, Widerhaken usw. sitzen. In beiden Fällen wird es nötig sein, daß diese Zellkomplexe eine gewisse Festigkeit besitzen; in erster Linie müssen sie der Inanspruchnahme auf Zugfestigkeit Genüge leisten. Außerdem ist es notwendig, daß der betreffende Zellkörper mit dem Gewebe, dem er aufsitzt, also z. B. der Fruchtwand, fest verbunden ist, was, wie wir sehen werden, in den einzelnen Fällen auf verschiedene, aber fast immer auf sehr vollkommene Weise erreicht wird.

Es ist klar, daß ebenso wie bei den der Haftfunktion dienenden Haaren zur Erzielung der Festigkeit die Ausbildung kräftiger Zellwände notwendig ist, so auch bei den Emergenzen zu demselben Zwecke das mechanische System besonders gut entwickelt sein muß. Doch auch andere Gewebesysteme finden sich mehr oder weniger gut ausgebildet vor, so das Assimilationssystem und das Leitungssystem, was auch sehr leicht erklärlich ist, da solche große Zellkörper die zu ihrem Aufbau nötigen Stoffe entweder selbst durch Assimilation gewinnen oder zugeleitet erhalten müssen. Ferner sind diese Haftvorrichtungen, morphologisch betrachtet, häufig Gebilde, die sich von Pflanzenorganen ableiten lassen, welche

<sup>1)</sup> Solereder, l. c. p. 773.

Assimilationssystem und Leitungssystem besitzen z. B. von Blättern und Griffeln. Diese Gewebesysteme sind dann auch in den Haftorganen noch vorhanden, wenn auch meist in einer zugunsten der Ausbildung des mechanischen Systems rückgebildeten Form.

a) hakig gebogene Formen.

Was die erste Gruppe der als Haftorgane fungierenden Gewebekomplexe betrifft, so bestehen diese im wesentlichen aus einem Bündel prosenchymatischer, dickwandiger Zellen, welches am Ende hakenförmig umgebogen ist und in eine mehr oder weniger scharfe Spitze ausläuft. Zuweilen kann die Krümmung sehr gering sein, auch kommen Stereidenbündel vor, die nur kurze zackige, unregelmäßige Gestalt haben, so daß man in solchen Fällen von typischen Hakenorganen nicht mehr sprechen kann.

*Lappa major* Gaertn., *L. tomentosa* Lam. (1<sup>1</sup>), 3<sup>2</sup>), 6<sup>3</sup>).

Die Blütenstände von *Lappa* sind durch zahlreiche schräg nach oben gerichtete Hüllkelchblätter (Hochblätter) mit hakenförmig gekrümmter Spitze nach außen abgeschlossen. Die Medianebenen der Haken gehen alle durch die Achse des Blütenstandes, die Hakenspitzen sind dem apikalen Achsenende zugekehrt. Mit Rücksicht auf die Haftfunktion haben diese Hochblätter sowohl hinsichtlich der äußeren Form als auch des inneren Baues bedeutende Umwandlungen erfahren. Die Blätter sitzen mit breiter Basis auf und werden nach oben hin schmaler; ihr Querschnitt hat an der Ansatzstelle die Form eines gleichschenkligen Dreiecks mit großer Basis und geringer Höhe. Die Basis des Dreiecks stellt die Blattoberseite dar, die Teile, die von den Schenkeln der Basiswinkel eingeschlossen sind, sind die Reste der Lamina. Im Innern befindet sich ein Komplex von mechanischen Elementen und zwar von langgestreckten, auf dem Querschnitt polygonal erscheinenden Zellen mit stark verdickten und verholzten Wänden. Dieser mechanische Strang hat auf dem Querschnitt ebenfalls die Gestalt eines Dreiecks und behält dieselbe nach oben hin ungefähr bei, bis er nach der Spitze zu schließlich in Kreisform übergeht. Drei Gefäßbündel durchziehen das Blatt, eines liegt in der Mitte und je eines in den beiden Teilen der Lamina. Der mechanische Strang ist umschlossen von einem peripheren Teil, der aus langgestreckten, zartwandigen, chlorophyllhaltigen Zellen besteht, zwischen denen zahlreiche Interzellularen vorkommen. Auf der Oberseite des Blattes liegt zwischen dem mechanischen Komplex und der Epidermis ein lockeres Gewebe von rundlichen dünnwandigen Zellen, die reichlich Chlorophyllkörner enthalten. Diese Zellen liegen in senkrecht zur Blattoberseite stehenden Reihen, die weit voneinander entfernt sind, also große Lufträume zwischen sich freilassen.

1) Vgl. Hildebrand, l. c. p. 890.

2) Ebenda. p. 11.

3) Haberlandt, l. c. p. 189.

Dieses Gewebe tritt an Stelle des Palisadengewebes und des Schwammparenchyms der Laubblätter auf. Die Epidermis, zumal die der Oberseite, ist außerordentlich fest gebaut. Die Außenwände derselben sind sehr stark, schön geschichtet und mit einer deutlich sichtbaren Cuticula, die zahlreiche scharf ausgeprägte Falten zeigt, versehen. — Weiter nach dem Haken zu verändert sich die Querschnittsform des Blattes in ganz charakteristischer Weise. Basis und Höhe des gleichschenkligen Dreiecks werden nach und nach einander gleich, die Zipfel der Lamina werden also immer kürzer, die Oberseite des Blattes wölbt sich mehr und mehr vor, so daß der Blattquerschnitt sich schließlich der Kreisform nähert. Der mechanische Strang, der an der Blattbasis die Form eines Dreiecks hat, bekommt nicht selten die Form eines Kreuzes; noch weiter hinauf verschwinden die seitlichen Leitbündel der immer unscheinbarer werdenden Lamina. Nur das Gefäßbündel in der Blattrippe läuft bis hoch hinauf. Schließlich nimmt sowohl der Querschnitt des Blattes als auch der des mechanischen Stranges ungefähr Kreisform an, so daß Ober- und Unterseite des Blattes einander gleich werden. In diesem Teile besteht das Blatt nur noch aus dem inneren mechanischen Strang mit dem zentralen Gefäßbündel und der Epidermis; das chlorophyllhaltige Gewebe ist ganz und gar verdrängt worden.

Das Blatt ist an der Spitze etwas mehr als halbkreisförmig eingebogen und endet in einen scharfspitzigen Haken, dessen Medianebene senkrecht zur Blattfläche steht. Der Haken ist gelbbraun gefärbt, selbst Eau de Javelle vermag trotz längerer Einwirkung diese Färbung nicht zu zerstören. Die Zellwände der Hakenspitze sind stark cutinisiert, sie bleiben in konzentrierter Schwefelsäure erhalten.

In den metamorphosierten Hüllblättern von *Lappa* liegt eine vorzügliche Haftvorrichtung vor. Die Organe sind zugfest gebaut und im unteren und mittleren Teile in zwei Ebenen, nämlich in der Medianebene des Hakens und senkrecht zu derselben biegungsfest konstruiert. — In wie vollkommener Weise der Haken seine Funktion erfüllt, ist allgemein bekannt.

#### *Xanthium spinosum* L. (1)<sup>1)</sup>

Ähnliche Haftorgane, wie sie bei *Lappa* vorkommen, befinden sich an der Frucht von *X. spinosum*. Sie bestehen aus einem zentral gelegenen am Ende zu einem sehr scharfspitzigen Haken umgebogenen Stereidenbündel, welches bis über die Mitte von einem Leitbündel durchzogen wird. Im oberen Teil ist dieser mechanische Strang von einer einzelligen Schicht epidermaler Zellen bedeckt; weiter unten sind zwei, drei und mehr Zellagen vorhanden. Im unteren Teile der Emergenz befinden sich vereinzelt Drüsenhaare.

Wichtig ist es, auf die feste Verbindung der Haftvorrichtungen mit der Fruchtwand hinzuweisen. Die Fruchtwand besteht, abge-

<sup>1)</sup> Hildebrand, l. c. p. 890 u. 905.

sehen von dem epidermalen und subepidermalen Gewebe, das in mechanischer Hinsicht eine untergeordnete Rolle spielt, aus zwei Schichten von mechanischen Zellen. Auf Querschnitten durch die Fruchtwand beobachtet man innenliegend eine Schicht prosenchymatischer Elemente längsgetroffen, darüber Stereidenbündel im Querschnitt. Die Schichten, die quergetroffen sind, liegen aber nun nicht isoliert über der unteren Schicht, sondern sind mit ihr verbunden und zwar dadurch, daß aus der unteren Schicht mechanische Bündel ausgehen und in die obere eindringen. Solche verbindenden Stränge aus der unteren Schicht bilden nun auch den Kern der Haftorgane. Dadurch, daß erstens zwei Lagen sich kreuzender Zellstränge übereinander liegen und zweitens beide durch weitere Zellstränge verbunden sind, enthält die Fruchtwand ein äußerst festes System mechanischer Elemente, das einem künstlichen Gewebe ähnlich sieht. Mit diesem System stehen nun die Haftorgane in gleichfalls sehr fester Verbindung.

Auf die Festigung der Fruchtwand durch sich kreuzende mechanische Elemente haben schon Hildebrand (2)<sup>1)</sup>, Majursky (8)<sup>2)</sup>, v. Höhnel (10) u. a. hingewiesen.

Wie die Phlorogluzin-Salzsäure-Reaktion erkennen läßt, sind die Wände der prosenchymatischen Zellen sowohl in der Fruchtwand als auch im Haftorgan stark verholzt.

*Agrimonia odorata* Mill. (1)<sup>3)</sup>, *A. eupatoria* L.

Bei diesen Pflanzen sind die Blüten eingehüllt von einem mehrreihigen Kranz von Hochblättern, welche, um der Haftfunktion dienen zu können, starke Veränderungen erfahren haben. Der Querschnitt eines solchen Blattes ist rund; es sind also Reste der Laminaflügel im Gegensatz zu *Lappa* nicht vorhanden. Von der Basis an besteht das metamorphosierte Blatt aus einem zentral gelegenen Zylinder, der von starkwandigen und verholzten Stereiden gebildet wird. Dieser mechanische Komplex ist von epidermalem Gewebe, im unteren Teile außerdem noch von einigen Lagen subepidermaler Zellen bekleidet. Das Blatt ist am Ende nach der morphologischen Oberseite zu hakenförmig umgebogen; eine scharfe Spitze wie bei *Lappa* und *Xanthium* ist hier jedoch nicht vorhanden, sondern das Ende ist abgerundet, und die kurzen Epidermiszellen ziehen im Bogen über das Ende des mechanischen Stranges hinweg. Die mechanischen Zellen laufen, ebenso wie die dicht unter dem peripheren Gewebe der Oberseite liegenden Leitbündel bis in die Spitze der Haftorgane; auf der ganzen Oberfläche finden sich Spaltöffnungen.

Die Haken sind, wie erwähnt, sämtlich nach aufwärts gekehrt. Im Reifezustand spreizen sie infolge Wachstums des Blüten-

<sup>1)</sup> Hildebrand, l. c. p. 475.

<sup>2)</sup> Majursky, l. c. p. 27.

<sup>3)</sup> Hildebrand, l. c. p. 905.

bodens auseinander, so daß die Frucht von allen Seiten mit Haken umgeben ist. — Die Früchte beider Pflanzen haften ziemlich gut.

*Sanicula europaea* L. (1)<sup>1)</sup>.

An der Frucht dieser Umbellifere sitzen Haftorgane, die, was ihre Insertion in der Fruchtwand anlangt, von den bisher beschriebenen Formen etwas abweichen. Die Haftvorrichtungen bestehen ebenfalls aus einem Stereidenbündel, welches am Ende zu einem Haken mit ziemlich scharfer Spitze umgestaltet ist. Dieser mechanische Strang wird umgeben von einem im oberen Teil dünnen Mantel von parenchymatischen, plasmareichen und Chlorophyll enthaltenden Zellen. Zwischen den Epidermiszellen liegen zahlreiche Spaltöffnungen. Während nun der zentrale Strang in seinem ganzen Verlauf ungefähr von gleicher Stärke bleibt, nimmt der periphere Teil an der Basis an Dicke bedeutend zu, so daß die Haftorgane im unteren Teil eine flaschenförmige Anschwellung besitzen. Im Bauchteil derselben liegen große rundliche, durch Interzellularen getrennte Zellen, die Chlorophyll und Kristalldrüsen von oxalsaurem Kalk enthalten.

Auffallend an diesen Haftorganen ist, daß der mechanische Zentralstrang nicht mit der Fruchtwand in besonders festem Verband steht, wie dies bei *Xanthium* beschrieben wurde, sondern ganz unvermittelt und meistens, ohne wesentlich schwächer zu werden, im parenchymatischen Gewebe endet.

Die letzten Stereiden, die Ausläufer des mechanischen Stranges, zeigen die Eigentümlichkeit, daß sie zahlreiche einfache, langgestreckte und quer zur Längsachse der Stereiden gestellte Tüpfel aufweisen, während die übrigen Zellen des mechanischen Stranges wenige, nur in der Hakenspitze zahlreicher auftretende einfache Tüpfel zeigen. An diese stark getüpfelten, den Strang nach unten abschließenden Stereiden grenzen Spiraltracheiden, die als Abzweigung eines in der Fruchtwand verlaufenden Leitbündels auftreten. Die so stark getüpfelten Stereiden vermitteln anscheinend den Übergang zwischen den eigentlichen mechanischen Zellen und den der Wasserleitung dienenden Elementen, sie sind Übergangsbildungen, die beiden Funktionen zugleich dienen. Erwähnt sei noch, daß diese Übergangszellen nicht selten fehlen. Die Wände der Stereiden sind verholzt. Trotzdem eine besondere feste Verbindung zwischen den mechanischen Teilen der Haftorgane und denen der Fruchtwand nicht vorhanden ist, besitzen die Haken eine bedeutende Zugfestigkeit; der große Querschnitt an der Basis und die sehr starke Epidermisaußenwand sind anscheinend für die Verbindung mit der Fruchtwand ausreichend. Übt man einen sehr kräftigen Zug auf die Organe aus, so reißen sie allerdings ab und zwar, wie vorauszusehen war, an der Ansatzstelle der Tracheiden.

Die Haftvorrichtungen sind wie die von *Lappa* orientiert; sie kommen in den verschiedensten Größen vor, oft sind die oben stehenden länger als die unteren.

<sup>1)</sup> Hildebrand, l. c. p. 905.

*Geum urbanum* L. (*G. rivale* L., *G. hirsutum*).

Während in der Regel die Haftfunktion ein- und mehrzelligen Trichomen und Emergenzen oder auch metamorphosierten Laubblättern übertragen ist, kommt es ziemlich selten auch vor, daß der Griffel neben seiner spezifischen Funktion noch jene mechanische Aufgabe übernimmt. Ein solcher Fall, und zwar ein ganz besonders interessanter, liegt bei mehreren Spezies der Gattung *Geum* vor. Betrachtet man im Sommer Vertreter einiger *Geum*-arten, z. B. *G. urbanum*, *G. rivale* u. a., so sieht man, daß jede Frucht mit einem ziemlich hakenförmigen Organ, welches den Griffel darstellt, versehen ist. Doch ist die Spitze des Hakens nicht frei, sondern es ist bei den meisten Früchten noch ein kleiner stäbchenförmiger Anhang vorhanden, der wie eine Fahne schräg herabhängt und mit dem Hakenschaft einen mehr oder weniger spitzen Winkel bildet. Je weiter das Jahr vorrückt, desto seltener werden die Fähnchen, sie fallen nach und nach ab. Führt man mit einem Tuch über eine solche Pflanze hinweg, so beobachtet man, daß die Früchtchen, die mit der Mutterpflanze nur noch in einem losen Verbände stehen, mit dem hakenförmigen Griffel festhaften.

Es soll nun der Bau dieses sonderbar geformten Griffels geschildert werden. Untersuchungen über den Gegenstand liegen vor von Kraus (9)<sup>1)</sup> und Hildebrand (1)<sup>2)</sup>. Doch ist der feinere anatomische Bau — besonders der Bruchstelle — bisher noch nicht studiert worden. Untersucht wurden von mir *Geum urbanum*, *G. rivale*, *G. intermedium*, *G. hirsutum* und zum Vergleich *G. montanum*; letztere Spezies besitzt keinen hakenförmigen Griffel. Die zuerst genannten Spezies stimmen hinsichtlich des Baues der Griffel im wesentlichen überein, so daß es ohne Bedeutung ist, von welcher Spezies gesprochen wird.

Was zunächst die Gestalt betrifft, so besitzt der Griffel, wie erwähnt, etwa  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$  seiner Länge von der Spitze entfernt eine S-förmige Krümmung. Diese liegt nicht genau in einer Ebene, sondern bildet einen kleinen Teil einer Spiralwindung. Der untere Teil des Griffels, ebenso der obere verjüngt sich nach oben, so daß der obere Griffelteil bedeutend schwächer ist, als der untere. In der Mitte der S-Krümmung wird der Griffel durch eine ringsum verlaufende Einschnürung besonders dünn. Diese Zone stellt die präformierte Bruchstelle des Griffels dar. Oberhalb dieser schmalen Stelle setzt dann gleich die Basis des oberen Griffelteles wesentlich breiter an. Erwähnt sei hier gleich, daß der untere Teil des Griffels unbehaart ist, während sich am oberen Teile ziemlich lange, einzellige Haare vorfinden, die nach der Narbe des Griffels zu gerichtet sind. Der untere Teil des Griffels ist intensiv rot gefärbt, der obere dunkler rot, fast braun; die dünne Bruchstelle erscheint weißlich.

Schon bei schwacher Vergrößerung sieht man an Griffeln, die mit Eau de Javelle behandelt worden sind, daß die Bruchzone

<sup>1)</sup> Kraus, l. c. p. 113.

<sup>2)</sup> Hildebrand, l. c. p. 888.



hinsichtlich ihres inneren Baues von den übrigen Teilen des Griffels abweichen muß, denn sie ist ganz durchscheinend, während der obere und untere Griffelteil dunkel erscheinen. An Längsschnitten, die durch den Bogen hindurchgehen, beobachtet man, daß der Griffel aus einem zentralen, aus dickwandigen, prosenchymatischen, stark verholzten Elementen gebildeten Teil besteht, der von einem zwei- bis mehrzelligen Mantel aus zartwandigen, mäßig langen Zellen umgeben ist. Im Innern des

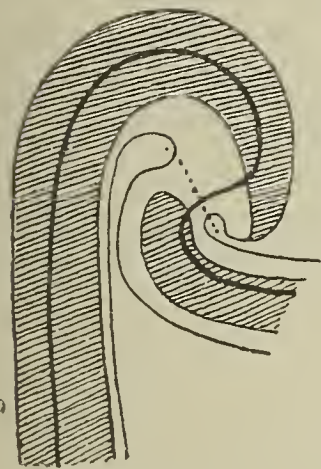


Fig. 10a.

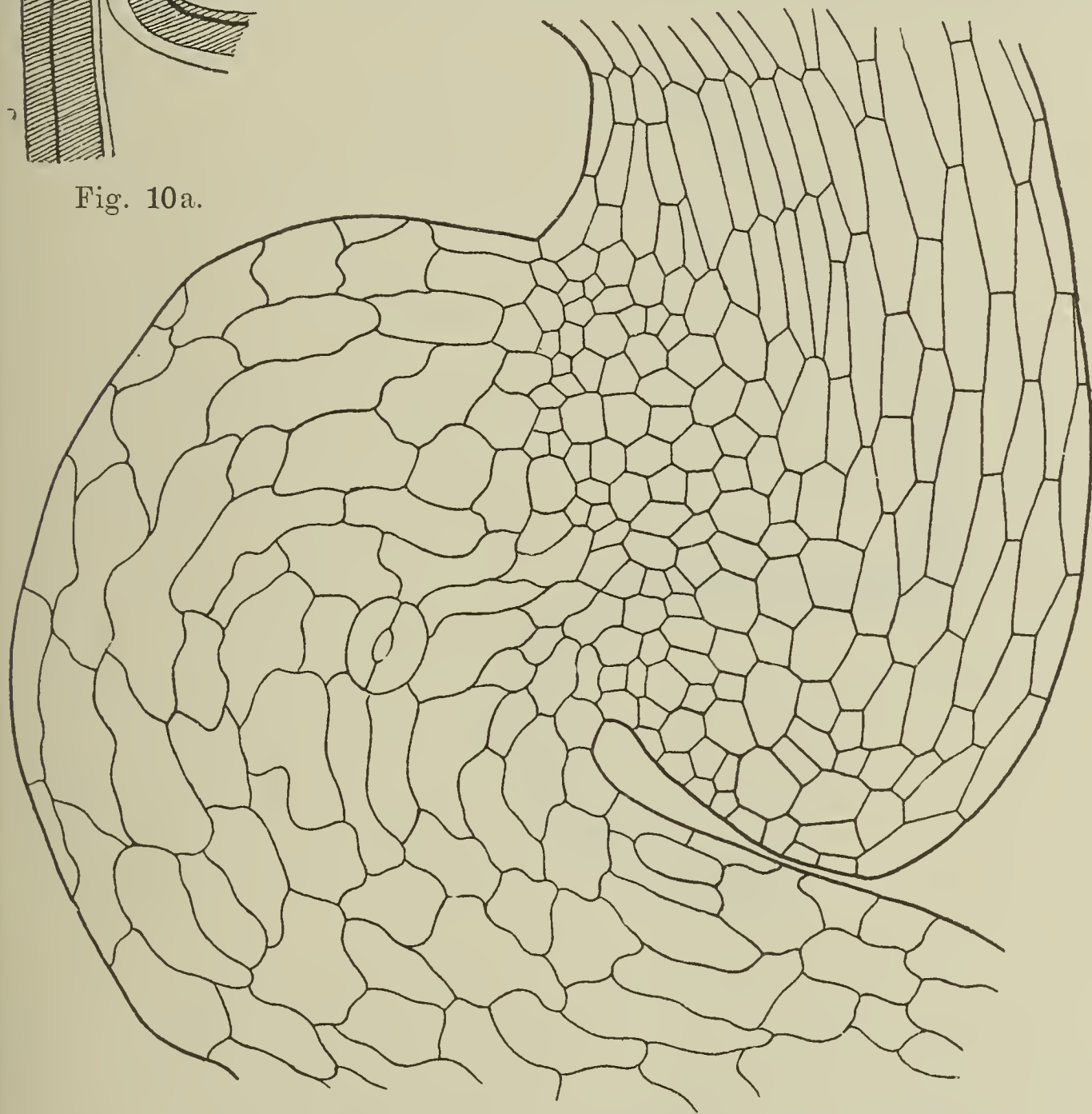
Fig. 10. *Geum hirsutum*. Epidermis der Bruchzone des Griffels. Vergr. 226.

Fig. 10a. Die S-förmige Krümmung des Geumgriffels schematisch; mechanische Elemente schraffiert. Die Trennung beider Griffelteile erfolgt längs der punktierten Linie.

mechanischen axilen Stranges, jedoch exzentrisch verläuft ein Gefäßbündel, das sich durch den ganzen Griffel hindurch verfolgen läßt. Im unteren Teil des Griffels treten, wie auf Querschnitten zu sehen ist, noch zwei weitere Leitbündel auf, die weiter oben enden. Der annähernd kreisförmige Querschnitt des

Griffels zeigt an einer Seite eine Einkerbung, die dadurch zustande kommt, daß eine Falte, offenbar die Naht des Fruchtblattes am ganzen Griffel entlang läuft. Die Falte und das große Gefäßbündel liegen in der Symmetrieebene des bilateral gebauten Griffels. Die Symmetrieebene ist auch zugleich die Medianebene des Hakens. Jedes Gefäßbündel besitzt an der Außenseite seinen mechanischen Beleg, der aus starkwandigen, prosenchymatischen, starkverholzten Zellen besteht. Diese Belege sind mehr oder weniger scharf gegen den zentralen Teil des Griffels abgegrenzt, der aus großlumigen, rundlichen Zellen mit schwächeren und weniger stark verholzten Wänden besteht. Auffallend ist, daß

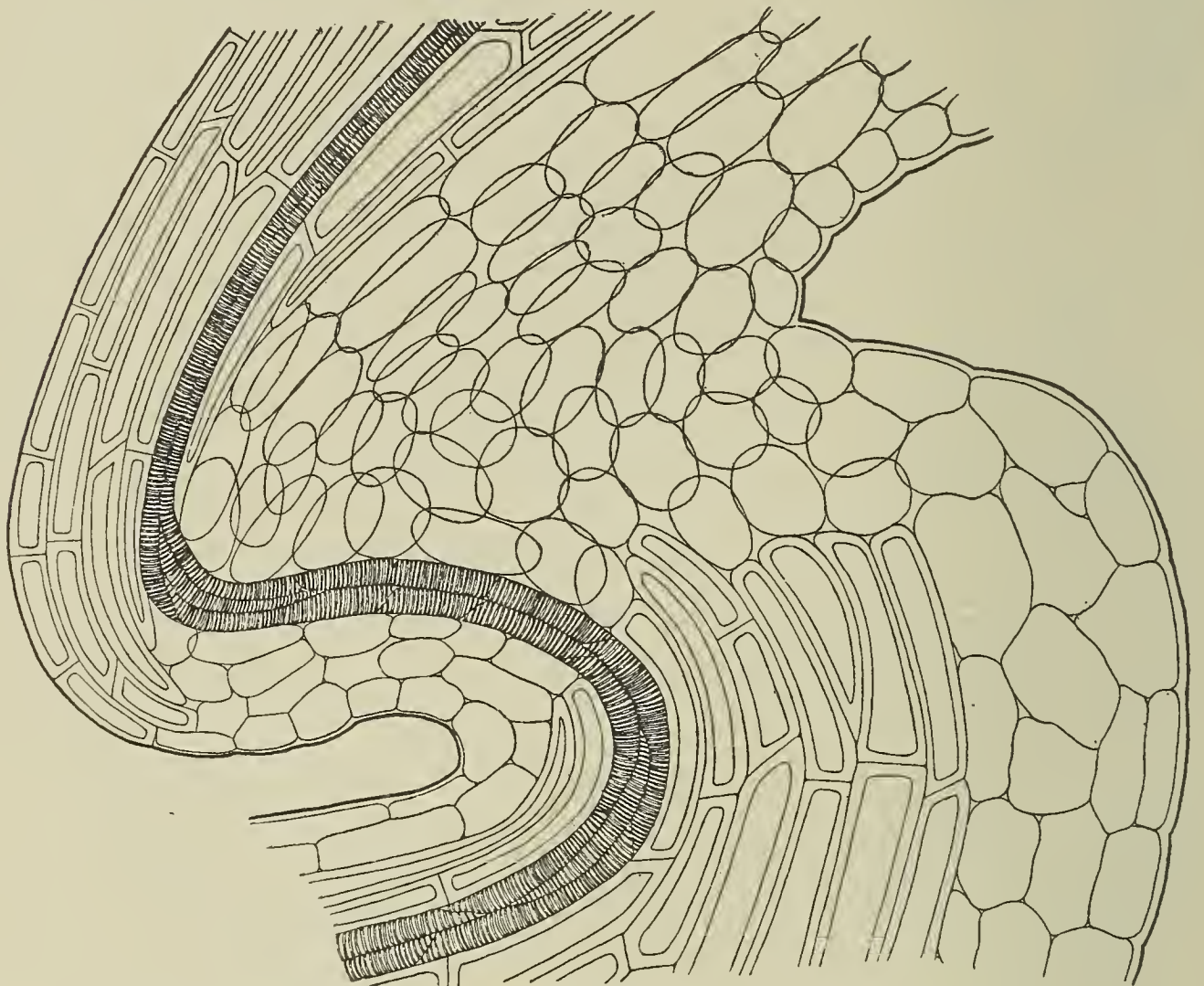


Fig. 11. *Geum hirsutum*. Trennungsgewebe. Vergr. 170.

im zentralen Teil dicht vor der Naht ebenfalls ein starker mechanischer Strang entlang läuft. Der periphere Teil des Griffels zeigt auf dem Querschnitt großlumige, dünnwandige Zellen, dazwischen ziemlich große Interzellularen. Die Wände sind hier unverholzt. Die Epidermiszellen besitzen starke, gelblich gefärbte, nach außen stark vorgewölbte Wände.

Auf Längsschnitten beobachtet man, daß alle Zellen, die eine in der Richtung des Griffels langgestreckte Form haben, nach der Bruchzone zu immer kürzer werden. Die langgestreckten Epidermiszellen des unteren Griffelteiles haben gerade Wände (Fig. 10)<sup>1)</sup>, an der Bruchzone gehen sie in kleine, isodiametrische Zellen über,

<sup>1)</sup> In der Zeichnung Fig. 10 erscheinen die Zellen mit geraden Wänden infolge der hakigen Krümmung als die oberen.

und hinter der Bruchstelle grenzen dann fast unmittelbar große, zunächst kurze nach der Narbe zu immer länger werdende Epidermiszellen mit dickeren, gewellten Wänden an; hier treten auch Spaltöffnungen auf. Die mechanischen Zellen im Innern werden gegen die Bruchzone zu ebenfalls kürzer und hören dann plötzlich auf, so daß der eingeschnürten Stelle jede Verdickung der Wände fehlt. Im Übrigen ist zu beobachten, daß der mechanische Strang an der Bruchstelle spitz zuläuft (Fig. 10a u. 11), so daß nach Abfall des oberen Griffelteiles ein regelrechter mechanischer Haken zurückbleibt. Die ganze Bruchzone besteht also durchweg aus

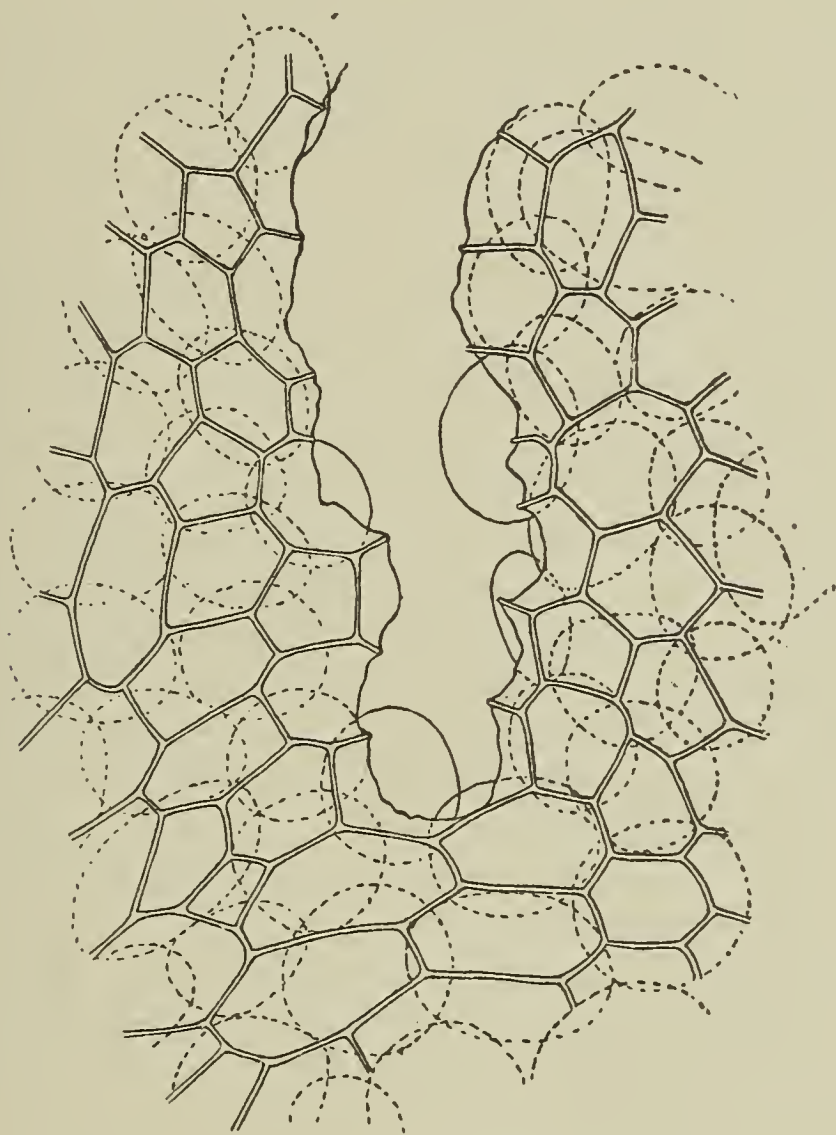


Fig. 12. Bruchzone des Griffels von *Geum hirsutum*. Zerrissene Epidermiszellen, darunter isolierte Zellen des Trennungsgewebes.

kurzen parenchymatischen, dünnwandigen Zellen mit Ausnahme des aus Tracheiden bestehenden Leitbündels. Diese Tatsache war schon bekannt. Hildebrand (1)<sup>1)</sup> schreibt: „Die Loslösung der Griffelspitze von dem Haken findet dadurch statt, daß hier eine Zone dünnwandiger Zellen liegt usw.“ Außerdem ist es aber höchst interessant, daß die dünnwandigen Zellen der Bruchzone, abgesehen von den Epidermiszellen, nicht in festem Verband stehen, sondern daß hier ovale und kugelige Zellen, die nur noch an wenigen und engumgrenzten Stellen zusammenhängen, auftreten (Fig. 11). Es liegt hier also ein Trennungsgewebe vor, ähnlich wie es sich

<sup>1)</sup> Hildebrand, l. c. p. 889.

an den Basen der Laubblätter bildet. Die Epidermiszellen sind fest miteinander verbunden, sie werden bei der Loslösung zerrissen, ebenso die Tracheiden, die dann gewöhnlich an der Spitze des Hakens hervorstehen.

Bei *Geum hirsutum* wurde in einem offenbar anormalen Fall beobachtet, daß das mechanische Gewebe ausnahmsweise durch die Bruchzone hindurchlief; allerdings war der Strang an dieser Stelle sehr dünn, aber er erschwerte die Ablösung doch etwas, wie durch künstliche Abtrennung bei diesem Objekt konstatiert werden konnte.

In einem anderen, ebenfalls anormalen Falle (*Geum rivale*) war zwar der mechanische Strang an der Trennungszone unterbrochen, jedoch fehlte das Trennungsgewebe; die betreffenden Zellen waren zwar kurz und dünnwandig, doch traten zwischen ihnen keine Interzellularen auf.

An Griffeln, bei welchen die Trennung des oberen Teiles schon begonnen hat, sieht man (Fig. 12), besonders nach Behandlung mit Eau de Javelle, daß die Epidermis an der Bruchzone mehr oder weniger zerrissen ist. Zwischen den zerrissenen Zellen befindet sich eine quer verlaufende Spalte, durch die hindurch man die Zellen des Trennungsgewebes liegen sieht. Letztere sind nicht zerrissen worden, sondern haben sich isoliert.

Was nun die Kräfte betrifft, die das Zerreißen der Epidermis und die Trennung der Zellen des Trennungsgewebes bewirken, so ist wohl anzunehmen, daß sich dieser Vorgang in ähnlicher Weise wie beim Abfall der Laubblätter, Blütenorgane und auch ganzer Blüten vollzieht. Eine mehr oder minder vollständige Verschleimung der Mittellamellen dürfte dem Trennungsvorgange wohl sicher vorangehen. Ob dann die Trennung durch ungleichmäßiges Membranwachstum der Zellen des Trennungsgewebes oder durch plötzliche Turgorzunahme derselben bewirkt wird, muß dahingestellt bleiben. In dieser Hinsicht ist ja auch die Mechanik des Ablösungsvorganges bei Laubblättern, Blütenblättern etc. noch nicht vollständig klargelegt (11)<sup>1)</sup>, (12)<sup>2)</sup>, (13)<sup>3)</sup>.

Die Entwicklungsgeschichte des Geumgriffels ist von mir nicht genauer untersucht worden; es wurden nur einige Entwicklungsstadien beobachtet, welche das Zustandekommen der Krümmung zeigen. — Im ganz jungen Knospenstadium findet man, daß der Fruchtknoten einen keulenförmigen, sich nach oben schwach verjüngenden Fortsatz hat. Dieser schwillt später nach oben etwas an, während sich in der Mitte eine dünnere Stelle vorfindet. An älteren Entwicklungsstadien kann man beobachten, daß der Griffel bei gleichzeitigem starkem Längenwachstum an der dünnen Stelle eine zweifache Knickung erfahren hat. In der Blüte findet man schon die S-förmige Krümmung, die sich dann während der Fruchtreife schärfer ausprägt, um schließlich einen vollständigen

<sup>1)</sup> v. Mohl, l. c. p. 275.

<sup>2)</sup> Fitting, l. c. p. 244 ff.

<sup>3)</sup> Löwi, l. c. p. 983.

Haken zu bilden. Zur Zeit der Blüte sieht man, daß der obere Griffelteil reichlich Chlorophyll enthält; vor der Bruchstelle hört der Chlorophyllgehalt plötzlich auf, weshalb diese farblos erscheint. Hinter der Bruchstelle findet sich nur sehr wenig Chlorophyll, doch wächst gegen den Fruchtknoten zu der Chlorophyllgehalt wieder allmählich. Kurze Zeit nach dem Abfall der Blütenblätter sind die Griffel noch ziemlich kurz, aber schon rot gefärbt; je mehr die Frucht der Reife entgegenschreitet, desto mehr wölbt sich der zunächst flache Blütenboden vor, zu gleicher Zeit erfährt der Griffel und zwar, was von Wichtigkeit ist, besonders der untere Teil, ein ganz bedeutendes Längenwachstum. Zur Zeit der Reife ist der Blütenboden mehr als halbkugelig vorgewölbt, die Früchte mit den Griffeln werden dadurch nicht nur emporgehoben, sondern, was noch wichtiger ist, die Griffel werden oben voneinander entfernt, so daß sie nun radial abstehen, und die Haken besser exponiert sind.

Auffallend ist es, daß der obere Griffelteil zahlreiche Spaltöffnungen besitzt, während der ganze übrige Teil des Griffels frei davon ist. Da der obere Griffelteil zugleich sehr reichlich Chlorophyll enthält, so ist es wohl wahrscheinlich, daß die Spaltöffnungen hier vor allem im Dienste des Assimilationsgaswechsels stehen und daß hier wenigstens zum Teil die Stoffe gebildet werden, die für die Verdickung der Zellwände des Griffels notwendig sind. Ob die Krümmung des Geumgriffels vielleicht auch bei der Bestäubung der Blüten von Bedeutung ist, indem sie den Insekten das Anklammern erleichtert, muß dahingestellt bleiben. Ebenso muß die weitere Frage offen bleiben, wie denn etwa die höchst merkwürdige Form des Griffels phylogenetisch zustande gekommen ist.

Der gerade Griffel von *Geum montanum* zeigt weder eine Unterbrechung des zentralen mechanischen Stranges noch ein Trennungsgewebe. Er ist etwa um ein Drittel länger als der von *G. rivale*, außerdem ist er schwächer und verjüngt sich von unten nach oben gleichmäßig. Abgesehen von dem Fehlen der Krümmung mit ihren anatomischen Besonderheiten ist er so gebaut wie die Griffel der übrigen Geumarten. Bis etwa auf  $\frac{1}{10}$  seiner Länge von der Spitze entfernt ist er mit zahlreichen langen und zarten Haaren bedeckt, die eine leichte Verbreitung der sich von der Mutterpflanze trennenden Früchte durch den Wind ermöglichen.

### *Ranunculus Steveni*.

Auch bei *Ranunculus Steveni* dient der Griffel der Haftfunktion; nur ist hier der Haken von vornherein frei und entsteht nicht erst durch den Abfall eines oberen Teiles; außerdem ist er als Haken weniger vollkommen ausgebildet.

Der Griffel zeigt im unteren Teile, der ohne erkennbare Grenze in die linsenförmige Frucht übergeht, einen langgestreckten Querschnitt, im Mittelteile wird er oval und nach oben schließlich ungefähr kreisförmig. Die Medianebene des Griffels ist auch zugleich die des Hakens.

Was den anatomischen Bau des Griffels betrifft, so erweist dieser sich im wesentlichen bestehend aus 1) der sehr festen Epidermis, 2) einem dünnwandigen lockeren parenchymatischen Gewebe, 3) einer starken, mechanischen Platte, die in der Medianebene des Griffels liegt. — Die mechanische Platte hat die Form des Griffels selbst, sie ist also unten breit und dick, oben bedeutend schmaler und schwächer und läuft schließlich in einen der Form des Hakens entsprechend gebogenen Strang aus. Die Platte besteht aus dickwandigen prosenchymatischen zum Teile reichlich getüpfelten Zellen von polygonalem Querschnitt. Die Wände dieser Zellen sind verholzt und zwar in besonders starkem Maße die deutlich erkennbaren Mittellamellen derselben. Mit Phlorogluzin-Salzsäure nehmen diese eine dunkelrote Färbung an im Gegensatz zu den sich hellrot färbenden sekundären Lamellen. Im Griffel verlaufen vier Gefäßbündel, von denen sich zwei an die Kanten und zwei an die Breitseiten der Platte anlehnen. — Die Epidermis besteht aus in der Längsrichtung des Griffels gestreckten Zellen mit außerordentlich starken Außenwänden und kräftigen Innenwänden. Beiderlei Wände erscheinen weiß und glänzend und besitzen eine sehr zarte schwer sichtbare Schichtung. Mit Chlorzinkjod färben sich die Epidermiswände violett.

Der Griffel ist außerordentlich fest gebaut; auch ist er mit der ebenfalls sehr kräftigen Fruchtwand gut verbunden, indem er fast ohne Grenze in diese übergeht.

Ganz ähnlich umgestaltete und der Haftfunktion dienende Griffel finden sich bei *Anemone rivularis*. In diesem Falle ist der Griffel aber stärker hakig gebogen.

#### *Medicago apiculata* Bast.

Am Rande der Frucht, einer schneckenartig gedrehten Hülse, stehen zahlreiche hakenförmige Haftorgane, welche mit der Fruchtwand in hervorragend fester Weise verbunden sind. Die Wand der Hülse enthält ein sehr festes Maschenwerk aus starken und verholzten mechanischen Strängen, die durch Anastomosen miteinander verbunden sind. Solche mechanischen Stränge verlaufen auch am Rande der Hülse, und von diesen gehen nun die Haftorgane aus. Diese enthalten einen zentral gelegenen Strang, der aus bastähnlichen verholzten Zellen besteht. Dort wo diese in den Randstrang der Hülse übergehen, sind sie entweder gebogen oder sitzen den peripher verlaufenden Stereiden senkrecht auf. Im unteren Teile des mechanischen Haftorganes ist der mechanische Strang außer von der Epidermis noch von einem aus mehreren parenchymatischen Zellen bestehenden Gewebe umgeben, welches nach der Spitze zu immer dünner wird und schließlich verschwindet, so daß der am Ende hakig umgebogene Strang dort nur noch von der Epidermis bedeckt wird. Eine scharfe Spitze ist nicht ausgebildet.

Interessant ist, daß im unteren und mittleren Teile der Emergenzen die Wände der zu äußerst liegenden Stereiden nicht

glatt sind, sondern in die Wände der Parenchymzellen vorspringen, und letztere sich in die dickwandigen Zellen vorwölben. Es kommt durch diese Verzahnung ein fester Verband beider Gewebezustände.

Die Hakenspitzen sind sämtlich in demselben Sinne gerichtet und vorteilhafter Weise etwas nach außen gekehrt.

Die bedeutende Zugfestigkeit der Haken und ihr fester Verband mit der Fruchtwand lassen sich leicht demonstrieren. Versucht man z. B. einen Haken mit der Pinzette aus der Fruchtwand zu reißen, so schält man höchstens das dünnwandige periphere Gewebe ab. Der Widerstand des mechanischen Stranges dagegen ist ein außerordentlich großer.

Obgleich die Haken keine scharfen Spitzen haben, haften die Früchte dieser Pflanze ziemlich gut.

#### *Medicago denticulata* Willd.

besitzt Haftorgane, die, was ihren Bau und ihr Verhältnis zur Fruchtwand anlangt, große Ähnlichkeit mit denen von *M. apiculata* haben. Nur sind die hier zahlreicher auftretenden Haftvorrichtungen länger, dünner und an der Spitze oft mehr oder weniger eingerollt.

#### *Medicago radiata*.

Die sehr flache Hülsenfrucht dieser Pflanze ist ebenfalls mit Vorrichtungen versehen, die zur Verbreitung durch Tiere dienen. Es liegen aber hier, wenigstens in der Regel, nicht typisch hakenförmige Organe vor, sondern der mechanische Strang am Rande der Hülse trägt Gebilde, welche die verschiedensten Formen haben können, ganz unscheinbare Buckel, größere, mit Zacken versehene Höcker und Vorsprünge, längere geweihartige Gebilde, zuweilen auch hakenartige Formen, wie sie bei *M. apiculata* regelmäßig vorkommen.

Was den Bau aller dieser Gebilde betrifft, so bestehen auch sie aus einem zentralen festen Kern und einem peripheren dünnwandigen Gewebe. Jede Verzweigung wird von einem Stereidenbündel durchzogen, und diese mechanischen Stränge werden wieder durch andere miteinander verbunden. Sehr gut lassen sich diese Verhältnisse beobachten an Präparaten, die mit Methylenblau behandelt worden sind. Die mechanischen Elemente haben dann eine tiefblaue Färbung angenommen und heben sich vom übrigen Gewebe deutlich ab. — Es ist klar, daß durch die eben beschriebenen Einrichtungen die Festigkeit der Haftorgane bedeutend gesteigert wird.

#### *Medicago Helix* Bertol.

besitzt an der nahezu kugligen Hülse ziemlich lange, konisch geformte kräftige Emergenzen, die sehr wenig gebogen sind und eine nicht allzu scharfe Spitze besitzen. Diese Organe, welche hinsichtlich ihres inneren Baues im Prinzip mit denen der anderen *Medicago*-Arten übereinstimmen, können sich sehr wohl in einen Tierpelz

einbohren, werden aber darin lange nicht so fest haften, als die hakig gekrümmten Formen.

*Hedysarum multijugum* (1)<sup>1)</sup>, *Onobrychis sativa* Lam.

Bei diesen Leguminosen finden sich ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Medicago*. Auf den Früchten sitzen an den Rändern und auf den Flächen kegelförmige, sehr stumpfe Emergenzen, die im anatomischen Bau mit denen von *Medicago Helix* prinzipiell übereinstimmen.

Während aber die Emergenzen der Fruchtwand von *M. Helix* glatt sind, ist in diesen Fällen die ganze Fruchtwand, also auch die Oberfläche der Emergenzen mit zahlreichen dünnwandigen Haaren bedeckt. Diese Haare zeigen übrigens als typische Leguminosenhaare, was den Bau ihrer Basis betrifft, große Ähnlichkeit mit den oben besprochenen Hafthaaren von *Apios tuberosa* und *Desmodium canadense*. Wichtig für die Haftfunktion ist die Tatsache, daß hier die Haare mit ziemlich großen gelblichen und stark lichtbrechenden Wärzchen bedeckt sind. — Es versteht sich von selbst, daß die zahlreichen Haare mit den Wärzchen das Festhaften der Emergenzen und damit der Frucht wesentlich unterstützen.

#### b) Emergenzen als Träger von Haftorganen.

Während im ersten Abschnitt dieses Teiles jene Emergenzen etc. besprochen worden sind, welche selbst als Haftorgane funktionierten, sollen jetzt diejenigen Fälle zur Besprechung gelangen, bei denen die Emergenz erst dadurch der Haftfunktion dienstbar wird, daß sie Träger von Gebilden ist, die ihrerseits das Anhaften zur Aufgabe haben. Die eigentlichen Haftorgane gelangen, besonders an sehr langen Emergenzen, in eine gut exponierte Stellung, auch finden sich an letzteren manchmal Gelenke, welche eine gewisse Beweglichkeit der Haftorgane ermöglichen. — Was nun die Haftorgane selbst betrifft, die an den Schäften sitzen, so handelt es sich entweder um lokale Wandverdickungen, meist in Form kleiner Höcker oder um Haare, die je nach ihrer Gestalt, Wandbeschaffenheit und Anordnung am Schaft mehr oder weniger vollkommen der Haftfunktion angepaßt sind.

In den einfachsten Fällen handelt es sich um kegelförmige, stumpfe Emergenzen, deren ganze Oberfläche mit gewöhnlichen Haaren bedeckt ist. Das ist schon bei *Hedysarum* und *Onobrychis* und der Fall, diese Objekte sind deshalb am Schluß des ersten Abschnittes behandelt worden, weil sie zu den jetzt zu besprechenden Formen gut überleiten.

Einen bedeutend vollkommeneren Grad der Anpassung beobachtet man bei

*Acaena sericea* var. *gracilis*,  
*A. multifida* var. *multiglomerulans*,  
*A. ovina* subsp. *maxima* Bitt.

<sup>1)</sup> Vergl. Hildebrand, l. c. p. 887 u. 888.



An den Früchten dieser Rosaceen finden sich zahlreiche Emergenzen, die mit breiter Basis aufsitzen und sich nach der Spitze zu stark verjüngen. Diese Zellkörper werden gebildet von einem zentralen Teile, der aus langgestreckten, stark getüpfelten Zellen mit stark verholzten Wänden besteht und einem peripheren oben einschichtigen, unten mehrschichtigen Gewebe, welches aus dünnwandigen Zellen zusammengesetzt ist. An diesen Emergenzen sitzen nun, über die ganze Oberfläche verteilt, einzellige große

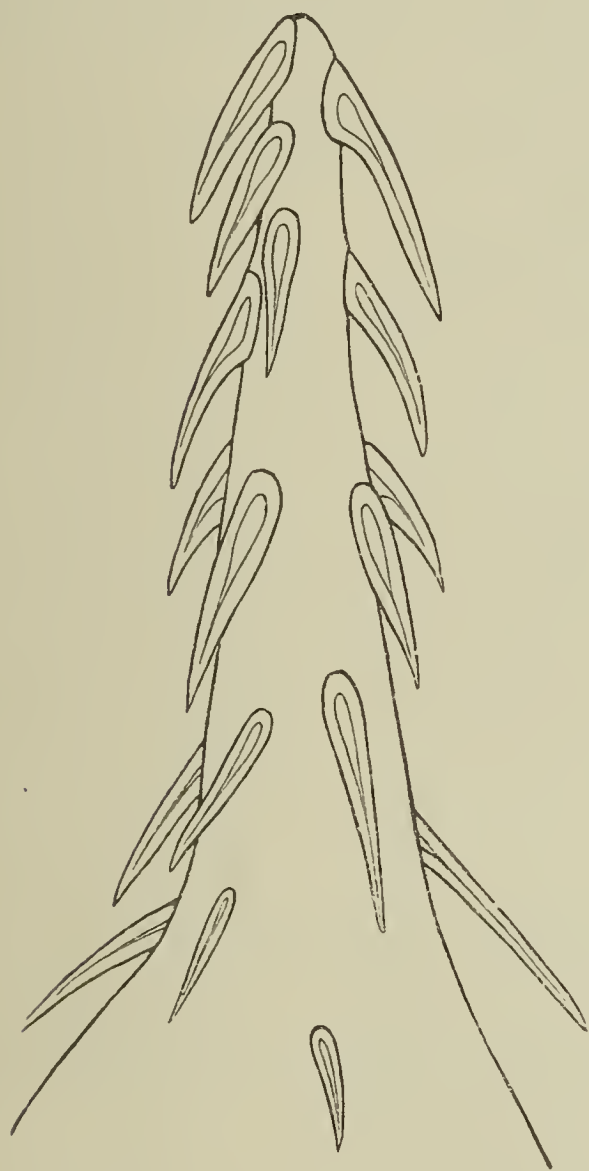


Fig. 13. *Acaena sericea* var. *gracilis*.  
Vergr. 42.



Fig. 14. *Acaena sericea* var. *gracilis*.  
Vergr. 220.

Trichome (Fig. 13), die eine scharfe Spitze und starke, verholzte Wände besitzen. Sie sind sämtlich rückwärts gerichtet, manchmal etwas gekrümmt und zeigen in ihrer Anordnung am Schaft eine gewisse Regelmäßigkeit. Außerdem läßt sich beobachten, daß die an der Spitze und im oberen Teil sitzenden Haare besonders kräftig gebaut sind. Das Lumen zeigt an der Basis ovale Form und verengt sich bald zu einer feinen Röhre (Fig. 14). Die beschriebenen Organe dieser Acaenarten stellen vorzüglich funktionierende Haftvorrichtungen dar. Bei *A. multifida* var. *multiglomerulans* sind

die Schäfte besonders kräftig und scharf zugespitzt, so daß sie selbst auch als Haftorgane in Betracht kommen.

Es ist klar, daß für die Haftfunktion hauptsächlich die an der Spitze stehenden Haare von Bedeutung sind und zwar wegen ihrer besonders exponierten Stellung. Es kommt das auch in ihrem kräftigeren anatomischen Bau zum Ausdruck. Die Haare des mittleren und unteren Teiles spielen eine geringere Rolle, ja sie können auch ganz fehlen, wie es z. B. bei *A. Hieronymi* der Fall ist, bei welcher Art die zahlreichen kurzen Schäfte nur an der Spitze Haftzellen besitzen, so daß das ganze Haftorgan den Eindruck eines stumpfen Pfeiles macht. — Einen ähnlichen Fall finden wir bei *A. Buchanani*. Dort befinden sich an der Fruchtwand vier sehr lange Schäfte, an deren Enden mehrere lange Haare sitzen, die allerdings in diesem

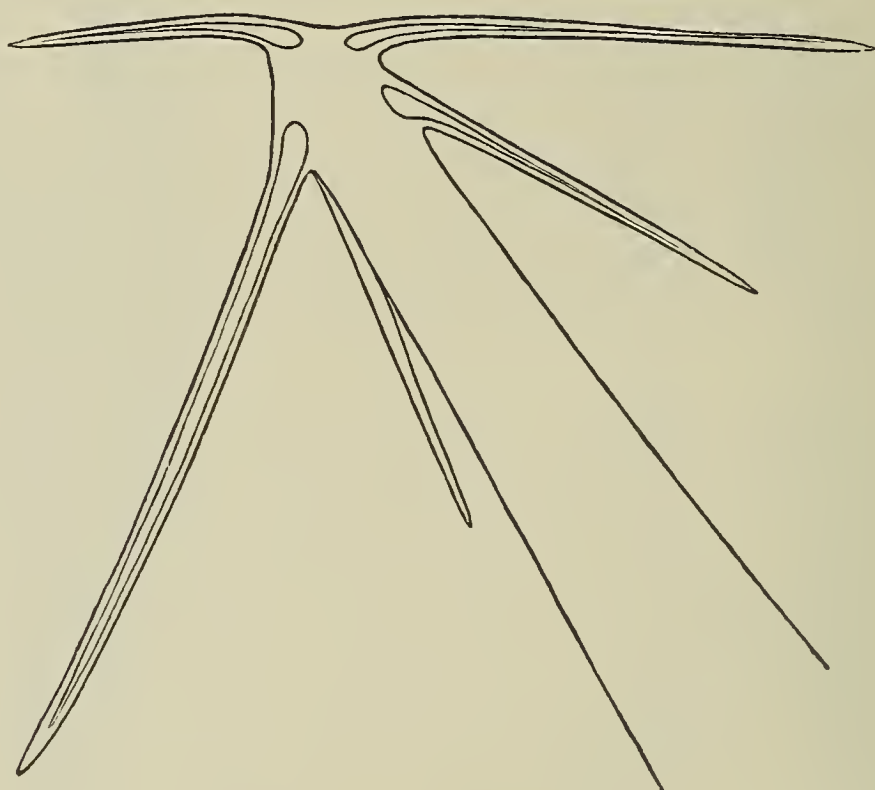


Fig. 15. *Acaena Buchanani*. Vergr. 45.

Falle zartere Wände besitzen und auch nicht nur rückwärts, sondern nach allen Seiten gerichtet sind (Fig. 15).

#### *Acaena ovalifolia* R. et Pav.

Den höchsten Grad der Ausbildung der Haftorgane zu pfeilartigen Vorrichtungen findet man bei einigen anderen Spezies der Gattung *Acaena* (1)<sup>1)</sup>. In diesen Fällen sitzen an der Frucht zwei oder vier sehr lange, dünne, sich an der Spitze verjüngende Schäfte. Zwei Schäfte sind vorhanden bei *A. ovalifolia*, *A. magellanica* subsp. *laevigata* u. a., vier Schäfte bei *A. sanguisorbae* subsp. *pusella* u. a., wobei in letzterem Fall entweder alle vier gleich lang sind, oder je zwei gegenüber stehende länger und die beiden anderen kürzer. — Die Schäfte sind, wie erwähnt, sehr lang, besitzen kreisrunden Querschnitt und enthalten im Innern prosenchy-

<sup>1)</sup> Vergl. *Acaena sarmentosa*, Hildebrand, l. c. p. 905.

matische Zellen mit verdickten und verholzten Wänden. Im unteren Teile liegt zwischen der Epidermis und dem mechanischen Strang

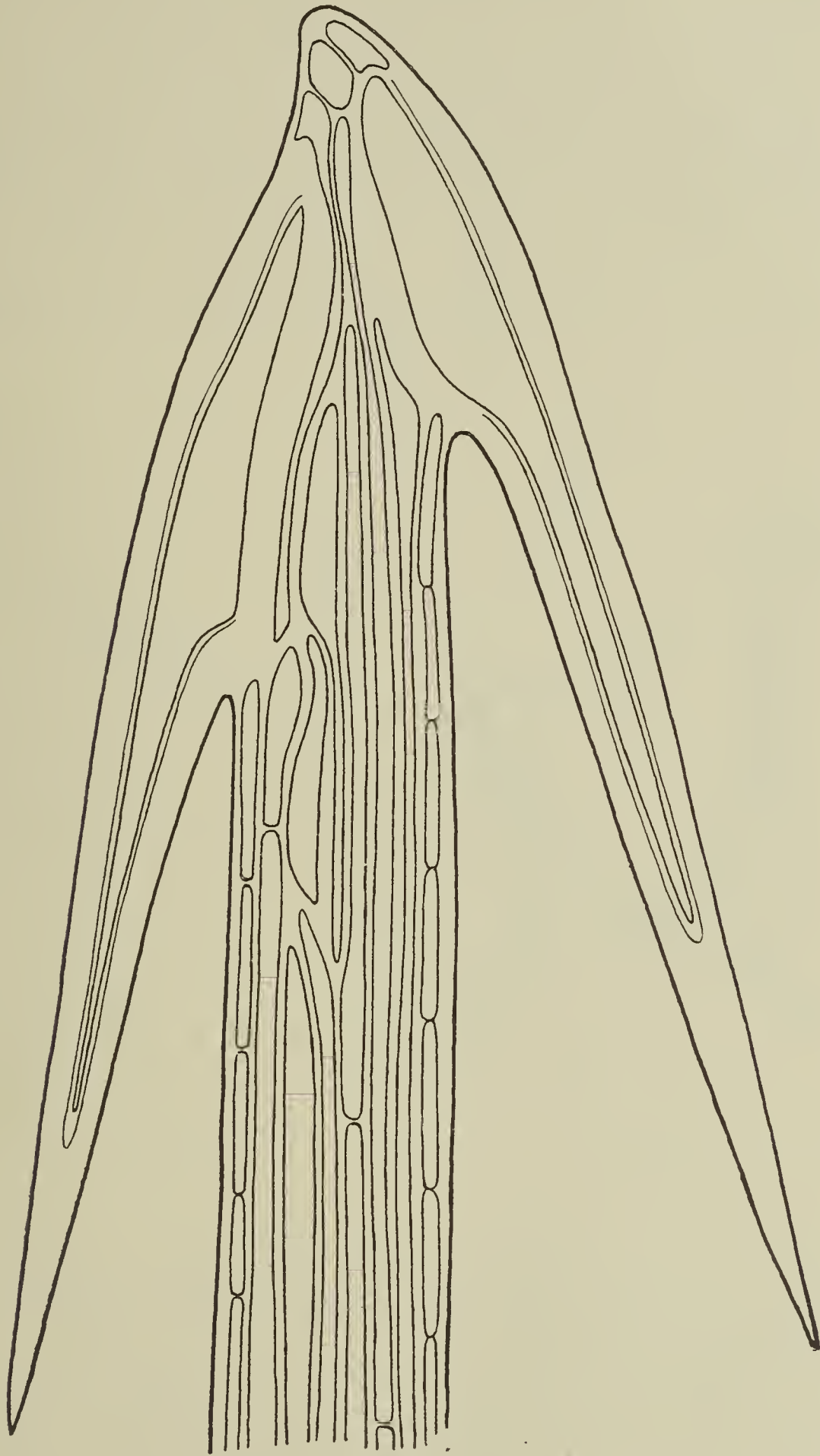


Fig. 16. Längsschnitt durch den obersten Teil der Haftvorrichtung von *Acaena ovalifolia*. Vergr. 185.

ein interzellularenreiches, chlorophyllhaltiges Parenchymgewebe. Am Ende des Schaftes (Fig. 16) stehen vier bis fünf nach rückwärts gerichtete, mit dem Schaft sehr spitze Winkel bildende

Zellen, die ähnlich gebaut sind, wie die entsprechenden bei *A. sericea*. Die Haare sitzen mit ovaler, mäßig lang gestreckter Basis auf, haben eine gerade, sehr lange, außerordentlich scharfe Spitze und sehr starke Wände. Die dickwandige Haftzelle sitzt den viel schwächeren Wänden der Zellen des Zentralstranges auf, wodurch sie eine gewisse Beweglichkeit erhält, die noch dadurch erhöht wird, daß auch die an der äußersten Spitze der Emergenz befindlichen Zellen relativ schwache Wände besitzen. Die Wände der Haftzellen lassen eine sehr feine Schichtung erkennen und sind



Fig. 17. *Bidens pilosus*.

verholzt. Die an die Zellen des Schaftes grenzenden Wandpartien weisen einfache Tüpfel auf.

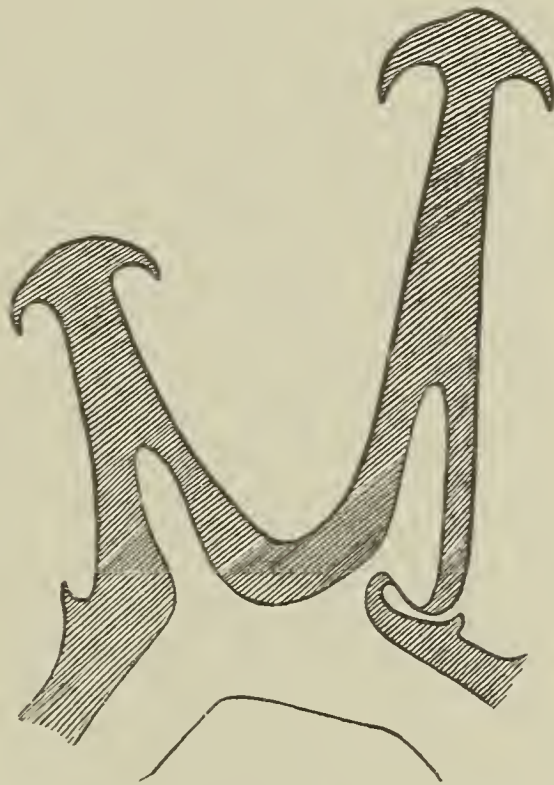
Die Haftorgane von *A. ovalifolia* u. a. müssen als ganz hervorragende Befestigungsorgane bezeichnet werden. Ihre spitze Pfeilform, verbunden mit besonderer Festigkeit der Wände, macht sie zum Eindringen wie zum Festhaken gleich geeignet. Die oben besprochene Beweglichkeit der Widerhaken ist für die Funktion sehr vorteilhaft, da durch sie die Gefahr des Abbrechens der Haftzellen vermindert wird. — Nach Focke<sup>1)</sup> werden die Früchte dieser Pflanzen besonders von Seevögeln transportiert.

<sup>1)</sup> Engler-Prantl, Pflanzenfamilien III, 3 p. 46.

*Bidens.*

An den Früchten mancher Spezies der Gattung *Bidens* (1, 3)<sup>1)</sup> finden sich mehrere walzenförmige Emergenzen, die entweder am Ende oder über ihre apikale Hälfte verteilt, einzellige starke, nach rückwärts gerichtete Widerhakenhaare besitzen. Außerdem ist die Fruchtwand mit kurzen, starken, einzelligen Haaren versehen, deren Spitzen in entgegengesetzter Richtung orientiert sind.

*Bidens pilosus* L. besitzt an der Frucht fünf pfeilförmige Fortsätze (Fig. 17); es kommen aber auch nicht selten vier und gelegentlich drei und sechs vor. Die Schäfte derselben besitzen eine ziemlich große Beweglichkeit; sie bestehen im wesentlichen aus Stereiden mit schwach verholzten Wänden. Die einzelligen

Fig. 18. *Bidens humilis*.Fig. 19. *Echinosperrnum lappula*.

Vergr. 42.

Widerhakenhaare sind starkwandig und spitz; sie bestehen aus Zellulose, nur die äußerste schwache Lamelle ist stark cutinisiert.

Die Früchte von *Bidens humilis* sind nur mit zwei, aber stärkeren Emergenzen ausgerüstet (Fig. 18). Die Schäfte sind mit wenigen meist nur an den Enden stehenden Widerhaken besetzt; ebenso sind unmittelbar an der Fruchtwand sitzende kurze, einzellige Hafthaare spärlicher vertreten und auch schwächer gebaut, als bei der vorher beschriebenen Art.

Bei *Bidens atrosanguineus* fehlen derartige Widerhaken, nur die Fruchtwand ist mit kleinen einzelligen Haftvorrichtungen versehen.

Den besten Haftapparat besitzt zweifellos *B. pilosus*. Die

<sup>1)</sup> Hildebrand, l. c. p. 905 u. p. 9.

Früchte dieser Pflanze haften, wie man durch Versuche leicht feststellen kann, sehr gut; weniger vollkommen diejenigen von *B. humilis* und *B. atrosanguineus*.

*Echinosperrnum lappula* Lehm.

Ähnliche, mit Widerhaken besetzte Emergenzen, wie bei verschiedenen Spezies der Gattungen *Acaena* und *Bidens* sind auch an den Früchten von *Echinosperrnum lappula* (1)<sup>1)</sup> und anderer Borragineen zu finden. Nur sind in diesen Fällen die Widerhakenzellen so gebaut, daß der basale Teil oft sehr langgestreckt ist und innerhalb der Emergenz verläuft, während der vorspringende Hakenteil kurz ist. Außerdem ist letzterer ziemlich stark gekrümmt und liegt dem Schaft nicht so eng an wie bei *Acaena*, so daß die Emergenzen am Ende kein pfeilartiges, sondern eher ein ankerähnliches Aussehen besitzen.

Die Frucht von *Echinosperrnum lappula* trägt zahlreiche, ziemlich lange, in Reihen angeordnete säulenförmige Organe, die an der Spitze mit vier Ankerarmen versehen sind und die Aufgabe haben, die Frucht an den Pelz vorbeistreifender Tiere anzuheften.

Was den Haftorganen dieser Pflanze besonderes Interesse verleiht, ist der Umstand, daß sich hier besonders ausgebildete Gelenk- und Arretiervorrichtungen vorfinden, die — ähnlich wie bei den Reusenhaaren von *Aristolochia Clematitis* (14) und *Biophytum proliferum* (15)<sup>2)</sup> — einerseits ein Umlegen des Organes in einer Richtung gestatten und so bei der Berührung mit einem Körper nachgeben, andererseits ein Überbiegen in der entgegengesetzten Richtung verhindern. Die Gelenkebenen der einzelnen Haftorgane nehmen die verschiedensten Richtungen ein, doch wurden auf Querschnitten durch die Frucht mehr mit Gelenk- und Arretiervorrichtungen versehene Organe beobachtet als auf Längs- und Diagonalschnitten, so daß es scheint, als ob die Ebenen parallel zur Äquatorialebene der Frucht in dieser Hinsicht bevorzugt sind. Übrigens ist zu erwähnen, daß Gelenk- und Arretiervorrichtung nie voneinander gesondert an den Organen vorkommen, und daß nicht alle Organe diese Doppelvorrchtung besitzen. An kurzen Haftorganen, die gar nicht selten vorkommen, konnte ich sie nicht beobachten; dagegen haben die langen Organe sie meistens. Durch Biegen mit einer Nadel kann man das Funktionieren der Gelenk- und Arretiervorrichtung bei Lupenvergrößerung sehr gut beobachten. — Die Beobachtung zeigt, daß die Haftorgane meist paarweise nebeneinander stehen (Fig. 19), wobei dann gewöhnlich das eine Organ die Bewegungsvorrichtung besitzt, das andere nicht; doch ist in diesem Falle nicht ausgeschlossen, daß die scheinbar unbewegliche Emergenz ebenfalls mit einer solchen Vorrichtung versehen ist, diese aber in einer anderen Ebene liegt. Nicht selten beobachtet man, daß die oben erwähnte paarweise Anordnung fehlt. Es ist aber möglich, daß in solchen Fällen nur eine scheinbare

<sup>1)</sup> Hildebrand, l. c. p. 906.

<sup>2)</sup> Haberlandt, l. c. p. 117, 118.

Ausnahme vorliegt. Denn neben der Basis eines Organes ohne Bewegungsvorrichtung findet sich dann ein Wulst, der genau das Aussehen und den inneren Bau besitzt wie die Gelenk- und Arre-

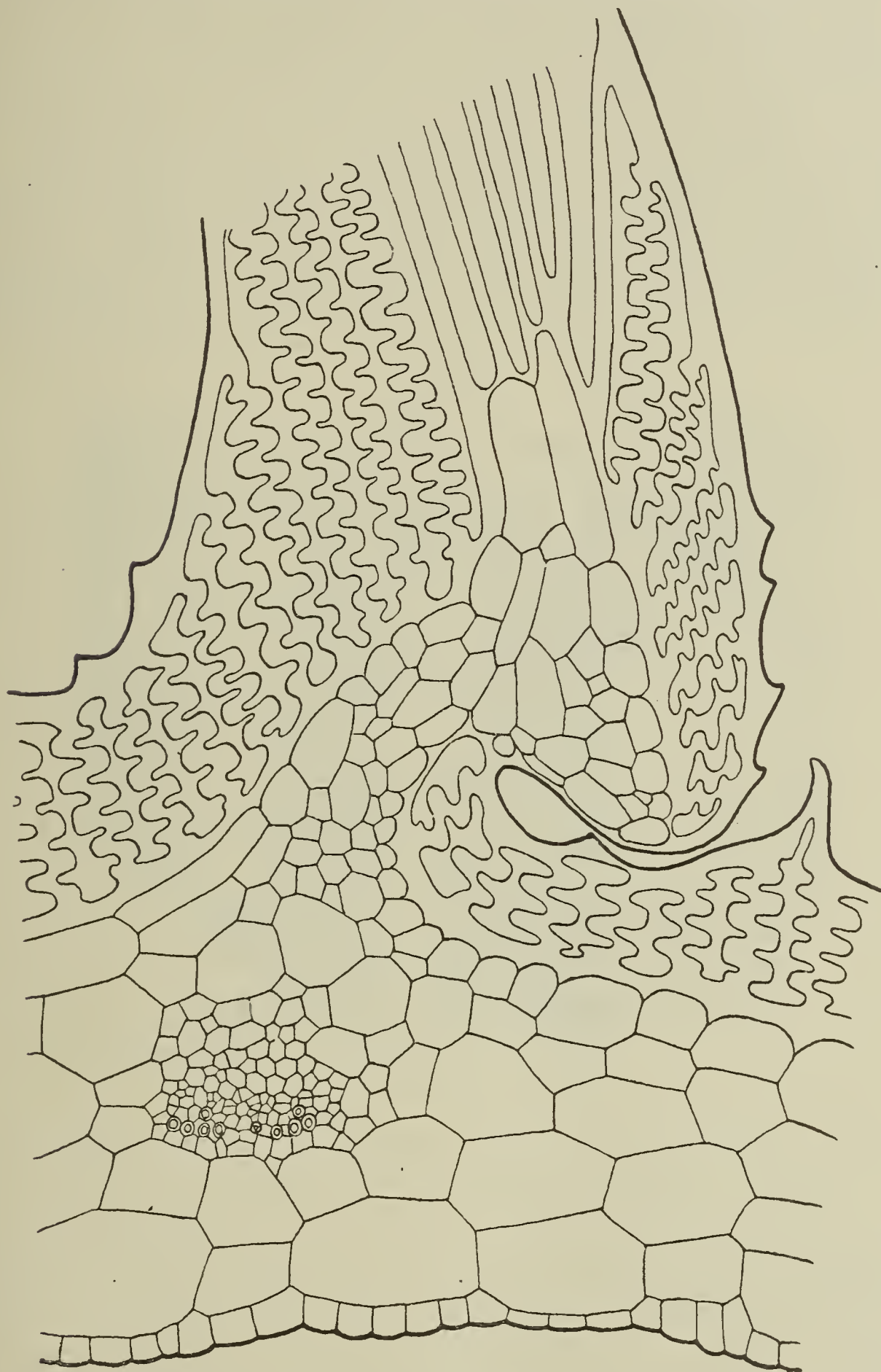


Fig. 20. *Echinosperrum lappula*. Längsschnitt durch die Gelenk- und Arretiervorrichtung. Vergr. 220.

tiervorrichtung der Haftorgane. Eine nennenswerte Bedeutung wird diesen Wülsten, die sich an andere Haftorgane anlehnen, wohl nicht zukommen, denn als Arretiervorrichtungen können sie deshalb nicht gut fungieren, weil das nebenstehende Organ viel zu

unbeweglich ist. Offenbar haben wir diese Wülste, die übrigens manchmal auch separat auftreten, als Hemmungsbildungen aufzufassen.

Um den anatomischen Bau der Haftorgane mit den Gelenk- und Arretiervorrichtungen richtig zu beurteilen, ist es notwendig, auch den Bau der Fruchtwand zu studieren; denn da die Organe an der Fruchtwand sitzen und aus ihr entstanden sind, so wird darauf zu achten sein, in welcher Weise für die Festigkeit der Wand selbst gesorgt ist und wie und in welchem Grade die Haftorgane mit der Fruchtwand mechanisch verbunden sind.

Die Fruchtwand (Fig. 20) besteht nur aus wenigen Zellschichten. Die innere Epidermis ist klein und unscheinbar; die Außenwände

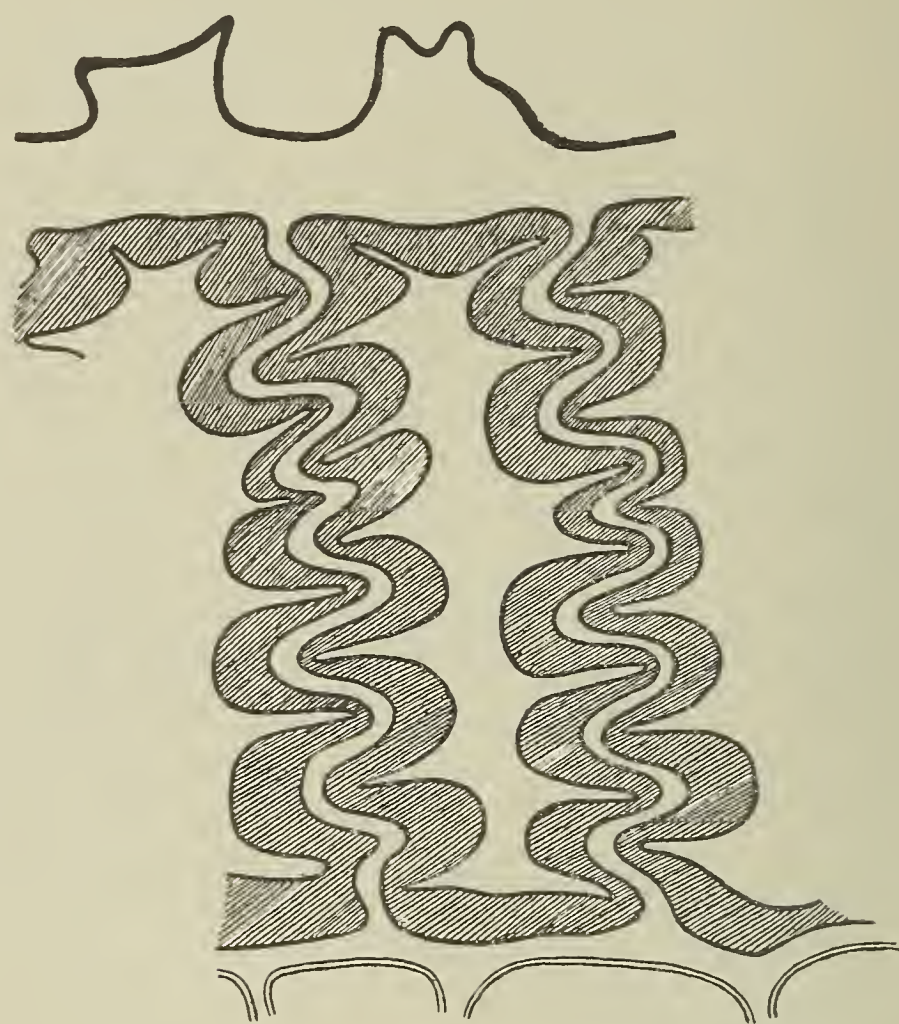


Fig. 21. *Echinosperrum lappula*. Längsschnitt durch die Zellen der äußeren Epidermis der Fruchtwand.

der Zellen sind kaum verdickt. Das mittlere Gewebe besteht im wesentlichen aus parenchymatischen, dünnwandigen großen Zellen und ist von Leitbündeln durchzogen. Die äußere Epidermis nimmt ungefähr  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  der Dicke der ganzen Fruchtwand ein, und ihr allein ist die Funktion übertragen worden, für die Festigkeit der Fruchtwand zu sorgen. Sie besteht aus hohen, senkrecht zur Oberfläche der Frucht gestellten Zellen, deren Wände stark verdickt sind. Der Bau dieser Epidermiszellen ist sehr eigenartig; es handelt sich hier nämlich nicht um Zellen mit einfachen, glatten, verdickten Wänden, sondern diese sind in höchst komplizierter Weise miteinander verzahnt. Auf Längsschnitten durch die Epidermiszellen sieht man zunächst, daß die Wände gefaltet sind, so daß



S-förmige Bogen zustande kommen (Fig. 21). Diese Falten besitzt nicht nur die Mittellamelle, sondern auch die sekundären Verdickungsschichten machen diese Biegungen mit und zwar so, daß auf den konvexen Seiten der Bögen die Verdickungen besonders stark sind. So macht es den Eindruck, als sei die ganze Epidermis senkrecht zur Oberfläche stark zusammengepreßt worden. — Die Mittellamelle ist ziemlich schwer zu erkennen; am besten macht man sie sichtbar durch Behandlung mit Chlorzinkjod. Die Verdickungsschichten färben sich dann dunkel-violett, und die Mittellamellen bleiben hell-gelb. Auch bei der Behandlung mit Farbstoffen zeigt sich, daß die Mittellamelle solche nicht aufnimmt. An dieser Stelle sei gleich hinzu gefügt, daß, wie die Phlorogluzin-Salzsäure-Reaktion zeigte, kein Teil der Epidermis verholzt ist. —

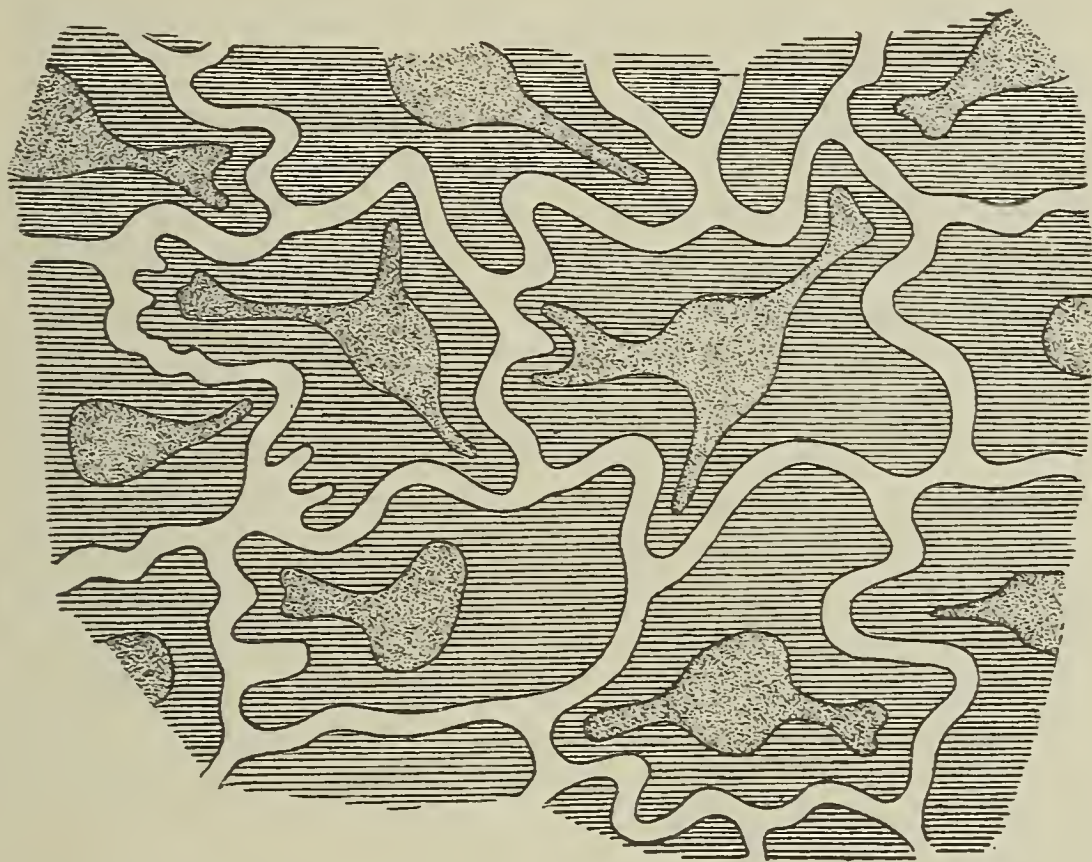


Fig. 22. *Echinosperrum lappula*. Querschnitt durch die Zellen der äußeren Epidermis der Fruchtwand.

Um ein genaues Bild von der Form der Epidermiszellen bzw. deren Protoplasten zu erhalten, wurden auch Querschnitte durch diese Zellen angefertigt (Fig. 22) Man beobachtet daran, daß die Zellwände auch senkrecht zu der auf Längsschnitten durch die Zellen beobachteten Wellung gefaltet sind, so daß auch hier Bögen entstehen. Bei oberflächlichem Betrachten erblickt man rundliche bis ovale Zellumina, jedoch an ganz dünnen Schnitten, zumal nach Einwirkung von Chlorzinkjod beobachtet man, daß vom Lumen bzw. vom Protoplasten zarte Fortsätze ausgehen, die in die Ausbuchtungen der Mittellamelle hinein verlaufen. Ist diese Ausbuchtung zweizipfelig, so ist der Fortsatz gegabelt, und in jeden Zipfel läuft ein Gabelast hinein. Diese Plasmafortsätze sind nicht mit den plasmatischen Auskleidungen von Tüpfelkanälen zu verwechseln. Nicht in alle Ausbuchtungen eines Querschnittbildes führen Plasma-

zipfel hinein, doch bemerkt man beim Hin- und Herdrehen der Mikrometerschraube leicht, daß Zipfel verschwinden und andere auftauchen. Es liegt dies daran, daß vom Protoplasten in verschiedener Höhe in radialer Richtung ausstrahlen, die in Ausstülpungen der Zellwand hineinlaufen. — Daß der hier beschriebene Bau der Epidermiszellen der Wirklichkeit entspricht, zeigt sich einwandfrei, wenn man die Protoplasten aus ihrem Verbande löst. Dies geschah dadurch, daß die Längsschnitte der langsamen Einwirkung von verdünnter Schwefelsäure ausgesetzt wurden. Dadurch wurden die Mittellamellen wie auch die sekundären Schichten aufgelöst, und die Protoplasten lagen isoliert vor. Diese färben sich intensiv mit Anilin-Blau; nach einem solchen Präparat ist Fig. 23 angefertigt. Der Protoplast besteht demnach aus einem langen zylindrischen axilen Teil, von dem allseitig in verschiedener Höhe mehr oder weniger lange, an den Enden nicht selten gegabelte Fortsätze ausgehen.

Die Epidermiszellen sind also miteinander verzahnt. Durch die starke Aussackung der Wände und die dadurch bedingte Vergrößerung der Berührungsfläche muß die Festigkeit des Zellverbandes um ein Bedeutendes erhöht werden. Während die Festigkeit der Fruchtwandungen bei *Medicago*, *Hedysarum* u. a., wie v. Höhnel u. a. schon beobachtet haben, dadurch erreicht wird, daß die Wände aus mehreren sich kreuzenden Schichten prosenchymatischer Zellen bestehen, findet hier das Prinzip der Verzahnung seine Anwendung. Eine Verzahnung der Epidermis mit dem darunter liegenden Gewebe, wie es v. Höhnel (10) bei den Spelzen verschiedener Gräser nachgewiesen hat, wo die hypodermalen Bastzellen mit Fortsätzen versehen sind, die in entsprechende Vertiefungen der Epidermiswandungen eingreifen, ist bei *Echinosperrimum* nicht vorhanden. Wie außerordentlich fest die Fruchtwand von *Echinosperrimum* ist, kann man leicht sehen, wenn man versucht, das Gewebe mit der Pinzette zu zerreißen.

Jede Epidermiszelle besitzt auf der sehr starken Außenwand einen Höcker, der seinerseits wieder kleinere Höcker trägt.

Was nun den Bau der Haftorgane selbst betrifft, so bestehen diese aus einem sich konisch verjüngenden Zellkomplex, der in seinem zentralen Teil aus dem zwischen den Epidermen der Fruchtwand gelegenen Gewebe besteht, und aus einem peripheren Teil, der von den Zellen der äußeren Epidermis gebildet wird (Fig. 24). Die Epidermiszellen behalten die Richtung, die sie in der Fruchtwand hatten, zunächst bei, wobei sie gleichzeitig an Länge zunehmen müssen. Die in die Haftorgane eintretenden Zellen sind im oberen Teil nicht verzahnt und zeigen hier gewöhnliche glatte Wände. Auch hier hat jede Zelle auf der Außenwand einen kleinen Höcker. Die am Ende des Haftorganes befindlichen Epidermiszellen — es sind gewöhnlich vier, selten fünf — sind zu einem nach unten gerichteten Haken ausgewachsen, so daß das Organ am Ende einen vierarmigen Anker trägt. Die Wände, welche die sehr spitzen Haken bilden, sind ziemlich stark. Man unterscheidet nach Behandlung mit Chlorzinkjod an ihnen sehr deutlich im Innern

eine sehr dünne, in ungefärbtem Zustande hell grün-blau erscheinende Lamelle, aus Zellulose bestehend, darüber eine starke, sich schwach violett färbende Schicht, dann folgt eine etwas schwächere

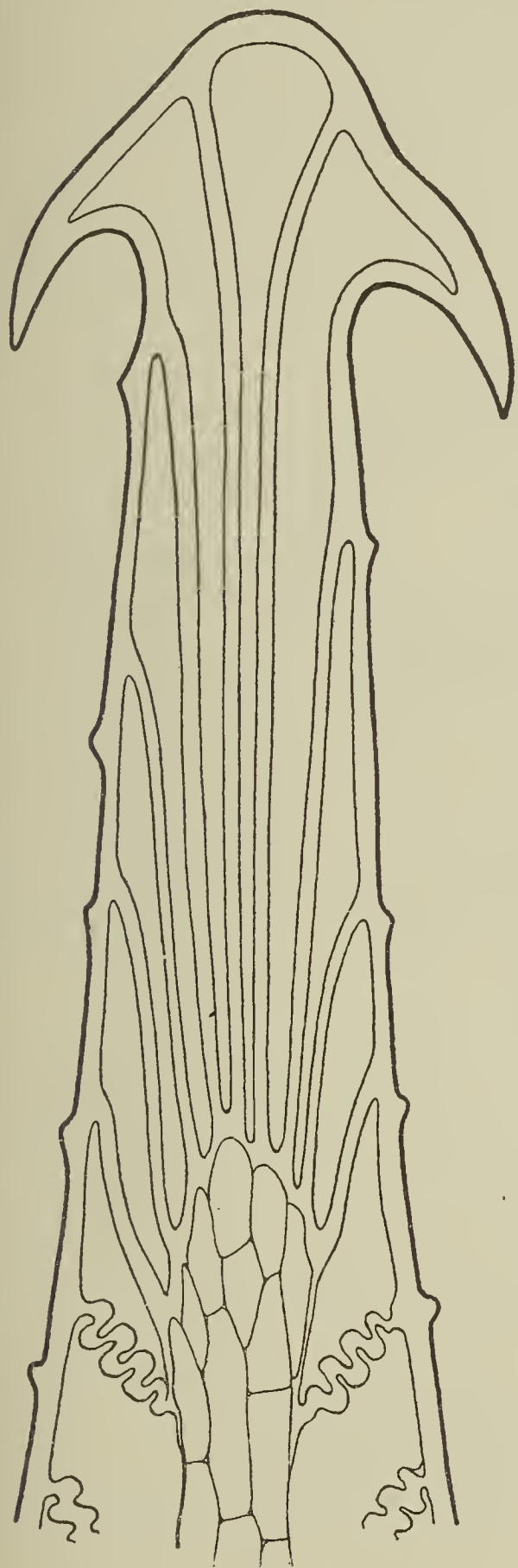


Fig. 24. *Echinosperrum lappula*.  
Vergr. 109.

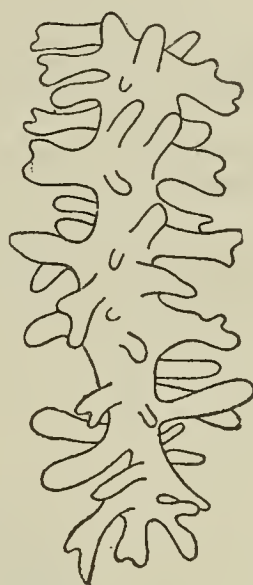


Fig. 23. *Echinosperrum lappula*.  
Isolierter Protoplast aus der äußeren  
Epidermis der Fruchtwand.  
Vergr. 750.

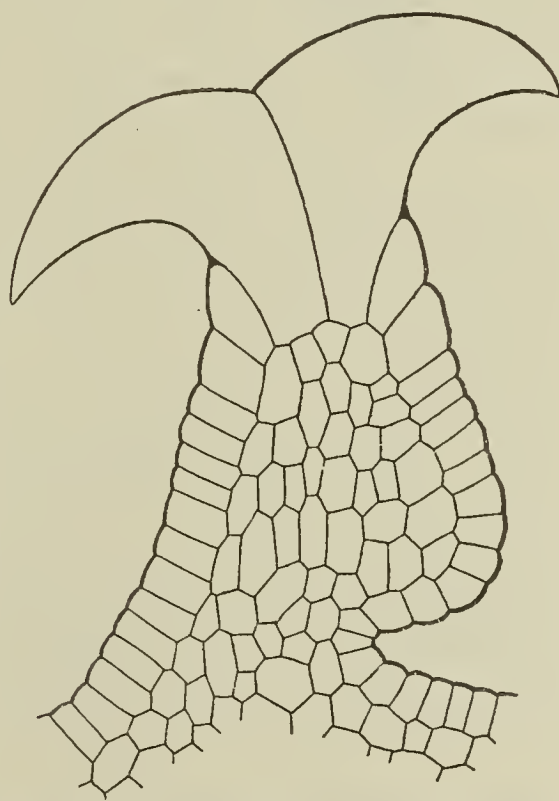


Fig. 25. *Echinosperrum lappula*.  
Vergr. 170.

gelbe Schicht, die nach außen von einer kräftigen, scharf markierten Cuticula abgegrenzt wird. Wie die Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure zeigt, sind die äußeren Schichten des Hakens stark cutinisiert. — Während die langen Haftorgane im Innern das be-

schriebene kleinzellige, dünnwandige Gewebe enthalten, bestehen die kurzen ausschließlich aus Epidermiszellen, so daß es sich hier nicht mehr um typische Emergenzen handelt.

Die Gelenk- und Arretiervorrichtung kommt dadurch zustande, (Fig. 20) daß die Emergenzen erstens an der Basis eine einseitige Einschnürung besitzen und zweitens oberhalb dieser Einschnürung mit einem Wulst versehen sind, der bei der Normalstellung des Haftorganes der Fruchtwand aufliegt. Auffallend ist, daß zwischen den dickwandigen, mit den beschriebenen Verzahnungen versehenen Epidermiszellen an der Stelle der Einschnürung gewöhnliche, niedere Epidermiszellen auftreten, deren Außenwände nur schwach verdickt sind, während die Seiten- und Innenwände ganz zart bleiben. Infolgedessen besteht die Gelenkstelle nur auf einer Seite aus mechanischem Gewebe, auf der anderen aber nur aus dünnwandigen Elementen, wodurch die Beweglichkeit der Haftorgane bedeutend erhöht wird. — Von dem beschriebenen Bau der Haftorgane finden sich gar nicht selten Abweichungen. So erheben sich zuweilen die Haftorgane nicht weit über die Fruchtwand, außerdem wachsen in diesem Falle dann sehr häufig nicht alle vier Epidermiszellen, sondern weniger, manchmal nur eine Epidermiszelle zu Haken aus und zwar entweder rechtwinklig oder gebogen, seitwärts oder nach oben, so daß sehr mannigfache Gebilde zustande kommen können. Gelegentlich kommt es vor, daß die Haftorgane zwar lang auswachsen und den Anker bilden, aber es sind dann nicht nur die vier oberen Zellen zu Haken ausgewachsen, sondern auch eine, zwei oder auch alle unmittelbar darunter liegenden Zellen, so daß unter den vier Haken noch einmal vier liegen und so zwei Anker unmittelbar hintereinander auftreten. Auch hierbei kann man wieder die verschiedensten Unregelmäßigkeiten beobachten.

Es möge noch kurz auf die Entwicklungsgeschichte dieser merkwürdigen Haftorgane eingegangen werden. — Die ersten Anlagen der späteren, so komplizierten Organe zeigen sich in wenigzelligen Höckern, die sich etwa halbkugelig über die Oberfläche der Frucht erheben und deutlich das zentrale Gewebe von der Epidermis unterscheiden lassen. Sie liegen ziemlich eng aneinander und werden erst später durch das Flächenwachstum der Fruchtwand voneinander entfernt. Aber schon in diesem Zustande kann man das paarweise Auftreten der Anlagen nicht selten beobachten. Diese halbkugeligen Höcker beginnen sich alsbald zu strecken, so daß sie in die Form eines abgestumpften Kegels übergehen. In diesem Entwicklungsstadium beginnt das Auswachsen der oberen Zellen, und zwar sind die Spitzen der auswachsenden Epidermiszellen zunächst nach oben gerichtet. Bald, unter ständigem Längenwachstum des ganzen Organes, neigen sich ihre Spitzen nach unten, so daß die Endform im wesentlichen erreicht ist.

Was nun die Entwicklung der Gelenk- und Arretiervorrichtung anlangt, so lehren die Präparate, daß der halbkugelige Höcker einseitig stärker wächst und dadurch sich zur Seite neigt. Wächst nun der obere Teil nicht weiter empor und unterbleibt auch das Auswachsen der Epidermiszellen, so gehen daraus später die schon

oben als Hemmungsgebilde ausgesprochenen Wülste hervor, wachsen dagegen die Höcker nach oben und bilden sich die betreffenden Epidermiszellen zu Haken aus, so entstehen zunächst Stadien, wie sie Fig. 25 zeigt, und später daraus die oben beschriebenen mit Gelenk- und Arretiervorrichtung versehenen Haftorgane. In allen den besprochenen Entwicklungsstadien war eine Faltung der antiklinen Epidermiswände noch nicht zu beobachten. Erst an etwas älteren Stadien, nachdem schon bedeutendes Längenwachstum eingetreten ist, bemerkt man, und zwar auf Längs- wie auf Querschnitten durch die Epidermis, daß die antiklinen Wände ganz schwach gewellt sind.

Ganz ähnlich gebaute Haftorgane, wie sie bei *Echinosperrnum*

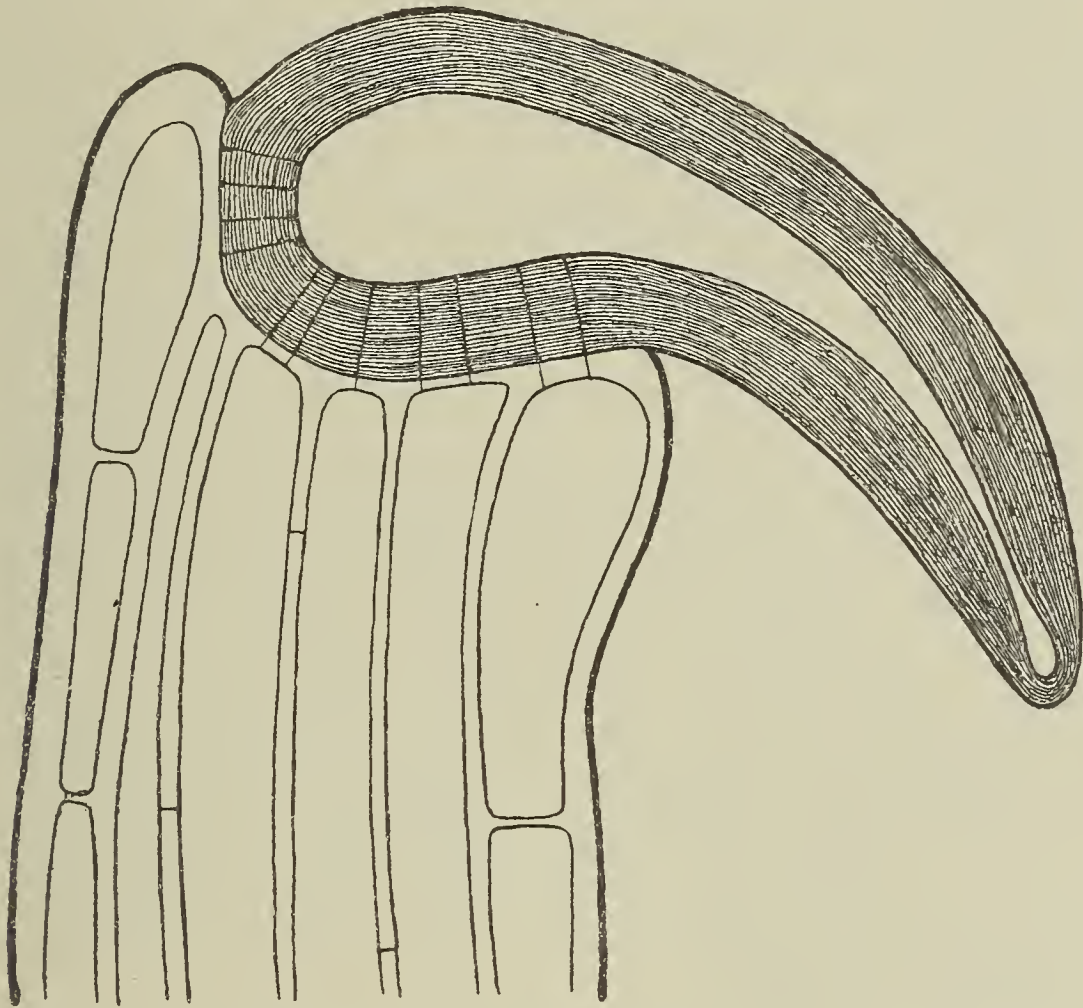


Fig. 26. *Ranunculus arvensis*. Opt. Schnitt. Vergr. 220.

*lappula* vorkommen, habe ich bei *Lindelofia longiflora* Benth. gefunden. Nur fehlen hier die sonderbaren Gelenk- und Arretiervorrichtungen, ebenso auch bei den von Haberlandt untersuchten, sonst ebenfalls ähnlich gebauten Hafteinrichtungen von *Cynoglossum cheirifolium* (6)<sup>1)</sup>.

#### *Ranunculus arvensis* L.

Während bei *Acaena*, *Echinosperrnum* u. a. am Ende der Emergenz mehrere besonders konstruierte Zellen stehen, die der Haftfunktion dienen, indem sie als Widerhaken fungieren, kommt es auch vor, daß an der ganzen Emergenz nur eine einzige Zelle,

<sup>1)</sup> Haberlandt, l. c. p. 189.

die dann durch besondere Größe, Form, Beschaffenheit der Wände und Stellung ausgezeichnet ist, der Haftfunktion dienstbar gemacht wird. Solch ein Fall, wie er von Hildebrand (1)<sup>1)</sup> bei *Caucalis daucoides* beobachtet und zuerst von Haberlandt (6)<sup>2)</sup> eingehend untersucht wurde, findet sich auch bei *Ranunculus arvensis* vor.

An den Kanten und auf den Flächen der Früchte dieser Pflanze stehen im Verhältnis zur Frucht lange, mit sehr breiter Basis aufsitzende, dann sich stark verjüngende Emergenzen. Sie haben im unteren Teile einen länglichen Querschnitt, der weiter oben schließlich kreisrund wird. Die Emergenz besteht im Innern aus prosenchymatischen Zellen mit mäßig dicken Wänden. Im oberen Teile des Schaftes besitzen die Wände dieser Zellen wenige einfache Tüpfel, im unteren dagegen zahlreiche; man kann diese Zellen ähnlich wie bei *Sanicula* als Übergangsformen zu den wasserleitenden Elementen auffassen. Bis etwa zur Mitte des Schaftes laufen zwei nach oben konvergierende Leitbündel, die aus Spiral- und Tüpfeltracheiden bestehen. Im unteren Teil der Emergenz liegt zwischen der mit Spaltöffnungen versehenen Epidermis, deren Zellen dort stark vorgewölbte Außenwände zeigen, und dem mechanischen Gewebe ein Assimilationsgewebe, welches aus unregelmäßigen, an Schwammparenchymzellen und Armpalisaden erinnernden Zellen besteht. Am Ende der Emergenz sitzt eine senkrecht zur Längsrichtung derselben orientierte gebogene Epidermiszelle (Fig. 26). Der basale Teil derselben wird von den endständigen Epidermiszellen des Schaftes umschlossen, so daß die Haftzelle wie ein Stein in der Fassung eingebettet ist. Die den Rücken der Hakenzelle begrenzenden Epidermiszellen reichen höher hinauf als die übrigen. Die gebogene Haftzelle richtet ihre ziemlich scharfe Spitze schräg nach unten; sie besitzt eine außerordentlich starke, sehr fein geschichtete Wand. Das Lumen der Zelle läuft nach der Spitze in eine enge Röhre aus, hat aber am Ende eine kleine birnenförmige Erweiterung. Der Stoffverkehr zwischen der Hakenzelle und den angrenzenden Zellen wird durch zahlreiche einfache Tüpfel möglich gemacht.

Die Wand der Hakenzelle färbt sich mit Chlorzinkjod intensiv gelb; wie Phlorogluzin-Salzsäure-Reaktion ergibt, ist sie stark verholzt. — Die Früchte von *Ranunculus arvensis* haften sehr gut.

---

<sup>1)</sup> Hildebrand, l. c. p. 905.

<sup>2)</sup> Haberlandt, l. c. p. 188.

## Literatur.

1. Hildebrand, F., Über die Verbreitungsmittel der Pflanzenfrüchte durch Haftorgane. (Bot. Zeitg. 1872. p. 885.)
  2. — Über einige gewebeartige Pflanzenhäute. (Bot. Zeitg. 1872. p. 472.)
  3. — Über die Verbreitungsmittel der Compositenfrüchte. (Bot. Zeitg. 1872. p. 9.)
  4. — Über die Verbreitungsmittel der Gramineenfrüchte. (Bot. Zeitg. 1872. p. 869.)
  5. Kerner von Marilaun, A., Pflanzenleben. Bd. 2. Leipzig u. Wien 1891. p. 806 ff.)
  6. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. IV. Leipzig 1909. p. 186 ff.
  7. Solereder, H., Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart 1899.
  8. Majurski, P., Kurze Notiz über gewebeartige Pflanzenhäute. (Bot. Zeitg. 1873. p. 24.)
  9. Kraus, G., Über den Bau trockener Pericarprien. (Pringsh. Jahrb. V. 1866—67. p. 83.)
  10. v. Höhnel, F., Über eine eigentümliche Verbindung des Hypoderma mit der Epidermis, und: Vergleichende Untersuchung der Epidermis der Gramineenspelzen und deren Beziehungen zum Hypoderma. (Beide Arbeiten finden sich in: F. Haberlandt, Wissenschaftl. u. prakt. Untersuch. a. d. Geb. d. Pflanzenbaues. Bd. I. Wien 1875.)
  11. v. Mohl, H., Über den Ablösungsprozeß saftiger Pflanzenorgane. (Bot. Zeitg. 1860. p. 275.)
  12. Fitting, H., Untersuchungen über die vorzeitige Entblätterung von Blüten. (Pringsh. Jahrb. Bd. 49. 1911. p. 244.)
  13. Löwi, E., Untersuchungen über die Blattablösung und verwandte Erscheinungen. (Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien. math.-nat. Cl. Bd. I. p. 116. 1907. p. 983.)
  14. Correns, C., Beiträge zur biologischen Anatomie der Aristolochia-Blüte. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXII. 1891.)
  15. Haberlandt, G., Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perception mechanischer Reize. 2. Aufl. Leipzig 1906. p. 117, 118.
-

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [BH\\_31\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Wegener Reinhard

Artikel/Article: [Untersuchungen über den Bau der Haftorgane einiger Pflanzen. 43-89](#)