**Botrychium ternatum* Thunb. — In der Vaccinienformation eines Dünenthales unweit des Leuchtthurmes.
Hordeum murinum L. — Gemein in der Ortschaft und bei der Meierei.
**Carex extensa* Good. — Im Dünensande.
Populus alba L. — Offenbar angeflogen im Gehölz beim Schiessstande.
Amarantus retroflexus L. — Auf einem verwahrlosten Gartengrunde bei der Villa Otterendorp.
Spergula arvensis L. — Im Dünensande unweit des Wasserthurmes.
**?Spergularia marginata* Kittel. — Am Rande des Watt. (Die Bestimmung ist in Ermanglung reifer Früchte nicht sicher.)
Thalictrum minus L. — In den Dünen bei Wilhelmshöhe.
Sisymbrium officinale Scop. — An Ruderalstellen in der Nähe der Ortschaft gemein.
S. Sophia L. — Ebenso, häufig.
**S. Sinapistrum* Crantz. — An Grabenrändern unweit der Meierei. Von Buchenau nur für die Insel Juist angegeben.
Sinapis arvensis L. — Auf Aeckern unweit der Meierei.
Thlaspi arvense L. — Auf einem verwahrlosten Gartengrunde bei der Villa Otterendorp.
Geum urbanum L. — Im Erlengehölze beim Schiesstande sehr häufig.
Ononis repens L. — In den Dünen nahe der Ortschaft.
Pisum arvense L. — In einem Acker unweit der Meierei. (Von Buchenau nicht angeführt.)
Epilobium angustifolium L. — Unweit der Meierei.
Borrago officinalis L. — Auf einem verwahrlosten Gartengrunde bei der Villa Otterendorp.
Linaria vulgaris L. — In den Dünen ziemlich gemein.
**Euphrasia Odontites* L. — In humosen Dünenthälern zwischen Nordstrand und Leuchtthurm. Ist nach Dr. Vierhapper nicht *E. littoralis* (Fries.).
**Galium Mollugo* × *verum* (var. *littorale*). — Auf den Dünen in der Nähe der Ortschaft einzeln zwischen den Stammarten.
**Filago minima* Fries. — In den Dünen zwischen der Meierei und dem Leuchtthurme nicht selten.
Tanacetum vulgare L. — Ein dürftiges Exemplar am Hafen; offenbar eingeschleppt; für Norderney neu.
Centaurea Jacea L. — Zwischen Meierei und Leuchtthurm; für Norderney neu.
Sonchus asper All. — In den Dünen ausserhalb Wilhelmshöhe.

Beitrag zur Kenntnis der Stachelbildung bei Cactaceen.

Von cand. phil. **Karl Rudolph** (Wien).

(Mit Tafel I.)

Es ist bekannt, dass bei den Cactaceen als Succulenten eine weitgehende Reduction in der Ausbildung der Blätter stattfindet;

dagegen entwickeln sie dornartige Gebilde, welche, in Büscheln angeordnet, in den Achseln der meist verkümmerten oder gänzlich abortierten Blätter erscheinen, also dort, wo allfällige seitliche Verzweigungen auftreten würden.

Diese Anordnung der Stachelbüschel hat zuerst Zuccarini[1]) im Jahre 1837 veranlasst, sie für Knospen und die Stacheln selbst für die Deckschuppen dieser Knospen zu halten.

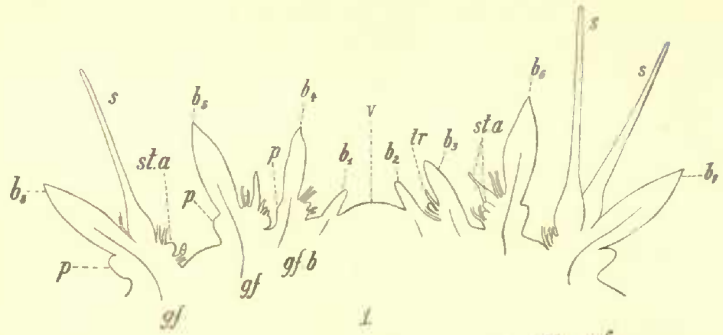
Seit dieser Zeit ist die Frage nach dem morphologischen Werte der dornartigen Gebilde der Cacteen mehrfach behandelt und derselbe genauer untersucht worden, und ich will zunächst einen Ueberblick über die diesbezügliche Literatur geben, soweit mir dieselbe zur Verfügung stand oder anderweitig angeführt wird.

Nach Zuccarini sprach sich auch Treviranus 1838 für die Blattnatur der Stacheln aus, während De Candolle die angewendete Bezeichnung „Dorn" als nicht zutreffend erklärte. Die erste, eingehende entwicklungsgeschichtliche Untersuchung unternahm Nicolaus Kauffmann im Jahre 1859 und gelangte zu demselben Ergebnis wie Zuccarini. Er untersuchte *Opuntia vulgaris* und fand in den Achseln der rudimentären Blätter den Vegetationspunkt des Seitensprosses umringt von „Blattanlagen", welche Anfangs in Stacheln auswachsen. Erst dann, wenn der Seitenspross auszutreiben beginnt, entwickeln sie sich zu Blättern, und in diesem Stadium fand Kauffmann Uebergangsformen von Stacheln zu Blättern. Daraufhin erklärte er die ersteren als umgewandelte Blätter und, da sie vor der Ruheperiode der Achselknospe gebildet werden, als Deckschuppen der Knospe.

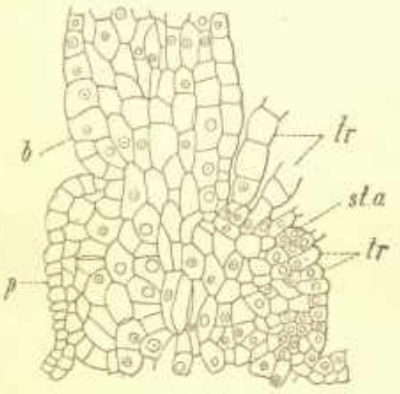
Eine Ergänzung und Bestätigung findet diese Untersuchung durch die Arbeit C. Delbrouck's über „die Pflanzenstacheln". Dieser untersuchte den „zelligen Aufbau des Stachels und des ihn hervorbringenden Vegetationspunktes" bei Opuntien und fand darin das typische „Bild eines Vegetationspunktes mit seiner jüngsten Blattanlage", indem sich „jede Plerom- und Periblemreihe bis auf die betreffenden Initialen am Vegetationspunkt zurückverfolgen lasse". Doch er bringt selbst auch Einwände gegen die vollständige Gleichstellung der Stacheln mit Blättern vor, wie u. A. die Beobachtung, dass niemals Gefässbündel in die Stacheln eintreten und Achselknospen in den Achseln der Stacheln immer fehlen, und definiert deshalb diese nach seiner Terminologie als „Uebergangsbildungen zu den Phyllomstacheln" oder als „phylloide Blasteme, denen sich aber immerhin nicht alle Beziehungen sowohl zu Trichomen als zu Thallomen absprechen lassen".

Xaver Wetterwald untersuchte *Opuntia arborescens* und schloss aus der Anlage der Stacheln am Vegetationspunkte der Blattachsel auf ihre Homologie mit Blättern und nannte sie demnach „Dornen". Schliesslich suchte noch Goebel die Frage experimentell zu lösen, indem er die Stammspitze von *Peireskia grandi-*

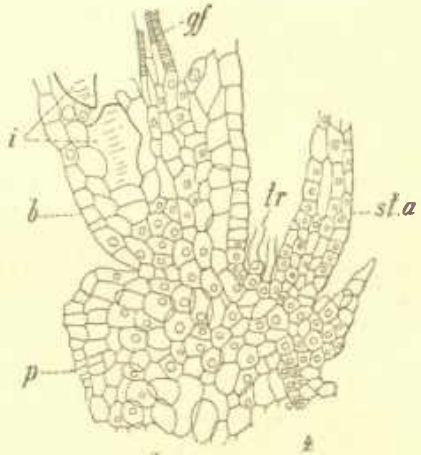
[1]) Literaturnachweis am Schlusse.


s
b_5
b_4
v
st.a
p
b_1
b_2
tr
b_3
st.a
b_5
s
b_1
p
p
gf
gf b
gf

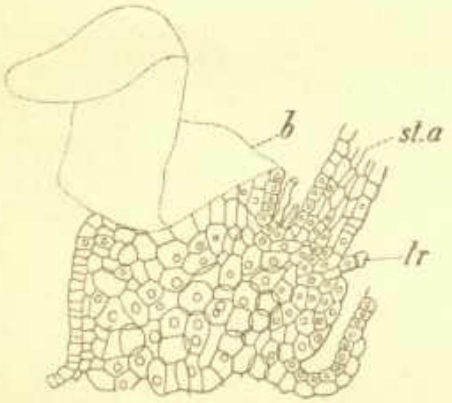
1.


b
tr
st.a
tr
p

2.


gf
i
b
tr
st.a
p

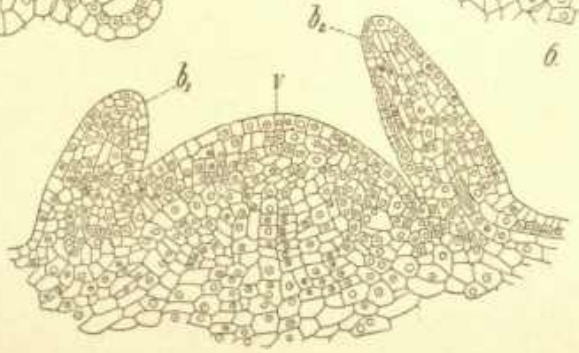
4.


b
st.a
tr

3.

b
tr
s
tr
st.a

6.


b_2
b_1
v

2.

folia oberhalb junger Blätter abschnitt und dadurch die Achselknospen zum Austreiben brachte. Er beobachtete nun, dass die Ausbildung von Stacheln unterblieb, dagegen Blätter in derselben Stellung gebildet wurden.

Als Gegner dieser Deutung der Stacheln finde ich Hermann Caspari, welcher sie als Emergenzen bezeichnet, da keine Gefässbündel in dieselben führen und ihre Stellung gegen die Auffassung als Blätter spräche; anderseits soll an der Ausbildung derselben nicht nur die Epidermis, sondern auch das darunterliegende Zellengewebe theilnehmen. Ferner erörtert noch Schumann in Engler's „natürlichen Pflanzenfamilien" die Frage und bringt folgende Einwände gegen die Homologisierung mit Blättern vor: Die Stellung der Stachelanlagen ist nicht akropetal-spiralig, sondern aufsteigend bilateral; häufig beobachtete er eine Intercalation späterer Stacheln zwischen schon bestehende, und endlich spricht ihm die grosse Zahl der Stacheln in einem Büschel — bis 250 — dagegen. Er bezeichnet sie daher mit dem „indifferenten Namen Emergenzen".

Es stehen somit in dem Lösungsversuche der Frage nach dem morphologischen Werte der Stacheln zwei sehr verschiedene Deutungen im Widerstreite.

Angeregt durch Herrn Professor R. v. Wettstein und unter dessen Leitung habe ich nun neuerdings die Entwicklung der Stacheln an einer *Opuntia* untersucht, welche im botanischen Garten der Universität Wien unter dem Namen *Opuntia missouriensis* gezüchtet wurde und zweifellos dem Formenkreise dieser polymorphen Art angehört. Ich verwendete zu meinen Untersuchungen ganz jugendliche Pflanzen, da bei diesen die klarsten Verhältnisse zu erwarten waren. Es wurden Serien von Längsschnitten durch die Stammspitze angefertigt und mit Safranin, Gentianaviolett und Orange gefärbt.

Der Entwicklungsgang ist, soweit ich ihn verfolgen konnte, folgender:

An dem flachgewölbten Vegetationskegel des Stammes (*v* in der schematischen Darstellung der Entwicklung Fig. 1; Fig. 2) werden die Blätter der 1. Ordnung angelegt. Diese entwickeln sich rasch weiter, und es tritt bald die Differenzierung in Oberhaut, Grund- und Stranggewebe ein, wobei auch im Grundgewebe die schleimführenden Idioblasten sichtbar werden. Am Grund des Blattes wird durch Verbreiterung der Blattbasis ein Blattpolster ausgebildet (Fig. 1, *p* bei b_4), von dem allmählich in späteren Entwicklungsstadien die Blattspreite durch Einschnürung abgetrennt wird. Das Meristemgewebe des Blattes wandelt sich bald gegen die Basis und gegen die Innenseite des Polsters zu in Dauergewebe um. An der ganzen, dem Vegetationskegel des Stammes zugekehrten Seite des Blattpolsters, also in der Achselgegend des Blattes, treten zweierlei Neubildungen in basipetaler Anlagefolge auf.

Zuerst werden zahlreiche einfache, d. h. aus einer Zellreihe bestehende Trichome, Anfangs oft von keulenförmiger Gestalt, ge-

bildet. Zwischen diesen erscheint dann — anscheinend zuerst im oberen Theile des Polsters, in der Nähe der Ansatzstelle der Blattspreite — eine Höckerbildung, welche sich weiters zu einem spitzen Kegel vergrössert (*st. a* in Fig. 1, b_8, Fig. 3—5) und schliesslich zum ersten Stachel auswächst, an welchem dann von der Spitze her Verhärtung eintritt.

Unterdessen treten andere Stachelanlagen seitlich von der Medianebene — im Ganzen in den beobachteten Entwicklungsstadien noch 4—5 — auf. Die genaue Anlagefolge liess sich nach den vorliegenden Schnitten nicht feststellen. Zu diesen Stachelanlagen führen niemals Gefässbündel, während dieselben in den primären Blättern sehr bald deutlich hervortreten.

Betrachten wir weiters den histologischen Bau einer Stachelanlage (Fig. 3—6). Verfolgt man die Oberhaut des Blattes von der Blattspreite zu den Basalzellen der tieferstehenden Trichome, so findet man, dass sich dieselbe unter der Stachelanlage weiter verfolgen lässt und nicht ausgestülpt ist. Ferner sind meist schon die unter der Oberhaut liegenden Zellen in Dauergewebe umgewandelt, sind sichtlich grösser als die Zellen der Stachelanlage und führen grosse Vacuolen, während die letzteren noch dicht mit Plasma angefüllt sind. Sie haben also offenbar an der Bildung der Stachelanlage nicht theilgenommen.

Diese Thatsache liess sich an den meisten Schnitten feststellen. An einigen unklaren Stellen ist das unsichere Resultat durch schiefe Führung des Schnittes zu erklären.

Es zeigt somit diese Beobachtung mit voller Klarheit, dass in dem vorliegenden Falle (bei *Opuntia missouriensis*) die Stacheln weder Blätter noch Emergenzen, sondern in der Achsel des Blattes entstandene Bildungen der Oberhaut, also Bildungen trichomatischen Charakters sind, morphologisch gleichwertig mit den daneben auftretenden einfachen Trichomen. Dieses Ergebnis scheint neuerdings mit den bisherigen widersprechenden Beobachtungen der Forscher in Widerspruch zu treten. Ohne aber die Richtigkeit aller Angaben in den angeführten Arbeiten, welche auf Untersuchungen anderer Arten beruhen, bezweifeln zu wollen, erscheint es mir vielmehr von vornherein wahrscheinlich, dass bei der vielgestaltigen Familie der Cactaceen auch die „Stachelbildung" auf verschiedene Vorgänge zurückzuführen sei. Es stellt somit diese Untersuchung nur einen Beitrag zur Lösung der ganzen Frage dar, indem durch sie der morphologische Wert der Stachelbildungen nur für die untersuchte Art festgestellt wurde.

Anschliessend füge ich noch einige Erläuterungen für die Abbildungen auf Tafel I hinzu.

Bei allen Figuren bedeutet *v* Vegetationspunkt, *b* Blatt, *p* Blattpolster, *gf* Gefässbündel, *i* Schleimbehälter, *tr* Trichom, *s* Stachel und *st. a* Stachelanlage.

Fig. 1 ist eine schematische Darstellung der Entwicklung, während die folgenden Figuren mit dem Zeichenapparate nach der Natur angefertigt wurden.

Fig. 2 stellt den Vegetationskegel des Stammes dar, Fig. 3—6 ungefähr mediane Längsschnitte durch die Blätter. Die Blattspreiten wurden nicht ganz ausgezeichnet. Die Stachelanlagen (Fig. 3—5) sind im oberen Theile zerrissen. *s* in Fig. 6 sind die Reste eines vollständig ausgebildeten Stachels.

Literaturnachweis.

Zuccarini, Plantarum novarum vel minus cognitarum fasciculus tertius: *Cactaceae* (Denkschrift der math.-naturw. Classe der kgl. Akad. d. W. z. München) 1838, Band II, Seite 631.

De Candolle, „Revue de la famille des Cactées", Memoires du Museum d'histoire naturelle, Paris 1838.

Treviranus, „Physiologie der Gewächse", Bonn 1838; 2. B., I. Abth., S. 135.

Nicolaus Kauffmann, „Zur Entwicklungsgeschichte der Cacteenstacheln", Moskau 1859.

Conrad Delbrouck, „Die Pflanzenstacheln", in den botan. Abh., herausgegeben von Hanstein, Bonn 1875; 2. Band.

Herman Caspari, „Beiträge zur Kenntnis des Hautgewebes der Cacteen". Dissert. Halle 1883.

Xaver Wetterwald, „Blatt- und Sprossbildung bei Euphorbieen und Cacteen", in den Verhandlungen der kgl. leop. karol. deutschen Akad. d. Naturforscher, Halle 1889; 53. Band, Seite 411.

Karl Goebel, „Pflanzenbiolog. Schilderungen", Marburg 1889; 1. Band, Seite 73.

Karl Schumann, „*Cactaceae*" in den „Natürl. Pflanzenfamilien" von Engler und Prantl; III. 6a, Seite 159. Leipzig 1894.

Ueber Cotyledonarknospen dicotyler Pflanzen.

Von **Gustav Köck** (Wien).

(Schluss.[1])

Nebenbei sei hier noch bemerkt, dass in diesen Fällen beide Cotyledonarsprosse gleich kräftig entwickelt sind. Merkwürdig ist, dass in manchen Fällen sogar eine Förderung dieser Cotyledonarsprosse gegenüber der primären Achse eintritt, wie ich dies z. B. bei *Veronica Chamaedrys* und *Ver. hederaefolia* zu beobachten Gelegenheit hatte. Ein Grund für dieses Verhalten ist wohl nicht von vornherein klar. Noch interessanter ist der Fall, wo die primäre Achse in kurzer Zeit verkümmert und die Weiterentwicklung der Keimpflanze nur durch die Cotyledonarsprosse geschieht, wie dies z. B. für *Tetragonolobus purpureus* von Wydler angegeben wird. Ich möchte hier noch einen Fall anführen, der, wenn er vollkommen sicher festgestellt wäre, von grossem Interesse sein würde. Es handelt sich um *Scorpiurus subvillosa*. Hier scheint überhaupt keine primäre Achse zur Weiterbildung zu kommen, nur die Achselproducte der Cotyledonen erscheinen mächtig entwickelt. Im Ganzen bemerkt man vier Sprosse. Ob in der Achsel jedes Cotyledos zwei Knospen (Haupt- und Beiknospe) angelegt waren, wie dies nach Angaben von Irmisch nicht selten der Fall zu sein

[1]) Vgl. Nr. 2, S. 58.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 053

Autor(en)/Author(s): Rudolph Karl

Artikel/Article: Beitrag zur Kenntnis der Stachelbildung bei Cactaceen. 105-109