

Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Pflanzenstacheln.

Von

Robert Mittmann.

(Hierzu Tafel I und II.)

I.

Einleitung.

Die Stacheln müssen denjenigen pflanzlichen Gebilden zugezählt werden, deren Form der Ausdruck einer Anpassung an ganz bestimmte äussere Lebensverhältnisse ist. Finden wir sie an vegetativen Teilen, so sind wir meist nicht zweifelhaft, in ihnen Schutzeinrichtungen gegen Feinde der betreffenden Pflanzenspecies sehen zu müssen. Für letztere Auffassung sprechen namentlich diejenigen stacheligen Gewächse, welche wir vorwiegend in solchen Gegenden antreffen, wo der Einfluss menschlicher Cultur sich noch nicht geltend macht. Betrachten wir z. B. die in hochgelegenen Landstrichen von Peru und Chile vorkommenden *Colletia*arten, oder die in den nordost-afrikanischen Wüsten sich findenden *Acacia*-, *Astragalus*- und *Zilla*arten, so gehen wir gewiss nicht fehl, wenn wir ihre Stacheln als Schutzeinrichtungen deuten, zumal ein Teil der in jenen Gegenden wild lebenden grösseren Säugetiere ausschliesslich oder fast ausschliesslich auf pflanzliche Nahrung angewiesen ist. Auch die den ganzen Stamm bekleidenden zu Stacheln umgebildeten Luftwurzeln von *Acanthorrhiza aculeata*, und die am unteren Teil des Stammes von *Gleditschia*arten alljährlich in grösserer Zahl adventiv hervorspriessenden mächtigen, verzweigten Stacheln kennzeichnen sich schon durch ihre Stellung als Schutzmittel der betreffenden Pflanzen.

Treffen wir die Stacheln auf der Oberfläche von Früchten (*Aesculus*, *Datura*), so haben sie augenscheinlich den Zweck, den Keimling und das Endosperm vor Vernichtung zu schützen, oder sie dienen der Verbreitung der Samen durch Tiere.¹⁾ Im Herbst können wir leicht beobachten, wie die mit stacheligen Widerhaken versehenen

¹⁾ Vgl. Hildebrand: Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873. — Huth: Die Anpassung der Pflanzen an die Verbreitung durch Tiere („Kosmos“, Zeitschrift etc. Bd. 9 S. 273 ff., Stuttgart 1881.)

Früchte und Fruchtstände von *Lappa*-, *Circaea*-, *Bidens*-, *Medicago*- und *Xanthium*arten im Vorbeigehen von Menschen und Tieren abgestreift werden und an deren Kleidern resp. Fellen festhaften. Von anderen Pflanzen z. B. *Xanthium spinosum*, *Emea Centropodium*, *Medicago Aschersoniana*, *M. hispida* ist es ganz unzweifelhaft nachgewiesen, dass sie bei uns oder in anderen Gegenden durch Tiere oder deren Wolle verbreitet worden sind.

Die grosse Mannichfaltigkeit in der äusseren Form und die Verschiedenartigkeit der Insertion an der Mutterpflanze machen es erklärlich, dass die älteren Forscher hauptsächlich ihr Augenmerk auf den morphologischen Charakter der stechenden Gebilde richteten. Aus den einschlägigen Arbeiten wissen wir, dass letztere entweder aus der Epidermis allein (*Rubus*-, Palmenarten) oder aus ihr nebst dem sich unmittelbar anschliessenden Rindengewebe (*Rosa*arten, *Grossulariaceen*) hervorgehen können. Beiderlei Gebilde fasst man gemeinhin unter dem Namen „Stacheln“ zusammen. Von ihnen unterscheidet man die „Dornen“, welche durch frühzeitige Umbildung resp. spätere Verkümmerung von Wurzeln (*Acanthorrhiza*, *Iriartea*), Stammmaxen (*Crataegus*, *Gleditschia*), Blättern (*Berberis*, *Ribes*), Blattteilen (*Ilex*) und Nebenblättern (*Robinia*) entstehen.

Den anatomischen Bau dieser Gebilde, über welchen bisher nur vereinzelte Angaben vorlagen, vergleichend zu schildern ist die Aufgabe der folgenden Untersuchung. Von der einen Seite liess sich erwarten, dass Gebilde, welche der gleichen biologischen Aufgabe angepasst sind, eine gewisse Uebereinstimmung in ihren anatomischen Charakteren zeigen würden; andererseits musste es von vornherein als wahrscheinlich gelten, dass jedes der zum Schutze der betreffenden Pflanzenspecies umgewandelten Organe seine morphologische Abstammung noch im innern Bau verraten würde. Die nähere Verfolgung der Art und Weise, wie das Verhältnis zwischen ererbten und den durch Anpassung erworbenen Eigentümlichkeiten sich im einzelnen Falle gestaltet, gab der Untersuchung ihr besonderes Interesse.

Delbrouck¹⁾ hat bereits ausführlich erörtert, dass es eine grössere Anzahl stacheliger Gebilde giebt, welche jeder systematischen Rubricirung spotten. Wie hier im voraus bemerkt werden mag, ist Verfasser auf Grund seiner eigenen anatomischen Untersuchungen auch zu der Ansicht gelangt, dass sich die bisher übliche Unterscheidung von Stachel und Dorn wegen der zahlreichen Mittelbildungen nicht consequent durchführen lässt. Verfasser hat es daher vorgezogen die Bezeichnung „Dorn“ ganz zu vermeiden und, dem Vorgange Del-

¹⁾ Delbrouck: Die Pflanzenstacheln. (Hanstein's botan. Abhandlg. Bd. II. Bonn 1872/75.)

brouck's folgend, den Begriff „Stachel“ auf sämtliche in eine stechende Spitze auslaufenden pflanzlichen Gebilde auszudehnen.

II.

Uebersicht der wichtigsten Arbeiten über die Stacheln.

Die einschlägige ältere Litteratur umfasst meist nur Werke morphologischen Inhalts und ist in Delbrouck's ausführlicher Abhandlung so vollständig referirt, dass Verfasser sich im folgenden darauf beschränkt hat, nur diejenigen Arbeiten zu erwähnen, welche neben morphologischen Thatsachen auch anatomische Verhältnisse berücksichtigen. Da ausserdem in der vorliegenden Arbeit nur diejenigen stacheligen Gebilde genauer behandelt sind, welche den morphologischen Wert von Wurzeln, Phyllomen und Kaulomen haben, so sind auch die meisten der zum Teil sehr umfangreichen Arbeiten, die sich ausschliesslich mit Trichomgebilden beschäftigen, nicht erwähnt worden.

Die ältesten Autoren, bei denen wir Angaben über den vorliegenden Gegenstand finden, geben kaum mehr als eine rein äusserliche Beschreibung der ihnen bekannten stacheligen Gebilde; erst Nehemia Grew¹⁾ versuchte auch in den innern Bau derselben eine Einsicht zu gewinnen. Grew unterscheidet bereits Holzstacheln und Rindenstacheln (*lignous thorns* und *cortical thorns*). Nach ihm entstehen die ersteren theils aus dem dem Marke zunächst gelegenen Teile des Holzkörpers (z. B. *Crataegus oxyacantha*), theils aus den peripherischen „weniger fruchtbaren“ Schichten desselben (z. B. *Berberis*, *Genista*). Die „cortical thorns“ werden entweder ausschliesslich vom Rindengewebe gebildet (z. B. *Rubus*) oder von diesem in Verbindung mit den äusseren Schichten des Holzkörpers. Auf die anatomische Beschaffenheit der verschiedenen Gewebe geht Grew nicht ein.

Duhamel²⁾ ist wohl der Erste, welcher hierüber etwas genaueren Aufschluss giebt. Er erwähnt, dass die Rosenstacheln, wie der Längsschnitt zeigt, aus mehreren Schichten bestehen und mit Holzkörper und Mark keinen unmittelbaren Zusammenhang haben. Sie seien in dieser Beziehung den Nägeln des Menschen vergleichbar, welche als Fortsetzung der Haut erscheinen. Die Stacheln des Orangenbaums und der Schlehe (*prunier sauvage*) dagegen vergleicht er mit Ochsenhörnern, da sie einen holzigen Kern besitzen und von der Fortsetzung der Rinde überzogen sind. Beim Stachel der Schlehe will er auffallender Weise keinen centralen Markstrang gesehen haben, obwohl ein solcher schon mit blossem Auge erkennbar ist. In ähnlicher Weise behauptet

¹⁾ Grew: The anatomy of plants. London 1681.

²⁾ Duhamel du Monceau: La physique des arbres. Paris 1758. Livre II. chap. IV.

er von der *Gleditschia*, dass zum Unterschied vom normalen Zweige, dessen Mark sich ununterbrochen in das des Stengels fortsetzt, beim Stachel kein derartiger unmittelbarer Zusammenhang bestehe, ein Irrtum, der wohl in der Mangelhaftigkeit der damaligen Instrumente seine Erklärung findet.

Mirbel¹⁾ bringt keine wesentlich neuen anatomischen Thatsachen. Er betont zwar, dass die Stacheln sich ebenso entwickeln wie normale Zweige, behauptet aber trotzdem, dass sie keinen centralen Markstrang besitzen. Während Duhamel die Stacheln für abgestorbene Gebilde hält, macht Mirbel darauf aufmerksam, dass dieselben bei manchen Dikotylen Jahresringe (*couches concentriques*) zeigen, ebenso wie Stämme und Aeste.

Rudolphi²⁾ geht eigentümlicher Weise auf den mikroskopischen Bau der stacheligen Gebilde nicht näher ein; er begnügt sich mit der beiläufigen Bemerkung: „Dass die Stacheln aus dichtem, feinem (nicht selten verholztem) Zellgewebe bestehen, lehrt der Augenschein.“

Einem weiteren Fortschritt in der Kenntnis der Anatomie der Stacheln begegnen wir bei Sprengel³⁾. Derselbe bemerkt (S. 206) richtig: „Wenn also auch die Dornen trocken und unbelebt erscheinen, so sind sie es doch nicht von Anfang gewesen, und man kann die Spuren der vertrockneten Schraubengänge und anderer Kanäle recht gut noch in ihnen nachweisen.“ Diese Entdeckung Sprengels wird auch von Eble⁴⁾ bestätigt, der als Erkennungsmerkmal der Dornen angiebt, „dass sie überall aus Zellgewebe und Spiralgefäßen zusammengesetzt sind“. Trotzdem verfällt Treviranus⁵⁾ wieder in den alten Irrtum. Dem Vorgange von Duhamel und Decandolle⁶⁾ folgend, unterscheidet er „Stacheln“ und „Dornen“. Von den letzteren sagt er, dass sie als Fortsetzung des Holzkörpers zu betrachten sind: „indessen bestehen sie bloß aus fibrösen Röhren, ohne Gefäße und Zellgewebe, daher ihre Härte beträchtlicher als die des Holzes, daher ihre Rinde trocken und braun oder gelb und durchscheinend. Daher auch fehlt ihnen das Mark (Duham. Phys. I. 192 t. 14. f. 136), und diese Abwesenheit scheint die Ursache, derentwegen sie unfähig sind sich zu verlängern.“ In einem gewissen Gegensatz hierzu steht das, was er über die Stacheln sagt. Im Anschluss an Decandolle bemerkt er: „dazu kömmt, dass die Axe des Dornes aus Holzsubstanz besteht, insofern jeder die unmittelbare Fortsetzung eines Gefäßstammes ist. Anders verhält es

1) Mirbel: *Traité d'anatomie et de physiologie végétales*. Paris. An X de la république.

2) Rudolphi: *Anatomie der Pflanzen*. Berlin 1807.

3) Sprengel: *Von dem Bau und der Natur d. Gewächse*. Halle 1812.

4) Eble: *Die Lehre von den Haaren in der gesamten organischen Natur*. Wien 1831. Bd. I. S. 19 ff.

5) Treviranus: *Physiologie der Gewächse*. II. Bd. Bonn 1838.

6) Decandolle: *Organographie végétale*. Tome II. Paris 1827.

sich mit den Stacheln, sie sind ihrer Natur nach seitenständig, und es geht nie ein Gefässbündel in sie über.“

Nach dem Erscheinen des Sprengel'schen Werkes machte die Kenntnis der Anatomie der stacheligen Gebilde nur sehr langsame Fortschritte. Raspail,¹⁾ Endlicher,²⁾ Unger,³⁾ Schleiden⁴⁾ und Schacht⁵⁾ fügen den bis dahin bekannten Thatsachen nichts wesentlich Neues hinzu. Endlicher und Unger kehren eigentümlicherweise die damals üblichen Benennungen um.

Die nächsten hier in Betracht kommenden Arbeiten rühren von Kauffmann⁶⁾ und Rauter⁷⁾ her. Ersterer giebt in seiner Abhandlung „Ueber die Natur der Stacheln“ eine kurze Darstellung der Anatomie der Rosenstacheln, welche später von Rauter mit grösserer Ausführlichkeit behandelt worden sind. Von den zahlreichen seit 1871 erschienenen Arbeiten mögen nur die folgenden hier erwähnt werden.

Zunächst untersuchte Warming⁸⁾ die bei *Gunnera scabra*, auf den Früchten von *Datura Stramonium* und auf dem Kelche von *Agrimonia Eupatorium* vorkommenden Stacheln und gab eine ausführliche Beschreibung ihres anatomischen Baues. Eine Ergänzung erfuhren Warming's Untersuchungen durch Uhlworm⁹⁾, welcher ausserdem noch die Stacheln von *Rubus Hofmeisteri*, *R. Idaeus*, *Ribes lacustre* und *Aesculus Hippocastanum* in den Kreis seiner Beobachtung zog.

Die ausführlichste Arbeit über den vorliegenden Gegenstand rührt von Delbrouck¹⁰⁾ her. Dieser bringt eine grosse Menge neuer entwicklungsgeschichtlicher und morphologischer Thatsachen, ohne jedoch die anatomischen Verhältnisse der stacheligen Gebilde in ihrem ausgewachsenen Zustande zu berücksichtigen.

Schliesslich mögen hier noch die Arbeiten von Friedrich¹¹⁾ und

1) Raspail: Nouveau système de physiologie végétale. Bruxelles 1837.

2) Endlicher u. Unger: Grundzüge der Botanik. Wien 1843.

3) Unger: Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Wien und Leipzig 1855.
„Grundlinien der Anatomie und Physiologie. Wien 1866.

4) Schleiden: Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. Leipzig 1845.

5) Schacht: Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin 1856.

6) Nicolaus Kauffmann: „Zur Entwicklungs-Gesch. der *Cactus*-Stacheln“ und „Ueber die Natur der Stacheln“. (Bulletin de la société imp. des naturalistes de Moscou. 1859. No. 2 und No. 3.)

7) Rauter: „Zur Entwicklung einiger Trichomgebilde. (Denkschr. d. Akad. d. Wiss. zu Wien. Math.-Naturw. Klasse Bd. XXXI. 1872.)

8) Eugen Warming: „Om Forskjellen mellem Trichomer og Epiblastemer af højere Rang“. Texte danois avec un résumé français. (Extrait des „Videnskabelige Meddelelser“. Kjöbenhavn 1873.)

9) Oskar Uhlworm: Beiträge zur Entwickl.-Gesch. der Trichome mit besonderer Berücksichtigung d. Stacheln. (Bot. Zeit. 1873. No. 48.)

10) Conrad Delbrouck: Die Pflanzenstacheln. (Hanstein's Botan. Abhandlungen. Bd. II. Bonn 1872/75.)

11) Friedrich: Ueber den Bau der Luftwurzeln von *Acanthorrhiza aculeata*. (Acta horti Petropolitani. Tom. VII. Fasc. II. Petersburg 1881.)

Caspari¹⁾ erwähnt werden. Ersterer giebt eine Darstellung der Entwicklungsgeschichte und Anatomie der bei *Acanthorrhiza* vorkommenden, zu Stacheln umgebildeten Luftwurzeln. Letzterer beschreibt in seiner Arbeit über das Hautgewebe der Cacteen auch den anatomischen Bau ihrer Stacheln.

Delbrouck ist durch seine morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Betrachtungsweise zu einer Einteilung der stechenden Gebilde gelangt, welcher sich Verfasser auf Grund seiner eignen anatomischen Untersuchungen im wesentlichen anschliesst.

III.

Einteilung.

I. Wurzelstacheln:

Acanthorrhiza aculeata.

II. Kaulomstacheln:

A. aus primären Achselknospen:

1. Rosiflorae:

- α) *Crataegus.*
- β) *Prunus spinosa.*
- γ) *Cydonia japonica.*
- δ) *Mespilus germanica.*
- ε) *Pirus communis.*

2. *Ononis spinosa.*

3. *Lycium barbarum.*

4. Rhamnaceen:

- α) *Rhamnus.*
- β) *Colletia.*

B. aus überzähligen Achselknospen:

Gleditschia triacanthos.

C. Uebergänge zu den Phyllo- mstacheln:

Ruscus aculeatus.

III. Phyllo- mstacheln:

A. Blattstacheln im engeren Sinne:

- 1. *Citrus.*
- 2. *Berberis vulgaris.*

B. Nebenblattstacheln:

- 1. *Euphorbia splendens.*
- 2. *Robinia Pseud-Acacia.*
- 3. *Acacia armata.*

C. Uebergänge zu den Trichom- stacheln:

- 1. *Acacia horrida.*
- 2. Cacteen.

¹⁾ Hermann Caspari: Beiträge zur Kenntnis des Hautgewebes der Cacteen. Inaug.-Dissert. Halle 1883.

D. Stacheln, aus Blattteilen entstanden:

- a) stachelige Blattspindeln:
Halimodendron argenteum.
- b) stachelige Blatzzähne:
 1. *Ilex.*
 2. *Mahonia intermedia.*

IV. Trichomstacheln:

A. Periblemstacheln:

- a) mit Gefäßen:
 1. *Datura Stramonium.*
 2. *Aesculus Hippocastanum.*
 3. *Euryale ferox.*
- b) ohne Gefäße:
 1. *Rosa centifolia.*
 2. *Smilax aspera.*
 3. *Ribes Grossularia.*
 4. *Datura spec.*
 5. *Lasia spinosa.*

B. Dermatogenstacheln:

1. *Dipsacus.*
2. *Rubus Idaeus.*

IV.

Spezieller Teil.

I. Wurzelstacheln.

Acanthorrhiza aculeata. (Taf. I. Fig. 1. u. 2.)

Eine Anzahl Palmen und Pandaneen zeichnet sich dadurch aus, dass ein Teil der als Wurzeln angelegten Sprosse zu Stacheln verkümmert. Derartige Stacheln finden sich z. B. an den Stützwurzeln von *Pandanus odoratissimus*, am Stamme von *Acanthorrhiza aculeata* und bei *Iriarteia ferox*.

Verfasser untersuchte die bereits von Friedrich (a. a. O.) beschriebene *Acanthorrhiza aculeata*. Die Stacheln, welche hier den ganzen Stamm bekleiden, sind den Luftwurzeln morphologisch gleichwertig. Während aber die nahe der Basis des Stammes entspringenden normalen Luftwurzeln in den Boden eindringen und die Function gewöhnlicher Wurzeln übernehmend unbegrenzt fortwachsen, haben diejenigen, welche sich in Stacheln verwandeln, ein beschränktes Wachstum; sie erreichen eine Länge von 10 bis 15 cm und verzweigen sich oft, vertrocknen aber ziemlich früh. Im ausgewachsenen Zustande weicht der anatomische Bau dieser Stacheln schon an der Basis merklich von dem der normalen Luftwurzel ab.

a) Basis: An die Epidermis, die übrigens bei den älteren Stacheln meist abgestossen wird, schliessen sich wie bei der Luftwurzel 2—4 Schichten früh verholzender, parenchymatischer, stark verdickter Zellen, von meist prismatischer Gestalt. Auf diese folgt eine breite Zone prosenchymatischen Gewebes, welches bei der Luftwurzel nicht ganz die Hälfte der gesamten Rinde ausmacht, während es beim Stachel etwa $\frac{2}{3}$ des Rindengewebes beträgt. Bei der Luftwurzel sind höchstens die 6—8 peripherischen Zellschichten dieses Gewebes stark verdickt, beim Stachel dagegen erstreckt sich die Verdickung fast auf das gesamte Prosenchymgewebe; und zwar sind auch hier die peripherischen Zellenlagen am stärksten verdickt, zum Teil bis zum fast vollständigen Schwinden der Lumina. Das nach dem Centrum hin an das Prosenchym sich anschliessende Rindenparenchym besteht ebenfalls aus früh verholzenden Zellen, die jedoch merklich stärker verdickt und englumiger sind als bei der Luftwurzel. Bei letzterer finden sich inmitten dieses Parenchymgewebes grosse lufthaltige Inter-cellularräume (Taf. I. Fig. 1, J), die durch radial angeordnete 1—4 Zellschichten breite Lamellen getrennt sind; beim Stachel dagegen sind nur eine geringe Anzahl ähnlicher, aber sehr schmaler Inter-cellularräume vorhanden. Bei der Luftwurzel heben sich die verdickten Zellen der Endodermis deutlich von den ihnen anliegenden grösseren und dünnwandigeren parenchymatischen Rindenelementen ab; beim Stachel dagegen ist die Endodermis infolge der stärkeren Verdickung der Rinde wenig deutlich, besonders da auch das 1—2-schichtige Pericambium früh verholzt und stärker verdickt ist als bei der Luftwurzel. Auf Radialschnitten jedoch ist die Endodermis auch beim Stachel durch ihre charakteristischen, kurzprismatischen, mit zahlreichen minimal behöften Porentüpfeln versehenen Zellen kenntlich. An das Pericambium schliessen sich, im Kreis geordnet, die leitenden Elemente, je eine Phloëmgruppe (Fig. 2, ph) mit einer Gefässgruppe (Fig. 2, g) abwechselnd. Die Anzahl der Gruppen ist zwar nicht geringer als bei der Luftwurzel, aber die einzelnen Gefässe sind durchweg englumiger, und die Zahl der zu derselben Gruppe gehörigen Gefässe ist kleiner. Infolge der schwächeren Ausbildung des Leitungssystems überwiegt hier das mechanische, stark verdickte Füllgewebe (Fig. 2, f) derart, dass es auf dem Querschnitte nahe der Stachelbasis etwa $\frac{3}{4}$ der Fläche und nach der Spitze hin noch mehr als $\frac{3}{4}$ der Fläche des Centralcyinders einnimmt. Bei der Luftwurzel wird das Centrum von einem aus langgestreckten, dünnwandigen Zellen bestehenden markartigen Parenchym (Fig. 1, p) erfüllt; beim Stachel dagegen befindet sich inmitten dieses Markparenchyms ein axiler Strang prosenchymatischer, stark verdickter, verholzter Zellen (Fig. 2, f).

b) In mittlerer Höhe des Stachels nehmen die oben erwähnten lufthaltigen Intercellularräume an Grösse mehr und mehr ab und verschwinden weiter gegen die Spitze ganz und gar, sodass hier das Rindengewebe als ein fest zusammenhängender, verdickter und verholzter Mantel die Endodermis umgiebt. Ferner wird das markartige Parenchym allmählich durch das stark verdickte prosenchymatische Füllgewebe verdrängt. Die Zahl der secundären Gefässe vermindert sich allmählich; nur die primären Gruppen lassen sich bis nahe zur Spitze verfolgen.

c) Nahe der Spitze wird auch das parenchymatische Rindengewebe mehr und mehr durch Prosenchym verdrängt. In dem Masse wie die andern Gewebe verschwinden, beginnt das prosenchymatische Rindengewebe zu überwiegen. Die Zellen desselben verholzen sehr stark, ihre Membranen färben sich braun und verdicken sich in vielen Fällen fast bis zum Schwinden des Lumens. Die Spitze wird ausschliesslich von diesen stark verdickten, gebräunten Prosenchymzellen gebildet.

Obwohl die Luftwurzel in ihrem unteren, im Boden befindlichen Teile derselben physiologischen Function dient wie die Bodenwurzel, so weicht sie doch in ihrem anatomischen Bau bedeutend von letzterer ab. Das prosenchymatische, aus stark verholzten, dickwandigen Zellen bestehende Gewebe der äusseren Rinde ist bei der Luftwurzel stärker entwickelt. Das innere parenchymatische Rindengewebe besteht ebenfalls aus dickwandigeren Elementen. Die in diesem Gewebe sich findenden, radial gestreckten, lufthaltigen Intercellularräume sind bei weitem kleiner als bei der Bodenwurzel. Während letztere eine grosse Anzahl von Gruppen weitleumiger Gefässe besitzt, enthält die Luftwurzel eine geringere Zahl von Gruppen englumiger Gefässe. Da die normale Bodenwurzel äusseren Schädlichkeiten weniger ausgesetzt ist, so genügt es, dass ihr anatomischer Bau der Inanspruchnahme auf Zugfestigkeit angepasst ist, dass also die mechanisch wirksamen Gewebe möglichst nahe der Achse des Organs liegen. Die Luftwurzeln dagegen, welche in ihrem freien Teile auch als Stützorgane fungiren und äusseren schädlichen Einwirkungen widerstehen müssen, besitzen demgemäss ausser dem centralen mechanisch wirksamen Gewebe noch an der Peripherie eine mächtigere Schicht stark verdickter Zellen. Beim Stachel treten die in Rede stehenden Verhältnisse noch deutlicher hervor. Da derselbe, um der Pflanze als wirksames Schutzmittel zu dienen, in erster Linie biegungsfest sein muss, so sind bei ihm die peripherisch gelegenen Gewebe noch stärker verdickt als bei der Luftwurzel; die Gefässe dagegen sind beim Stachel bedeutend reducirt, da sie hier von Anbeginn weniger zu leiten haben, und mit dem Vertrocknen des Stachels ihre Function als leitende Organe ganz und gar einstellen.

II. Kaulomstacheln.

A. Aus primären Achselknospen.

1. Rosiflorae.

a) *Crataegus coccinea* L.

Taf. I, Fig. 3, 4. Taf. II, Fig. 1, 2, 3, 4.

a) Stachelbasis: Während an normalen Internodien etwa die 4—6 der Epidermis zunächst liegenden, chlorophyllführenden Rindenschichten kollenchymatische Verdickung zeigen, sind es beim Stachel etwa 6—8. Im Stengel entspricht jedem Gefässbündel eine grössere Gruppe von Sklerenchymzellen (Taf. II, Fig. 1, sc); beim Stachel dagegen sind nur eine geringe Anzahl meist isolirter oder nur zu kleinen Gruppen vereinigt Sklerenchymfasern (Taf. II, Fig. 2, sc) vorhanden. Der Siebteil ist im Vergleich zu dem des Stengels nicht wesentlich reducirt. Der Holzkörper (Taf. II, Fig. 2, h) ist verhältnismässig etwa $1\frac{1}{2}$ mal so mächtig als im Stengel (Taf. II, Fig. 1, h); auch sind die Elemente desselben stärker verholzt und bedeutend stärker verdickt, zum Teil fast bis zum Schwinden der Zelllumina. Die Markstrahlen (Taf. II, Fig. 4, st) sind meist einreihig und bestehen aus stark verdickten, reichlich getüpfelten Zellen, die zum grossen Teil in der Richtung der Längsachse des Organs länger gestreckt sind als in der Richtung des Radius. Während im Stengel die Markkrone (Taf. II, Fig. 1, k) sich sowohl vom Holzkörper, als auch vom centralen Parenchym (Taf. II, Fig. 1, mp) scharf abgrenzt, ist sie beim Stachel wenig deutlich. Das centrale Markparenchym des Stengels besteht nämlich aus zartwandigen, meist isodiametrischen Zellen (Taf. I, Fig. 3, m), während es im Stachel aus dickwandigen, mehr englumigen, zum Teil in der Richtung der Längsachse gestreckten Zellen (Taf. I, Fig. 4, m) besteht, die denen der Markkrone (Taf. I, Fig. 4, k) sehr ähnlich sind, sodass beide fast unmerklich ineinander übergehen. Abweichend vom Holzkörper des Stengels enthält derjenige des Stachels ausser Tracheiden und Holzparenchym auch eine grosse Menge typischer Libriformzellen, wie sich durch Macerationsversuche leicht feststellen lässt. Die primären Leitbündelgruppen (Taf. I, Fig. 4, pt) enthalten durchweg Tracheiden. Während der Stengel eine grössere Anzahl weitlumiger secundärer Gefässe (Taf. I, Fig. 3, g) besitzt, fehlen solche im Stachel vollständig; statt ihrer sind nur englumige Tracheiden (Taf. I, Fig. 4, t) vorhanden.

b) In mittlerer Höhe ändert sich der oben beschriebene Bau etwa folgendermassen: Die Rinde ist verhältnismässig weniger mächtig, die subepidermalen Kollenchymzellen sind meist englumiger und in der Richtung des Radius plattgedrückt. Die im chlorophyllführenden Rindenparenchym enthaltenen luftführenden Intercellularräume sind bedeutend kleiner als nahe der Basis und verschwinden weiter nach

der Spitze hin vollständig. Die Sklerenchymfasern vermehren sich an Zahl und vereinigen sich zu kleinen Gruppen. Der Siebteil ist bedeutend reducirt. Der Holzkörper ist verhältnismässig mächtiger. Die Zellen des Markparenchyms sind dickwandiger und stärker verholzt.

c) Nach der Stachelspitze hin sind sämtliche Gewebelemente mehr in der Richtung der Achse gestreckt. Die Zahl der Rindenschichten ist noch geringer; die Rindenzellen sind meist chlorophyllfrei, aber zum Teil mit braunem gummiähnlichen Inhalt erfüllt. Die Sklerenchymgruppen sind verhältnismässig grösser. Der Siebteil reducirt sich auf eine sehr schmale, durch Braunfärbung sich abhebende Zone. Die Zellen des Markes (Taf. II, Fig. 4, mp) sind stärker verholzt und fast ebenso stark verdickt wie die angrenzenden Holzzellen. Die primären Tracheiden lassen sich bis nahe zur Spitze verfolgen und sind mit braunem gummiähnlichen Inhalt erfüllt.

Secundäres Dickenwachstum findet nicht statt, obwohl die Stacheln erst am Ende der 2. Vegetationsperiode, zum Teil sogar noch später, vertrocknen.

Die andern untersuchten *Crataegus*-arten: *C. Crus galli*, *C. Oxycantha*, *C. monogyna*, *C. sanguinea*, *C. tomentosa* verhalten sich im wesentlichen ebenso wie *C. coccinea*.

Injectionsversuche.

1. Um noch auf andere Weise als durch die oben erwähnten Macerationsversuche festzustellen, ob dem geringeren Leitungsbedürfnis entsprechend der Stachel überhaupt keine Gefässe, sondern statt ihrer nur Tracheiden besitzt, wurde versucht einen Stachel von *Crataegus coccinea* mit einer wässrigen Emulsion von chinesischer Tusche zu injiciren, die vorher filtrirt worden war, also nur mikroskopisch-kleine Kohleteilchen enthielt. Der Stachel, welcher nach dem Abschneiden der Spitze noch 1,5 cm lang war, wurde zu diesem Zweck mit einer langen Glasröhre luftdicht verbunden, und in letztere eine 250 cm hohe Säule von Tusche-Emulsion aufgefüllt. Als der Versuch nach 4—5 Tagen beendet wurde, zeigte es sich, dass nur die durch den Schnitt getroffenen Zellen mit feinsten Kohleteilchen erfüllt waren; in allen nicht an die Schnittfläche grenzenden Tracheiden war keine Spur von Tusche zu erkennen.

2. Mit dem 2,5 cm langen gleichalten Stengelstück, an welchem der Stachel gesessen hatte, wurde gleichzeitig derselbe Versuch begonnen. Schon nach kurzer Zeit traten an dem freien Ende des Stengels einzelne Tropfen aus, und nach 2—3 Tagen ergab die mikroskopische Untersuchung, dass in der ganzen Länge des Stengelstückes die Lumina der Gefässe und vor allem die Tüpfelräume mehr oder minder mit feinsten Kohleteilchen erfüllt waren.

α) *Prunus spinosa*.

Während bei *Crataegus* nur an der Stachelspitze Blattrudimente vorhanden sind, die überdies sehr früh abfallen, ist der Stachel von *Prunus* fast in seiner ganzen Länge mit Knospen besetzt, deren Blätter meist zu voller Entfaltung gelangen.

a) Stachelbasis: In seinem unteren Teil zeigt der Stachel folgende Abweichungen vom Stengel: Die an die subepidermale Korklage grenzenden, chlorophyllführenden Kollenchymzellen sind etwas dickwandiger. Auch hier zeigt sich, dass die den Gefässbündeln zugehörigen Sklerenchymgruppen kleiner sind, und in ihren Zellen die Verholungsreaction weniger intensiv auftritt als beim Stengel. Der Siebteil ist nur unwesentlich kleiner. Der Holzkörper ist zwar nicht auffallend mächtiger entwickelt, aber die einzelnen Zellen haben viel stärkere, zum Teil fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickte Membranen. Während im Stengel das Librifibrillennetz im Vergleich zur Gesamtmasse der übrigen Holzelemente zurücktritt, bildet es im Stachel die überwiegende Masse des Holzkörpers. Ausserdem besitzt der Stengel eine grössere Anzahl weitlumiger secundärer Gefässe, während sich im Stachel sowohl in den primären Gruppen als auch im ganzen übrigen Holzkörper nur englumige Tracheiden finden. Die Membranen der Markzellen sind im Stachel stärker verholzt und stärker verdickt.

b) Nach der Spitze hin werden die Rindenzellen allmählich chlorophyllärmer und sind zum Teil mit braunem gummiähnlichen Inhalt erfüllt.

Die Sklerenchymgruppen sind bedeutend grösser und schliessen sich stellenweise lückenlos aneinander. Der Siebteil ist verhältnismässig kleiner, sämtliche Gewebelemente sind mehr langgestreckt. Die Zellen des Markes sind dickwandiger und nahe an der Spitze von den angrenzenden Holzzellen kaum zu unterscheiden. Die primären Tracheiden lassen sich fast bis zur Spitze verfolgen.

Die oben beschriebenen Abweichungen finden sich am schärfsten ausgeprägt bei denjenigen stacheligen Sprossen, welche bereits am Schluss der ersten Vegetationsperiode vertrocknen. Diejenigen, welche erst am Ende der 2. oder 3. Vegetationsperiode vertrocknen, zeigen in ihrem anatomischen Bau allmähliche Uebergänge zu normalen Stengelteilen. Sie verzweigen sich in vielen Fällen und zeigen im unteren Teile Jahresringbildung; ihre Internodien sind jedoch kürzer als die der übrigen Zweige, die Zuwachszone ist nur schmal, und Frühjahrs- und Herbstholz sind kaum von einander zu unterscheiden.

γ) *Cydonia japonica*.

a) Stachelbasis: Das Periderm besitzt meist 1—2 Schichten mehr als beim Stengel; auch die Zahl der an dasselbe sich schliessenden, chlorophyllführenden, kollenchymatischen Schichten ist um 1 bis 2

grösser. Das unverdickte innere Rindenparenchym besitzt ähnliche luftthaltige Intercellularräume wie die entsprechenden Schichten im Stengel. Sowohl die Zahl der verholzten Sklerenchymgruppen als die Zahl der sie zusammensetzenden Elemente ist bedeutend geringer als im Stengel, wo jeder primären Gefässgruppe eine Sklerenchymgruppe zugehört, während die mechanischen Gruppen des Stachels anscheinend regellos auftreten. Letztere bestehen überdies nur aus langgestreckten, spärlich getüpfelten Faserzellen (Stereiden), während im Stengel auch Gruppen stark getüpfelter, nahezu isodiametrischer Sklerenchymzellen (Sklereiden) vorkommen. Letztere füllen meist die zwischen den grösseren Stereidengruppen vorhandenen Lücken aus, wogegen beim Stachel diese Lücken stets mit Rindenparenchym erfüllt sind. Der Siebteil ist schwächer entwickelt. Die Mächtigkeit des Holzkörpers beträgt hier wie im Stengel etwa $\frac{1}{3}$ des Radius, aber die Holzreaction tritt schneller und intensiver ein, was auf einen stärkeren Grad von Verholzung hinweist. Die Menge der Libri-formzellen ist im Stachel verhältnismässig grösser als im Stengel. Während letzterer eine grössere Anzahl weitlumiger secundärer Gefässe besitzt, finden sich im Stachel, sowohl in den primären Leitbündeln als auch im ganzen übrigen Holzkörper, nur englumige Tracheiden.

Die Markstrahlen sind etwas weniger zahlreich. Das centrale Markparenchym ist mit Chlorophyll und Stärke erfüllt, im Stengel dagegen fast oder auch ganz inhaltslos.

b) Nach der Stachelspitze hin ändert sich dieser Bau ähnlich wie in den oben beschriebenen Fällen. Sämtliche Gewebelemente sind mehr langgestreckt. Die Mächtigkeit des Holzkörpers wächst bis auf die Hälfte des Radius; die einzelnen Holz- und Markzellen werden dickwandiger und englumiger; Mark- und Rindenzellen sind zum Teil mit braunem Inhalt erfüllt, ebenso die primären Tracheiden, die sich bis nahe zur Spitze verfolgen lassen.

Obwohl die Stacheln erst gegen Ende des 2. Jahres oder noch später vertrocknen, unterbleibt bei ihnen das secundäre Dickenwachstum.

Der Regel nach entstehen die Stacheln als Sprosse 2. Ordnung an den normalen Jahrestrieben; jedoch bei solchen Exemplaren, die zu Hecken verwendet und daher stark beschnitten werden, entwickeln sich die von vornherein als Stacheln angelegten Sprosse zu beblättern Trieben, denen die nunmehr sich entwickelnden Stacheln als Sprosse 3. Ordnung ansitzen. Die Stachelnatur jener beblätternen Sprosse lässt sich aber unzweifelhaft aus ihrem anatomischen Bau erkennen, welcher mit demjenigen der echten Stacheln fast vollständig übereinstimmt.

δ) *Mespilus germanica*.

a) Stachelbasis: Abweichend vom Stengel finden sich hier unter der Epidermis eine wechselnde Zahl sehr plattgedrückter Korksichten. In der Rinde zeigen sich ähnliche grosse lufthaltige Inter-cellullarräume wie im Stengel. Die an dieselben aussen angrenzenden Parenchymzellen sind jedoch beim Stachel in geringem Grade verholzt. Die Sklerenchymgruppen sind verhältnismässig viel kleiner als beim Stengel und bestehen oft nur aus 2 Zellen. Die zwischen den Sklerenchymgruppen befindlichen, entsprechend grösseren Lücken sind mit Rindenparenchym erfüllt. Diesen Lücken ist jedoch zum Unterschied vom Stengel nach dem Centrum hin kein zweiter Ring von Bastgruppen vorgelagert.

Der Siebteil ist bedeutend schmaler. Der Holzkörper beträgt hier zwar auch etwa $\frac{1}{3}$ des Radius, aber die Zellmembranen sind viel stärker, oft bis zum Verschwinden des Lumens verdickt. Die Zahl der Markstrahlen ist geringer. Die Zellen des centralen Markparenchyms sind bedeutend dickwandiger und stärker verholzt als im Stengel. Secundäre Gefässe werden im Stachel nicht gebildet; sowohl die primären Leitbündel als auch der ganze übrige Holzkörper enthalten nur englumige Tracheiden.

b) Nach der Spitze hin werden die subepidermalen Korksichten weniger zahlreich und verschwinden zuletzt vollständig. Im übrigen ändert sich der oben beschriebene Bau in ganz ähnlicher Weise wie bei *Crataegus*. Die Stacheln vertrocknen zwar meistens erst gegen Ende der 2. Vegetationsperiode, jedoch findet kein secundäres Dickenwachstum statt.

Injectionsversuche.

Mit *Mespilus* wurden die an *Crataegus* vorgenommenen oben beschriebenen Injectionsversuche wiederholt.

1. Ein nach Abschneiden der Spitze noch 1,25 cm langer Stachel wurde ebenfalls dem Druck einer 250 cm hohen Säule von wässriger Tusche-Emulsion ausgesetzt. Auch hier zeigte es sich, dass die Tuschepartikelchen nur eine ganz minimale Strecke weit in den Stachel eindringen, dass nur die vom Schnitt getroffenen Zellen sich mit Kohleteilchen füllten. Somit wurde auch hier nachgewiesen, dass Gefässe im Stachel nicht vorhanden sind.

2. Mit dem gleichalten 2,5 cm langen Stengelstück wurde gleichzeitig derselbe Versuch begonnen. Nach 2—3 Tagen waren die Lumina sämtlicher Gefässe und besonders die Tüpfelräume mehr oder minder mit Kohleteilchen erfüllt.

ε) *Pirus communis* var. *Achras* Gaertner.

Am normalen Jahrestriebe entwickeln sich ganz kurze Seitensprosse, welche Büschel von Blättern tragen. Ausser diesen kurz

bleibenden Sprossen finden sich stellenweise schnell wachsende Seitentriebe, deren Spitze verdornt, und welche bis nahe zur Spitze mit einzelnen vollkommen entwickelten Blättern besetzt sind. Secundäre Gefässe fehlen diesen verdornten Trieben vollständig; im übrigen zeigen sie nahe der Ansatzstelle keine wesentlichen Abweichungen vom Bau des normalen Stengels. Jedoch in mittlerer Höhe ist der Siebteil verhältnismässig schmaler, der Holzkörper dagegen mächtiger. Die Membranen der Zellen des centralen Markes sind stärker verdickt und stärker verholzt.

Nach der Spitze hin tritt der Stachelcharakter noch deutlicher hervor. Die Mächtigkeit des Holzkörpers beträgt etwa $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ des Radius, während sie im normalen Stengel nur $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{4}$ beträgt; der Siebteil ist noch mehr reducirt; die Zellen des Markparenchyms sind noch dickwandiger und ebenso wie alle übrigen Gewebelemente mehr in der Richtung der Längsachse gestreckt.

Ein Teil der Stacheln beginnt am Ende des 2. Jahres zu vertrocknen, zeigt aber vorher keine anatomischen Veränderungen. Andere dagegen werden in der 2. Vegetationsperiode den normalen Sprossen äusserlich dadurch ähnlich, dass sie wie im 1. Jahre Blätter tragen; doch wachsen sie nicht in die Länge und lassen die oben beschriebenen Abweichungen vom anatomischen Bau des Stengels noch deutlicher hervortreten. Im 1. Jahre werden keine secundären Gefässe gebildet, jedoch entwickelt sich im 2. Jahre ein partieller Jahresring, welcher etwa $\frac{1}{3}$ der Peripherie des im 1. Jahre gebildeten Holzkörpers umgibt. Diese Verdickungszone windet sich, der Spirale der ansitzenden Blätter folgend, im Stachel in die Höhe; sie enthält weitungige Gefässe und dient den neugebildeten Blättern jedenfalls als Zuleitungsbahn, da sie nur bis zu dem der Spitze zunächst stehenden Blatte reicht. Oberhalb dieses letzten Blattes bleibt der anatomische Bau unverändert.

2. *Ononis spinosa.*

Bei den in Stacheln auslaufenden beblätterten Sprossen kommt ein eigentlicher Stachelcharakter erst oberhalb der letzten Blätter zur Ausbildung; an der Abzweigungsstelle weicht ihr anatomischer Bau kaum von dem der übrigen Stengelteile ab. Jedoch in einiger Entfernung von der Spitze rücken die Sklerenchymbündel näher an einander und verschmelzen zum Teil zu grösseren Gruppen. Der Siebteil ist verhältnismässig schwach entwickelt. Sämtliche Gewebelemente sind mehr langgestreckt. Die Zellen des Holzes und des centralen Markparenchyms sind dickwandiger und englumiger. Die Anzahl der Gefässe ist verhältnismässig gering. Abgesehen von der Epidermis und 1—2 Rindenparenchymschichten, die unverholzt bleiben, besteht die äusserste Spitze aus stark entwickelten Sklerenchym-

bündeln, dem die Hauptmasse des Gewebes bildenden Holzkörper und langgestreckten, dickwandigen, stark verholzten Markzellen.

3. *Lycium barbarum*.

a) Bereits an der Basis weicht der Bau des Stachels in mancher Beziehung von dem des Stengels ab. Die Rinde gleicht im wesentlichen der des Stengels, auch der Siebteil ist nicht merklich reducirt; die Mächtigkeit des Holzkörpers dagegen beträgt $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ des Radius, während sie beim Stengel etwa $\frac{1}{4}$ des Radius beträgt. Ausserdem sind die Holzelemente beim Stachel dickwandiger, englumiger und stärker verholzt. Die Markstrahlen sind weniger zahlreich. Die Zellen des Markparenchyms sind dickwandiger und mehr langgestreckt als im Stengel. Während im Holzkörper des letzteren eine grössere Anzahl weitleumiger secundärer Gefässe, isolirt oder zu kleinen Gruppen vereinigt, vorkommen, fehlen dem Stachel secundäre Gefässe vollständig; sowohl in den primären Leitbündeln als auch im ganzen übrigen Holzkörper finden sich nur Tracheiden.

b) In einiger Entfernung von der Basis ändert sich der oben beschriebene Bau allmählich in folgender Weise: Sowohl die äusseren prosenchymatischen Rindenschichten als auch die nach innen sich anschliessenden Korklamellen nehmen an Zahl ab. Die prosenchymatischen Zellen sind überdies englumiger und zum Teil collabirt. Der äussere Siebteil und auch die für die Solanaceen charakteristischen marktständigen Phloëmgruppen sind merklich kleiner. Der Holzkörper nimmt an Mächtigkeit zu; die Holzzellen sind englumiger und dickwandiger. Im Markparenchym treten einzelne verholzte und stark verdickte Zellen auf.

c) Nach der Spitze hin werden sämtliche Gewebelemente mehr langgestreckt. Die Zahl der Rindenschichten vermindert sich stetig; die einzelnen Rindenzellen werden englumiger, chlorophyllärmer und nehmen ein mehr gleichförmiges Aussehen an. Sowohl der äussere Siebteil als auch die marktständigen Gruppen nehmen an Umfang ab, während der Holzkörper sich allmählich vergrössert. Im Markparenchym treten die obenerwähnten, dickwandigen und verholzten Zellen in immer grösserer Menge auf und verdrängen schliesslich das unverholzte übrige Markgewebe und die inneren Phloëmgruppen vollständig. Der äussere Phloënteil bleibt noch als eine sehr schmale, durch Braunfärbung sich abhebende Zone kenntlich. Nahe der Spitze gehen Holz und Mark fast unmerklich in einander über; die Grenze beider wird nur noch durch die bis nahe zur Spitze reichenden primären Tracheidengruppen angedeutet.

Werden *Lycium*-Sträucher stark beschnitten, so entwickeln sich ausser den oben beschriebenen Stacheln, welche bereits am Ende des

1. Jahres vertrocknen, auch solche, die vereinzelte Blätter tragen, meist länger werden, im 2. Jahre wiederum Blätter bilden und dann erst vertrocknen. Letztere Art von Stacheln zeigen in ihrem anatomischen Bau eine Annäherung an normale Stengelteile. Im 2. Jahre entwickeln sie einen schmalen Jahresring, der vereinzelte Gefässe enthält.

4. Rhamnaceen.

α) *Rhamnus cathartica*

weicht von den übrigen untersuchten Pflanzenspecies insofern ab, als hier die Stacheln nicht streng isolirte Gebilde sind; daher treten die eigentlichen Stachelcharaktere nicht so scharf hervor wie in den oben beschriebenen Fällen.

Gegen Ende der Vegetationsperiode verdornt in der Regel die Spitze des Hauptsprosses, zuweilen auch die der Seitensprosse. Vom Bau der übrigen Stengelteile unterscheidet sich der jener Stacheln durch stärkere Verdickung und Verholzung der Zellen im Holz und Mark. Die Elemente der Rinde sind zum Teil mit braunem gummiihnlichem Inhalt erfüllt. Grössere Intercellularräume wie in der Rinde des normalen Stengels fehlen fast gänzlich. Secundäre Gefässe sind zwar auch vorhanden, aber nur in sehr geringer Anzahl; die primären Leitbündel lassen sich bis nahe zur Stachelspitze erkennen.

In der 2. Vegetationsperiode dehnt sich die Braunfärbung der Rinde und des Siebteils von der Spitze ab allmählich auf das ganze Sprossende aus bis zur Ansatzstelle des letzten Seitensprosses. Bis dahin vertrocknet auch das ganze Gebilde am Schluss des 2. Jahres. Secundäres Dickenwachstum tritt im 2. Jahre nicht ein; auch Blätter werden nicht gebildet.

R. Frangula verhält sich in allen wesentlichen Punkten ebenso wie *R. cathartica*.

β) *Colletia cruciata*.

Auch bei *Colletia* sind die Stacheln von den normalen Stengelteilen nicht so scharf unterschieden wie in den übrigen Fällen; hier kann eigentlich die ganze Pflanze als verzweigter Stachel aufgefasst werden. Besonders deutlich tritt dies hervor bei älteren Sprossen von *C. cruciata* und *C. tinctoria*. Hier sind die Internodien vielfach so kurz, dass die kreuzweise über einander stehenden Stachelpaare fast an einander stossen. Es kann daher nicht auffallen, dass so bedeutende Unterschiede zwischen Stengel und Stachel, wie sie bei den früheren Gattungen constatirt wurden, hier nicht vorhanden sind. Dazu kommt noch, dass, wie Schube¹⁾ gezeigt hat, sämtliche grünen

¹⁾ Theodor Schube: Beiträge zur Kenntniss der Anatomie blattarmer Pflanzen, mit besonderer Berücksichtigung der Genisteen. Breslau 1885.

Stengelteile wegen der geringen Grösse und des frühen Abfallens der Laubblätter in hervorragender Weise der Assimilation dienen.

Der Bau der jüngeren gerundeten Stengelteile stimmt im wesentlichen mit demjenigen von *C. ferox*, wie ihn Schube¹⁾ angiebt, überein. Jedoch die in eine stechende Spitze auslaufenden Zweige (Stacheln) zeigen folgendes Verhalten: Nahe der Basis sind die Sklerenchymgruppen verhältnismässig kleiner als im gleichalten Stengel. Die Mächtigkeit des Holzkörpers beträgt $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ des Radius, beim Stengel dagegen $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$. Nach der Spitze hin werden die Sklerenchymgruppen verhältnismässig grösser. Die Mächtigkeit des Holzkörpers steigt bis auf $\frac{1}{2}$ des Radius; die einzelnen Holzzellen sind dickwandiger und englumiger. Die Markstrahlen sind weniger zahlreich. Das centrale Mark nimmt, der grösseren Mächtigkeit des Holzkörpers entsprechend, an Umfang ab, jedoch sind die Markelemente dickwandiger und stärker verholzt. Abweichend von den übrigen Kaulomstacheln zeigen die verdornen Zweige von *Colletia* noch mehrere Jahre lang Dickenwachstum. Wegen ihres hervorragenden Anteils an der Assimilationsthätigkeit sind sie für das Leben der Mutterpflanze von grösserer Bedeutung als die für die Assimilation unwesentlichen übrigen Kaulomstacheln. Bei den von Schube nicht berücksichtigten platten Stacheln sind die Unterschiede vom gleichalten Stengel noch schärfer ausgeprägt. Die flachen Stacheln zeigen ebenfalls Dickenwachstum, vertrocknen aber nach einigen Jahren und werden dann abgeworfen.

C. tinctoria verhält sich in allen wesentlichen Punkten ebenso wie *C. cruciata*.

Rauter (a. a. O.) hat bereits an zahlreichen Trichomen beobachtet, dass in späteren Altersstadien das Längenwachstum vorwiegend intercalär nahe der Basis stattfindet. Ein ähnliches Verhalten hat Verf. auch an den von ihm untersuchten Stacheln beobachtet. Besonders deutlich tritt dies bei den *Colletia*-Arten (namentlich *C. cruciata* und

¹⁾ Schube giebt zwar im Text (S. 9) beim Bau von *C. ferox* nach Beschreibung der chlorophyllführenden Rindenschichten richtig an: „Weiter nach innen liegt eine meist einzellige Schicht aus dünnwandigen, isodiametrischen Zellen und unter dieser in der gewöhnlichen Folge Sklerenchym, Weichbast, Cambium, Holzteil und Mark.“ Die Abbildung der Rinde von *C. ferox* (Taf. I, Fig. 1) jedoch entspricht dieser Beschreibung nicht, da die „einzellige, aus dünnwandigen isodiametrischen Zellen bestehende Schicht“ innerhalb des Sklerenchymringes gezeichnet ist, während sie nach der Beschreibung ausserhalb sein soll. Wahrscheinlich hat Schube seine Zeichnung nach jungem Material angefertigt (wo in der That die Sklerenchymgruppen nach aussen unmittelbar an chlorophyllführendes Gewebe grenzen), während ihm bei der Beschreibung älteres Material vorlag (wo sich zwischen das chlorophyllführende Gewebe und die Sklerenchymgruppen 1—2 Schichten chlorophyllfreien, dünnwandigen Parenchyms einschleiben).

C. tinctoria) hervor; hier wandelt sich der in voller Entwicklung begriffene Vegetationspunkt in eine schlanke stachelige Spitze um, die sehr früh in den Dauerzustand übergeht, während der kleine Gewebshöcker, welchem sie aufsitzt, noch in meristematischem Zustande verbleibt. Das weitere Wachstum geschieht intercalar nahe der Basis, indem der kleine Meristemhöcker um das mehr als Hundertfache seines Volumens sich vergrößernd zum fertigen Stachel heranwächst.

B. Kaulomstacheln aus überzähligen Achselknospen.

Gleditschia triacanthos.

a) Nahe der Basis zeigen sich bereits bedeutende Abweichungen vom Bau des Stengels. Bei letzterem folgt auf die nach aussen stark verdickte Epidermis eine einfache Schicht früh verholzender parenchymatischer Zellen, denen sich eine 4—7-schichtige Korklage anschliesst; an diese grenzt nach innen chlorophyllführendes Parenchym. Beim Stachel sind nicht blos die Aussenwände, sondern meist auch die Radialwände der Epidermiszellen stark verdickt. An die Epidermis schliessen sich hier 2—3 Schichten früh verholzender Kollenchymzellen mit spärlichem Chlorophyllgehalt. Eine Korkzone ist im Stachel nicht vorhanden; an das Kollenchym schliesst sich hier unmittelbar eine Zone chlorophyllführenden Parenchyms, welche aber nur halb so mächtig ist als beim Stengel. Letzterer besitzt einen stark entwickelten mechanischen Ring. Den Gefässbündeln entsprechen regelmässig angeordnete Gruppen von stark verdickten, verholzten Faserzellen (Stereiden), die zum Teil durch Rindenstrahlen getrennt, zum Teil durch kleine Gruppen reichlich getüpfelter, stark verdickter parenchymatischer Zellen (Sklereiden) verbunden sind. Im Stachel dagegen sind die Sklerenchymgruppen meist bis auf wenige Zellen reducirt und meist von Rindenparenchym oder Rindenstrahlen durchbrochen, nicht durch Sklereidengruppen verbunden. Der Siebteil ist verhältnismässig viel kleiner als der des Stengels, der Holzkörper dagegen bedeutend grösser; letzterer beträgt beim Stachel meist $\frac{1}{2}$ des Radius, während er beim Stengel höchstens $\frac{1}{3}$, meist aber nur $\frac{1}{4}$ beträgt. Im Stengel finden sich eine grössere Anzahl secundärer Gefässe, isolirt oder zu kleinen Gruppen vereinigt, im Stachel dagegen werden keine secundären Gefässe angelegt; sowohl die primären Leitbündel, als auch der ganze übrige Holzkörper enthalten nur englumige Tracheiden. Holzparenchym findet sich beim Stachel nicht inmitten des Holzkörpers, sondern nur in geringer Menge in der Markkrone. Im Stengel sind die Markstrahlen ein- bis zweireihig, im Stachel fast nur einreihig und an Zahl etwas geringer. Das centrale Mark ist nicht wesentlich von dem des Stengels verschieden.

b) In mittlerer Höhe ändert sich der oben beschriebene Bau des Stachels allmählich in folgender Weise: Das chlorophyllführende Rinden-

parenchym nimmt an Mächtigkeit ab; die Zellen desselben sind chlorophyllärmer. Die Sklerenchymgruppen sind verhältnismässig grösser; die einzelnen Elemente derselben sind dickwandiger und stärker verholzt. Der Siebteil nimmt an Breite ab. Der Holzkörper ist bedeutend mächtiger; die einzelnen Zellen desselben sind englumiger und dickwandiger. Während nämlich im Stengel das Libriform im Vergleich zu der Gesamtmasse der Holzelemente zurücktritt, bilden die Libriformzellen im Stachel die überwiegende Masse des Holzkörpers, wie sich leicht durch Macerationsversuche feststellen lässt. Ausserdem ist die Anzahl der Markstrahlen geringer. Die Zellen des centralen Markparenchyms sind englumiger, dickwandiger, stärker verholzt und mehr in der Richtung der Längsachse gestreckt.

c) Nach der Spitze hin sind sämtliche Gewebeelemente mehr in der Richtung der Längsachse gestreckt. Die Zone des chlorophyllführenden Rindenparenchyms wird allmählich schmaler und verschwindet weiter nach oben vollständig, sodass die subepidermalen Kollenchymschichten unmittelbar an die Sklerenchymgruppen grenzen. Der Siebteil reducirt sich auf kleine, durch Braunfärbung sich abhebende Gruppen, sodass die Sklerenchymbündel stellenweise mit dem Holzkörper in unmittelbare Berührung treten. Die Zahl der Markstrahlen vermindert sich stetig; die Zellen derselben sind auch vorwiegend in der Richtung der Längsachse gestreckt, stark verdickt und den angrenzenden Holzzellen ähnlich. In gleicher Weise sind die centralen Markzellen mehr langgestreckt, dickwandiger und englumiger, sodass Holz und Mark fast unmerklich in einander übergehen. Die primären Tracheiden füllen sich mehr und mehr mit braunem gummiähnlichen Inhalt und reichen bis nahe zur Spitze.

Bereits mit dem Ende der 1. Vegetationsperiode erlangen die Stacheln ihre definitive Ausbildung; sie vertrocknen dann, bleiben aber noch einige Jahre an der Mutterpflanze haften.

Ausser den oben beschriebenen, als Achselsprosse entstehenden Stacheln bilden sich alljährlich im Frühjahr auch Stacheln als Adventivsprosse am unteren Teil des Stammes. Dieselben sind meist mehrfach verzweigt, haben wesentlich den gleichen Bau wie die an den Zweigen sitzenden, sind aber in der Regel bedeutend grösser. Sie vertrocknen ebenfalls meist am Ende der 1. Vegetationsperiode und bleiben dann noch einige Jahre stehen.

Injectionsversuche.

Auch mit *Gleditschia* wurden Injectionsversuche mittels wässriger Emulsion von chinesischer Tusche in der oben beschriebenen Weise vorgenommen. Hier zeigte es sich ebenfalls, dass Tusche-partikelchen nur in die vom Schnitt getroffenen Zellen des Stachels

eindringen, dass also Gefässe vollständig fehlten, wogegen im gleichalten Stengel die Lumina sämtlicher Gefässe und vor allem die Tüpfelräume mehr oder minder von feinsten Kohleteilchen erfüllt waren.

C. Uebergänge zu den Phylломstacheln.

Ruscus aculeatus

bildet in mancher Beziehung einen Uebergang zu den Phylломstacheln; denn einerseits sind die in stechende Spitzen auslaufenden Achsenorgane (Cladodien) blattartig verbreitert, und andererseits kommt die Bildung dieser Stacheln in ähnlicher Weise zu Stande wie bei den unten zu beschreibenden stacheligen Blattzähnen.

In der Nähe der Spitze nimmt der senkrechte Durchmesser der Cladodien ein wenig zu, sodass deren Querschnitt elliptisch wird. An dieser Stelle vereinigt sich das an den Rändern der scheinbaren Lamina entlang laufende Gefässbündel mit dem axilen Hauptstrang, während das zwischen den Gefässbündeln befindliche chlorophyllführende Parenchym verdrängt wird. Die stechende Spitze wird ausschliesslich von den die Gefässbündel umhüllenden, stark verholzten und fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickten Sklerenchymfasern gebildet. Die Gefässe lassen sich nur eine kleine Strecke weit in den gebräunten Stachel hinein verfolgen.

III. Phylломstacheln.

A. Blattstacheln im engeren Sinne.

1. *Citrus decumana*.

(Taf. II, Fig. 5, 6, 7.)

Die Stacheln der Aurantien sind nicht, wie früher allgemein angenommen wurde, Kaulomgebilde, sondern haben den morphologischen Wert von Phyllogen. Urban¹⁾ wies zuerst nach, dass die Stacheln bei allen Aurantien durch Umwandlung eines der beiden (oder der zwei) untersten Blätter des primären Achselsprosses entstehen. Verfasser untersuchte *C. decumana* und *C. Aurantium* (welche beiden von Urban nicht erwähnt werden) und hat auch hier die von letzterem gemachten Beobachtungen bestätigt. Aber nicht blos aus der Entwicklungsgeschichte und den äusseren Stellungsverhältnissen, sondern auch aus dem anatomischen Bau lässt sich die Phyllognatur der fraglichen Gebilde unzweifelhaft erkennen, wenn man den Bau des mit dem Stachel gleichalten Stengels und den der Kaulomstacheln vergleichend in Betracht zieht.

a) Nahe der Basis ist der Bau des Stachels folgender: Die Epidermis besitzt eine ziemlich grosse Anzahl von Spaltöffnungen;

¹⁾ Urban, I.: Ueber die morphologische Bedeutung der Stacheln der Aurantien. — Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. I.

die Membranen der Epidermiszellen sind nach aussen stark verdickt und mit nach innen vorspringenden Leisten versehen. Das chlorophyllführende Rindenparenchym (Taf. II, Fig. 6, rp) ist im Vergleich mit dem des Stengels (Taf. II, Fig. 5, rp) verhältnismässig mindestens doppelt so mächtig. Die an dasselbe sich schliessenden Gruppen verholzter Sklerenchymfasern (Taf. II, Fig. 6, sc) sind verhältnismässig etwa ebenso gross wie die des Stengels (Taf. II, Fig. 5, sc). Die Mächtigkeit des Holzkörpers (Taf. II, Fig. 6, h) beträgt etwa nur $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ des Radius, während sie im Stengel (Taf. II, Fig. 5, h) $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ beträgt. Während der Holzkörper des Stengels eine grosse Anzahl weitlumiger secundärer Gefässe enthält, werden im Stachel nur wenige englumige secundäre Gefässe gebildet; die secundären Gefässe sind im Stachel meist durch Tracheiden ersetzt. Das centrale Mark besteht aus früh verholzenden, reichlich getüpfelten Parenchymzellen. Die ziemlich zahlreichen Markstrahlen sind meist einreihig. Zum Unterschied vom Stengel sind die Zellen derselben in der Richtung der Längsachse meist doppelt so lang als in der Richtung des Radius, was darauf deutet, dass die Markstrahlen in Anbetracht der geringen Menge der secundären Gefässe auch in hervorragendem Masse zur Stoffleitung in der Richtung der Stachelachse dienen.

b) In mittlerer Höhe ändert sich der beschriebene Bau in ähnlicher Weise wie bei den Kaulomstacheln. Auch hier tritt nach der Spitze hin die Anpassung an die mechanische Function immer mehr zu Tage, indem die mechanisch wirksamen Gewebe an Masse überwiegen, und die einzelnen Zellen derselben englumiger, dickwandiger und stärker verholzt sind.

Trotz gewisser äusserlicher Aehnlichkeiten ergeben sich bei näherer Betrachtung doch eine Reihe von Unterschieden vom Bau der Kaulomstacheln. Während bei letzteren das chlorophyllführende Rindenparenchym durchweg weniger entwickelt ist als im zugehörigen Stengel, ist es bei *Citrus* verhältnismässig doppelt so mächtig, eine Thatsache, die mit Rücksicht auf die grosse Zahl der Spaltöffnungen darauf deutet, dass der Stachel hier in ausgiebiger Weise der Assimilation dient. Da ein Mangel an assimilirenden Blattflächen wie bei den Colletien hier nicht vorhanden ist, und die Kaulomstacheln (mit Ausnahme von *Colletia*) keine Spaltöffnungen besitzen, so darf die Teilnahme an der Assimilationsthätigkeit wohl als mit der ursprünglichen Phylloknatur des Stachels in Zusammenhang stehend betrachtet werden, zumal derselbe ähnlich wie die Blätter von *Citrus* und anderen tropischen Pflanzen mehrere Jahre perennirt.

Ein fernerer wesentlicher Unterschied von den Kaulomstacheln besteht darin, dass bei *Citrus* der Holzkörper verhältnismässig viel weniger mächtig ist als beim gleichalten Stengel, während er bei den

Kaulomstacheln mindestens ebenso mächtig, in den meisten Fällen aber bedeutend stärker entwickelt ist als im Stengel. Bei Beschreibung der Kaulomgebilde wurde überdies ausgeführt, dass diejenigen, welche von vornherein als Stacheln angelegt werden, meist am Ende der 1. Vegetationsperiode schon vertrocknen, und dass nur die für die Assimilation wichtigen Colletienstacheln und die an der Spitze verdornten blättertragenden Sprosse secundäres Dickenwachstum zeigen, falls sie auch im 2. Jahre noch Blätter tragen. Bei *Citrus* dagegen zeigt der Stachel mindestens 5 Jahre lang, meistens jedoch noch länger, secundäres Dickenwachstum, wie aus den durch schmale Zonen von Holzparenchym getrennten Jahresringen unzweifelhaft hervorgeht. Auch legen sich die primären Leitbündel des Stachels an die secundären des Stengels, wogegen sonst allgemein auch die primären Gefässgruppen des Stengels mit den primären Leitbündeln des Stachels in unmittelbarem Zusammenhang stehen.

Hiernach dürfen wir wohl mit Recht den *Citrus*stachel als ein auf die Mittelrippe oder auf den Blattstiel reducirtes Blatt auffassen; auch hier lässt sich wie in den früheren Fällen der morphologische Wert des Gebildes noch aus dem anatomischen Bau erkennen.

C. Aurantium und *C. Hystrix* zeigen in allen wesentlichen Punkten dasselbe Verhalten wie *C. decumana*.

2. *Berberis vulgaris*.

Die Phyllofnatur der *Berberis*stacheln lässt sich schon daraus erkennen, dass dieselben zuweilen sich in Blätter umwandeln. Künstlich lassen sich diese Metamorphosen leicht dadurch erzeugen, dass *Berberis*sträucher im Frühjahr stark zurückgeschnitten werden. Verfasser untersuchte einige Exemplare, die infolge des Zurückschneidens kräftig ausgetrieben hatten und alle möglichen Mittelglieder zwischen Blatt und Stachel zeigten. In vielen Fällen waren an den für die Stacheln bestimmten Insertionsstellen nur normale Laubblätter ausgebildet worden. Zuweilen zeigten ein oder mehrere, durch geringere Grösse auffallende Blätter verhältnismässig grosse stachelähnliche Zähne. In anderen Fällen waren die Blätter mehr oder minder tief gebuchtet, der Blattrand mit einigen stacheligen Zähnen besetzt, und die die Buchten trennenden Lappen endeten mit deutlichen Stacheln. Eine weitere Annäherung zum Stachel bildeten handförmig gelappte, oft bis zum Grunde geteilte Blätter, deren Segmente ganzrandig waren und verbreiterten Stacheln glichen. Eine weitere Stufe bildeten 3—7-zählige oder unpaarig-gefiederte, blattartig verbreiterte Stacheln u. s. f. bis zu normal entwickelten, vollständig getrennten Stacheln.

Der Mannichfaltigkeit der Gestalt dieser Metamorphosen entspricht auch ihr anatomischer Bau. Die Basis zeigt alle möglichen Mittelstufen zwischen Stachel und normalem Blattstiel; der mittlere

verbreiterte Teil bietet alle Uebergänge von der normalen Spreite zum Stachel dar.

Typischer Stachel.

a) Stachelbasis: Während sich beim Blattstiel an die einschichtige, nach aussen stark verdickte Epidermis¹⁾ eine breite Zone dünnwandigen, chlorophyllreichen Parenchyms anschliesst, finden wir beim Stachel, wo es zweckmässig ist, die biegungsfesten Elemente möglichst nach aussen zu verlegen, eine breite Schicht verdickter und verholzter Prosenchymzellen mit sehr spärlichem Chlorophyllgehalt. Abweichend vom Blattstiel, der von einer grösseren Zahl im Halbkreis angeordneter Gefässbündel durchzogen wird, besitzt der Stachel nur ein kleines centrales Gefässbündel, an welches sich seitlich je eine Gruppe zartwandigen, chlorophyllreichen Parenchyms anschliesst, in dessen Mitte (etwa in den Brennpunkten der Querschnittsellipse) sich ebenfalls je eine sehr kleine Gefässgruppe befindet. Der Blattstiel besitzt auf der Innenseite des von den Leitbündeln gebildeten Halbkreises eine grössere Gruppe sklerenchymatisch verdickter Zellen; beim Stachel fehlen diese, weil die starke subepidermale Prosenchymsschicht jedenfalls schon genügenden mechanischen Schutz für die Gefässe bietet, und weil beim Stachel eine Verlegung der mechanisch wirksamen Gewebe nach der Peripherie zweckmässig ist.

b) In mittlerer Höhe ändert sich der beschriebene Bau allmählich in folgender Weise: Das chlorophyllführende Parenchym nimmt mehr und mehr an Masse ab; die innerhalb der beiden Parenchymgruppen gelegenen Leitbündel nähern sich dem centralen Bündelstrang. Weiter nach oben verschmelzen sie mit letzterem, während das sie umgebende Parenchym allmählich durch das an Masse zunehmende subepidermale Prosenchymgewebe verdrängt wird, dessen Zellen nach der Stachelspitze hin dickwandiger und stärker verholzt sind. Der centrale Gefässstrang endet in einiger Entfernung von der Spitze, sodass letztere fast nur aus langgestreckten, stark verholzten, dickwandigen Prosenchymzellen besteht.

Gegen Ende der 1. Vegetationsperiode vertrocknen die Stacheln zwar und reissen meist in 2 Längsspalten auf, bleiben aber während der 2. Vegetationsperiode noch zum grossen Teil stehen.

1) Bei den typischen Stacheln entbehrt die Epidermis der Spaltöffnungen, jedoch bei den oben beschriebenen Mittelbildungen zwischen Blatt und Stachel findet man, namentlich auf der der Blattunterseite entsprechenden Fläche (wo in manchen Fällen zwischen der Epidermis und dem prosenchymatischen Rindengewebe noch einige mit spärlichen Chlorophyllkörnern versehene Parenchymsschichten sich einschieben), alle möglichen Zwischenstufen zwischen normal entwickelten und verkümmerten Spaltöffnungen, die nur noch durch die Form der wie Schliesszellen gestalteten Epidermiszellen angedeutet sind.

B. Nebenblattstacheln.

1. *Euphorbia splendens*

bietet ein charakteristisches Beispiel für die allen Stacheln eigentümliche Wachstumsweise. Die Stachelspitze vertrocknet hier nicht bloß sehr früh, sondern sie grenzt sich, wenn sie fertig gebildet ist, von der unteren weiter wachsenden Hälfte des Stachels durch eine mehrschichtige Korklamelle ab.

Die Stacheln haben hier den Wert von Nebenblättern und können als auf den Blattstiel oder die Mittelrippe reducierte Blätter angesehen werden. Da aber „normale“ Stipulae im vorliegenden Falle nicht vorhanden sind, so musste als nächstliegendes Vergleichsobject der Stiel der normalen Blätter in Betracht gezogen werden.

a) Der Bau der Stachelbasis ist folgender: An die wenig verdickte Epidermis schliesst sich hier nicht wie im Blattstiel chlorophyllführendes Parenchym, sondern eine aus 4—8 Zellschichten bestehende Korklage. Das übrige Innengewebe besteht aus dünnwandigem, chlorophyllführendem Parenchym; nur im Centrum finden sich 3—4 aus einer geringen Anzahl von Spiralgefässen bestehende Bündel, welche allerdings nur die untere Hälfte des Stachels durchziehen und in der Nähe der oben erwähnten Korklamelle endigen.

b) In einiger Entfernung von der Basis schiebt sich zwischen Epidermis und Korkgewebe eine Schicht dickwandiger, verholzter Prosenchymzellen ein, die zum Teil mit braunem, gerbstoffähnlichem Inhalt erfüllt sind. Das Auftreten dieser stark verdickten Zellen lässt auch hier das Bestreben erkennen, die biegungsfesten Elemente nach aussen zu verlegen. Mit zunehmender Entfernung von der Stachelbasis vermehrt sich sowohl die Zahl dieser subepidermalen Prosenchymsschichten als auch die Zahl der nach innen an sie grenzenden Korksichten. In mittlerer Höhe wölben sich die dem centralen Parenchym zunächst liegenden 6—8 Korksichten nach der Achse des Stachels hin allseitig zusammen und schliessen somit die obere Hälfte vollständig von der unteren ab. Oberhalb dieser Querwand ändert sich der Bau allmählich in der Weise, dass die subepidermalen Prosenchymsschichten nach der Spitze hin an Zahl zunehmen und das Korkgewebe vollständig, das centrale Parenchym zum Teil verdrängen. Die Zellen des letzteren sind nach oben hin mehr langgestreckt, verholzt und dickwandig und lassen sich von den angrenzenden Prosenchymzellen kaum unterscheiden. Eine geringe Anzahl von Spiralgefässen, die nach dem Einschieben der Korklamelle allerdings ausser Funktion treten, lassen sich bis nahe zur Spitze verfolgen.

2. *Robinia Pseud-Acacia*.

Die Stacheln besitzen hier den morphologischen Wert von Nebenblättern; da aber normale Nebenblätter nicht vorhanden sind, so

musste die Rhachis als nächstliegendes Vergleichsobject in Betracht gezogen werden.

a) Stachelbasis: An die Epidermis schliessen sich hier 4—5 Schichten chlorophyllführender Kollenchymzellen, denen nach innen ein aus einer wechselnden Schichtenzahl bestehender, in der Rhachis gänzlich fehlender Ring von langgestreckten verholzten Sklerenchymfasern folgt. Wiederum begegnet uns hier eine Anpassung an die mechanische Function in dem Auftreten und der peripherischen Lage der biegungsfesten Elemente. Die Hauptmasse des Innengewebes wird wie in der Rhachis von dünnwandigem chlorophyllführenden Markparenchym gebildet. Während die Rhachis einen geschlossenen Holzring mit einer grösseren Anzahl von Gefässgruppen besitzt, finden wir im Stachel dem geringeren Leitungsbedürfnis entsprechend nur ein einziges, halbmondförmiges Gefässbündel. Dasselbe enthält nur Spiral- und Treppengefässe, welche in kurzen, durch Markgewebe getrennten, radialen Reihen angeordnet sind. Auf der concaven Seite wird das Gefässbündel von einer mehrschichtigen Zone verholzter Markzellen, auf der convexen Seite von kleinen Gruppen verholzter Sklerenchymfasern umgeben.

b) In mittlerer Höhe nimmt die Zahl der peripherischen Kollenchymschichten allmählich ab, die centralen Markzellen werden dickwandiger, und die Anzahl der Gefässe vermindert sich. In dem Masse wie die subepidermalen Kollenchymschichten sich vermindern, beginnt das verholzte Sklerenchym nach der Spitze hin allmählich zu überwiegen und nach der Peripherie zu rücken, wodurch es für die Biegungsfestigkeit des Organs noch wirksamer wird. Die Spitze besteht der Hauptmasse nach aus stark verdickten, verholzten Sklerenchymfasern. Das Centrum wird von einer kleinen Gruppe langgestreckter Markzellen erfüllt, in welche eine geringe Zahl englumiger Spiralgefässe eingebettet ist.

Die Stacheln vertrocknen am Schluss der 1. Vegetationsperiode und grenzen sich durch eine Korkschicht vom unterliegenden Gewebe ab, bleiben aber noch einige Jahre stehen.

3. *Acacia armata*.

(Taf. II, Fig. 11, 12, 13, 14.)

Die ursprüngliche Phylloknatur des Stachels ist noch in seinem dorsiventralen Bau angedeutet.

a) Basis: An die nach aussen stark verdickte, mit ziemlich zahlreichen Spaltöffnungen versehene Epidermis (Taf. II, Fig. 11, e) schliesst sich chlorophyllführendes Parenchym. Dasselbe bildet auf der ursprünglichen Blattunterseite meist nur 2—4 Schichten nahezu isodiametrischer Zellen, während es oberseits eine mächtigere Lage ausmacht, deren peripherische Schichten (Taf. II, Fig. 11, ps) pallisadenähnlich sind.

Dieser stärkeren Ausbildung des assimilirenden Gewebes entsprechend ist auch die Zahl der Spaltöffnungen oberseits grösser. Die Hauptmasse des Stachelgewebes wird gebildet von dem an das chlorophyllführende Parenchym grenzenden, namentlich unterseits stark entwickelten Sklerenchym (Taf. II, Fig. 11, sc). Dasselbe besteht aus langgestreckten, meist parenchymatischen, mit kleinen Spaltentüpfeln versehenen, schwach verholzten Zellen. Innerhalb des Sklerenchymringes und mehr der Stacheloberseite genähert, finden sich in einem Kreis angeordnet kleine Gefässbündel. Dieselben enthalten meist Spiral- und nur wenige Treppen- und Tüpfelgefässe und sind in eine ringförmige Zone von unverdicktem Parenchymgewebe (Taf. II, Fig. 11, d) eingebettet, welches aus wenig gestreckten, reichlich getüpfelten Zellen besteht und einzelne gefächerte Krystalschläuche enthält. Dadurch, dass das centrale Parenchym den Sklerenchymring oberseits mehrfach durchbricht, ist eine leitende Verbindung zwischen der Hauptmasse des assimilirenden Gewebes und den Gefässbündeln ermöglicht. Das Sklerenchym bildet hier gewissermassen nur äussere mechanische Belege der Gefässgruppen. Das Centrum des Stachels wird von einem kegelförmigen, etwa bis zu mittlerer Höhe reichenden Kern von verholztem Sklerenchym gebildet.

b) Gegen die mittlere Höhe hin ändert sich der beschriebene Bau allmählich folgendermassen: Die subepidermalen chlorophyllführenden Schichten nehmen mit Ausnahme der Seitenkanten an Zahl ab, namentlich auf der Oberseite, wo die pallisadenähnlichen Zellen in dieser Region verschwinden. Die einzelnen Zellen sind chlorophyllärmer, mehr langgestreckt, dickwandiger und auf der Stachelunterseite ein wenig verholzt.

Die Zahl der oben erwähnten Durchgangsstellen ist geringer, sodass die nahe der Basis getrennten mechanischen Gruppen schliesslich zu einem ununterbrochenen Ring (Taf. II, Fig. 12, sc) verschmelzen, verhältnismässig näher an die Peripherie rücken und dadurch die Biegefestigkeit des Organs wesentlich erhöhen. Die Zahl der Gefässbündel vermindert sich, und das centrale Parenchymgewebe nimmt an Masse ab.

c) Nahe der Stachelspitze verschwinden auch die an den Seitenkanten liegenden subepidermalen Parenchymschichten, sodass der Sklerenchymcylinder allseitig an die Epidermis grenzt. Die leitenden Gewebe treten im Vergleich zu den mechanischen immer mehr zurück; auch das centrale Parenchym wird allmählich durch stark verholztes Sklerenchym verdrängt.

Einige Spiralgefässe reichen bis nahe zur Spitze; ihre Enden sind mit braunem gummiähnlichen Inhalt erfüllt. An der äussersten Spitze lassen sich nur noch die stark verdickte Epidermis und die das ganze Innere erfüllenden verholzten und stark verdickten Sklerenchymzellen unterscheiden.

C. Uebergänge zu den Trichomstacheln.

1. *Acacia horrida*

besitzt Stacheln, welche genau die Stellung von Nebenblättern einnehmen. Delbrouck¹⁾ wollte ihnen den Wert von Phyllomen nicht beimessen, „weil sie weit entfernt vom Vegetationspunkt als Anhangsgebilde zweiter Ordnung an bereits fertig angelegten Organen auftreten“. Wie aus den Untersuchungen Eichler's²⁾ hervorgeht, darf man jedoch diesen Grund allein nicht für ausreichend erachten, um ihnen den Wert von Stipulargebilden abzusprechen. Wie im folgenden nachgewiesen werden soll, lässt sie auch ihr anatomischer Bau im Vergleich mit demjenigen der echten Stipularstacheln als Mittelbildungen erscheinen.

Während nämlich die Stacheln von *Robinia* und *Acacia armata* ihrer Phyllomnatur entsprechend einen dorsiventralen Bau zeigen, sind diejenigen von *A. horrida* radiär gebaut; nur die jungen Stacheln besitzen an der Basis einen mehr elliptischen Querschnitt. Ihr Bau ist folgender: Auf die kleinzellige, nach aussen verdickte, im Gegensatz zu *A. armata* der Spaltöffnungen entbehrende Epidermis folgt eine mehrschichtige Lage kleiner parenchymatischer Zellen. An diese schliesst sich eine meist doppelt so mächtige Schicht von sklerenchymatisch-verdickten, chlorophyllführenden, mit kleinen gekreuzten Spaltentüpfeln versehenen, früh verholzenden, langgestreckten Zellen. Diesem gleichmässig ringsumlaufenden mechanischen Cylinder schliesst sich eine grössere Zahl im Kreis geordneter, Spiral- und Ringgefässe enthaltender Leitbündel an. Der Raum zwischen den Gefässgruppen und der ganze übrige Innenraum wird von chlorophyllführenden, etwas verdickten, reichlich getüpfelten Parenchymzellen erfüllt.

Nach der Stachelspitze hin sind sämtliche Gewebelemente dickwandiger und mehr langgestreckt. Die Zahl der subepidermalen Parenchymseichten vermindert sich. Auf diese Weise rückt das Sklerenchymgewebe näher an die Peripherie, wodurch die Biegefestigkeit des Organs wesentlich erhöht wird. Das centrale Parenchymgewebe verholzt mehr und mehr, nimmt allmählich an Masse ab und verschwindet nahe der Spitze. Dementsprechend rücken die Gefässgruppen immer näher an einander und vereinigen sich zu einem gemeinschaftlichen Gefässstrang, der ebenfalls im Vergleich zu dem Sklerenchymgewebe allmählich an Umfang abnimmt und nahe der Spitze endet. Letztere besteht nur aus stark verdicktem und verholztem Sklerenchymgewebe, umgeben von der ebenfalls stark verdickten Epidermis.

¹⁾ A. a. O. S. 69, 70.

²⁾ A. W. Eichler: Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblatt-Bildung. Marburg 1861, S. 25.

Am Schluss der 1. Vegetationsperiode beginnt auch das centrale Parenchym zu verholzen. Am Anfang der 2. Vegetationsperiode füllen sich die Zellen des Rindenparenchyms mit braunem gummiähnlichen Inhalt, vertrocknen später und werden nebst der Epidermis zum Teil abgeworfen. Auch die Gefässe und die übrigen Gewebelemente erfüllen sich zum Teil mit braunem Inhalt. Am Ende der 2. Vegetationsperiode vertrocknet der ganze Stachel, bleibt aber noch mehrere Jahre stehen.

2. Stacheln der Cacteen.

An dieser Stelle mögen auch die Stacheln der Cacteen kurz erwähnt werden. Der anatomische Bau derselben ist von Caspari (a. a. O.) bereits beschrieben worden, sodass es genügt, auf dessen Arbeit zu verweisen.

Auf Grund des anatomischen Befundes behauptet er, dass die Cacteenstacheln Emergenzen, d. h. Periblembildungen seien. Zur Unterstützung dieser Behauptung weist er besonders auf die Thatsachen hin, dass die eigentlichen Stacheln niemals Gefässbündel enthalten, dass bei *Pereskia* und bei *Opuntia* im jugendlichen Stadium ausser den Stacheln auch Blätter vorkommen, und dass es völlig undenkbar sei, dass an einem Stammorgan zwei Blätter dicht neben einander sich ausbilden sollten. Im Gegensatz hierzu stehen jedoch die Ergebnisse der Untersuchungen Kauffmann's (a. a. O.) und Delbrouck's (a. a. O.), welche Caspari wahrscheinlich nicht gekannt hat, weil er sie sonst wohl erwähnt hätte. Gestützt auf morphologische und entwicklungsgeschichtliche Thatsachen gelangen Kauffmann und Delbrouck zu dem übereinstimmenden Resultat, dass die Cacteenstacheln Phyllomgebilde und zwar den Deckschuppen der Knospe gleichwertig sind, wenn auch ihr anatomischer Bau sie als Trichome erscheinen lässt. Jedenfalls müssen sie zum mindesten den Mittelbildungen zugezählt werden.

D. Stacheln, aus Blattteilen entstanden.

a) Stachelige Blattspindeln.

Halimodendron argenteum.

(Taf. II, Fig. 8, 9, 16.)

Die Spindel der paarig-gefiederten Blätter ist hier nicht grün und weich, sondern braun, stengelartig-starr und endigt mit einer stechenden Spitze. Gegen Ende des Sommers fallen die Foliola leicht ab, während die Spindel als Stachel stehen bleibt. Der Bau derselben ist nahe der Ansatzstelle folgender: An die Epidermis (Taf. II, Fig. 8, e) schliessen sich einige Schichten etwas verdickter, chlorophyllführender Parenchymzellen. Hierauf folgt nach innen hin eine Zone mehr zart-

wandigen Parenchyms, dessen Zellen (Taf. II, Fig. 8, r) im allgemeinen weitlumiger und chlorophyllreicher sind. Die Mitte des Organs wird von den im Halbkreis angeordneten Gefässbündeln eingenommen. Der der Rückenseite des Stiels zugekehrte Teil der Bündel wird von einer (auf dem Querschnitt) sichelförmigen Zone stark verholzter Sklerenchymfasern (Taf. II, Fig. 8, sc) umgeben. An diese grenzt nach innen eine Lage von Kollenchym, und weiter nach innen folgt Weichbast (Taf. II, Fig. 8, ph). Die Gefässe (Taf. II, Fig. 8, g) sind ausschliesslich spiralig verdickt und teils in kurzen radialen Reihen angeordnet, teils isolirt und durch chlorophyllführendes Parenchym getrennt. In einiger Entfernung von der Basis rücken die einzelnen Bündel weiter auseinander und nähern sich zugleich der Peripherie, während das Centrum sich mit Markparenchym (Taf. II, Fig. 9, f) füllt. Auf diese Weise entsteht ein nahezu radiärer Bau. Mit Annäherung der Bündel an die Peripherie tritt zugleich eine bedeutende Vergrösserung des äusseren Sklerenchymbelags (Taf. II, Fig. 9, sc) ein, wodurch die Biegefestigkeit des Organs wesentlich erhöht wird, besonders da in mittlerer Höhe auch die Anzahl der dünnwandigen Rindenparenchymschichten abnimmt.

Nach der Spitze hin rücken die Gefässbündel wieder näher aneinander und vermindern sich an Zahl. Die Sklerenchymgruppen (Taf. II, Fig. 10, sc) verschmelzen zu einem geschlossenen Ring und beginnen zu überwiegen, während die parenchymatischen Elemente stetig an Masse abnehmen, chlorophyllärmer werden und sich mehr in die Länge strecken. Die äusserste Spitze setzt sich der Hauptmasse nach aus verholzten Sklerenchymfasern zusammen; von dem Rindenparenchym bleiben höchstens 1—2 Schichten übrig. Im Centrum finden sich noch einige englumige Gefässe, umgeben von einer geringen Menge unverholzter Parenchymzellen.

Am Schluss der 1. Vegetationsperiode vertrocknen diese Blattstielstacheln zwar, bleiben aber noch während der 2. Vegetationsperiode stehen und werden dann allmählich abgeworfen.

b) Stachelige Blattzähne.

1. *Ilex balearica*.

Die lederartig steifen, mit stacheligen Zähnen versehenen Blätter besitzen einen wulstigen Rand, der folgenden Bau zeigt: Der nach aussen sehr stark verdickten Epidermis schliessen sich 3—4 Schichten chlorophyllführender, reichlich getüpfelter, dickwandiger Parenchymzellen an. Auf diese folgt ein mächtiger Strang von fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickten (aber unverholzten) Sklerenchymfasern, der unmittelbar an das Schwammparenchym (Mesophyll) grenzt.

Der Stachel kommt wesentlich dadurch zu Stande, dass die auf dem Querschnitt halbkreisförmigen Sklerenchymstränge sich mit zunehmender Verschmälerung des Blattzahns mehr und mehr einander nähern, das chlorophyllführende Parenchym verdrängen und das in den Zahn eintretende Gefässbündel umhüllen. Dem entspricht auch der Bau des Stachels. Auf die sehr stark verdickte Epidermis folgen 2—3 chlorophyllführende Parenchymschichten, die nach der Stachelspitze hin chlorophyllärmer werden, mehr und mehr verholzen und sich schliesslich bis auf eine vermindern. Die Hauptmasse des Stachelgewebes wird gebildet von den beim Eintritt in den Blattzahn ebenfalls verholzenden Sklerenchymsträngen. Im Centrum findet sich eine geringe Anzahl bis nahe zur Spitze reichender Spiralgefässe, die von einer dünnen Lage von reichlich getüpfelten, wenig verdickten, aber ebenfalls verholzten Parenchymzellen umhüllt werden.

1. *Aquifolium* zeigt wesentlich dasselbe Verhalten.

2. *Mahonia intermedia*

hat ziemlich grosse unpaarig gefiederte Blätter, deren Foliola den Blättern von *Ilex Aquifolium* ähnlich sind und 4—7 mit harten, spitzen Stacheln endigende Zähne besitzen. Der Bau der Foliola ist folgender: An die nach aussen stark verdickte Epidermis schliesst sich eine Lage verholzter, mit kleinen Tüpfeln versehener, in der Richtung der Blattnerven längsgestreckter Sklerenchymzellen; unter diesen liegen 1—2 Schichten Pallisadenzellen und darunter Schwammparenchym. Die Blattspurstränge sind sowohl oberseits wie unterseits durch ein Bündel verholzter Sklerenchymfasern geschützt. In einiger Entfernung vom Blattsäume vermehrt sich die Zahl der subepidermalen Sklerenchym-schichten auf 6—8; sie bilden den wulstigen Rand.

Der Stachel entsteht dadurch, dass die den Blattrand begleitenden Sklerenchymstränge nach der Spitze des Blattzahns hin einander näher rücken und das dazwischen liegende chlorophyllführende Parenchym allmählich verdrängen.

Nach der Spitze hin, wo der Querschnitt rundlich wird und der eigentliche Stachel beginnt, bildet das subepidermale Sklerenchym eine gleichmässig ringsum laufende, aus 6—8 Schichten bestehende Lage. Die den Blattrand begleitenden Gefässbündel lehnen sich beiderseits an das in den Blattzahn eintretende mittlere Bündel und verschmelzen mit ihm zu einem grösseren, bis nahe zur Stachelspitze reichenden Gefässstrang.

Das chlorophyllführende Parenchym verschwindet nahe der Spitze, sodass diese nur aus sehr stark verholzten (nicht verkieselten), fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickten Sklerenchymfasern besteht.

VI Trichomstacheln.

A. Periblemstacheln.

a) mit Gefässen.

1. *Datura Stramonium*.

Der Bau der Stacheln, mit denen die Früchte versehen sind, ist von Warming¹⁾ bereits ausführlich beschrieben worden.

Aehnlich wie in den oben untersuchten Fällen beginnt auch hier nach der Stachelspitze hin das biegungsfeste Prosenchymgewebe allmählich zu überwiegen und rückt zur Erhöhung der Festigkeit des Organs näher an die Peripherie, indem die Anzahl der subepidermalen Parenchymschichten sich nach oben stetig vermindert. Die Gefässe enden in einiger Entfernung von der Spitze, sodass letztere wesentlich aus verdickten und stark verholzten Prosenchymzellen besteht, die aussen von 1—2 Schichten unverholzten Parenchyms nebst der ebenfalls unverholzten, wenn auch stark verdickten Epidermis umgeben sind und im Innern noch einen kleinen Rest von unverholztem Markgewebe einschliessen.

2. *Aesculus Hippocastanum*.

Auch hier finden wir, dass nach der Stachelspitze hin die parenchymatischen Elemente dickwandiger werden, mehr langgestreckt sind und allmählich durch biegungsfeste, stark verdickte und verholzte prosenchymatische Zellen verdrängt werden. Die Gefässbündel endigen in einiger Entfernung von der Spitze, sodass letztere der Hauptmasse nach aus verholztem, stark verdicktem Prosenchym besteht, in welches eine geringe Zahl verholzter Parenchymzellen eingestreut ist.

Die Fruchtstacheln weichen insofern von den übrigen Periblemstacheln ab, als sie eine auffallend hohe Differenzirung der Gewebe zeigen. Bei *Datura* und *Aesculus* ist es wesentlich der Hadromteil der bis zur Stachelspitze reichenden Gefässbündel, welcher die mechanische Festigung des Organs bewirkt, während bei den übrigen Periblemstacheln die Gefässbündel als festigende Elemente garnicht in Betracht kommen und bei vielen Stacheln überhaupt garnicht vorhanden sind.

3. *Euryale ferox*.

Die schwimmenden Blätter besitzen an jeder Abzweigungsstelle eines grösseren Blattnerven oberseits und unterseits je einen hakenförmig nach dem Blattrand hin gekrümmten Stachel, deren Grundflächen senkrecht über einander liegen.

1. Der oberseits stehende Stachel ist kurz, gedrungen, mit breiter Basis aufsitzend und erinnert in seiner äusseren Form an einen *Rubus*-

¹⁾ Warming, Eugen: Om Forskjellen mellem Trichomer og Epiblastemer at højere Rang. Texte danois avec un résumé français. Extrait des „Videnskabelige Meddelelser.“ Copenhague 1873.

Stachel. Sein Bau ist folgender: Auf die meist mit blauem Farbstoff erfüllten Epidermiszellen folgen meist 2 Schichten dickwandigen Parenchyms. Das übrige Stachelinnere besteht aus grosszelligem, lockerem, dünnwandigem Parenchym. Der unter der Basis verlaufende Blattspurstrang entsendet ein oder einige Gefässbündel in den Stachel hinein, die aber höchstens das untere Drittel desselben durchziehen. Nach der Spitze hin sind die subepidermalen Prosenchymzellen mehr langgestreckt, englumiger und stärker verholzt. In dem Masse wie die Zahl ihrer Schichten zunimmt, wird das centrale dünnwandige Parenchym allmählich verdrängt und verschwindet nahe der Spitze, sodass letztere nur aus stark verdickten, verholzten Parenchymzellen besteht.

2. Die auf der Blattunterseite stehenden, also ins Wasser hineinragenden Stacheln sind meist 4mal so lang als die oberseitigen oder noch länger. Schon ihre Weichheit lässt vermuten, dass ihr Bau von dem oben beschriebenen abweicht.

a) Basis: Die Epidermiszellen sind mehr langgestreckt und englumiger als bei den oberseitigen Stacheln. Eine peripherische dickwandige Zellschicht fehlt; das ganze Innengewebe besteht aus dünnwandigen, langgestreckten Prosenchymzellen. Gefässe sind nicht vorhanden.

b) Nach der Stachelspitze hin werden die subepidermalen Zellschichten allmählich dickwandiger und sind stärker verholzt. Die Spitze, die jedoch weicher und verhältnismässig kürzer ist als beim oberseitigen Stachel, besteht aus stark verdickten und verholzten Prosenchymzellen.

b) Periblemstacheln ohne Gefässe.

1. *Rosa centifolia*.

a) Stachelbasis: An die ein- bis zweischichtige, nach aussen stark verdickte Epidermis schliessen sich 3—5 Schichten englumiger, dickwandiger, verholzter, mit zahlreichen kleinen Tüpfeln versehener Prosenchymzellen. Die übrige Gewebemasse besteht aus dünnwandigen, ziemlich früh verholzenden, spärliche Chlorophyllkörner enthaltenden Parenchymzellen, die sich gegen das chlorophyllreiche Rindengewebe des Stengels durch eine zeitig sich bildende Korkschicht scharf abgrenzen.

b) Schon in geringer Entfernung von der Basis nehmen die Zellen des inneren Füllgewebes mehr prosenchymatische Form an; sie sind dickwandiger und stärker verholzt. In mittlerer Höhe sind sämtliche Gewebselemente prosenchymatisch.

c) Nach der Stachelspitze hin nimmt das innere, weniger dickwandige Gewebe allmählich an Masse ab und wird schliesslich bis auf eine kleine, aus etwas weitlumigeren Elementen bestehende centrale

Gruppe von dem an Schichtenzahl sich vermehrenden, subepidermalen dickwandigen Gewebe verdrängt. Die äusserste Spitze besteht aus gleichförmigen, fast chlorophyllfreien, stark verholzten, zum Teil fast bis zum Schwinden des Lumens verdickten, mit kleinen Tüpfeln versehenen Prosenchymzellen.

Hier tritt das Bestreben, die biegungsfesten Elemente nach aussen zu verlegen, besonders deutlich hervor, da sämtliche im Stachel vorhandenen dickwandigen, stark verholzten Zellen an der Peripherie liegen und nach der Spitze hin an Zahl sich vermehren.

2. *Smilax aspera*.

Auf den am Stengel entlang laufenden, mit verholztem Sklerenchymgewebe erfüllten Leisten stehen kleine, seitlich zusammengedrückte Stacheln. Ihr Bau ist folgender:

a) Basis. Unter der nach aussen stark verdickten, mit einzelnen Spaltöffnungen versehenen Epidermis liegt eine 3—4schichtige Zone kleinzelligen, chlorophyllreichen Parenchymgewebes, dessen reichlich getüpfelte Zellen stark verdickt sind und früh verholzen. Das übrige Innengewebe besteht aus dickwandigen, ebenfalls früh verholzenden, chlorophyllärmeren und weniger reichlich getüpfelten Prosenchymzellen. Gefässe fehlen.

b) Von mittlerer Höhe ab verchwinden die Spaltöffnungen. Die subepidermalen Parenchymschichten werden nach der Spitze hin mehr prosenchymatisch, sind chlorophyllärmer, stärker verdickt und den centralen Prosenchymzellen sehr ähnlich. Letzere werden nach der Spitze hin allmählich chlorophyllfrei, englumiger und sind zum Teil mit braunem gummiähnlichen Inhalt erfüllt. An der äussersten Spitze sind sie von den ebenfalls gebräunten, stark verholzten, peripherischen Schichten kaum zu unterscheiden.

3. *Ribes Grossularia*

besitzt 2 Arten von Stacheln: Internodial- und blattstützende Stacheln. Die ersteren sind, wie Delbrouck gezeigt hat, reine Trichomgebilde, die letzteren dagegen Periblemgebilde; trotzdem zeigen beide im ausgewachsenen Zustande wesentlich denselben Bau.

a) Basis: An die aus langgestreckten Zellen bestehende Epidermis schliesst sich ein das ganze Stachelinnere erfüllendes prosenchymatisches Gewebe. Die peripherischen Schichten desselben bestehen aus dickwandigen, englumigen, früh verholzenden Zellen mit geringem Chlorophyllgehalt, welche sich ohne Intercellularräume aneinander schliessen. Nach dem Centrum hin wird das Gewebe fast chlorophyllfrei und zeigt Intercellularräume. Die Zellmembranen sind bei weitem zarter und wenig oder garnicht verholzt. Auch hier finden wir sämtliche biegungsfesten Gewebelemente an der Peripherie des Organs.

b) Von mittlerer Höhe ab werden die im Innengewebe vorhandenen Intercellularräume kleiner. Die centralen Zellen sind dickwandiger und stärker verholzt. An der Spitze sind sämtliche Intercellularräume verschwunden. Abgesehen von der unverholzt bleibenden Epidermis besteht das ganze Innere aus stark verholzten, dickwandigen und englumigen Prosenchymzellen.

4. *Lasia spinosa*.

Der untergetauchte Blattstiel ist mit unregelmässig stehenden Stacheln besetzt, welche denen von *Rosa* ähnlich sind. Ihr Bau ist folgender:

a) Basis: An die verholzte Epidermis schliessen sich 2 bis 3 Schichten verdickter, früh verholzender Prosenchymzellen. Das übrige Gewebe besteht aus lockerem, zartwandigem, unverholztem, chlorophyllführendem Parenchym, in welches einzelne Prosenchymzellen, und grosse mit Krystallnadeln erfüllte Schlauchzellen eingestreut sind.

b) Nach der Spitze hin werden sämtliche Gewebelemente mehr langgestreckt und dickwandiger. In dem Masse wie die subepidermalen verdickten Schichten sich vermehren, tritt das innere, dünnwandige Gewebe mehr und mehr zurück und wird schliesslich ganz verdrängt, sodass die Spitze nur von den ersteren gebildet wird. In manchen Fällen tritt ein Gefässbündel in den Stachel ein, reicht aber immer nur eine ganz kurze Strecke weit hinauf.

5. *Datura spec.*

Der Stengel trägt bis 1 cm lange grüne Stacheln, deren Spitze sich frühzeitig braun färbt. Ihr Bau ist folgender: Die Stachelbasis setzt sich zusammen aus chlorophyllführenden, isodiametrischen, dünnwandigen, mit kleinen elliptischen Tüpfeln versehenen Parenchymzellen. In einiger Entfernung von der Basis nehmen dieselben allmählich langgestreckte, prosenchymatische Gestalt an. Die subepidermalen Schichten bestehen aus stärker verdickten, verholzten, mehr englumigen Zellen. Nach der Spitze hin werden sämtliche Intercellularräume allmählich kleiner. Die mittleren Zellpartien sind dickwandiger und ebenfalls verholzt. Die äusserste Spitze besteht aus stark verholzten, zum Teil fast bis zum Schwinden des Lumens verdickten, mit länglich-elliptischen Tüpfeln versehenen Prosenchymzellen mit spärlichem Chlorophyllgehalt. Die durch Braunfärbung sich abhebende, nach aussen stark verdickte Epidermis bleibt unverholzt.

Die Blattstiele und Nerven der Blattunterseite tragen ganz ähnliche Stacheln, die zwar kleiner sind, aber ebenfalls den oben beschriebenen anatomischen Bau besitzen.

B. Dermatogenstacheln.

1. *Dipsacus fullonum*.

(Taf. I, Fig. 5.)

Die Gattung *Dipsacus* bildet insofern einen Uebergang von den Periblemstacheln zu den Trichomstacheln, als bei ihrer Bildung nicht ausschliesslich die Epidermis beteiligt ist.

Die längs des Stengels verlaufenden, vorspringenden Leisten tragen eine grosse Anzahl kleiner Stacheln. Dieselben stehen meist einzeln, entspringen aber auch vielfach zu 2 oder 3 aus gemeinsamer Basis, in welchem Fall meist einer derselben im Wachstum zurückbleibt. Der Bau dieser Stacheln ist folgender:

a) Basis: Die Epidermis besteht aus nach aussen verdickten Prosenchymzellen. Das ganze Innengewebe, welches die unmittelbare Fortsetzung der darunter liegenden Stengelrinde bildet, besteht aus gleichartigen, dünnwandigen, wenig verholzten, mit kleinen elliptischen Tüpfeln versehenen Parenchymzellen. Dieselben gehen nach der Spitze hin, wo sämtliche Elemente mehr langgestreckt, dickwandiger und stärker verholzt sind, allmählich in Prosenchym über. Die stechende Spitze besteht aus einer einzigen, langzugespitzten, sehr dickwandigen, verholzten (nicht verkieselten) Zelle (Taf. I, Fig. 5, s), deren unteres verbreitertes, weniger verdicktes Ende in das conisch sich verjüngende Stachelgewebe eingekeilt ist.

Die Blätter des gemeinsamen Blütenhüllkelches tragen an den Rändern und längs der Mittelrippe der Unterseite ebenfalls kleine Stacheln, welche in ihrem Bau mit den oben beschriebenen übereinstimmen.

Dipsacus laciniatus.

Die Stacheln sind etwas kleiner als die von *D. fullonum*, zeigen aber in Bezug auf Insertion und anatomischen Bau dasselbe Verhalten.

2. *Rubus Idaeus*.

a) Basis: Unter der nach aussen verdickten Epidermis liegen 3—5 Schichten langgestreckter, englumiger, dickwandiger, früh verholzender Prosenchymzellen. An diese schliessen sich weitlumige, weniger verdickte, aber ebenfalls früh verholzende Elemente, die von kleinen Intercellularräumen durchsetzt werden und nach dem Centrum hin allmählich in lockeres, zartwandiges Parenchym übergehen.

b) Nach der Stachelspitze hin werden sämtliche Elemente mehr langgestreckt und dickwandiger, und sind stärker verholzt. Die peripherischen Prosenchymsschichten werden nach oben hin zahlreicher, während das centrale Parenchymgewebe entsprechend an Masse abnimmt und nahe der Spitze verschwindet, sodass diese aus gleich-

artigen, stark verdickten und verholzten Prosenchymzellen besteht; die Epidermis bleibt unverholzt.

Selbst bei diesen sehr einfach gebauten stacheligen Gebilden lässt sich das Bestreben erkennen die biegungsfesten Gewebelemente möglichst nach der Peripherie zu verlegen.

Zusammenfassung der Resultate.

Die in der Einleitung näher erörterten Gründe lassen es uns kaum zweifelhaft erscheinen, dass die Stacheln Schutzeinrichtungen der betreffenden Pflanzenspecies sind. Einen wirksamen Schutz werden aber Organe nur dann ausüben können, wenn ihr anatomischer Bau dieser Function angepasst ist.

Ein stachelähnlich (kegelförmig) gebautes Organ wird einem von aussen wirkenden Druck dann das Maximum seiner Widerstandsfähigkeit entgegensetzen, wenn dieser Druck in der Richtung der Längsachse gegen seine Spitze wirkt. Letzteres wird bei den Stacheln dadurch erreicht, dass dieselben senkrecht oder nahezu senkrecht auf ihrem Tragorgan stehen, welches dabei als festes Widerlager dient. Ein in der Richtung der Längsachse des Stachels gegen dessen Spitze ausgeübter Druck würde notwendig eine seitliche Ausbiegung zur Folge haben, wenn der Stachel nicht strebefest (säulenfest) gebaut wäre. Eine andere Art des Angriffs besteht darin, dass grössere Tiere versuchen werden den Stachel abzufressen, weshalb er auch so gebaut sein muss, dass er einen starken radialen Druck aushalten kann. Wenn aber ein Organ diesen beiden Forderungen genügen soll, so müssen, wie Schwendener zuerst nachwies, die mechanisch wirksamen Gewebe möglichst nach der Peripherie verlegt werden. Diese theoretischen Erwägungen finden auch in den Thatsachen ihre Bestätigung.

In den Stacheln sind nicht blos diejenigen Gewebe verhältnismässig mächtiger entwickelt, denen im allgemeinen die mechanische Festigung der pflanzlichen Organe obliegt, sondern auch die anderen sie zusammensetzenden Elemente sind durchweg dickwandiger und stärker verholzt. Die festesten Elemente bilden im Stachel meist die überwiegende Masse in solchen Geweben, in welchen sie beim morphologisch gleichwertigen Organ nur in verhältnismässig geringer Menge auftreten, wie z. B. die Libriformzellen im Holzkörper von *Prunus spinosa*. In manchen Fällen treten sogar im Stachel zur Erhöhung der Biegungsfestigkeit Gewebelemente auf, welche im morphologisch aequivalenten Organ vollständig fehlen, wie z. B. die Libriformzellen im Stachel von *Crataegus*.

Mit dem Ueberwiegen der mechanisch wirksamen Gewebe geht eine Reducirung der übrigen Gewebe Hand in Hand. Vor allen Dingen

ist das Assimilationssystem sehr wenig entwickelt, was wiederum eine entsprechende Einschränkung des Leitungssystems zur Folge hat. Dass bei den Kaulomstacheln der Siebteil im Vergleich zu dem des gleichalten Stengels reducirt ist, und dass secundäre Gefässe entweder vollständig fehlen oder nur in sehr geringer Anzahl vorhanden sind, findet seine Erklärung zum Teil auch darin, dass der Stachel eine verhältnismässig geringe Länge hat, meist früh vertrocknet und nicht als Leitungsbahn für jüngere Organe dient. Eine Ausnahme hiervon bilden allerdings diejenigen Stacheln, welche in der 2. Vegetationsperiode noch Blätter tragen; anscheinend werden aber bei diesen nicht mehr secundäre Gefässe gebildet, als für die Blätter zur Ausübung ihrer physiologischen Functionen nötig sind. Bei *Pirus communis* z. B. windet sich nur eine schmale secundäre Zuwachszone, der Spirale der ansitzenden Blätter folgend, am Stachel in die Höhe und endet bei der Ansatzstelle des jüngsten Blattes. Auch bei den erst am Ende der 2. Vegetationsperiode vertrocknenden Stacheln von *Prunus spinosa* ist die secundäre Zuwachszone nur äusserst schmal und arm an Gefässen.

Der theoretisch abgeleiteten Forderung, dass es für die Stacheln zweckmässig ist, wenn die mechanisch wirksamen Gewebe möglichst nahe der Peripherie liegen, scheint die Thatsache zu widersprechen, dass bei den Kaulomstacheln nahe der Basis die rindenständigen Sklerenchymbündel kleiner sind als im gleichalten Stengel. Dies findet jedoch seine Erklärung einerseits in der eigentümlichen Wachstumsweise der Stacheln und andererseits darin, dass die Sklerenchymgruppen hier nur local-mechanischen Zwecken dienen. Während nämlich bei den normalen Kaulomen das Sprossende sich erst nach den unteren Teilen ausbildet, geht beim Stachel im Gegenteil die Spitze zuerst und zwar sehr früh in den Dauerzustand über, zu einer Zeit, wo die Stachelbasis noch in voller Entwicklung begriffen ist. Vor allen Dingen muss aber im frühesten Jugendzustand, wo die Stachelspitze noch weich ist, und die leitenden Elemente noch in voller Thätigkeit sind, für einen genügenden local-mechanischen Schutz derselben gesorgt werden. Weiter nach der Basis hin wird dieser Schutz mehr und mehr entbehrlich, da die leitenden Elemente mit zunehmendem Alter allmählich aufhören zu functioniren, weil das Wachstum des Organs sich stetig verlangsamt und verhältnismässig früh überhaupt aufhört.

Bei den Kaulomstacheln tritt das Bestreben die biegungsfesten Elemente nach aussen zu verlegen darum weniger deutlich hervor, weil der schon im normalen Stengel ziemlich mächtige und feste Holzkörper wegen der geringeren Entwicklung des Assimilationsgewebes und des Siebteils im Stachel ohnedies verhältnismässig näher der Peripherie liegt, und weil streng genommen sämtliche Gewebe des Stachels aus festeren Elementen bestehen als die ent-

sprechenden Gewebe des normalen Stengels. Dagegen finden wir bei den übrigen Stacheln, abgesehen von den Blattstacheln, die ihren morphologischen Charakter noch durch eine ziemlich mächtige subepidermale Schicht chlorophyllführender, allerdings auch meist kollenchymatisch verdickter Zellen verraten, fast ausnahmslos unter der Epidermis eine von der Stachelbasis nach der Spitze hin an Mächtigkeit zunehmende Schicht von dickwandigen, meist verholzten Zellen, die in vielen Fällen die einzigen biegungsfesten Elemente des betreffenden Organs sind. Die bei den Kaulomstacheln besonders auffallende Reducirung des Leitungssystems tritt auch bei den übrigen mit Gefäßen versehenen Stacheln deutlich hervor, ausgenommen bei den Fruchtstacheln, für welche ein morphologisch aequivalentes Vergleichsobject fehlt.

Von wenigen Ausnahmen abgesehen kommen den stacheligen Gebilden folgende gemeinsamen Merkmale zu:

Eine starke Entwicklung, peripherische Lage und von der Basis nach der Spitze des Stachels zunehmende Mächtigkeit der mechanisch wirksamen Gewebe und stärkere Verdickung und Verholzung der sie zusammensetzenden Zellen,

eine dem Ueberwiegen der mechanisch wirksamen Gewebe entsprechende Reducirung des Assimilations- und Leitungssystems,

die namentlich bei den Kaulomstacheln auffallende Eigentümlichkeit, dass das Wachstum an der Basis des Organs am längsten fort dauert, sodass die Spitze der älteste und am frühesten in den Dauerzustand übergehende Teil des Organs ist.

Vorliegende Arbeit ist im Botanischen Institut der Königl. Landwirtschaftl. Hochschule unter Leitung des Herrn Prof. Dr. L. Kny angefertigt. Diesem meinem hochverehrten Lehrer, sowie allen denjenigen, welche mich durch Litteratur und Ueberlassung von Material freundlichst unterstützt haben, sage ich hiermit meinen aufrichtigen Dank.

Figuren-Erklärung.

Tafel I.

Acanthorrhiza aculeata.

- Fig. 1: Querschnitt durch die Luftwurzel. (Verg. 34.)
 Fig. 2: Querschnitt durch den Stachel (die Epidermis ist abgeworfen). (Verg. 34.)
 e. Epidermis, a. äussere Rinde (aus dickwandigen, stark verholzten Zellen bestehend), m. mittlere Rindenzone (aus weniger stark verdickten, verholzten Zellen bestehend), i. innere Rinde (aus dünnwandigem Parenchym bestehend), l. grosse lufthaltige Intercellularräume, f. und f'. stark verdicktes, prosenchymatisches Füllgewebe, p. und p'. wenig verdickte Parenchymzellen, g. Gefässe, ph. Siebröhrengruppen.

Crataegus coccinea.

- Fig. 3: Stengel. Teil eines Querschnittes durch Mark und Holzkörper. (Verg. 415.)
 Fig. 4: Stachel. Teil eines Querschnittes durch Mark und Holzkörper. (Verg. 415.)
 g. Gefässe, t. Tracheiden, pt. primäre Tracheidengruppe, l. Libriformzellen, st. Markstrahlen, k. Markkrone, m. Markparenchym.
 Fig. 5: *Dipsacus laciniatus*. Längsschnitt des Stachels. (Verg. 34.)
 s. einzellige dickwandige Spitze.

Tafel II.

Crataegus coccinea.

- Fig. 1: Querschnitt des Stengels. (Verg. 34.)
 Fig. 2: Querschnitt durch die Stachelbasis. (Das Mark ist dickwandiger als im Stengel.) (Verg. 34.)
 Fig. 3: Querschnitt des Stachels in mittlerer Höhe. (Verg. 34.)
 Fig. 4: Querschnitt des Stachels nahe der Spitze. (Das Mark besteht aus stark verdickten Zellen.) (Verg. 68.)
 e. Epidermis nebst Periderm, c. Kollenchym, p. Rindenparenchym, sc. Sklerenchymgruppen, h. Holzkörper, k. Markkrone, mp. Markparenchym.

Citrus decumana.

- Fig. 5: Querschnitt des Stengels. (Verg. 34.)
 Fig. 6: Querschnitt durch die Basis des Stachels. (Verg. 34.)
 Fig. 7: Querschnitt durch das obere Drittel des Stachels. (Verg. 68.)
 e. Epidermis, rp. chlorophyllführendes Rindenparenchym, sc. Sklerenchymbündel, h. Holzkörper, m. Mark.

Halimodendron argenteum.

- Fig. 8: Querschnitt durch die Basis der stacheligen Blattspindel. (Verg. 34.)
 Fig. 9: Querschnitt aus der mittleren Höhe derselben. (Verg. 34.)
 Fig. 10: Querschnitt durch das obere Drittel. (Verg. 34.)
 Die Sklerenchymbündel sind zu einem geschlossenen Ringe verschmolzen. Die Leitbündel sind auf kleine Gefässgruppen reducirt.
 e. Epidermis, r. chlorophyllführende Rinde, sc. Sklerenchymgewebe, ph. Siebteil, g. Gefässteil, f. dünnwandiges, parenchymatisches Füllgewebe.

Acacia armata.

- Fig. 11: Querschnitt durch die Basis des Stachels. (Verg. 68.)
 Fig. 12: Querschnitt aus mittlerer Höhe. (Verg. 68.)
 Fig. 13: Querschnitt durch das obere Drittel. (Verg. 68.)
 Fig. 14: Querschnitt durch die Stachelspitze. (Verg. 68.)
 e. Epidermis, r. chlorophyllführende Rinde, ps. Pallisadenschichten, sc. Sklerenchymgewebe, ph. Siebteil, g. Gefässteil, d. dünnwandiges Parenchym.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Botanischen Vereins Berlin Brandenburg](#)

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Mittmann Robert

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Pflanzenstacheln. 32-71](#)