Zur Morphologie und Ökologie der pflanzlichen Behaarung.

Von **O. Renner.**

(Mit 16 Abbildungen im Text).

Es ist eine weit verbreitete Erscheinung, daß ein und dasselbe Pflanzenorgan in verschiedenen Phasen seiner Entwicklung ungleich geartete Behaarung aufweist. Von der Entwicklung des eigentlichen Haarkörpers selbst bis zum Endstadium kann dabei ganz abgesehen werden. Denn die augenfälligen Erscheinungen, von denen die Rede sein soll, spielen sich oft erst ab, wenn die Haare vollständig oder fast ausgewachsen sind. Von diesen sekundären Veränderungen ist bis jetzt nur das Phänomen des Haarverlustes eingehender betrachtet worden; Keller[1]) hat eine ganze Zahl von Pflanzen kennen gelehrt, deren Blätter bei zunehmendem Alter die Haare abstoßen.

Außer dem Haarverlust spielen aber gewisse Stellungsänderungen der persistierenden Haare eine Rolle. Erstens ist hier zu nennen das Auseinanderrücken der Haare bei der Entfaltung und dem Flächenwachstum des Blattes, und zweitens die Aufrichtung von Haaren, die anfänglich dem tragenden Organ angedrückt sind. Mit diesen beiden Erscheinungen beschäftigt sich die vorliegende Untersuchung. Eine erschöpfende Behandlung auch nur der verbreitetsten einheimischen Formen zu geben liegt mir fern. Es kam mir lediglich darauf an, eine Anzahl verschiedener Modifikationen desselben Vorganges zu finden. Und bei der ziemlich systemlosen Art, wie ich z. B. nach Typen der Haaraufrichtung suchte, ist es nicht unwahrscheinlich, daß sich mit leichter Mühe noch weitere Variationen, allerdings wohl nur mit Abweichungen geringfügiger Art, werden finden lassen.

Verteilung der Haare auf den Blättern.

Vor der Blattentfaltung ist bei vielen Pflanzen, besonders Holzgewächsen, alles was man von den Blättern zu sehen bekommt dicht behaart, während die ausgewachsenen Blätter fast kahl erscheinen[2]). Das rührt einmal davon her, daß erst bei der Entfaltung die Blattoberseite bloßgelegt wird, die zuvor an der Bildung der freien Oberfläche infolge der Rollung, Faltung oder Deckung der Blätter keinen

---

1) Keller, Über Erscheinungen des normalen Haarverlustes an Vegetationsorganen der Gefäßpflanzen. Nova Acta Leop. Carol. Acad. Naturf. 1891, Bd. LV.

2) Hansgirg, Phyllobiologie 1903, pag. 178, weist auf die Häufigkeit dieser Erscheinung hin, ohne Beispiele anzuführen.

Anteil hatte, und die Oberseite ist meistens kahl. Aber häufig verändert auch die Blattunterseite ihr Aussehen in auffallender Weise. Und zwar sind gewöhnlich die Haare hier in späteren Stadien nicht etwa verschwunden, sondern nur durch die Entfaltung und das Flächenwachstum des Blattes so weit auseinander gerückt, daß sie wenig mehr ins Auge fallen. Die Art, wie das zuerst lückenlos zusammenschließende Haarkleid aufgelöst wird, hängt mit der Ausbildung der Nerven und mit der Knospenlage des Blattes zusammen.

Wo das Blatt oder Blättchen von der Mittelrippe abgesehen nur schwache, nicht vortretende Nerven hat und in der Knospenlage nur nach oben eingerollt oder um den Mittelnerv zusammengefaltet, im übrigen ganz flach ist, verteilt sich die Behaarung gleichmäßig über die ganze untere Blattseite und bleibt so auch bei der Entfaltung. Die Haare rücken nur auseinander, oft so weit, daß sie sich der flüchtigen Betrachtung entziehen. Beispiele: Hepatica triloba, Pulsatilla vulgaris, Pirus communis, Cytisus Laburnum, Amelanchier vulgaris (wo die Haare zuletzt abgestoßen werden).

Ist das junge Blatt außer um die Mittelrippe auch noch um die kräftigen, vortretenden primären Seitennerven scharf gefaltet („wellig querfaltig" nach der Bezeichnungsweise von Diez)[1]), so erscheint bei gewissen Pflanzen in sehr jugendlichen Stadien ziemlich die ganze freie Oberfläche (der Unterseite) stark seidig behaart. Diese Oberfläche ist aber nur vom Mittelnerv, den Seitennerven und dem Blattrand gebildet. Besonders dichte Haarbüschel stehen in den Winkeln zwischen dem Medianus und den Seitenrippen, wo mehr Raum vorhanden ist als zwischen den aneinander gedrückten oberen Partien der Seitennerven. Die zuerst nach oben eingefalteten, zarten Blatteile, die erst später zum Vorschein kommen, sind ganz oder fast kahl, und das entfaltete Blatt trägt deshalb fast nur auf den stärksten Nerven und am Rand schmale Haarzeilen. Beispiele: Fagus silvatica[2]), Carpinus betulus, Ostrya carpinifolia.

Wohl am häufigsten ist ein Mitteltypus: Die Nerven, mitunter auch die schwächeren, springen unten deutlich vor und sind am ausgebildeten Blatt stärker behaart als die zwischen ihnen liegenden Teile der Spreite. Die Nervenpolster werden nämlich ziemlich früh gebildet, und wenn auch die Behaarung zunächst die ganze Unterseite des Blattes gleichmäßig bedeckt — nicht selten bevorzugt sie von vornherein die

1) Diez, Über die Knospenlage der Laubblätter. Flora 1887, pag. 483 ff.
2) Vgl. Kerner, Pflanzenleben, Bd. I, pag. 328.

Nerven, besonders wenn die Areolen der Lamina eingefaltet sind —, so rücken die Haare bei der Blattentfaltung doch in den Areolen weiter auseinander als auf den Nerven, die weniger in die Fläche wachsen. Beispiele: Ranunculus lanuginosus, Stachys silvaticus, Viburnum lantana, Aristolochia tricaudata; von exotischen Holzgewächsen sind mir zufällig einige Moraceen bekannt: Artocarpus Lakoocha und verwandte Arten, Castilloa elastica, Ficus fulva und verwandte Arten.

Das alles gilt natürlich nur von Haardecken, die sich sehr früh entwickeln und ihr Wachstum zur Hauptsache abgeschlossen haben, wenn das Blatt sich entfaltet. Wo die Bildung der Trichome länger fortdauert, können entsprechend der Flächenzunahme des Blattes neue Haare zwischen die alten eingeschoben werden, so daß eine Auflösung der Haardecke nicht erfolgt.

Bleibt man bei den Fällen der ersten Art, so zeigen die mitgeteilten Erscheinungen das Gemeinsame, daß die Behaarung hauptsächlich an den Stellen auftritt, die mit der Atmosphäre zuerst in Berührung kommen. Die Verteilung der Haare erscheint also bei der Funktion, die wir ihnen zuzuschreiben gewohnt sind (vgl. unten pag. 148), oft zweckmäßig. Gar nicht selten finden sich aber Haare auch an Stellen, wo sie schwerlich irgend eine bedeutsame Funktion auszuüben vermögen. So tragen die Blätter von Ostrya carpinifolia und von Alnus incana auf der Oberseite, und zwar auf der Kante der in der Knospe um die Seitennerven gefalteten Spreitenteile, spärliche Behaarung. Diese von der Trichombildung bevorzugten Stellen liegen so, daß bei dem in der Knospe beschränkten Raum Trichome hier am ehesten Platz zur Entwicklung finden, und dasselbe gilt von den oben geschilderten Fällen, in denen die Verteilung der Deckhaare sich als zweckmäßig darstellt. Daß die Raumverhältnisse in der Knospe tatsächlich eine Rolle spielen, ist nicht unwahrscheinlich, doch soll damit nicht gesagt sein, daß mit dieser Beziehung die kausalen Bedingungen für die Lokalisation der Trichombildung erschöpft sein müssen.

Primäre Richtung der Haare.

Wie die Verteilung der Haare, so ist auch ihre Stellung zur Oberfläche des tragenden Organs von Form zu Form verschieden. Wo Stengel und Blätter sich frei entwickeln, ohne von älteren Organen dicht umhüllt zu sein, stehen die Haare sehr oft von Anfang an im rechten Winkel ab. Doch kommt es auch vor, daß sie sich der Oberfläche mehr oder weniger anschmiegen, und an solchen Pflanzen, wo die Blätter einander gegenseitig oder auch den Stengel in frühen

Stadien eng bedecken, finden Haare, die sich frühzeitig zu einiger Länge entwickeln, überhaupt nur dann Platz, wenn sie sich der Epidermis dicht anlegen. Dabei können sie nun ihre Spitze entweder der Basis oder der Spitze des tragenden Organs zukehren. An den Blättern sind sie fast immer aufwärts angedrückt, akroskop, wie es weiterhin der Kürze wegen heißen soll, am Stengel häufiger abwärts, basiskop, wenigstens im vollkommen ausgebildeten Zustand.

An einem und demselben Teil des Vegetationskörpers ist die Richtung der Behaarung im allgemeinen sehr konstant. So war es mir z. B. nicht möglich, unter den angedrückten Haaren am Blattstiel von Ctenanthe setosa und an den Blättern von Goldfussia glomerata und Knautia arvensis abweichend orientierte Haarindividuen aufzufinden. Dagegen ist ein Wechsel in der Richtung der Haare häufig zu beobachten bei Panicum plicatum. Hier trägt die breite Lamina und die Scheide der Blätter kräftige, einzellige, schon dem bloßen Auge auffallende Borstenhaare, weiter viel kleinere, dünn fadenförmige, zartwandige, zweizellige Haare, und endlich sehr kurz kegelförmige, starkwandige, einzellige Haarspitzen [1]). Diese sämtlichen Haartypen liegen dem Blatt im Knospenzustand dicht an, aber nicht immer in derselben Richtung. Auf der Oberseite der Spreite sind sie zum größten Teil aufwärts angedrückt, aber die Borstenhaare sind, besonders in der Nähe des Randes, gar nicht selten umgekehrt orientiert, und dasselbe findet sich, wenn auch seltener, bei den Kegelhaaren. Auf der Unterseite der Lamina liegen die zweizelligen Haare ebenso wie oberseits aufwärts an, die Borstenhaare sind normal basiskop, aber ausnahmsweise auch akroskop; Kegelhaare fehlen. Am Blattrand zeigen die hier stärker entwickelten Kegelhaare nach der Spitze des Blattes, die Borstenhaare stehen unregelmäßig. Auf der Außenseite der Blattscheide (die Innenseite ist ganz kahl) kommen wieder alle drei Haarformen vor; die weitaus größere Zahl der Borstenhaare ist abwärts niedergedrückt, die zweizelligen Haare fast immer aufwärts, und ebenso meistens die Kegelhaare. Aber bei keiner Haarform ist die Orientierung absolut konstant. Die abweichend gerichteten Borstenhaare sind mit bloßem Auge zu unterscheiden, am seltensten findet sich inverse Lage bei den zweizelligen Haaren.

---

1) Mit Grob (Beiträge zur Anatomie der Epidermis der Gramineenblätter, Bibliotheca botanica, Heft 36, 1896) wären die drei Haarformen als Borstenhaare (und zwar Unterform Polsterhaare), Winkelhaare und Stachelhaare zu bezeichnen. Der genannte Autor hat bei den beiden letzten Haarformen die Inkonstanz der Richtung an anderen Objekten schon beobachtet.

In Panicum plicatum haben wir schon ein Beispiel kennen gelernt, wo derselbe Teil des Sprosses verschiedene ungleich orientierte Haartypen trägt. Dasselbe ist zu beobachten bei Knautia arvensis, deren Blätter auf der Unterseite akroskope Köpfchenhaare und basiskope Borstenhaare aufweisen, und bei Physostigma venenosum, wo der Stengel sich ebenso verhält.

Die Eigentümlichkeit, daß verschiedene Teile des Vegetationskörpers auch bei gleichförmigem Typus der Behaarung in der Orientierung der Haare sich unterscheiden, ist sehr verbreitet. Von Panicum plicatum ist schon angeführt, daß hier die Borstenhaare an der Blattscheide und auf der Unterseite der Lamina basiskop ausgebildet sind, auf der Spreitenoberseite akroskop. Derselbe Unterschied besteht bei Knautia arvensis zwischen Stengel und Blattunterseite einerseits und Blattoberseite andererseits, bei den Poaeoideen unter den Gramineen zwischen Blattscheide und Spreite, bei Cerastium arvense, Clinopodium vulgare, Galeopsis tetrahit zwischen Stengel und Blatt. Auf die etwaige ökologische Bedeutung dieser Erscheinung ist unten (pag. 149) hingewiesen.

Auch bei manchen Papilionaceen trägt der Stengel basiskope, das Blatt, jedenfalls auf den Blättchen, akroskope Behaarung. Im einzelnen ergeben sich aber hier für die Teile des Blattes Unterschiede in der Behaarung. Bei Physostigma venenosum und Phaseolus multiflorus verhält sich nämlich der Blattstiel samt den Blättchenstielen wie die Spreite der Blättchen; bei Soja hispida stimmt die Behaarung des Blattstiels noch mit der des Stengels überein, während die Blättchenstiele die Behaarung der Lamina zeigen; bei Lablab vulgaris endlich erstreckt sich der Behaarungsmodus des Stengels bis auf die Blättchenstiele. Trifolium pratense unterscheidet sich von den genannten Formen dadurch, daß der Stengel wie die Blätter akroskope Behaarung trägt.

In anderen Verwandtschaftskreisen zeigen größere Formengruppen in der Hauptsache übereinstimmend orientierte Behaarung. So sind die Haare an den Blattscheiden der Poaeoideen basiskop[1]), an denen der meisten Panicoideen akroskop; eine Ausnahme bildet unter den letzteren Panicum plicatum. Bei den untersuchten Ranunculaceen wurden nur akroskope Haare gefunden, ebenso bei den meisten Rosaceen, unter denen mir nur bei Geum basiskope Behaarung bekannt wurde.

Das bisher Gesagte hat nur Geltung für die primäre Orientierung der Haare, für ihre Lage im Knospenzustand. Durch nachträgliche

1) Grob (l. c.) scheint die weite Verbreitung „verkehrt gerichteter" Haare, wie er sich ausdrückt, übersehen zu haben.

Verschiebung kann die akroskope Orientierung in basiskope umgeändert werden, basiskope Haare können sich bis zur Vertikalstellung aufrichten. Wenn dann die Lageänderung nicht sämtliche Haare betrifft, können ähnliche Verhältnisse zustande kommen, wie sie bei Panicum plicatum primär gegeben sind.

Bei den Drüsenhaaren ist wohl die Orientierung in vielen Fällen für die Funktion gleichgültig. Wenn wir also die Haardrüsen, soweit sie nicht von vornherein abstehen, regelmäßig akroskop finden, ist der Schluß vielleicht erlaubt, daß die akroskope Orientierung der Trichome das ursprüngliche Verhalten darstellt, während die basiskope abgeleitet, durch „Anpassung an gewisse Funktionen" entstanden sein könnte. Für diese Vermutung läßt sich auch die Beobachtung ins Feld führen, daß in der Ontogenese häufig die akroskope Orientierung in die basiskope übergeführt wird, aber nicht umgekehrt.

Über die Faktoren, die die primäre Richtung der Haare bedingen, hoffe ich später berichten zu können.

Änderungen in der Richtung der Haare.

Die am jugendlichen Organ niedergedrückten Haare erfahren sehr häufig nachträglich eine Aufrichtung — oft zugleich mit der Auseinanderrückung, von der oben die Rede war —, und zwar sind die Kräfte, die hierbei zur Wirkung kommen, sehr verschiedener Art und auch verschieden lokalisiert. Beschrieben sind bis jetzt nur die hygroskopischen Mechanismen, die reversible Bewegungen ermöglichen, und diese Gruppe soll deshalb nur der Vollständigkeit wegen kurz erwähnt werden. Eine ausführlichere Darstellung erfordern die Fälle, in denen lebende Elemente durch Wachstum die Aufrichtung besorgen, die nicht mehr rückgängig zu machen ist.

Tabelle der Typen der Haaraufrichtung.

I. Hygroskopische Mechanismen.
   - A. Die Haare selbst sind hygroskopisch krümmungsfähig.
   - B. Die wenig krümmungsfähigen Haare sind auf einer hygroskopischen Fruchtklappe inseriert.

II. Bei der Aufrichtung sind lebende Elemente wirksam.
   - A. Das lebende Haar richtet sich selbsttätig auf:
     - a) Durch raschen Ausgleich einer Spannung.
     - b) Durch ungleichseitiges Wachstum, hauptsächlich der Basis.
   - B. Das starre, oft tote Haar wird durch lebende Nachbarzellen aufgerichtet:

a) Unter Ausgleich einer Knickung; an der Aufrichtung ist nur die Epidermis beteiligt.

b) Ohne solchen Ausgleich, durch Umlegung der Basis.

α) Durch Epidermiszellen ohne Beteiligung des Rindengewebes.

β) Durch Epidermiszellen mit Beteiligung des Rindengewebes.

γ) Durch das Rindengewebe, bei passivem Verhalten der Epidermis.

Einzelbeschreibung.

I. A. Grannen von Stipa pennata, Fig. 1. Die einzelligen, langen Haare, die im lebenden Zustand nach oben dicht anliegen, biegen sich, wenn sie abgestorben sind, beim Austrocknen knapp über der Basis im rechten Winkel ab; bei Befeuchtung wird die Bewegung rückgängig gemacht. Das enge Lumen der Haarzelle liegt an der Basis sehr exzentrisch, weil die Membran auf der Außenseite viel dicker ist als auf der Innenseite. Beim Austrocknen schrumpft nun die verdickte Membran in der Längsrichtung viel stärker als die dünne, bei Befeuchtung ist die Quellung entsprechend verschieden, und dadurch erklären sich die Bewegungen. Steinbrinck[1]) hat an anderen Objekten nachgewiesen, daß die verschiedene Quellungs- und Schrumpfungsfähigkeit mit Differenzen im optischen Verhalten parallel geht, die auf Unterschiede in der micellaren Struktur der Membranen schließen lassen.

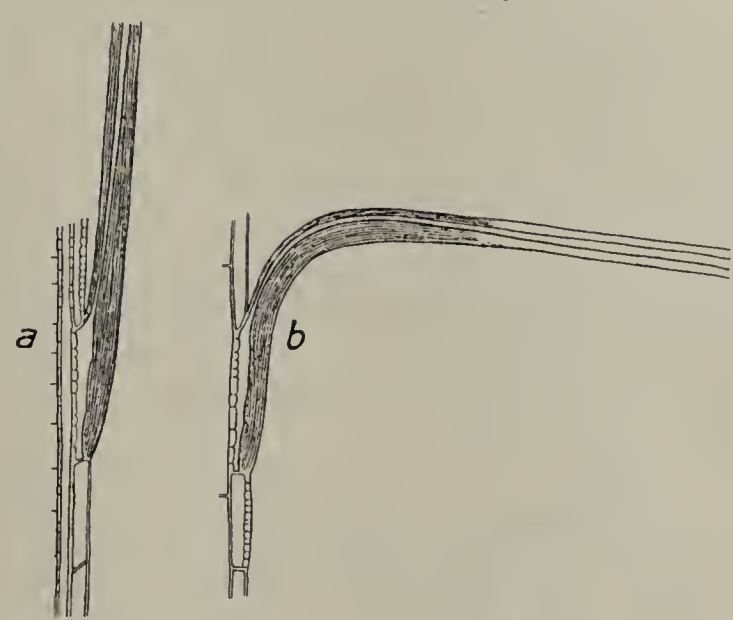

Fig. 1. Stipa pennata, Grannenhaar. *a* im feuchten, *b* im trocknen Zustande. Vergr. 250.

Solche hygroskopischen Haare finden sich nur an reifen Früchten bzw. biologisch zugehörigen, mit den Früchten sich ablösenden Infloreszenzteilen: Griffel von Pulsatilla[2]), Clematis, Atragene, Dryas[2]); Grannen von Stipa pennata, Spelzen von Stipa papposa Nees und Melica ciliata,

1) Steinbrinck, Über den hygroskopischen Mechanismus von Staubbeuteln und Pflanzenhaaren. Festschrift für Schwendener, 1899, pag. 179. Vgl. auch Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., 1904, pag. 489.

2) Abbildungen sind bei Haberlandt l. c. pag. 489 zu finden.

Ährchenspindel von Andropogon ischaemon, Ährchenstiele von Stipa elegantissima Lab.; Seitenstrahlen des Pappus vieler Kompositen.

Ganz ähnlich verhalten sich die Haare an den reifen Samen von Salix, Populus, Epilobium, Vincetoxicum usw. Die Haare sind schon ausgetrocknet, solange die Samen noch dicht zusammengepreßt im Perikarp liegen, und spreizen infolge der beim Austrocknen entstandenen Spannung auseinander, sobald sie aus dem Perikarp befreit werden. Bei den Salicaceen wird die Samenmasse dadurch nur aufgelockert, so daß die Samen zu dünnen Flocken vereinigt bleiben, während sie bei den Asclepiadeen und bei Epilobium sich ganz vereinzeln.

Ebenfalls hygroskopische Mechanismen sind die Hauptstrahlen des Pappus der Kompositen[1]), in denen nur der Vielzelligkeit entsprechend die Verhältnisse modifiziert sind.

I. B. Teilfrüchte von Pelargonium quinquelobatum. Die einzelligen Haare auf der Innenseite der lang geschwänzten Fruchtklappe sind zwar hygroskopisch, doch drehen sie sich beim Austrocknen hauptsächlich um die Längsachse und krümmen sich an der Basis nur wenig. Dagegen krümmt sich die „Granne“ beim Austrocknen schraubenförmig, und die fast gerade bleibenden Haare spreizen an jeder Stelle ungefähr in der Richtung der Tangente ab und „formieren in ihrer Gesamtheit eine zierliche Schraubenfläche, die als Fallschirm dient“ (Steinbrinck l. c. pag. 181).

II. A. a. Die Blattscheiden zahlreicher Gramineen aus der Unterfamilie der Poaeoideen sind auf der Außenseite mit kurzen einzelligen Haaren besetzt, die scharf nach unten angedrückt liegen, solange sie zwischen die tragende Blattscheide und die umhüllende nächstältere eingezwängt sind. Sobald dieses Hindernis entfernt wird, also im normalen Entwicklungsgang bei der Streckung der jungen Internodien und Scheiden, richten sie sich elastisch um etwa 40° auf, ohne daß es eines Austrocknens bedarf, also wohl durch Ausgleich einer Spannung, die in der Wand der lebenden Haarzelle gebildet und erhalten wird. Auf der Blattspreite liegen die Haare zuerst aufwärts angedrückt, sonst verhalten sie sich wie die Haare der Scheide. Beispiele: Bromus inermis, Brachypodium silvaticum, Lagurus ovatus, Elymus europaeus.

II. A. b. 1. Delphinium hybridum Hort., Fig. 2. Die Haare am Rand des scheidig verbreiterten Blattgrundes sind dünnwandig, einzellig, plasmareich, zunächst bogig niedergedrückt. Später strecken sie sich durch ungleiches Wachstum gerade und stehen im rechten Winkel ab.

---

1) Vgl. Steinbrinck l. c., pag. 180.

2. Ceropegia Sandersonii (Asclepiadacee), Fig. 3. Die Haare sind am schlingenden Stengel in zwei ziemlich breite Längszeilen geordnet, lang, kräftig, als 6—8gliedrige Zellreihen entwickelt. Sie liegen zuerst abwärts angedrückt, dann richten sie sich auf, doch nicht bis zur Vertikalstellung. Das Haar wächst zuerst an der Spitze aus, was durch die Verdickung der Wand und durch die Bildung zahlreicher vorspringender Knötchen auf der Kutikula deutlich wird. Die Wand der gekrümmten Basalzelle bleibt am längsten dünn und glatt, und so bewahrt diese Zelle die Fähigkeit in die Länge zu wachsen, sich dabei gerade zu strecken und das ganze Haar aufzustemmen. Nach der Streckung bedeckt sich auch die Wand der Basalzelle mit Knötchen.

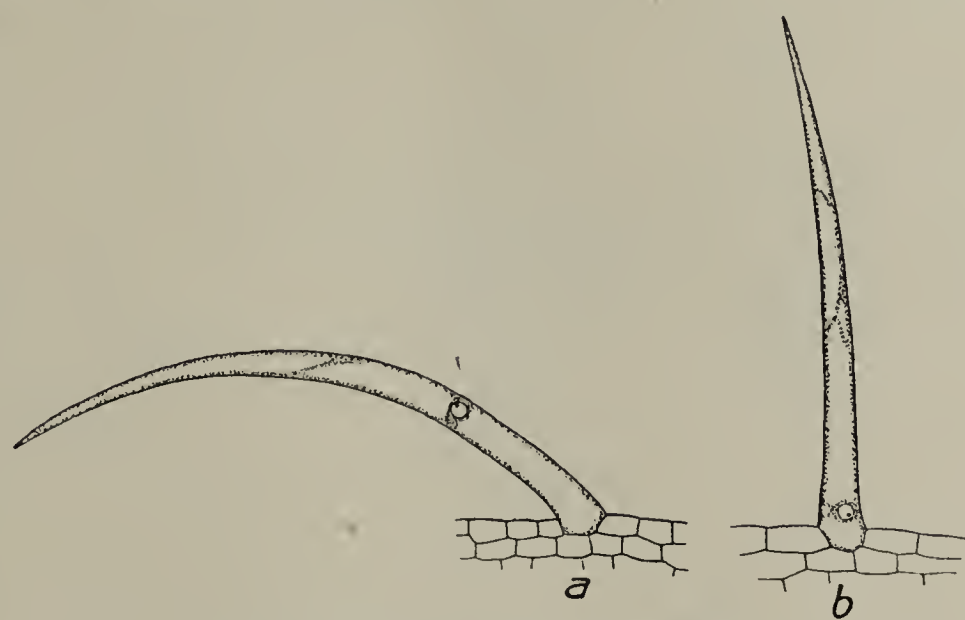

Fig. 2. Delphinium hybridum. Haare vom Blattgrund, *a* jünger, *b* älter. Vergr. 50.

3. Goldfussia glomerata (Acanthacee), Fig. 4. Die Blätter sind beiderseits mit aus Zellreihen gebildeten, gegen die Spitze zu angedrückten Haaren besetzt, deren niedrige Basalzelle bald durch eine oder einige Längswände geteilt wird.

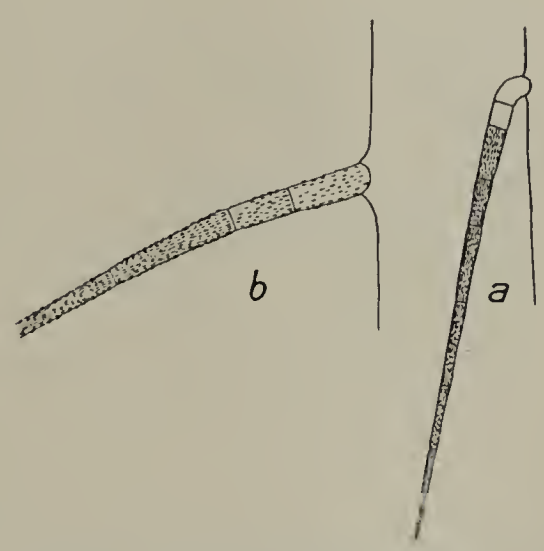

Fig. 3. Ceropegia Sandersoni, Haare vom Stengel. *a* junger, *b* älter. Vergr. 40.

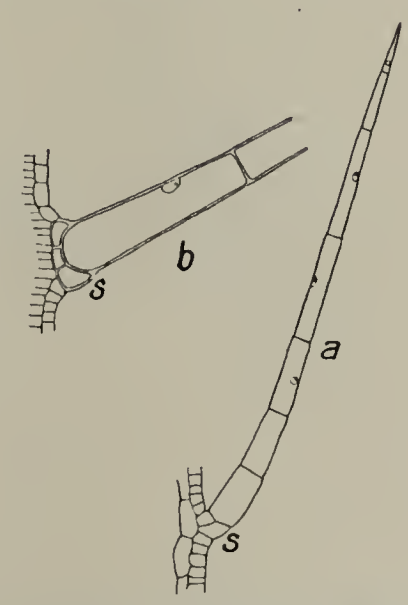

Fig. 4. Goldfussia glomerata, Haare vom Blatt. *a* jünger, *b* älter. Vergr. 40.

Oberhalb des kurzen Fußstücks sind die Haare von Anfang an ziemlich gerade, und die Neigung gegen die Blattfläche kommt dadurch zustande, daß die Fläche, mit der das Haar an das Basalstück ansetzt, schief steht (*s* in Fig. 4*a*). Später wird der Winkel, den das Haar mit dem Blatt bildet, dadurch vergrößert, daß die Ansatzfläche *s* durch ungleichseitiges

Wachstum des Basalstücks in eine mit der Blattfläche fast parallele Lage verschoben wird.

4. Trifolium olympicum, Fig. 5. Haare an den Blättern dreizellig, mit weiter blasenförmiger Basis, langem dickwandigem Endglied und niedrigem scheibenförmigem Mittelstück. Die beiden unteren Zellen sind noch lebend, wenn die Endzelle schon fast lumenlos und abgestorben ist. An den jungen zusammengefalteten Blättchen und an dem noch zwischen den Nebenblättern versteckten Blattstiel sind die Haare aufwärts angedrückt, die nach unten anschließenden Epidermiszellen (bei α) sind über das übrige Niveau etwas emporgehoben. Bei der Entfaltung der Blätter wächst die Basalzelle zu einer weiten Blase heran, und weil das Wachstum hauptsächlich die gegen die Blattspitze gekehrte Partie betrifft, verändert sich die Lage des schmalen Mittelstücks so, daß das Haar sich aufrichtet. Die Epidermiszellen folgen dem Wachstum der Haarbasis — im Blattstiel werden sogar Rindenzellen mit ins Spiel gezogen —, und zuletzt liegen die Epidermiszellen, die von oben her an das Haar grenzen, bei β, über der Fläche des Blättchens bzw. des Stiels. Auf den Blättchen erreichen die Haare die Vertikalstellung nicht (*b*), am Blattstiel werden sie über diese hinübergeführt, so daß sie zuletzt etwas nach unten geneigt sind (*d*).

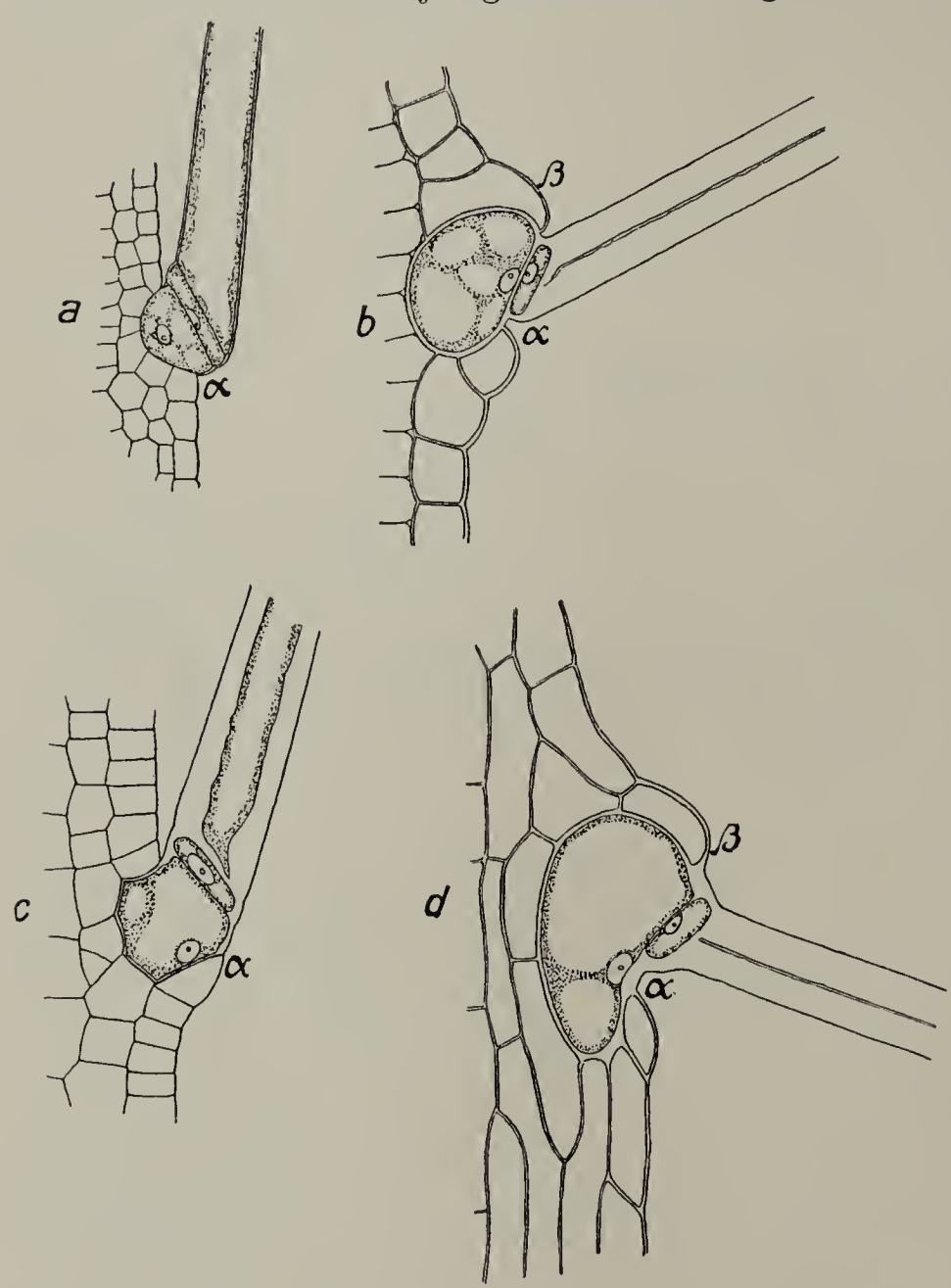

Fig. 5. Trifolium olympicum. *a* u. *b* Haare vom Blättchen, *c* u. *d* vom Blattstiel. *a* u. *c* jung, *b* u. *d* ausgewachsen. Vergr. 160.

Dieselben Vorgänge sind auch bei anderen Trifolium-Arten zu beobachten, z. B. bei Tr. pratense und rubens an den Kelchzähnen. Am Stengel und an den Blättern von Tr. pratense besitzen die Haare zeitlebens eine kleine Basalzelle und bleiben deshalb aufwärts angedrückt.

5. Physostigma venenosum (Papilionacee), Fig. 6. Die Haare sind zunächst, wenn sie ihre volle Länge erreicht haben, zweizellig, mit kurzer dünnwandiger gekrümmter Basalzelle und langem geradem Endglied, am Stengel abwärts, vom Blattstiel bis zu den Blättchen aufwärts angedrückt[1]). Die Basalzelle beginnt zu einer Zeit, wo das Endstück schon dickwandig und ziemlich arm an Plasma ist, mächtig zu wachsen, und zwar besonders in dem zwischen die Epidermiszellen eingesenkten Teil. Die Wachstumsverteilung ist dabei derart, daß die konvexe Außenwand sozusagen eingedrückt wird, mit ihrem untersten Teil in die Fläche der Epidermis zu liegen kommt (angedeutet ist dieser Vorgang auch bei Trifolium olympicum, vgl. Fig. 5*a* und *b* bei *a*). Die Wand $\alpha\beta$ ändert infolgedessen ihre Lage zur Blattober-

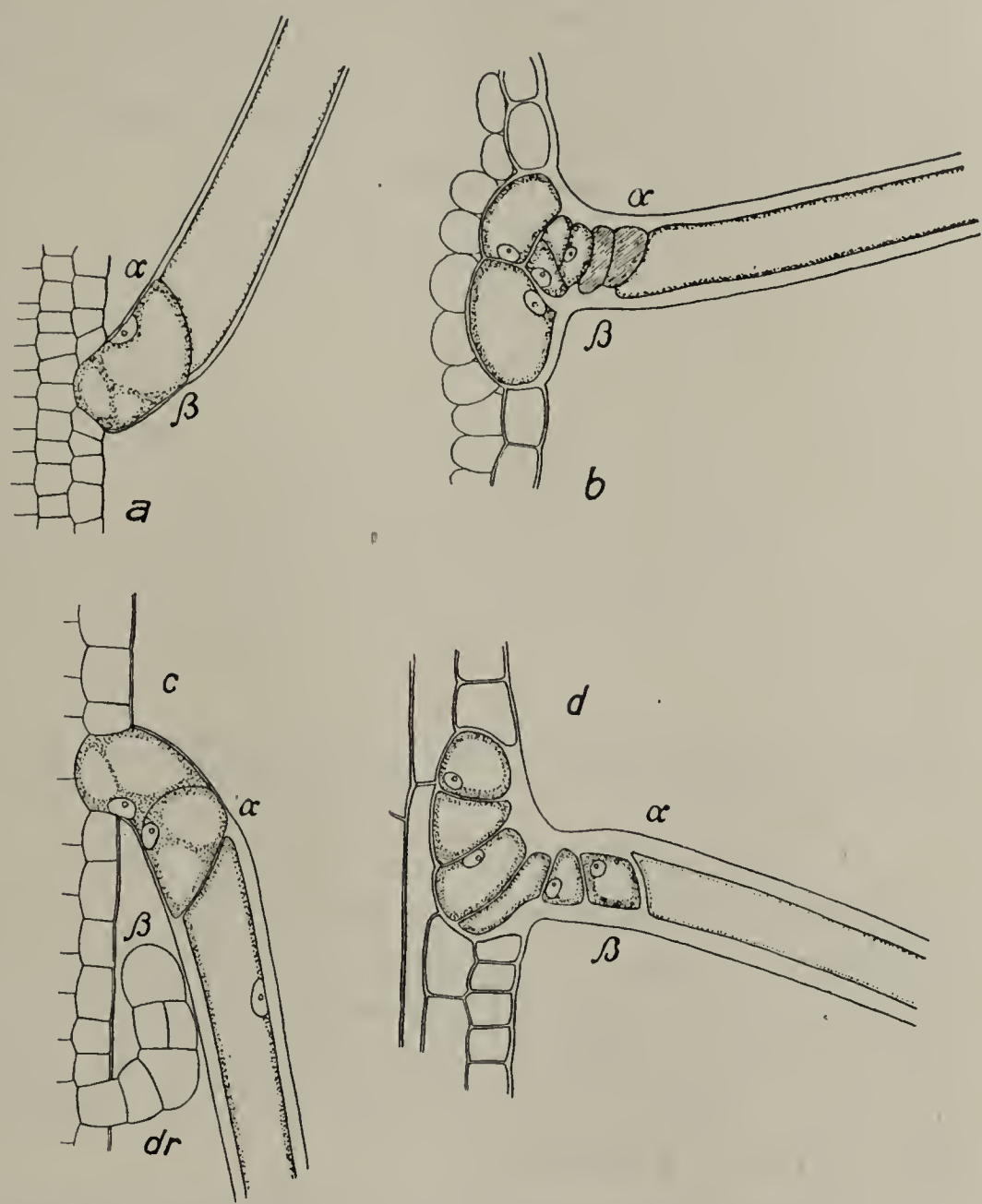

Fig. 6. Physostigma venenosum. *a* junges, *b* ausgewachsenes Haar von der Oberseite eines Blättchens; *c* junges, *d* ausgewachsenes Haar vom Stengel. Die schraffierten Haarzellen in *b* führen braunen Inhalt, scheinen tot. *dr* in *c* Drüschen. Vergr. 320.

1) Die kleinen keulenförmigen Drüschen sind am Stengel wie am Blatt aufwärts gekrümmt (siehe *dr* in Fig. 6*c*). Eine ähnliche Differenz zwischen Borstenhaaren und Drüschen liegt auch bei Knautia arvensis vor (vgl. unten).

fläche beträchtlich, und das Endglied richtet sich fast senkrecht auf, indem die Spitze einen Bogen von oben nach unten beschreibt. Die Haare am Stengel werden in ganz entsprechender Weise durch eine Bewegung von unten nach oben aufgerichtet. Auf dem Blatt wie am Stengel treten in der Basalzelle während dieser Wachstumsvorgänge zahlreiche Wände auf, die für die Änderung der Gestalt keine unmittelbare Bedeutung haben, und zwar im schmalen oberen Teil ungefähr parallel zur primären Scheidewand $\alpha\ \beta$, im breiten Basalabschnitt mehr oder weniger senkrecht dazu. In den Haaren des Blattes überwiegen die ersteren, in denen des Stengels die letzteren.

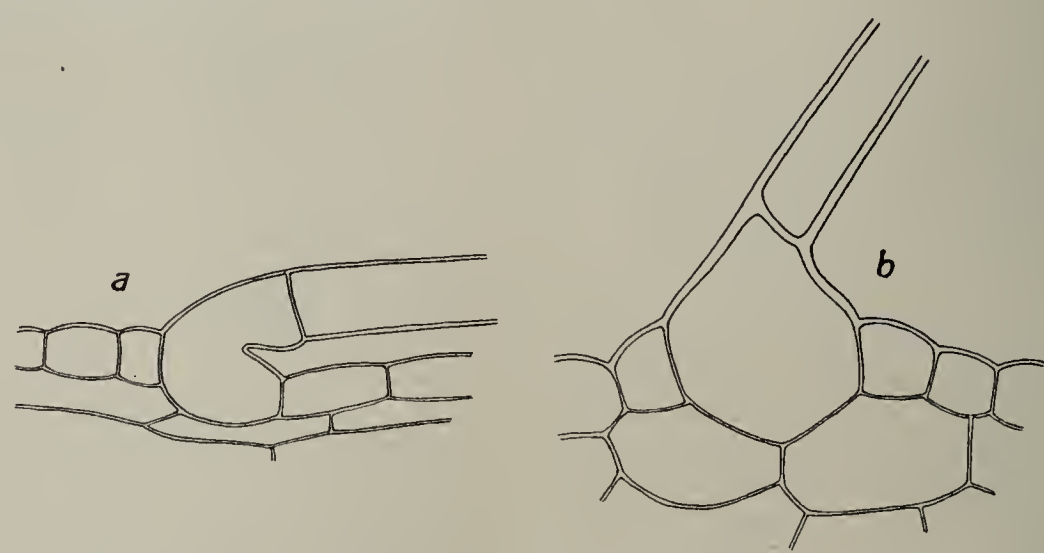

Fig. 7. Forrestia bicolor. Haare der Blattscheide, *a* jung, *b* ausgewachsen. Vergr. 170.

6. Forrestia bicolor (Commelinacee), Fig. 7. Gewisse Teile der geschlossenen Blattscheiden tragen mehrere Längszeilen von langen mehrzelligen Haaren. So lange der mit Haaren besetzte Scheidenteil von der nächstunteren Scheide umhüllt ist, liegen die Haare der Epidermis aufwärts dicht an, mit scharfer tiefer Knickungsfalte in der Basalzelle. Später streckt sich die gefaltete Membran gerade und das Haar richtet sich weit auf.

7. Helianthus annuus. Die kräftigen vielzelligen Borstenhaare am Stengel und an den Blattstielen sind zuerst mit gekrümmtem Basalteil aufwärts niedergedrückt. Die Basis selbst, die sich durch mehrere Längswände unregelmäßig teilt, ist an der Aufrichtung nicht beteiligt, im Gegensatz zu den Typen 1—6. Vielmehr sind es mehrere kurze Zellen über der Basis, die auf der konkaven Seite stärker wachsen als auf der konvexen, so daß die Krümmung vermindert wird und das Haar sich aufrichtet.

Ganz ähnliche Haare trägt Agrostemma Githago, die Kornrade. Die Haare sind zunächst an allen Teilen aufwärts niedergebogen. Am Stengel bleiben sie so, auf den Rippen des Blütenkelchs, auf der Innen-

fläche der blattartigen Kelchzipfel und am Blattrand — sie sind an diesen Teilen besonders lang und kräftig — richten sie sich mit Hilfe der länger wachstumsfähig bleibenden Zellen über der Basis ziemlich weit auf.

B. a. Ctenanthe setosa (Marantacee), Fig. 8 [1]). Die langen Scheiden der großen Blätter sind mit langen einzelligen Borsten bedeckt, der Blattstiel ist schwächer behaart, die Spreite kahl. Die Haare liegen innerhalb der umhüllenden nächstälteren Scheide scharf nach oben angedrückt, wobei sich auf der dem tragenden Blatt zugewandten Seite

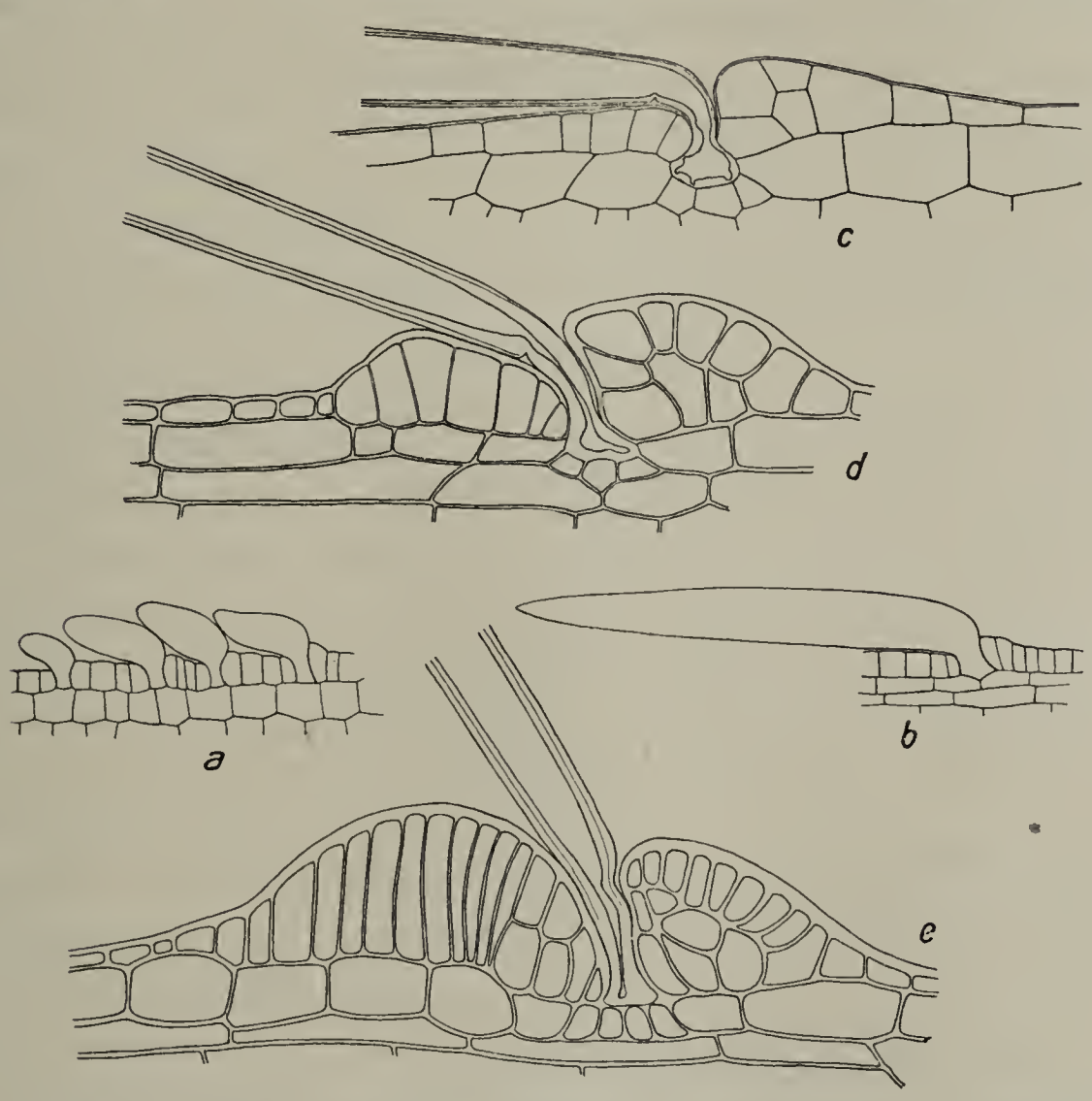

Fig. 8. Ctenanthe setosa, Entwicklungsgeschichte der Haare von der Blattscheide. *e* Der Endzustand. Vergr. 250.

eine Knickungsfalte nahe der Basis bildet. Das Vorübergleiten der Spitze des wachsenden Haares an der bedeckenden Scheide wird durch außerordentliche Glätte der Scheidenepidermis ermöglicht. Noch bevor das Haar ganz ausgewachsen ist, was innerhalb der Scheidenumhüllung geschieht, wachsen die Epidermiszellen, die von unten her an die Haarbasis grenzen, bedeutend heran und teilen sich unregelmäßig. Dies

1) Die Haare mit ihrem Polster sind auch Debski aufgefallen. Vgl. „Über den Bau und den Bewegungsmechanismus der Blätter der Marantaceen", Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau, 1895, pag. 245.

setzt sich fort, wenn der die Haare tragende Teil von der Bedeckung frei geworden ist, aber zugleich greift dieser Vorgang jetzt um das Haar herum auf die obere Seite über, so daß ein Ringwall entsteht, und die sich vergrößernden Epidermiszellen drängen das Haar von der Scheidenoberfläche weg. Die vergrößerten Epidermiszellen auf den Flanken des Haares verhindern, daß das Haar auf die Seite gleitet, und verbürgen eine Bewegung des Haares in der Medianebene. Die Zahl der aktiv beteiligten Zellen ist oft beträchtlich und der Kraftarm des Hebels erreicht so eine ansehnliche Länge. Die Knickung wird bei dieser Verschiebung allmählich ausgeglichen, wobei der Basalteil seine Lage innerhalb der Epidermis nicht ändert, die Falte auf der konkaven Innenseite verschwindet mehr oder weniger und dafür tritt eine weniger scharfe Falte an der gegenüberliegenden Stelle auf. Zuletzt steht das Haar in einem Winkel von 60—70° ab. Erwähnt kann noch werden, daß in den Epidermispolstern, die die ausgewachsenen Haare umgeben, regelmäßig Anthokyan auftritt.

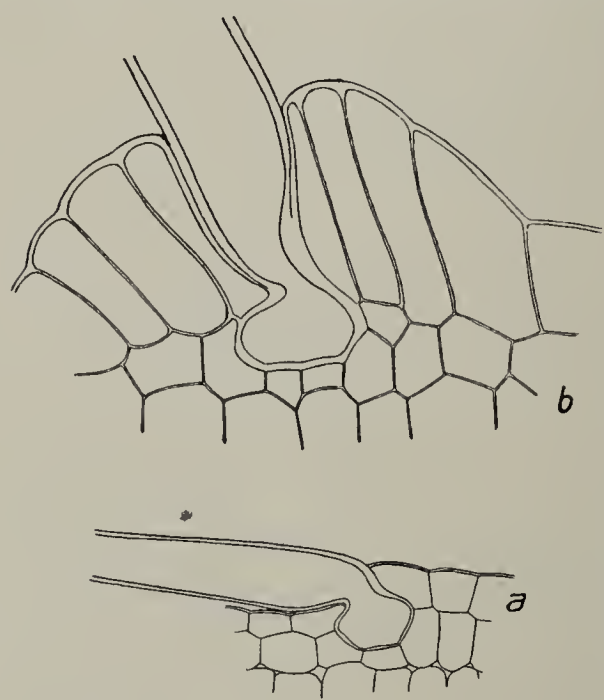

Fig. 9. *a* Panicum plicatum, junges Haar von der Spreitenoberseite. *b* Panicum sp., Haar von der ausgewachsenen Blattscheide. Vergr. 200.

In ganz analoger Weise richten sich bei zahlreichen Gramineen[1]), besonders aus der Unterfamilie der Panicoideen, die starken Borstenhaare auf, die an der Scheide und auf der Spreite der Blätter, manchmal auch am Halm unter der Rispe vorkommen und zuerst meistens aufwärts angedrückt liegen. Die Haare sind über der weiten Basis tief eingeschnürt und in jugendlichen Stadien dicht über der Einschnürung geknickt (Fig. 9 *a*). Wenn nun die Epidermiszellen auf der konkaven Seite auswachsen und das Haar in die Höhe drängen, wird der spitze Winkel der Knickung stumpfer (Fig. 9 *b*). Die Einschnürung stellt also das Gelenk dar, in dem das Haar sich bewegt. Wie die übrigen Membranteile des Haares, die bei der Aufrichtung noch plastisch sein müssen, ihre Lage und Krümmungsform ändern, geht aus der Vergleichung der beiden

1) Schon Duval-Jouve bildet Haare ab, deren Fuß von Epidermiszellen umwallt ist (Histotaxie des feuilles de Graminées, Ann. d. scienc. nat., sér. 6, t. 1, 1875). Auch Grob (l. c.) kennt die „Polsterhaare“, ohne nach der Funktion des Polsters zu fragen. Er hat sie bei sehr vielen Panicoideen, aber auch bei einer Anzahl von Poaeoideen gefunden.

Stadien hervor. Ein Unterschied gegenüber Ctenanthe besteht darin, daß bei Panicum auf der konkaven Seite des Haares die Formänderung der Membran von der Basis her nicht über die eingeschnürte Stelle hinaufgreift, während bei Ctenanthe der ganze Teil bis zu der Falte die Krümmungsform ändert. Auf der konvexen Seite ist das Verhalten ziemlich übereinstimmend.

Beispiele sind: Zea mays, Andropogon gryllus, A. ischaemon, Panicum capillare, P. miliaceum, P. plicatum (hier sind die Haare an der Scheide und auf der Spreitenunterseite basiskop), Setaria glauca, Eleusine indica.

B. b. *α*. Hepatica triloba, Fig. 10. Die Blatt- und Blütenstiele und die Unterseite der Blattlamina sind in der Jugend dicht mit dünnen, weichen, einzelligen, bald luftführenden Haaren bedeckt, die mit scharfer Knickung aufwärts angedrückt liegen. Am Blatt rücken die Haare später nur auseinander, ohne ihre Orientierung zu ändern. An den Blatt- und Blütenstielen wachsen die über dem Haar liegenden Epidermiszellen gegen das Haar hin vor, die Membran zwischen der Haarbasis, den Epidermiszellen und den anstoßenden Rindenzellen verdickt sich, und das Haar wird, ohne Ausgleich der Knickung, umgelegt und vertikal aufgerichtet, unter Drehung der Basis um eine tangential zum Stiel liegende Achse.

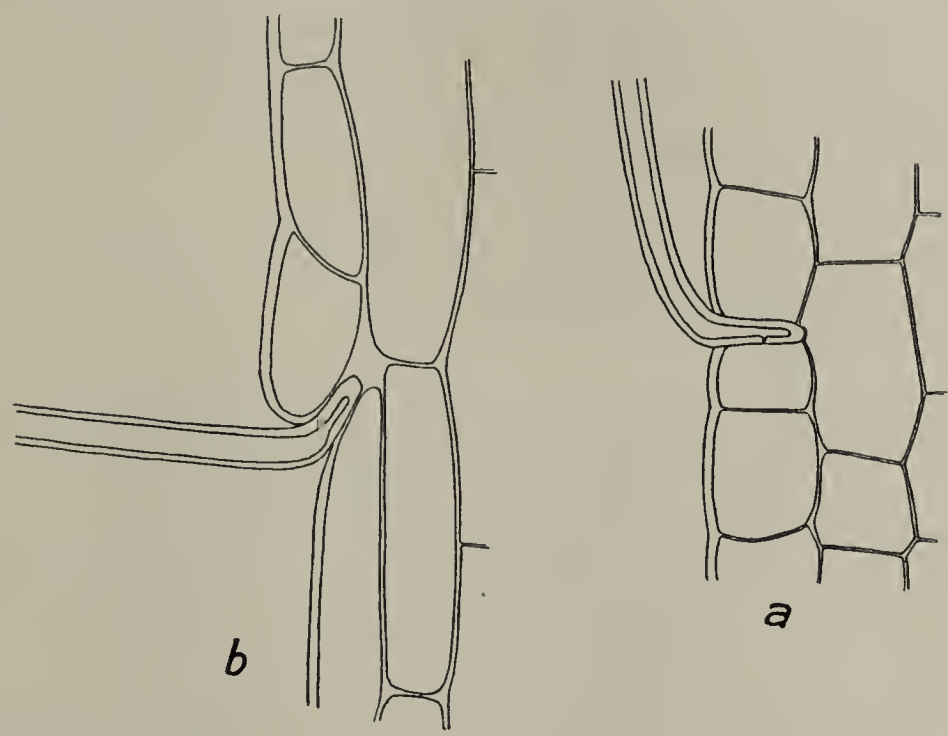

Fig. 10. Hepatica triloba, Haare vom Blütenstiel, *a* noch anliegend, *b* aufgerichtet. Vergr. 320.

Ebenso verhalten sich die Haare an den Laub- und Involukralblättern und an der Außenseite des Blütenkelchs von Pulsatilla vulgaris, patens usw., auch die Haare an den Blattstielen von Ranunculus bulbosus und Alchemilla montana. Wenn die Haarbasis breiter ist, wird das Rindengewebe bei der Aufrichtung in Mitleidenschaft gezogen (vgl. B. b. *β*. 1).

2. Biophytum sensitivum. Die Blattspindel trägt geknickte, zunächst aufwärts angedrückte einzellige Haare, die ähnlich wie bei Hepatica durch auswachsende Epidermiszellen aufgerichtet werden. Ein

Unterschied gegenüber Hepatica liegt darin, daß in den aktiven Epidermiszellen Teilungen senkrecht zur Oberfläche auftreten. Eine Abbildung des ausgebildeten Zustandes gibt Haberlandt[1]).

B. b. *β*. 1. Potentilla sterilis, Fig. 11. Die jungen Blätter tragen ein dichtes seidiges Kleid von einzelligen, über der Basis geknickten, aufwärts angedrückten Haaren. Die Aufrichtung erfolgt in ganz ähnlicher Weise wie bei Hepatica, nur beteiligt sich ein größeres Stück der Epidermis, das sich weiter vorwölbt, und auch die unterliegenden Rindenzellen vergrößern und teilen sich. So wird während der Drehung des Haares ein Höcker gebildet, auf dem das ausgebildete Haar exzentrisch inseriert sitzt. Die Drehung kann am Blattstiel 90° und darüber betragen, so daß die Haare zuletzt gewöhnlich stark rück-

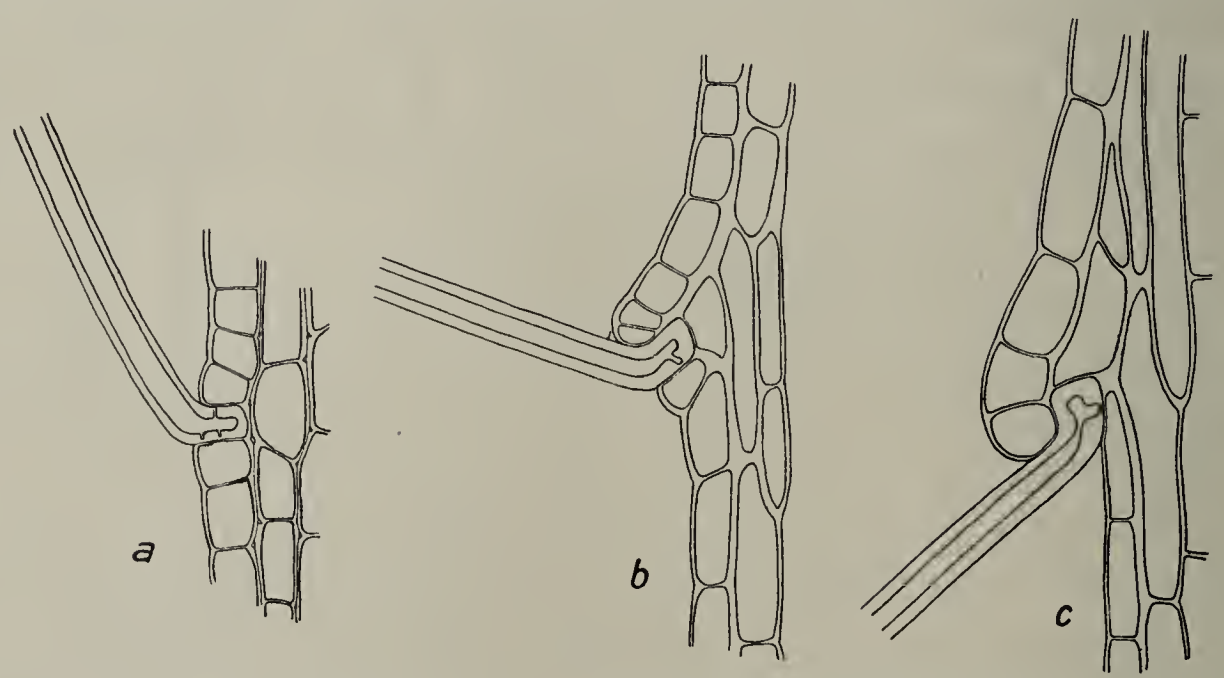

Fig. 11. Potentilla sterilis, Haare vom Blattstiel. *c* ausgewachsen und umgelegt. Vergr. 250.

wärts geneigt erscheinen. Vollkommene Übereinstimmung zeigen viele andere Rosaceen, z. B. Potentilla micrantha, pilosa, recta, Fragaria vesca, Agrimonia eupatorium, Acaena pinnatifida. Die schwächeren Haare erfahren z. B. bei Pot. pilosa keine Aufrichtung, und bei Potentilla alba, die nur dünne Haare besitzt, unterbleibt eine Stellungsänderung ganz.

Zu demselben Typus gehören außerdem die Griffelhaare von Geum reptans (Fig. 12), die im Gegensatz zu denen von Dryas, Pulsatilla usw. nicht hygroskopisch sind und nach erfolgter Aufrichtung sich dem Griffel nicht mehr anzulegen vermögen. Auch außerhalb der Familie der Rosaceen findet sich derselbe Modus noch; an den Blattstielen von

---

1) Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzepion mechanischer Reize, 1901 (2. Aufl. 1906), Taf. IV, Fig. 3. — Auch in Physiolog. Pflanzenanatomie, 3. Aufl. 1904, pag. 519.

Oxalis imbricata und von Ranunculus polyanthemos werden die zuerst aufwärts anliegenden Haare aufgerichtet, am Stengel und an den Blattstielen von Ranunculus lanuginosus und von stärker behaarten Formen des R. repens werden sie sogar nach unten umgelegt.

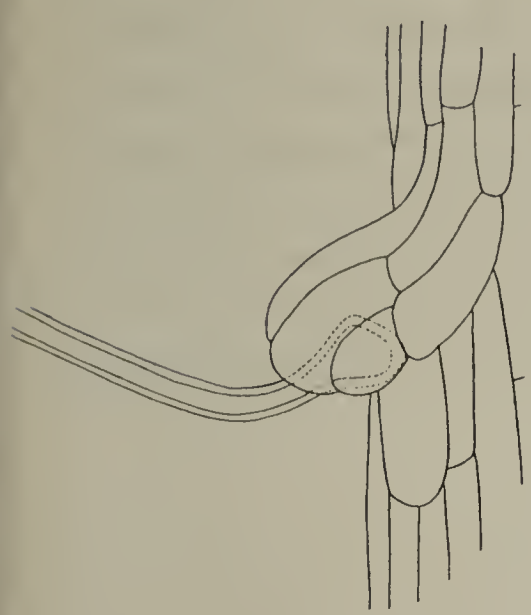

Fig. 12. Geum reptans, ausgewachsenes Griffelhaar. Vergr. 250.

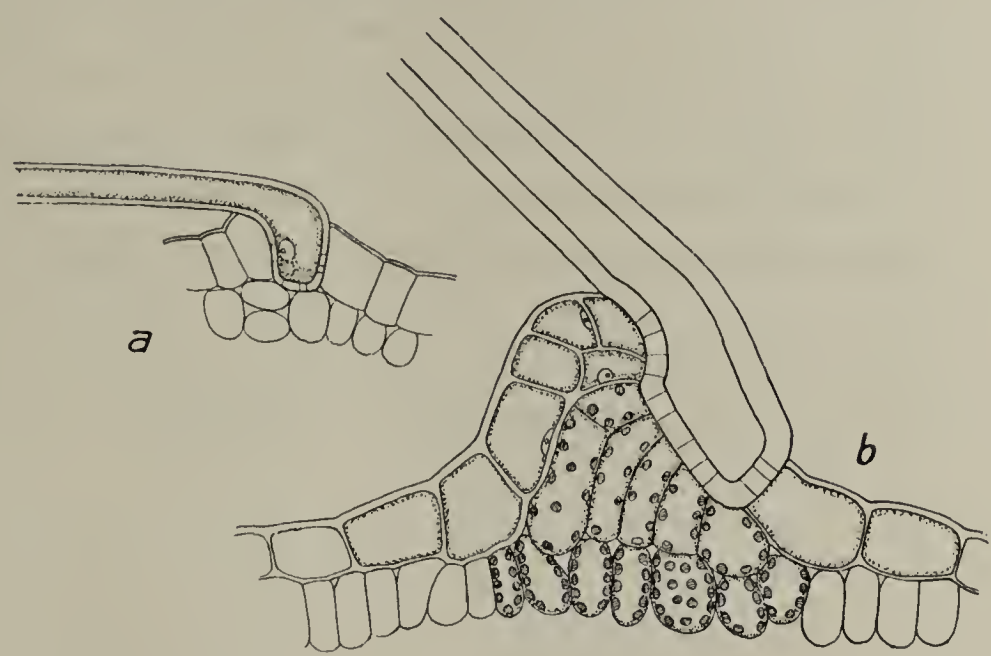

Fig. 13. Biophytum sensitivum. Haare von der Oberseite des Blättchens, *b* ausgewachsen. Die Blättchenspitze würde links liegen. Vergr. 320.

2. Biophytum sensitivum, Fig. 13. Die Blättchen des gefiederten Blattes tragen, wenn sie jung sind, ebensolche geknickte Haare wie die Blattspindel (vgl. B. b. *a*. 2.), unten in ziemlich großer Zahl, oben spärlich. Auf der Unterseite bleiben die Haare schwach und angedrückt, oberseits wachsen sie stärker heran und werden durch weit vorspringende Höcker, die von Epidermis und Mesophyll unter Zellteilung gebildet werden, aufgerichtet, doch nicht bis zur Vertikalstellung. Die Teilungswände in der Epidermis sind ziemlich unregelmäßig orientiert, teils antiklin teils periklin. Abbildungen des fertigen Zustands sind auch bei Haberlandt[1]) zu finden.

3. Knautia arvensis, Fig. 14. Stengel und Blätter sind mit starken einzelligen Borstenhaaren bedeckt, die in der Jugend ziemlich dicht anliegen, und zwar am Stengel und auf der Blattunterseite abwärts, auf der Blattoberseite aufwärts[2]). Später wird der Winkel, den die Haare mit der Oberfläche des Stengels bzw. des Blattes bilden, vergrößert, doch bleibt die ursprüngliche Richtung der Neigung noch erhalten. Auf der Blattunterseite zeichnen sich die Epidermiszellen, die an ein Haar grenzen, vor den übrigen, zwischen denen Spaltöff-

1) Haberlandt, Sinnesorgane usw., Taf. IV.

2) Keulenförmige Drüschen, die sich auf beiden Blattseiten finden, sind immer aufwärts gekrümmt.

nungen auftreten, schon früh durch bedeutendere Tiefe aus, besonders die Zellen, die von oben her an das Haar stoßen. Später wird der Größenunterschied noch beträchtlicher, doch der Übergang meistens mehr allmählich vermittelt, und die größte Tiefe erreichen die Zellen, die von unten an die konkave Seite des Haares grenzen. Auch die Breite dieser Zellen sowie die Orientierung ihrer Seitenwände wird wesentlich verändert, wie aus der Vergleichung der beiden in der Abbildung wiedergegebenen Stadien zu entnehmen ist, und das Resultat ist die Abdrängung des langen Haares von der Epidermis. Die Membran der Haare selbst scheint übrigens noch plastisch zu sein, wenn die Aufrichtung beginnt; die konvexe Krümmung auf der Oberseite flacht sich nämlich etwas ab. Das Mesophyll wird ähnlich wie bei den vorausgehenden

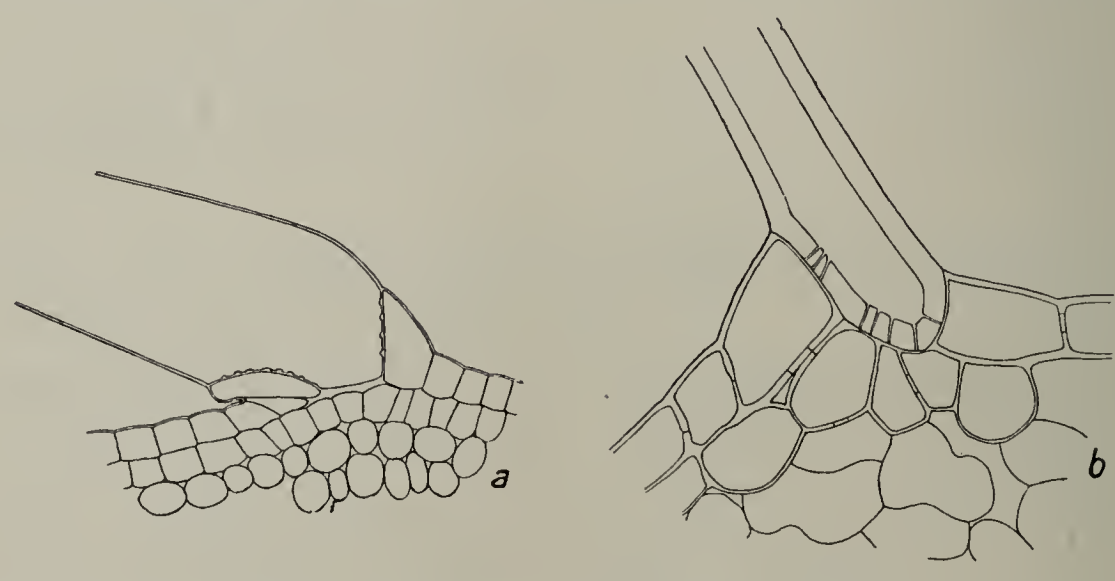

Fig. 14. Knautia arvensis, Haare von der Blattunterseite. *a* ein sehr starkes junges, *b* ein schwächeres älteres. Vergr. 170.

Typen in den Vorgang mit hineingezogen. Ein Unterschied gegenüber Biophytum und noch mehr gegenüber Potentilla kommt darin zum Ausdruck, daß die Außenwände der aktiven Epidermiszellen sich nicht über die Linie der Verwachsung von Haar und Epidermis vorwölben, sondern gerade bleiben.

B. b. γ. 1. Calamus ciliaris, Fig. 15. Sproßachse, Blattspindel und Blättchen sind mit langen, vielzelligen Borsten bedeckt, die in der Jugend aufwärts anliegen. Später beginnt das an eine Borste anschließende subepidermale Gewebe in zwei Schichten, von denen die äußere farblos ist, die innere Chlorophyll führt, stark zu wachsen, wodurch das Postament der Borste sich erhöht und verbreitert, und zwar vorzugsweise oberhalb der Borste. Diese wird infolgedessen gedreht, meistens so weit, daß sie von dem tragenden Organ vertikal absteht. Die Epidermis ist von der Borste auf der Oberseite durch eine Falte, die dauernd erhalten bleibt (in der Figur bei f), deutlich geschieden

und beteiligt sich nicht aktiv an der Aufrichtung, sondern dehnt sich nur in dem Maße, wie das Wachstum des Rindengewebes es verlangt.

2. Mimosa pudica. Die Blätter tragen hauptsächlich auf den Gelenken starke, als vielzellige Zellkörper entwickelte Borsten. Diese sind in frühen Stadien aufwärts niedergedrückt und werden durch das Wachstum des unterliegenden Rindengewebes aufgerichtet. Das aktive Gewebe bleibt kleinzellig, indem die Zellen während der Bildung des Postaments sich unregelmäßig teilen, und infolgedessen sind die Vorgänge, die zur Aufrichtung führen, aus dem Endzustand viel weniger klar zu erschließen als bei Calamus ciliaris.

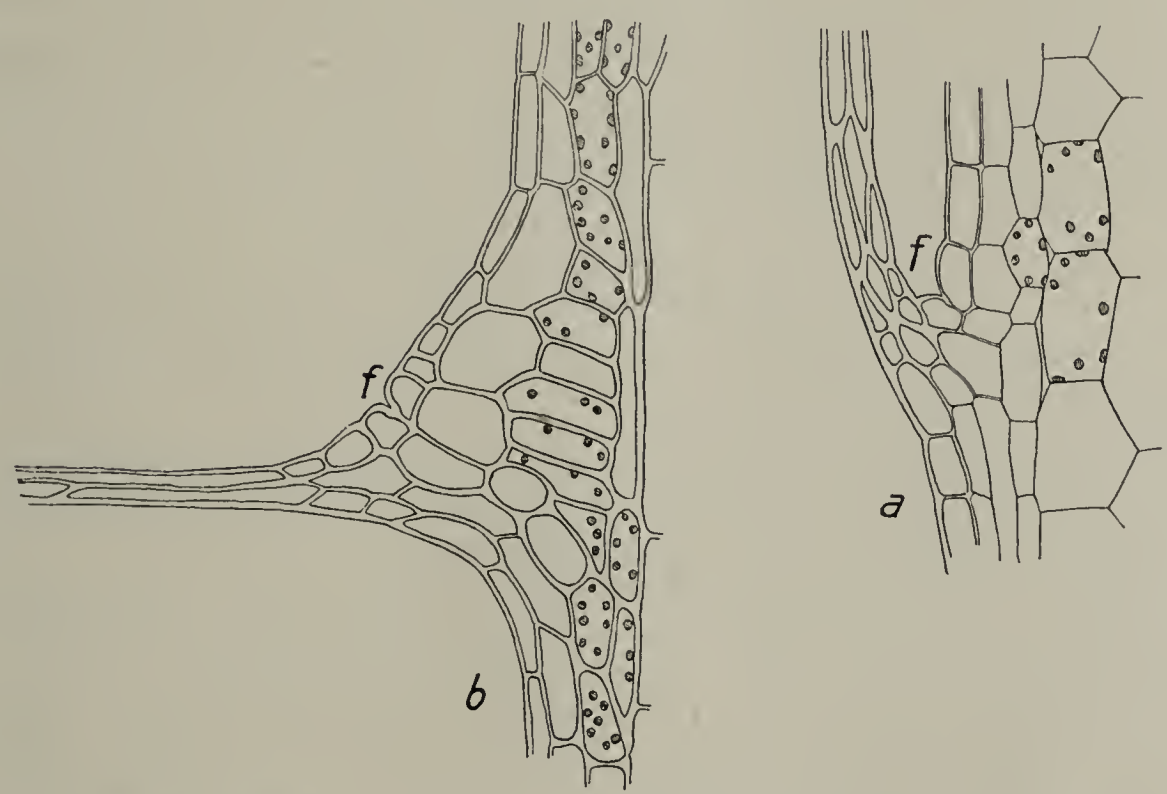

Fig. 15. Calamus ciliaris. *a* eine ausgewachsene schwache Borste von einem Blättchen, die nicht aufgerichtet wurde; *b* eine aufgerichtete Borste vom Blattstiel. Vergr. 320.

Lageveränderungen, die mit den bisher beschriebenen gesetzmäßig verlaufenden nicht viel gemein haben, zeigen die Haare von Carex hirta und die verschiedener Luzula-Arten. Die Haare auf der Scheide und der Lamina der Blätter von Carex hirta sind einzellig, kurz und zart. Sie liegen zuerst aufwärts angedrückt, beim Austrocknen kräuseln sie sich und spreizen teilweise unregelmäßig ab. Am Blattrand von Luzula pilosa stehen vielzellige, zunächst angedrückte Haare, die an der Basis sehr dünnwandig sind und umknicken, wenn sie bei oder nach der Entfaltung auf ein Hindernis stoßen. Sie stehen deshalb eine Zeitlang ganz unregelmäßig ab und werden zuletzt abgeworfen.

Überblicken wir die geschilderten Fälle, in denen Haare oder haarartige Bildungen durch nachträgliche Wachstumsvorgänge ihre Lage verändern, so ergibt sich, daß gewöhnlich die zunächst dicht anliegenden

Haare in eine zur Oberfläche des tragenden Organs mehr oder weniger senkrechte Lage gebracht werden. Seltener kommt es vor, daß akroskope Haare über die Vertikalstellung weg in ausgesprochen basiskope Orientierung übergeführt werden (an Stengeln und Blattstielen). Der umgekehrte Vorgang, daß basiskope Haare weiter als bis zur Senkrechtstellung verlagert werden, ist mir nirgends zu Gesicht gekommen. Ebenso tritt nie eine Niederlegung vorher abstehender Haare ein. An Drüsenhaaren ist mir eine sekundäre Veränderung der Lage nicht bekannt geworden.

Zu diskutieren, welche Faktoren für das ausgiebige Wachstum der Nachbarzellen der Haare verantwortlich zu machen sind, empfiehlt sich nicht, so lange Experimente fehlen. Die Beobachtung, daß schwache Haare oft anliegend bleiben, während daneben stärkere aufgerichtet werden, deutet darauf hin, daß einfache Ernährungsverhältnisse maßgebend sein können.

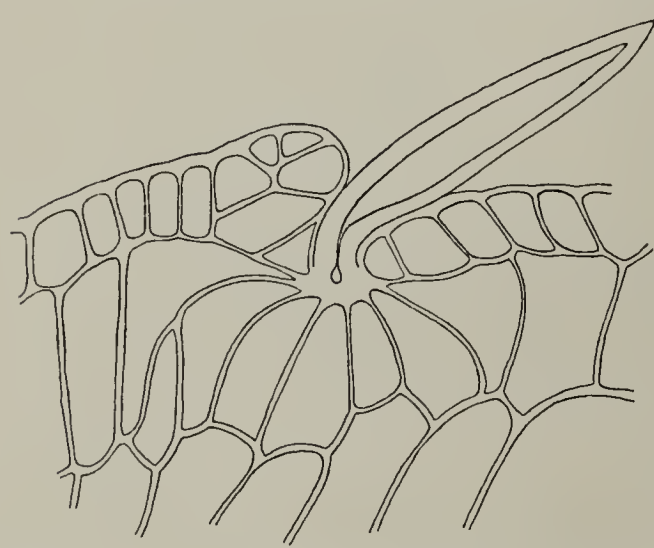

Fig. 16. Ctenanthe setosa Ausgewachsenes Haar vom Blattstiel. Vergr. 250.

Eines ist jedenfalls sicher, daß das Wachstum der Epidermiszellen nicht ausschließlich im Zusammenhang mit der Aufrichtung der Haare, also bildlich gesprochen zum Zweck der Aufrichtung eintritt. Am oberen Teil des Blattstiels von Ctenanthe ist nämlich die Wucherung auf der konvexen Seite der Haare allein vorhanden (Fig. 16), kann also nicht zur Aufrichtung führen. Die Haare, die hier kürzer, aber noch dickwandiger sind als an der Scheide, bleiben dauernd angedrückt, und die Höckerbildung kann kaum irgendwelche Bedeutung haben. Ein ähnliches Vortreten der Epidermiszellen über die Haarbasis ist mir auch an den Griffelhaaren von Clematis vitalba gelegentlich zu Gesicht gekommen.

Bei den normalen Monokotylenhaaren vom Typus Ctenanthe ist, wie oben angegeben, kein einseitiges Epidermispolster auf der konkaven Haarseite vorhanden, sondern ein die ganze Haarbasis umfassender Ringwulst. Der Teil des Wulstes, der auf der konvexen Seite des Haares liegt, hat natürlich mit der Aufrichtung nichts zu tun, wohl aber wirkt er als Widerlager für das aufgerichtete Haar. Das Haar

1) Hier sind auch die „Fühlpolster“ zu nennen, die Haberlandt (Sinnesorgane 1906, pag. 160, Taf. IX) von den Blattstielen von Clematis vitalba beschreibt.

ist ja an den aufrichtenden Epidermiszellen nirgends festgewachsen. Soll es also nach allen Seiten hin gegen Verschiebung aus der zuletzt erworbenen Richtung geschützt sein, so muß es von allen Seiten her gestützt werden, wie es durch den Ringwulst geschieht.

Als Anpassung an den Vorgang der Aufrichtung könnte allenfalls die Falte gedeutet werden, die bei Ctenanthe setosa an den langen Haaren der Blattscheide regelmäßig auf der konkaven Seite nahe der Basis auftritt (vgl. Fig. 8). Der Basalteil selbst verändert ja seine Lage nicht in der Weise, wie es bei den geknickten, starr bleibenden Haaren etwa von Potentilla geschieht, vielmehr wird das Lageverhältnis zwischen Basis und Spitzenteil modifiziert, und das ist sicher mit geringerer Arbeitsleistung zu erreichen, wenn auf der Seite, die gespannt wird, durch das Vorhandensein einer eingefalteten dünnen Membranpartie die Möglichkeit der Verlängerung geboten ist. Daß die Falte keine mechanisch notwendige Konsequenz der Entwicklungsart der betreffenden Haare ist, zeigen die Jugendstadien (vgl. Fig. 8*b*), in denen die Krümmung an der Basis schon die endgiltige Form zeigt, ohne daß die Falte angedeutet wäre. Diese wird also erst nachträglich, während des Dickenwachstums der Haarmembran, gebildet, und merkwürdiger Weise fehlt diese nachträgliche Differenzierung an den Haaren des Blattstiels, die dauernd angedrückt bleiben, so daß die Falte bedeutungslos wäre (vgl. Fig. 16).

Zum Schluß sollen nun noch einige Beispiele angeführt werden, bei denen eine Stellungsänderung der Haare nicht erfolgt. Dies ist unter allen Umständen dort der Fall, wo die Haare am entwickelten Organ anliegen; denn eine nachträgliche Niederbiegung ursprünglich abstehender Haare ist nirgends zur Beobachtung gekommen. Es wird also nur nötig sein solche Pflanzen zu nennen, die von vornherein abstehende Behaarung tragen. Solche Behaarung kann nur dort auftreten, wo die Haare sich frei entwickeln, entweder weil die tragenden Organe sich schon in frühen Stadien nicht gegenseitig decken, oder weil die Haare verhältnismäßig spät heranwachsen. Drüsenhaare sind in der folgenden Aufzählung ausgeschlossen. Auf den morphologischen Wert der Haarbildungen ist keine Rücksicht genommen.

Carex pilosa, Urtica dioica, Papaver rhoeas[1]), Geranium sp. sp., Oxalis sarmentosa, Epilobium hirsutum, Waldsteinia trifoliata, Myrrhis odorata, Chaerophyllum aureum, Hydrocotyle densiflora, Scrofularia vernalis, Anchusa officinalis, Clinopodium vulgare, Galeopsis tetrahit, La-

1) Eine Rasse mit aufwärts anliegenden Borsten tritt viel seltener auf als die gewöhnliche mit wagerecht abstehenden.

mium album, Campanula rapunculoides, trachelium, Galium aparine, cruciata, Chondrilla juncea, Hieracium pratense, Hypochoeris radicata.

Funktion, Funktionswechsel und Funktionsverlust.

Für die Funktion, die eine Haarbedeckung ausüben kann, ist von Bedeutung einmal der Zustand der Haarzellen, d. h. der Umstand, ob sie lebend oder tot sind, weiter die Dichtigkeit des Haarkleides und endlich die Stellung des einzelnen Haares zur Oberfläche des tragenden Organes.

Lebende, plasmaführende Haare müssen, wenn ihre Wand nicht zu dick oder sonst für Wasserdampf sehr wenig durchlässig ist, notwendig die kutikulare Wasserdampfabgabe des tragenden Organs durch Vergrößerung der transpirierenden Oberfläche steigern. Ob die Pflanze von dieser Leistung Nutzen hat oder nicht, ist für die Feststellung der Funktion ohne Bedeutung. Aber zunächst ist sogar die Funktion nur theoretisch postuliert, nicht durch Versuche im konkreten Fall exakt nachgewiesen. Für andere, spezifische Funktionen, wie wir sie bei den Fühl- und Brennhaaren antreffen, ist natürlich auch der Gehalt an lebendem Plasma Bedingung.

Tote, luftführende Haare geben selbst kein Wasser ab; vielmehr können sie die Transpiration durch Erschwerung der Dampfbewegung herabdrücken[1]) und bei entsprechender Lagerung auch als Lichtschirm wirken[2]), wobei zugleich wieder eine Verminderung der Transpiration resultiert, weil ja ein großer Teil der tatsächlich von den Haaren zurückgeworfenen Energie im Blattinnern als Wärme auftreten würde; nicht zu vergessen ist auch, daß eine Oberfläche, die wenig strahlende Energie absorbiert, ebenso durch Strahlung wenig Wärme verliert, wenn die Umgebung sich abkühlt. Am vollkommensten werden diese beiden Funktionen erfüllt von sehr dicht stehenden langen, gekräuselten oder durch Verzweigung verfilzten Haaren. Ein Kleid von schlichten, nicht sehr dicht stehenden Haaren kann diese Wirkung nur hervorbringen, wenn die Haare sich an die Oberfläche des tragenden Organs knapp anlegen, also nicht nur mit der Basis, sondern ihrer ganzen Ausdehnung nach die Epidermis decken, wie wir es oft an jungen Blättern finden.

---

1) Literatur bei Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen, 1904, pag. 208.

2) Versuche über die quantitative Wirkung dichter Haarbekleidung bei Baumert, „Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtungen an grünen Blättern". Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. IX, 1907, pag. 116 ff. Hier auch die ältere Literatur. Die scharfe Kritik, die Pringsheim (Botan. Zeitung 1908, Sp. 186) der Arbeit vom exakt physiologischen Standpunkt aus angedeihen läßt, hindert nicht, daß die Arbeit als wertvoller Beitrag zur Ökologie der in Frage stehenden Einrichtungen erscheint.

Stehen solche anliegenden Haare verstreut, so können sie überhaupt keinerlei Funktion ausüben, wenn sie weder der Sekretion noch der Absorption dienen und wenn sie nicht durch mineralische Inkrustation tierischen Feinden gegenüber wirksam werden.

Sobald dagegen isolierte Haare vom tragenden Organ abstehen, sind sie verschiedener Verrichtungen fähig, die zwar nicht auf die physiologischen Daseinsbedingungen unmittelbar insofern Einfluß haben, als sie die Einwirkung der Atmosphärilien modifizieren, die aber doch für die Beziehungen der Pflanze zu ihrer Umgebung Bedeutung gewinnen können, nämlich dadurch, daß sie etwa schlaffen Stengeln die Verankerung an festeren Stützen ermöglichen, oder daß sie gegenüber Tieren, die der Pflanze nahe kommen, irgendwelche Rolle spielen. So finden wir abstehend die Fühlhaare von Dionaea, die Brennhaare der Urticaceen usw., die Klimmhaare von Galium aparine, von Ceropegia Sandersoni, die des Hopfens[1]). Alle diese Haarformen könnten den Funktionen, die sie tatsächlich ausüben, nicht genügen, wenn sie dem Blatt oder Stengel dicht anlägen. Außerdem erscheinen die abstehenden steifen Haare, die an allen Teilen des Vegetationskörpers so weit verbreitet sind, sehr geeignet kleinen kriechenden Tieren die Fortbewegung zu erschweren. Die Richtung der Haare, die ja meistens nicht genau vertikal abstehen, erscheint von diesem Gesichtspunkt aus nicht unzweckmäßig. Wie oben erwähnt wurde, sind nämlich die Haare mit der Spitze gewöhnlich am Stengel abwärts, am Blatt aufwärts gekehrt; bei kriechenden Pflanzen, wie Fragaria, manchen Potentillen, seltener bei hochstengeligen Formen, wie Ranunculus lanuginosus, zeigen die Blattstiele, wenn sie erwachsen sind, den Behaarungsmodus von Stengeln. Kleinen Tieren wird es nicht leicht fallen gegen schräg entgegenstehende Stacheln zu kriechen, und so wird einem von unten aufkriechenden Tier der Weg am Stengel versperrt, einem anderen, das irgendwie auf ein Blatt gelangt ist, das Vordringen zum Stengel und zu anderen Blättern schwer gemacht.

Kleine Gartenschnecken, deren Schale nur 5—8 mm Durchmesser hatte und die sich von den kahlen Blättern der Poa annua nährten, schienen sich wohl zu sträuben, wenn sie gezwungen wurden auf die behaarten Stiele von Fragaria collina oder Potentilla sterilis oder auf die behaarten Blattscheiden von Elymus europaeus hinüberzukriechen.

---

1) Die zweiarmigen Haare des Hopfens liegen zunächst mit ihren horizontalen Schenkeln dem Stengel an und werden nachträglich durch ein kräftiges Postament emporgehoben, wodurch die bekannte Amboßgestalt zustande kommt. Vgl. Rauter, Zur Entwicklungsgeschichte einiger Trichomgebilde. Denkschrift der k. Akad. d. Wissensch., mathem.-naturw. Klasse, Bd. XXXI, 1871.

Waren sie aber einmal auf dem behaarten Organ, so kamen sie ohne merkliche Schwierigkeit vorwärts, indem sie mit dem breiten Fuß die Haare niederdrückten; noch weniger Widerstand fanden 20—25 mm große Schnecken. Der Versuch zu entscheiden, ob die Schnecken im Hunger eher an rasierten als an unrasierten Stielen und Stengeln aufkriechen, scheiterte daran, daß es mir nicht gelang behaarte Pflanzen zu finden, die von den Schnecken angenommen werden. Die Tiere wurden mit den in Erde gesteckten Blättern und Grashalmen tagelang in großen Glaswannen eingesperrt. Einzelne kletterten an den rasierten wie den unrasierten Organen hinauf, die meisten blieben aber nach kurzem Suchen an den Gefäßwänden oder auf der Erde bewegungslos sitzen.

Dunkelbraune Ameisen von 4 mm Länge liefen an stark behaarten Blattstielen von Potentilla sterilis ohne jede Schwierigkeit auf und ab, ebenso Käfer von ähnlicher Größe.

Experimente mit Blattläusen ergaben dagegen positive Resultate. Schwarze Blattläuse, die im Garten auf Valeriana officinalis saßen, hatten schon bei 2 mm Länge ersichtliche Mühe aufzuwenden, um auf den Blattstielen von Potentilla sterilis vorwärts zu kommen. Und jüngere, nur 1 mm große Tiere kamen, trotz angestrengter Bemühung, wie mit der Lupe zu beobachten war, meistens buchstäblich nicht vom Fleck. Mit diesem Ergebnis stimmt die Beobachtung überein, daß Blattläuse vorzugsweise auf kahlen oder schwach behaarten Pflanzen auftreten. Haare, die so weit auseinander stehen, daß die Läuse zwischen den Haaren die Epidermis erreichen, können natürlich auch bei beträchtlicher Länge keinen Schutz in dem angegebenen Sinn gewähren.

Die oben beschriebenen Habitusveränderungen, denen ein Haarkleid unterliegen kann, sind also nicht ohne Bedeutung für die Funktion der Haare. Wo angedrückte Haare, die am jungen Blatt oder Stengel eine zusammenhängende Decke bildeten, bei der Entfaltung weit auseinander gerückt werden, verlieren sie ihre Funktion, wenn sie anliegend bleiben und nicht mineralisch inkrustiert sind. Der voll besonnten oft Spaltöffnungen führenden Oberseite fehlen die Haare oft ganz, unterseits sind sie nach der Entfaltung zur Hauptsache auf die Nerven beschränkt, wo Chlorophyllparenchym und Spaltöffnungen fehlen, oder sie sind bei gleichmäßiger Verteilung überall so weit auseinander gezogen, daß sie vollkommen wirkungslos bleiben müssen.

Eine neue Funktion an Stelle der verlorenen können solche isolierten Haare aber gewinnen, indem sie sich aufrichten, weil sie jetzt

als Schutz gegen kriechende tierische Schädlinge zu dienen vermögen. Derselbe Funktionswechsel liegt vor, wenn Haare, die noch so dicht stehen, daß sie im angedrückten Zustand wohl als Transpirationsschutz wirken könnten, aufgerichtet werden.

Wo die Haare im angedrückten Zustand keinerlei Funktion ausüben können, weil sie durch Umhüllungen (Fruchtblätter bei den Samen, Blattscheide bei Ctenanthe usw.) bis zur Zeit des Absterbens von der Berührung mit der Atmosphäre abgeschnitten und deshalb sogar am Transpirieren gehindert sind, werden sie durch die Aufrichtung überhaupt erst funktionsreif. Ebenso beginnt bei den Haaren von Ceropegia Sandersoni die Phase der Wirksamkeit wohl erst mit der Aufrichtung. Die Haare sind frühzeitig ziemlich derbwandig, bilden auch nur kurze Zeit eine zusammenhängende Decke. Im abgespreizten Zustand vermögen sie als Klimmhaare zu fungieren.

Dagegen kann man wohl von einem Funktionswechsel sprechen, wenn Griffel- und Grannenhaare, die im lebenden Zustand als Transpirationsapparate wirken, mit dem Absterben in den Dienst der Keimverbreitung treten, einerlei ob die Haare hygroskopisch sind oder unbeweglich abstehen. Unter diesen Apparaten, die für die Keimverbreitung Bedeutung haben, stellen die hygroskopischen Mechanismen eine zweckmäßigere Form dar als der Typus der starr aufgerichteten Haare von Geum, weil die Aufrichtung der Haare, die die Verstreuung durch den Wind erleichtert, nur bei einer Witterung erfolgt, wo nicht durch fallenden Regen die Fortführung der Keime gefährdet ist.

Für den Deszendenztheoretiker ist noch bemerkenswert, daß einerseits der Typus der hygroskopischen Flughaare in den verschiedensten Gruppen der Angiospermen zur Ausbildung gekommen ist, und andererseits so nahe verwandte Pflanzen, wie Geum reptans und Dryas octopetala, Flughaare verschiedener Art erworben haben.

Zur Frage der Sinneshaare von Mimosa und Biophytum.

Die Borsten von Mimosa sind ebenso wie die Haare von Biophytum im ausgebildeten Zustand von Haberlandt[1]) beschrieben worden. Haberlandt bringt die anatomischen Eigentümlichkeiten der genannten Organe zu der Stoßreizbarkeit der beiden Pflanzen in Beziehung und steht nicht an die Haare mit Einschluß der angrenzenden parenchymatischen Elemente als Perzeptionsorgane für mechanische Reize zu bezeichnen.

---

1) Haberlandt, Sinnesorgane usw., 1901, pag. 79 ff., 1906, pag. 101 ff., Taf. IV. — Auch Physiologische Pflanzenanatomie, pag. 519.

Daß ein starres Haar, das in einem durch Deformation der Zellen reizbaren Gewebe inseriert ist, als „Stimulator“ wirkt, ist eine physikalische Notwendigkeit, insofern als ein geringer Druck oder Zug, der an dem langen Haarhebel angreift, eine verhältnismäßig bedeutende Wirkung ausüben muß. Zu untersuchen bleibt nur, ob die durch Biegung des Haares erzeugte Deformation einen Reiz hervorrufen kann, der den Schwellenwert erreicht. Nach den Mitteilungen Haberlandts ist dies bei Mimosa tatsächlich der Fall, und ich selber habe, allerdings nur bei Pflanzen, die sich auch sonst als sehr empfindlich erwiesen, denselben Erfolg mehrfach beobachtet. Haberlandt begnügt sich aber nicht damit den Borsten von Mimosa pudica die Rolle von Stimulatoren zuzusprechen, sondern er möchte einige seiner Typen als echte Perzeptionsorgane aufgefaßt wissen, nämlich die Ausbildungsformen, bei denen die verholzte Borste auf einem parenchymatischen Postament steht oder wo gar in den spitzen Winkel zwischen Borste und Gelenkoberfläche ein Keil von Parenchymzellen eingeschoben ist.

Nun sind aber bei Mimosa pudica nach Haberlandts eigenen Angaben solche Borsten am häufigsten, die ohne Parenchympolster dem reizbaren Gewebe aufgesetzt sind, also nur die Bedeutung von Stimulatoren haben können. Haberlandts dritter Typus, wo ein Parenchymkeil zwischen Borste und Blattstiel eingefügt erscheint, ist mir nie zu Gesicht gekommen; in einem einzigen Fall, wo die Anordnung der Zellen ungefähr mit der Zeichnung Haberlandts übereinstimmte, waren die Zellen, die den Reiz perzipieren sollten, fast so dickwandig wie die Zellen der Borste; die Form 3 kann also kaum typisch sein. Der vierte Typus Haberlandts ist auf einen Blatteil beschränkt, der, wenn überhaupt, sehr reduzierte Reizbarkeit besitzt; aus der weitgehenden „Anpassung“ der Struktur an eine angenommene Funktion auf das Vorhandensein dieser Funktion zu schließen, auch wenn das Experiment die Annahme nicht bestätigt, geht selbstverständlich nicht an. Als häufig vorkommende Form, die in der Struktur den Ansprüchen an ein „Sinneshaar“ genügt, bleibt also nur der Typus 2: Borste auf einem parenchymatischen Sockel, wenn man dieses Postament zu der Borste rechnet. Denn daß der Sockel so reizbar ist wie das darunter liegende Gewebe, ist zwar nicht bewiesen, aber doch wahrscheinlicher als das Gegenteil.

Auch bei Biophytum sensitivum hat Haberlandt durch Biegen der Haare an der Blattspindel die Auslösung der Reizbewegung hervorrufen können. An träge reagierenden Warmhauspflanzen des Münchner Gartens konnte ich im Frühjahr, Sommer und Herbst durch rasches

Darüberstreichen mit einem dünnen Holzstäbchen sämtliche Haare eines Blattes vorwärts und rückwärts niederbiegen ohne eine Reizung zu erzielen, während ein Schlag auf die Spindel Erfolg hatte. Daß bei Biophytum eine Reizperzeption in den Epidermispolstern am Fuß der Haare nicht nachgewiesen ist, gibt Haberlandt selbst zu. Er weist selber auf die Möglichkeit hin, daß die Erschütterung, die durch das Zurückschnellen des Haares verursacht wird, die Reizung herbeiführen kann. Dieser Faktor kann nun sicher mit leichter Mühe ausgeschaltet werden, indem man das Haar nach dem Niederbiegen langsam in die ursprüngliche Lage zurückkehren läßt. Mir war der Versuch in der veränderten Form nicht möglich, weil die Pflanzen, wie bemerkt, durch Vermittlung der Haare sich auf keine Weise reizen ließen.

Haberlandt gibt jedenfalls der Annahme den Vorzug, die Zusammendrückung oder Zerrung der Epidermiszellen durch das Haar sei imstande Reizung hervorzurufen. Seine Argumentation beschränkt sich dabei auf den Hinweis, daß ähnliche anatomische Strukturen außer bei dem, wie er meint, in physiologischer Beziehung vollkommen klar liegenden Fall von Mimosa nicht beobachtet seien.

Aus den vorausgehenden anatomischen Schilderungen ist aber zu ersehen, daß einseitige Polster an Haaren in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen vorkommen und zwar bei Pflanzen, denen noch niemand eine analoge Reizbarkeit zugesprochen hat. Ganz unwesentlich, aber wegen der gegenteiligen Angabe Haberlandts doch nicht zu übergehen ist die Tatsache, daß auch in der mit Biophytum sehr nahe verwandten Gattung Oxalis die Bildung solcher Polster nicht fehlt (vgl. oben pag. 143)[1]. Die Vermutung, „daß der besprochene Bautypus in beiden Fällen (bei Mimosa und Biophytum) tatsächlich ein Ergebnis der Anpassung an die Reizperzeption ist", hätte also ihre Wahrscheinlichkeit auch dann vollkommen eingebüßt, wenn die Ähnlichkeit zwischen den beiderlei Haargebilden so groß wäre, wie Haberlandt es darstellt, indem er seinen Typus 3 von Mimosa zur Norm stempelt[2]. Wenn die Haare von Biophytum tatsächlich Sinnesorgane sein sollten, was erst zu beweisen ist, dann wäre damit doch nur eine weit verbreitete Struktur der spezifischen Funktion dienstbar gemacht.

Zusammenfassung.

Wo die Haarbedeckung auf Blättern nur kurze Zeit in Form einer zusammenhängenden Decke als Lichtschirm und Transpirationsschutz

1) Übrigens fehlt in der Gattung Oxalis auch die Stoßreizbarkeit nicht ganz.

2) Was auch darin zum Ausdruck kommt, daß der Typus 3 in der Physiol Pflanzenanatomie allein abgebildet ist.

fungiert, sind die Haare gewöhnlich auf die Teile beschränkt, die mit der Atmosphäre zuerst in Berührung kommen. Die Verteilung der Behaarung zeigt deshalb deutliche Beziehung zu der Knospenlage der Blätter, und andererseits ergibt sich hieraus eine ökologische Erklärung für die Tatsache, daß an Blättern, die im entfalteten Zustand nicht sehr reiche Trichombildung aufweisen, die Behaarung so häufig die Blattunterseite und hier wieder die Nerven bevorzugt.

Zu der Funktion des Licht- und Transpirationsschutzes ist ein Haarkleid bei nicht sehr bedeutender Dichtigkeit am ehesten dann befähigt, wenn die Haare der Oberfläche des tragenden Organs anliegen. An Blättern, die sich in der Knospe dicht decken, und an Achsenteilen, die von Blättern dicht umhüllt werden, ist die angedrückte Lage der Haare notwendige Bedingung dafür, daß diese sich frühzeitig zu ihrer vollen Länge entwickeln und so schon bei der Entfaltung der Knospen imstande sind ihre Funktionen auszuüben. Trichome, die von Anfang an vom tragenden Organ senkrecht abstehen, können nur in solchen Fällen auftreten, wo die betreffenden Teile des Vegetationskörpers sich frei entwickeln, nicht von anderen Teilen eng umschlossen sind.

Die primäre Orientierung der anliegenden Trichome ist an den Blättern meistens akroskop, an Stengelorganen häufig basiskop. Verschiedene Teile eines Sprosses tragen deshalb oft entgegengesetzt gerichtete Behaarung. Auch die beiden Seiten der Lamina können sich in der Orientierung der Haare unterscheiden. Wo verschiedene Trichomformen auf einer und derselben Epidermis vorkommen, können sie sich in der Richtung gegensätzlich verhalten. Sezernierende Trichome sind, wenn sie anliegen, immer akroskop. Die Richtung der Behaarung ist meistens streng fixiert; auffallende Inkonstanz der Orientierung kam bei Panicum plicatum zur Beobachtung.

Die in der Jugend angedrückten Deckhaare erfahren häufig nachträglich eine Aufrichtung, die wenige Winkelgrade betragen kann, durch die aber nicht selten die akroskope Orientierung in basiskope verkehrt wird. Ursprünglich basiskope Haare werden höchstens bis zur Vertikalstellung aufgerichtet. An Drüsenhaaren sind auffallende Lageänderungen nicht beobachtet worden.

Die Aufrichtung erfolgt bei toten, hygroskopischen Haaren durch Austrocknen und wird bei Befeuchtung rückgängig gemacht. Die lebenden Haare der Poaeoideen richten sich elastisch auf, sobald sie von dem Druck der umhüllenden Organe befreit werden.

In allen übrigen Fällen geschieht die Lageänderung der Haare durch Wachstumsvorgänge. Dabei kann das Haar sich selbsttätig auf-

richten, durch ungleichseitige Verteilung des Wachstums, das zur Zeit der Aufrichtung gewöhnlich auf die Basis beschränkt ist. Oder das Haar wird durch Wucherung der Nachbarzellen aufgestemmt; häufig ist die Epidermis allein aktiv, noch öfter beteiligt sich außerdem das Rindengewebe bzw. das Mesophyll, selten ist das Rindengewebe allein aktiv bei passivem Verhalten der Epidermis (borstenförmige Zellkörper von Mimosa und Calamus).

Die an den „Fühlhaaren" von Biophytum und an den „Fühlborsten" von Mimosa auftretenden Strukturen können nicht, wie Haberlandt will, als Anpassungen an die Funktion der Reizperzeption aufgefaßt werden, wegen der allgemeinen Verbreitung ganz analoger Eigentümlichkeiten bei Pflanzen, denen eine Berührungsreizbarkeit abgeht. Die Deutung, die in den Haaren von Biophytum Sinnesorgane sieht, hat damit viel von ihrer Wahrscheinlichkeit verloren, weil sie sich in erster Linie auf die Übereinstimmung der anatomischen Strukturen mit denen der Borsten von Mimosa stützt. Endlich ist sogar umgekehrt das Vorhandensein der Strukturen, die Biophytum mit vielen Pflanzen gemein hat, für die typischen Borsten von Mimosa pudica in Abrede zu stellen.

Für die Funktion der Haare, so weit sie keine zusammenhängende Decke bilden, ist von wesentlicher Bedeutung ihre Stellung zur Oberfläche des tragenden Organs. Flughaare, Klimmhaare, Fühl- und Brennhaare müssen wenigstens einigermaßen abstehen. Auch einen Schutz gegen aufkriechende Tiere vermögen nur abstehende Haare zu gewähren, und diese Funktion wird man sämtlichen Typen abstehender Haare zuerkennen müssen, die sich nicht unter die oben genannten Kategorien subsumieren lassen. Versuche mit tierischen Schädlingen verschiedener Größe haben ergeben, daß die Behaarung als Schutz nur gegenüber Blattläusen bzw. Tieren von ähnlicher Größe in Betracht kommt.

Die beschriebenen Stellungsänderungen, die immer in einer Aufrichtung vorher liegender Haare, nie in einer Niederlegung abstehender Haare bestehen, lassen sich auf diese Weise ökologisch deuten. Haare, die bei der Blattentfaltung weit auseinander gerückt werden, vermögen nicht mehr in derselben Weise zu funktionieren wie an der Knospe; sie gehen aber einen Funktionswechsel ein, wenn sie sich aufrichten. Vollständiger Funktionsverlust liegt vor, wenn locker stehende, nicht mineralisch inkrustierte Haare angedrückt bleiben. In manchen Fällen gewinnen die Haare wohl erst durch die Aufrichtung eine Funktion.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 99

Autor(en)/Author(s): Renner Otto

Artikel/Article: Zur Morphologie und Ökologie der pflanzlichen Behaarung 127-155