Die Stammesbildung der Monokotylen.

Von

J. C. Schoute,

Assistent am botanischen Institut der Reichsuniversität zu Groningen.

Hierzu Tafel IV.

Unter den Monokotyledonen gibt es bekanntlich nur wenige baumartige Formen; nur unter den *Palmen,* den *Pandaneen* und den *Liliifloren* werden solche gefunden.

Im Folgenden soll hauptsächlich von den letzteren die Rede sein, während die anderen, welche allerdings viel besser bekannt sind, nur zur Vergleichung herangezogen werden sollen.

Unter den Liliifloren gibt es in verschiedenen Familien solche baumartige Formen, welche gelegentlich beträchtliche Dimensionen erreichen können. Den berühmten *Drachenblutbaum* von Orotava darf ich hier übergehen, weil sich in jedem Lehrbuch nähere Angaben darüber finden; es gibt aber noch mehr solcher Riesen in dieser Ordnung, z. B. *Aloe dichotoma L.* und *A. Bainesii Dyer,* welche in Südafrika vorkommen und dort unter dem Namen „Kokerboomen" bekannt sind; wenn sie auch nicht so gross sind wie *D. Draco,* so erreichen diese reich verästelten Bäume doch eine Höhe von 10—20 m[1]); *Dracaena reflexa Lam.*[2]) wird etwa 10 m hoch, und die mexikanische nicht verzweigte *Fourcroya longaeva*[3]) bis 20 m.

Alle diese Bäume bilden, wie bekannt, ihre dicken Stämme mit Hilfe secundären Zuwachses und stehen in dieser Hinsicht unter den Monokotyledonen vereinzelt da. Zwar wird von O. Warburg in seiner Arbeit über die *Pandaneen*[4]) auch für diese monokotylen Bäume ein secundäres Wachsthum angegeben; wahrscheinlich liegt hier aber ein Irrthum vor.

Wenn nämlich ein so starkes secundäres Wachsthum bei dem Pandanusstamme auftrat, so hätte sich auch die radiale Anordnung

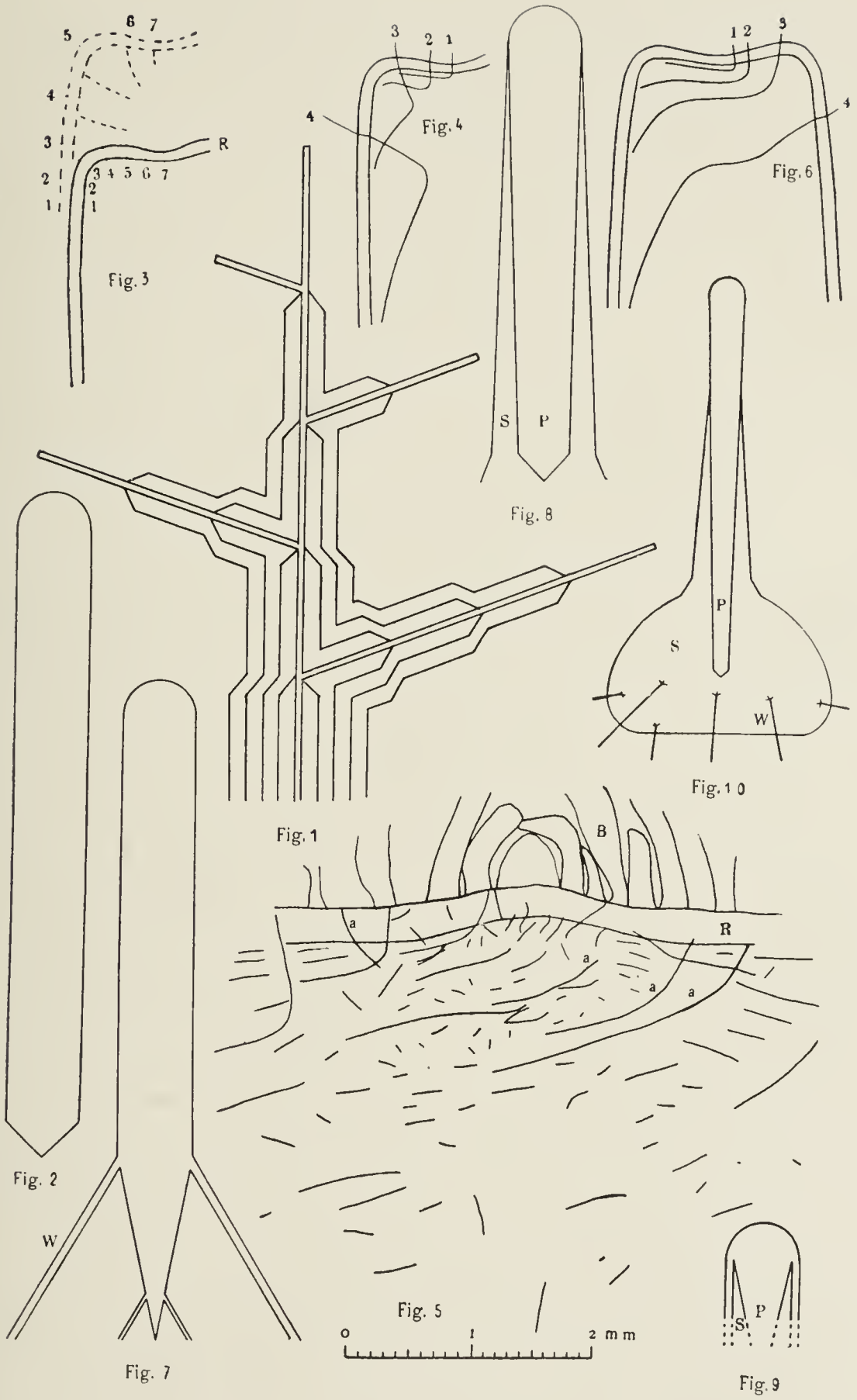
---

1) W. T. Thiselton Dyer, The tree Aloes of South Africa, mit Abbildungen, in der „Gardeners Chronicle" vom 2. Mai 1874.

2) H. Wright, Observations on Dracaena reflexa Lam. Annals of the Royal Botanic Gardens, Peradeniya Vol. I pt. 2, pag. 165.

3) Abgebildet in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, II, 5, pag. 115.

4) O. Warburg, Pandanaceae, in: Das Pflanzenreich, herausg. von A. Engler, IV, 9, 1900, pag. 8—10.


Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10
R
B
a
W
S
P
0 1 2 mm

der Elemente zeigen müssen, welche aber nach den Zeichnungen Warburg's gänzlich fehlt. Auch sind die Gründe, auf die Warburg seine Annahme stützt, durchaus nicht zwingend.

Obwohl bereits vieles über die Anatomie des „Holzes" der Lilienbäume und über seine Bildungsweise im Cambium bekannt ist, so hat man meines Wissens noch nie die Stammesbildung im Grossen und Ganzen eingehend untersucht, wie es wohl bei den anderen oben genannten Baumtypen geschehen ist.

Und doch ist diese Untersuchung nicht ohne Interesse, weil die baumartigen Liliifloren auch in ihrer Stammesbildung ihren monokotylen Charakter nicht verleugnen. Das darf uns nicht Wunder nehmen, weil das secundäre Wachsthum bei den Dikotylen und Monokotylen ja nur eine parallele Adaptation sein kann, keine wirkliche verwandtschaftliche Uebereinstimmung.

Was ist aber dieser monokotyle Charakter, dem die Liliifloren treu bleiben? Betrachten wir, um uns das klar zu machen, die bekannten Verhältnisse der Palmen.

Wir wissen durch Karsten[1]), wie diese Pflanzen trotz ihres vollständigen Mangels an secundärem Zuwachs ihren Stamm bilden; der ganze Stamm entsteht hier aus dem oft enormen Vegetationskegel. Die junge Pflanze zeigt längere Zeit äusserlich keinen Stamm, dagegen „dauert die Bildung neuer Blätter ohne Ausdehnung der Zwischenknoten sehr lange fort, die Stammbildung ist natürlich auch hier eingeleitet, doch durch die Kürze der Zwischenknoten derselbe von so unbedeutender Länge, dass er sich nicht über die Erdoberfläche erhebt. Es nimmt indessen mit jedem neuen Blatte sein Durchmesser zu, wodurch er bei diesen Pflanzen anfangs die Form eines umgekehrten Kegels annimmt, die erst dann in die Cylinderform übergeht, wenn er den dem Stamme eigenthümlichen Durchmesser erhalten hat".[2]) Erst dann fängt das Längenwachsthum an. Die Vergrösserung der Krone findet hier nur in der ersten Periode statt, und zwar bloss durch primäres Dickenwachsthum der einzigen Knospe. Das Ergebniss ist also ein cylindrischer Stamm, während bei den Dikotylen und Coniferen der Stamm schwach conisch ist.

Gibt man den Dikotylenstamm nach dem Vorgange Strasburger's[3]) schematisch in Fig. 1 Taf. 1 wieder, so kann man den

1) Karsten, Die Vegetationsorgane der Palmen. Abhandl. der k. Akademie der Wiss. zu Berlin, 1847, pag. 74.

2) l. c. pag. 81.

3) Strasburger gibt in seinen „Leitungsbahnen" (Histologische Beiträge III, Jena 1891, pag. 490) ein ähnliches Schema, das thatsächlich aber schon von

Fall der Palmen auf ähnliche Weise in einem Schema zum Ausdruck bringen; man bekommt dann etwa die Fig. 2. Der untere kegelförmige Theil gibt den Stammabschnitt wieder, welcher während der ersten Lebensperiode gebildet worden ist, mit sehr kurzen Internodien, welche schnell an Dicke zunehmen; der cylindrische Theil ist der später gebildete mit langen Internodien.

Das Eigenthümliche des Palmenstammes liegt also grossentheils in den eine Zeit lang stets wachsenden, grosse Dimensionen erreichenden Vegetationskegeln. Betrachten wir diese Wachsthumsart etwas näher. Fertigt man Längsschnitte eines solchen Vegetationskegels an, so stellt sich heraus, dass weitaus der grösste Theil des Stammes gebildet wird von einem an der Aussenseite des Centralcylinders gelagerten Cambium, das durch Theilungen parallel zur Oberfläche nach innen Parenchym und Gefässbündel bildet. Nur durch dieses Cambium erreicht der Vegetationskegel die grossen Dimensionen.[1]) Zugleich aber wird durch dieses cambiale Wachsthum eine andere Eigenschaft des Stammes bedingt, nämlich die monokotyle Anordnung der Gefässbündel.

Diese Anordnung ist seit von Mohl's Untersuchungen über den Palmenstamm allbekannt; fast in jedem Lehrbuch findet man heute das Schema des Palmenstammes. Um so mehr muss es befremden, dass von Mohl's Erklärung dieses Verlaufs, eine ganz einfache, mechanische Erklärung, wenig bekannt zu sein scheint, obwohl sie in keinem Lehrbuch fehlen sollte, und dessen Auseinandersetzung in der Botanischen Zeitung[2]) doch wahrlich nicht an einer schwer zugänglichen Stelle veröffentlicht worden ist. Nichtsdestoweniger ist mir

---

Duhamel du Monceau herrührt (Physique des Arbres, Paris 1758, Livre 4, Pl. 18 Fig. 71). Dieses Schema war in früheren Lehrbüchern allgemein verbreitet, ist aber später weggelassen worden. In unserer Figur haben wir, wie in der ursprünglichen Duhamel'schen Form, Rinde und Phloem nicht berücksichtigt, nur das Xylem wurde angegeben und die Verästelung mit aufgenommen.

1) Näheres über dieses primäre Dickenwachsthum bei P. Falkenberg, Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen (Stuttgart 1876) pag. 10, wo auch die ältere Litteratur; O. G. Petersen, Bemaerkninger om den monokotyledone Staengels Tykkelsevaext og anatomiske Regioner (Botanisk Tidskrift 18. Bind 3. Haefte 1893), avec un resumé en français; A. Guillaud, L'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige dans les Monocotylédones (Annales des Sciences naturelles, Botanique, 6ième Série T. 5 1878); I. Baranetzky, Développement des points végétatifs des tiges chez les Monocotylédones (Ibid. 8ième Série T. 3 1897).

2) Bot. Zeitung 1858 pag. 188, in: Ueber die Cambiumschicht des Stammes der Phanerogamen und ihr Verhältniss zum Dickenwachsthum desselben.

selbst keine Erwähnung dieser Erklärung in der botanischen Litteratur bekannt. Wohl ist, unabhängig von von Mohl, derselbe Gedanke ausgesprochen, aber nicht in so ausführlicher und klarer Weise, von Meneghini[1]), also schon vor von Mohl, und später von Wossidlo.[2])

Ich werde die erwähnte Stelle in der Schrift von Mohl's hier folgen lassen. Man beachte dazu die beiden schematischen Figuren 3 und 4. In Fig. 3 ist angegeben, in welcher Weise der Vegetationskegel dieser Pflanzen wächst. Die Rinde bildet sich ganz wie bei den Dikotylen ohne Cambium; nur wird sie durch das übermässig starke primäre Dickenwachsthum des Centralcylinders an den Rändern des Vegetationskegels stark emporgehoben. Von der regelmässigen radialen Anordnung am Centralcylinderrande sind in Fig. 3 einzelne Linien eingetragen worden. Bei vielen Monokotylen wird der Vegetationskegel durch dieses cambiale Wachsthum sogar in der Mitte vertieft, wie z. B. bei *Dasylirion acrotrichum*, welche Pflanze dem Schema zu Grunde gelegt worden ist. Die Fig. 4 gibt dann vier successive Stadien der Entwickelung eines der stärksten Gefässbündel an; die Erklärung der Figur kann man ganz aus den Worten von Mohl's lesen. Er schreibt:

„Bei den Monokotylen verhält sich die Sache wesentlich anders" (als bei den Dikotylen). „Der gerade aus der Umwandlung eines Theiles der Cambiumschicht hervorgehende Gefässbündel liegt wie der dikotyle Gefässbündel seiner ganzen Länge nach im Cambiumcylinder, oder vielmehr, da die Knospe immer gegen das Punctum vegetationis zugespitzt ist, in einem die Fortsetzung des Cambiumcylinders bildenden Kegelmantel. Zugleich mit ihm, und zwar nicht nur neben ihm, sondern auch auf seiner gegen die Peripherie des Stammes gewendeten Seite wird aus dem Cambium auch parenchymatoses Markgewebe gebildet und durch dieses der stets sich erneuernde Cambiummantel vom Gefässbündel weg gegen die Peripherie hinausgeschoben. Diese Zellgewebproduction ausserhalb des Gefässbündels ist in der Stammgegend, in welcher das untere Ende desselben liegt, beinahe oder völlig erloschen, nimmt dagegen nach oben mehr und mehr zu, weshalb man bei Untersuchung des erwachsenen Stammes das untere Ende der einzelnen Gefässbündel an der äusser-

1) Meneghini, Ricerche sulla struttura del caule nelle piante monocotiledoni (Padova 1836) pag. 12.

2) Wossidlo, Ueber Wachsthum und Structur der Drachenbäume. Jahresbericht der Realschule am Zwinger zu Breslau (Breslau 1868) pag. 15, 16.

sten Grenze des Markparenchyms, und meistens nur von einer oder ein paar Zellenschichten, welche dem letzteren Gewebe angehören, bedeckt findet, während der obere Theil desselben, der bei seiner Entstehung nur durch eine geringe, sich nicht mehr vermehrende Zahl von Zellen von der Mittellinie des Stammes geschieden war, und später von dicken Zellschichten auf seiner äusseren Seite bedeckt wurde, tief im Innern des Stammes gefunden wird. Das oberste Ende endlich, welches schon in der Knospe mit einem Blatte in Verbindung stand, musste in demselben Verhältnisse wie das Blatt bei der weiteren Entwickelung der Knospe aus dem Centrum derselben auf die cylindrische Peripherie des Stammes hinausgeschoben wurde, dem Blatte folgen und, in demselben Verhältnisse, wie das Zellgewebe sich im Umfange des Stammes vermehrte, zwischen dem Centrum des Stammes und der Blattbasis ein intercalares Wachsthum erleiden, und einen mehr oder weniger horizontalen Verlauf nach aussen annehmen. Da sich nun der gleiche Process in dem gegen die Peripherie weiter vorgeschobenen Cambiumkegel wiederholt, so müssen die jüngeren Gefässbündel, welche aus dem erweiterten Cambiumkegel entstehen, getrennt von den älteren und weiter nach aussen im Stamme verlaufen. Treten, wie dies bei den Palmen häufig der Fall ist, in das gleiche Blatt sowohl früher als später gebildete Gefässbündel ein, so werden die jüngeren Bündel im erwachsenen Stamme an ihrer Umbiegungsstelle ins Blatt nicht so tief im Stamme versenkt gefunden werden, wie die älteren, weil zur Zeit ihrer ersten Entwickelung die Blattbasis und der Cambiummantel durch die Produktion von Markzellen bereits weiter vom Centrum des Stammes entfernt waren, als bei der Bildung der älteren, in dasselbe Blatt verlaufenden Gefässbündel; ein Verhältniss, welches zuerst von Meneghini ermittelt und richtig erklärt wurde."

Obwohl nach dieser Auseinandersetzung die Sache keiner weiteren Belege bedarf, so füge ich hier doch noch Fig. 5 nach einem Präparate vom Stammscheitel eines *Dasylirion acrotrichum Zucc.*[1]) hinzu.

---

1) Nr. 878 des Catalogs unseres Gartens; über diese Buchführung sehe J. W. Moll, „De boekhouding der planten van een botanischen tuin" (Verh. k. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam, 2de Sectie, Deel 5 Nr. 8). Das untersuchte Exemplar war dasselbe, von dem ich in meiner Abhandlung: „Über Zellteilungsvorgänge im Cambium" (Verhand. k. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam, 2de Sectie, Deel 9 Nr. 4) auf pag. 42 die Zelltheilungen beschrieben habe. Ebenso sind von allen untersuchten Pflanzen, die ich hier weiter anführe, mit Ausnahme der *Yuccae sp.* und der *Dracaena*-Keimpflanze die Zelltheilungsvorgänge derselben Exemplare dort beschrieben.

Durch ihren auf den Tangentialschnitt schiefen Lauf sind in einem Längsschnitt die Gefässbündel meist alle schief geschnitten, so dass in der Figur nur kurze Strecken angegeben werden konnten. In der Figur kann man an verschiedenen Stellen Gefässbündel sehen, welche der schematischen Fig. 4 sehr gut entsprechen. Ausserdem finden sich dort auch einige andere (bei *a*), welche eine geringe Complication zeigen; dies waren wahrscheinlich solche Bündel, welche bei ihrer Bildung im äusseren Centralcylinderrand vom Blatte aus nicht sofort abwärts in den Stengelkörper verliefen, sondern erst mehr oder weniger „aufwärts", d. h. gegen den Vegetationspunkt hin; erst an der entgegengesetzten Seite des Stammes verlaufen solche Bündel normal. Der Verlauf dieser Bündel wird in ganz ähnlicher Weise von dem primären Dickenwachsthum des Stammes beeinflusst; diesen Vorgang stellt Fig. 6 schematisch dar.

Das Resultat ist dort ersichtlich; thatsächlich waren solche Bündel im etwas älteren Stamme auch zu beobachten.

Aus dem häufigen Vorkommen dieser monokotylen Gefässbündelvertheilung im Stamme[1]) lässt sich umgekehrt schliessen, dass das primäre Dickenwachsthum mittelst eines solchen Cambiums in der Spitze eine sehr allgemein verbreitete Eigenschaft ist, was auch durch die anatomische Untersuchung bestätigt wird.

Bei den Dikotylen dagegen vermisst man ein solches cambiales primäres Dickenwachsthum. Auch diejenigen Dikotylen, welche verhältnismässig starke primäre Aeste erzeugen, zeigen dennoch kein so geartetes Dickenwachsthum, während verhältnissmässig dünne Monokotylenäste, wie z. B. *Ruscus hypoglossum,* doch ein solches zeigen, wie aus ihrer Gefässbündelanordnung hervorgeht.

Aus dem Folgenden wird sich nun ergeben, dass ebenso wie bei den betrachteten *Palmen,* bei allen andern stammesbildenden Monokotylen der eigenthümliche Charakter bedingt wird durch dieses primäre cambiale Dickenwachsthum, das die grossen primären Gewebsmassen ermöglicht.

Dennoch zeigen die einzelnen Typen der stammesbildenden Monokotylen nicht unerhebliche Verschiedenheiten, welche sich jedoch alle auf ein und dieselbe Sache beziehen.

Die junge monokotyle Pflanze besitzt natürlich nur einen ganz dünnen Stamm. Der grosse Vegetationskegel kann deshalb nur allmählich ausgebildet werden; daher muss der untere Stammabschnitt kegelförmig werden.

---

1) cf. P. Falkenberg, Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen (Stuttgart 1876) pag. 176.

Bei den verschiedenen Typen wird nun der untere Theil des Stammes auf verschiedene Weise in seinen Leistungen unterstützt. Bei den *Palmen* sahen wir schon, dass der kegelförmige Theil sehr kurz bleibt, so dass der dicke Theil des Stammes sofort auf dem Boden steht. Bei den *Palmen* finden sich aber bei einigen Geschlechtern schon andere Verhältnisse, z. B. bei einigen Arten der *Iriarteae,* welche von Karsten[1]) schon beschrieben worden sind. Er gibt an, dass „jeder Zwischenknoten einen fast cylindrischen sehr langen umgekehrten Kegel bildet, wodurch schon die jungen Pflänzchen einen Stamm erhalten, der natürlich auch hier mit jedem spätern Knoten an Dicke zunimmt. Dieser Zunahme des Durchmessers des jungen Stammes der *Iriartea* entspricht eine aus den Knoten stattfindende Wurzelbildung. . . . bei der *Iriartea* . . . nehmen schon die ersten aus dem Stamme entstehenden Wurzeln in einiger Höhe oberhalb der Erde ihren Anfang und wachsen in schräger Richtung in den Boden, wodurch die von den verschiedenen Seiten gebildeten, wie die Stützen des senkrechten Stammes erscheinen. Bei den verschiedenen Arten der *Iriartea* ist in der Stammhöhe eine Grenze, oberhalb welcher nur ausnahmsweise noch Wurzeln gebildet werden; aus dieser Gegend entstehen dann in der Regel alle nach den verschiedenen Seiten gerichteten Wurzeln des erwachsenen Stammes. Bei der *Iriartea praemorsa Kl.,* deren Stamm einen Durchmesser von drei Zollen besitzt, befindet sich diese Ursprungsstelle der 0″,5 bis 1″,0 dicken Wurzeln gegen 3 Fuss von dem Boden; bei der *Iriartea excelsa* dagegen, die ich auf den Bergen, die das Thal von Valenzia von der Küste trennen, fand, deren Stamm bei einer Höhe von 80′ fast einen Fuss im Durchmesser besitzt: nehmen die 2″—3″ dicken Wurzeln in einer Höhe von 6—10 Fuss von dem Boden ihren Anfang und tragen so auf ihrer Spitze, den die übrigen Bäume des Gebirgskammes oft weit überragenden, der Gewalt der stärksten Winde trozenden Stamm.“

Der Fall dieser *Iriartea* wird, schematisirt, durch die Fig. 7 dargestellt.

Bei einigen Arten der Gattung *Pandanus* finden wir ebenfalls derartige Stelzwurzeln[2]); ob diese Pflanzen sich aber ganz wie *Iriartea* verhalten, finde ich nirgends erwähnt. Es unterliegt nach den Abbildungen aber fast keinem Zweifel, dass dem so ist; und bei einem *Pandanus utilis Bory.* unseres Gartens[3]) findet sich auch inmitten der Stelzwurzeln ein regelmässig conischer Stamm mit über seine ganze

1) l. c. pag. 81, 82.

2) Vgl. Abbildungen u. m. bei Warburg, l. c., Fig. 1.

3) Nr. 419 des Catalogs.

Länge gleich langen Internodien; 20 cm über den Boden, sowie 35 cm höher mass ich zehn Internodien, deren Gesammtlänge in beiden Fällen 5 cm betrug.

Die grossen kletternden *Aroideen (Monstera; Philodendron)* schliessen sich hier ebenfalls an. Für diese Pflanzen gilt dasselbe Schema wie für *Iriartea* (Fig. 7), wenn man sich nur die Stelzwurzeln wegdenkt; die Wurzeln dieser *Aroideen* findet man überall am Stamme zerstreut, sie sind dünn und biegsam. Auch hier wird der Vegetationskegel anfangs stets dicker bis zu einem gewissen Maximum, während dabei ein normales Längenwachsthum stattfindet; weil aber diese Pflanzen sich mit Hilfe ihrer langen Adventivwurzeln ernähren können und als Kletterpflanzen sich an andere Bäume anlehnen, so brauchen sie gar keine besonderen Vorrichtungen für ihre Ernährung oder ihre Festigkeit.

Gehen wir nun endlich zu den baumartigen *Liliifloren* über. Bei ihnen findet gerade wie bei *Iriartea* sofort ein Längenwachsthum der jungen Pflanze statt, wie auch ein primäres Dickenwachsthum des Vegetationskegels. Während aber *Iriartea* den so entstehenden umgekehrt conischen Stamm mit Luftwurzeln stützt, wird bei diesen Bäumen der Stamm durch das secundäre Wachsthum zu einem Cylinder angefüllt oder gar zu einem nach oben schwach verjüngten Körper. Der secundäre Holzkörper des Stammes ist also ein Cylinder, aus welchem ein umgekehrter Kegel ausgeschnitten ist. In Fig. 8 findet man diese Verhältnisse zum Ausdruck gebracht. Das primäre Dickenwachsthum des Vegetationskegels findet am stärksten in der ersten Jugend der Pflanze statt; später geht es langsamer; daher ist in der Figur der untere Theil mehr conisch gestaltet.

Bei vielen der hier besprochenen Pflanzen bleibt es dabei. Die meisten aber zeigen später durch die Verästelung noch eine weitere Complication, welche die oft enorme Grösse veranlasst. Ganz wie bei vielen ihrer krautigen Verwandten entwickeln auch diese Bäume meistens einen terminalen Blüthenschaft, welcher sehr gross sein kann (z. B. bei *Fourcroya longaeva* 10—15 m hoch, mit vielen Hunderttausend Blumen). Durch die Blüthe geht die Endknospe des Stammes zu Grunde. Während nun bei einigen [z. B. *Fourcroya*[1]), vielen *Agaven*[2])] dieses das Vorzeichen des langsamen Absterbens ist, so ist es bei anderen (*Dracaena, Yucca, Aloe spp.*) vielfach sogar die Bedingung zum weiteren Wachsthum. Denn in der Achsel der höchsten Blätter des Stammes bilden sich dann eine oder mehrere, meistens

1) Nach Engler und Prantl, l. c.

2) Nach Vilmorin's Blumengärtnerei, 3. Aufl. Bd. I pag. 1038.

zwei neue Knospen, und so ist die Blüte die Veranlassung zur Verästelung. Eine nothwendige Bedingung dazu ist sie allerdings nicht, wenigstens beschreibt Wright[1]) eine Verästelung bei einigen mehrere Monate alten Keimpflanzen von *Dracaena reflexa*. Auch die von diesen Knospen gebildeten Aeste werden durch das secundäre Wachsthum angefüllt. Wie der Hauptstamm, so verästeln auch seine Aeste sich wieder nach vorhergegangener Blüthe, so dass schliesslich eine reich verästelte Krone entsteht. Stets aber sind auch die letzten Aeste ganz dicke Körper, es kommt nie zur Bildung von Zweiglein wie bei den gewöhnlichen Bäumen; jeder Ast trägt auch einen vollständigen Blätterschopf. Der Stamm und die älteren Aeste des Lilienbaumes wachsen immer weiter in die Dicke; die später gebildeten Holzschichten sind denen der Dikotylen weit ähnlicher; es gilt nun nicht mehr einen verkehrten Kegel auszufüllen, sondern einen Cylinder gleichmässig zu überziehen.

Als Belege für das Mitgetheilte lasse ich hier einige Beobachtungen mit den gemessenen Zahlen folgen.

1. Dracaena Draco L.[2])

Ein achtjähriger Stamm, 79 cm hoch; die Pflanze war im hiesigen botanischen Garten aus Samen gezogen.

Höhe über dem Boden	Durchmesser des Stammes	Durchmesser des primären Centralcylinders
2 cm	5,2 cm	1,5 cm
57	6	5

Hier zeigt sich also sehr deutlich, wie der primäre Centralcylinder nach oben dicker wird, wie also die Endknospe der Pflanze mit dem fortschreitenden Wachsthum stets mächtiger geworden ist, und wie dagegen die secundäre Holzschicht unten sehr mächtig, oben sehr dünn ist oder gänzlich fehlt.

2. Dracaena marginata (Lam?) gracilis[3]).

Länge des Stammes 195 cm.

Höhe über dem Boden	Durchmesser des Stammes	Durchmesser des primären Centralcylinders
4,5 cm	2,7 × 2,9 cm	0,9 cm
53	1,9	1,1
102,5	2,0	1,25
152	2,1	1,8

1) l. c. pag. 165.
2) Nr. 6069 des Catalogs.
3) Nr. 202 des Catalogs.

Von dieser Pflanze war wie bei den meisten folgenden nichts bekannt über ihren früheren Lebenslauf, weil sie schon vor Einführung der Buchhaltung unseres Gartens vorhanden war. Es ist also leicht möglich, dass der Stamm schon früher eingekürzt worden war; vielleicht war also der primäre Centralcylinder noch dünner gewesen. Jedenfalls aber war er oben zweimal so dick als unten, und die Holzschicht oben sehr wenig, unten stark entwickelt. Auch die beiden folgenden Pflanzen sind ganz ähnlich.

3. *Cordyline rubra Hüg.*[1])

Länge des Stammes 107 cm.

Höhe über dem Boden	Durchmesser des Stammes	Durchmesser des primären Centralcylinders
1 cm	2,5 × 2,7 cm	0,4 cm
34	1,65	0,65
67	1,45	0,85 × 1,0
100	1,1	0,9

4. *Yucca gloriosa L. superba.*[2])

Länge 1 m.

Höhe über dem Boden	Durchmesser des Stammes	Durchmesser des primären Centralcylinders
0 cm	7,5 cm	2 cm
50	5,5	4,5

5. *Yucca filamentosa L.*[3])

Länge etwa 1 m. In der Mitte des Stammes war ein Seitenast entwickelt, der als Fortsetzung auf dem unteren Theil stand; dieser untere Theil hatte — wahrscheinlich durch Blüthenbildung — sein Wachsthum eingestellt. Der so zusammengesetzte Stamm war äusserlich an allen Stellen fast gleich dick; der primäre Centralcylinder des Seitenastes war:

An der Basis des Seitenastes	1,5 cm
5 cm höher	5,3 cm

1) Nr. 368 des Catalogs.
2) Nr. 1291 des Catalogs.
3) Nr. 1282 des Catalogs.

6. *Dasylirion acrotrichum Zucc.*

a) Ein sehr altes Exemplar, das nach vorhergegangener Blüthe eingegangen war. Der Stamm war ohne den Blüthenstand 38 cm hoch; der Blüthenstand an sich aber war etwa 3 m hoch. [1])

Höhe über dem Boden		Durchmesser des Stammes	Dicke der Holzschicht
Stamm	0 cm	9 cm	4,5 cm
	4	7	2
	27	4	0,2
	30	4	—
Blüthenschaft	50	3,5	—

Die hier angegebenen Messungen fanden statt, nachdem das Exemplar schon mehr als ein ganzes Jahr trocken aufbewahrt worden war; während dieser Zeit war das primäre Gewebe stark geschrumpft, so dass die in der zweiten Spalte angegebenen Zahlen zu klein sind. Der Schaft des Blüthenstandes, der ganz aus holzigem primären Gewebe bestand, war ebenso wie das Holz fast unverändert geblieben.

b) Ein junges lebendiges Exemplar[2]), dessen Stamm 5,5 cm lang war.

Höhe über dem Boden	Durchmesser des Stammes	Dicke der Holzschicht
0 cm	5,5 cm	2 cm
1	3,3	0,4—0,6
2	2,7	0,2—0,1
2,5	2,5	—

Die Untersuchung dieser zwei Exemplare ergab also, dass auch *Dasylirion* sich ganz wie die anderen Lilienbäume verhält.

7. *Dracaena nutans hort.*[3]).

Ein grosses Exemplar, etwa 5 m hoch mit fünf Aesten; diesen Baum habe ich etwas eingehender untersucht. Mit Hilfe eines Pressler'schen Zuwachsbohrers[4]) war es ziemlich leicht, wenigstens in den höheren Theilen des Baumes, die Dicken der verschiedenen Theile zu messen. An den herausgenommenen Spänen waren Rinde, Holz und primärer Centralcylinder leicht zu erkennen und zu messen.

1) Nicht aus unserem Garten.

2) Nr. 878 des Catalogs.

3) Nr. 1541 des Catalogs. Vgl. über den Namen dieser Pflanze: „Über Zellteilungsvorgänge im Cambium", l. c. pag. 49.

4) Vgl. „Der Pressler-Neumeister'sche Zuwachsbohrer", 4. Aufl. Wien 1898. Gebrauchsanweisung nebst dem Instrument von Moritz Perles, Wien, durch den Buchhandel zu beziehen.

	Höhe über d. Boden	Dicke der Holzschicht		Dicke d. prim. Centralcylinders		Umfang des Stammes	Durchmesser des Stammes	Controlezahlen	Bemerkungen
		Gemessen	Mittel	Gemessen	Mittel				
Hauptstamm	0					57	18×19		
	10					45	14		
	30					41	13		
	96	4,5		1,6					
	—	3,9	4,0?	1,6	2,3?	37,5	11,5	10,3	
	—			2,3					
	±140								Insertionsstelle des 1. Astes
	161	3,5		2,0					
	—	4,0		2,1					
	—	4,2	4,0?	2,5	2,5	33,5	10,5	10,5	
	—	4,0		1,6					
	—	4,4							
	222	2,4	2,5	3,5	3,4	31	9,5×9,3	8,4	
	—	2,7		3,3					
	303	2,1		4,1					
	—	1,9	2,0	2,8	4,1	27	8,5	8,1	
	—	1,3?		4,1					
	361	1,5		3,9					
	—	1,6	1,6	3,3	3,8	25	7,9×7,5	7,0	
	—	1,6		3,7					
	±368								Gabelungsstelle
1. Ast	141	1,2	0,85	1,8	1,8		4	3,5	
	—	0,5							
	161	0,7	0,65	2,7	2,7	15	4,5	4	
	—	0,6							
2. Ast	370	1,6		2,4					
	—	1,2	1,4	3,0	2,7	19	5,5×5,7	5,5	
	—	1,7		3,0					
	—	1,0							
	386	0,8	0,9	3,2	3,15	18	5,5	5,0	
	—	1,0		3,1					
3. Ast	370	1,0		3,3					
	—	1,0	1,1	2,4	2,85	20,5	6,1	5,0	
	—	0,8							
	—	1,4							

Erklärung der vorstehenden Tabelle.

1. Alle Angaben sind in Centimeter gemacht worden.

2. Die Aeste. Der erste Ast war ein kleiner, etwa 1 m langer Adventivast, wahrscheinlich nach localer Verletzung aus dem Hauptstamme hervorgesprosst; oberhalb dieses Astes war wenigstens im Hauptstamme eine unregelmässige Stelle.

Der zweite und dritte Ast waren die normalen Aeste, welche nebeneinander auf dem Gipfel des Hauptstammes standen.

3. Die Dicken der Holzschicht. Die Bohrungen geschahen an möglichst vielen Seiten des Baumes. Wenn die Zahlen stark variirten, so war den kleinsten am besten zu vertrauen, weil eine mediane Bohrung kleinere Zahlen ergibt als eine schiefe. Nach diesen und anderen Erwägungen habe ich mit möglichster Sorgfalt die mittleren Zahlen aufgestellt.

4. Die Dicken des Centralcylinders. Hier waren die grössten Zahlen die meist wahrscheinlichen, weil hier die mediane Bohrung die grössten Zahlen ergibt.

5. Die Controlezahlen. In dieser Spalte habe ich die Summe niedergeschrieben von zweimal die Dicke der Holzschicht und einmal die Dicke des Centralcylinders. Wenn alle Beobachtungen richtig sind, muss diese Summe etwa 0,6—1,0 cm kleiner sein als der Durchmesser des Stammes. (Zweimal die Dicke von Kork und Rinde.)

Nur in den unteren Theilen des Baumes war der Bohrer etwas zu kurz (die Länge der Späne war 6,5—7,5 cm, höchstens 8,4 cm, der Stamm aber war unten etwa 18 cm dick.) Dazu ist es sehr schwierig, wenn nicht unmöglich, durch eine dicke Holzschicht hindurch den schmalen Centralcylinder dennoch median zu treffen, so dass oben die Beobachtungen erst genau werden. Ich gebe dieselben hier tabellarisch geordnet wieder. Weil Kork und Rinde überall die gleiche Dicke zeigten (0,3 bis 0,5 cm) habe ich diese nicht erwähnt.

Aus dieser Tabelle sehen wir sofort, dass sowohl in den Aesten als im Hauptstamme selbst der Centralcylinder von unten nach oben an Dicke zunimmt, so dass im Hauptstamme der untere Theil sogar beträchtlich dicker ist als der obere. Die Controlezahlen zeigen, dass im Allgemeinen die an den Spänen abgelesenen Zahlen ein wenig zu gross waren, dass aber keine bedeutenden Beobachtungsfehler vorhanden sind. Die beiden normalen Gabeläste hatten sich nach vorhergegangener Blüthenbildung auch wieder gegabelt. Dass diese Aeste schon früh sehr dick sind, geht auch aus der Tabelle hervor, weil 370 cm über dem Boden, d. h. nur einige Centimeter über der Verästelungsstelle, die primären Centralcylinder schon 2,7 und 2,85 cm dick waren. Berechnet man die Querschnittoberflächen der primären Centralcylinder, so findet man, dass diese in den zwei neuen Aesten zusammen eine grössere Dicke erreicht hatten, als im Hauptstamm eben unter der Verästelungsstelle:

$(2{,}7)^2 + (2{,}85)^2 = 7{,}29 + 8{,}12\ \text{cm}^2 = 15{,}41\ \text{cm}^2$; $(3.8)^2 = 14{,}44\ \text{cm}^2$.

Nach den für den zweiten Ast gemachten Angaben nehmen auch diese Aeste an Dicke langsam zu, während die Holzbildung sie wieder zu Cylinder anfüllt.

8. Dracaena Draco L.

Oben haben wir schon ein achtjähriges Individuum dieser Art betrachtet, jetzt werde ich einige Keimpflanzen derselben Art beschreiben.

Samen aus Erfurt von Haage & Schmidt wurden am 25. Januar 1902 in einem Warmhause ausgesät.[1]) Im Embryo war der Stengel schon recht deutlich zu erkennen, er war ungefähr 900 μ dick; an der Spitze waren auch schon einige Blätter zu beobachten. Die beiden ersten Beobachtungen brauche ich hier nicht anzuführen, ich will nur die am 29. Juli 1902 geernteten, also ein halbes Jahr alten Pflänzchen beschreiben. Diese Pflänzchen waren 15—20 cm hoch und hatten etwa zehn kräftige Blätter. Der Stengel zeigte schon äusserlich eine conische Gestalt. Auf dem Längsschnitt eines der stärksten Exemplare konnte ich Folgendes beobachten.

Länge des Stämmchens	2,3	cm
Dicke des Stämmchens an der dicksten Stelle .	1,0	„
Dicke des Centralcylinders unten (bis 0,9 cm höher)	0,25	„
Dicke des Centralcylinders 1,2 cm höher . .	0,45	„
Dicke des Centralcylinders 1,5 „ „ . .	0,7	„

Wir sehen also, dass der später so mächtige primäre Centralcylinder anfangs nur 0,25 cm dick ist, dass er dagegen nach oben sehr schnell zunimmt. Aber auch die Anfüllung des umgekehrten Kegels hatte schon angefangen; an der Strecke von 0,7—1,4 cm von unten abgerechnet war eine schmale, doch unverkennbar secundäre Zone gebildet. Auf dem Querschnitt zeigte sich, dass bereits 1—2 secundäre Gefässbündelkreise gebildet waren.

Diese Keimpflanzen ergänzen also vollständig unsere Belege für die oben entwickelten Ansichten.

Schliesslich muss ich noch hinweisen auf zwei eigenthümliche Abänderungen dieser Stammesbildung. Die erste finden wir bei

9. Agave mexicana Lam.

Bei dieser *Agave* findet sich nämlich ein kurzes aufrechtes Stammstück, das man vielleicht am besten als Stengelfuss bezeichnen kann; dieser Stengelfuss ist in seinem Wachsthum ganz und gar dem Liliaceenstamme ähnlich, der Vegetationskegel nimmt stets an Dicke zu und

---

1) Nr. 8043 des Catalogs.

der untere dünnere Theil wird ebenfalls vom secundären Wachsthum ausgefüllt; dennoch entsteht niemals ein Stamm, weil das untere Ende, auch mit dem Holze, abstirbt und verfault. Die Verhältnisse dieser Wachsthumsart habe ich in Fig. 9 schematisiert. An einem alten Exemplare [1]) konnte ich folgende Messungen vornehmen:

Länge des lebendigen Stengelfusses . . . 13 cm
Dicke des lebendigen Stengelfusses (sehr gleichmässig) 10 cm
Dicke des secundären Holzes
a) an der Basis des lebendigen Theiles . 1 cm
b) 6 cm höher . . . . . 0,2 cm

Die zweite Modificatien des Dracaenatypus, die ich hier erwähne, findet sich bei

10. Nolina recurvata Hemsl. (= Pincenectitia tuberculata Hort.)

Diese, wie mehrere Pflanzen derselben Abtheilung, ein mexikanischer Succulent, hat eine stark knollig verdickte Stammbasis.

Auch diese Pflanze schliesst sich den vorigen ganz naturgemäss an, wie ein Blick auf die schematische Figur 10 sofort lehrt.

Eine 22jährige, aus Samen in unserem Garten gezogene Pflanze [2]) wurde der Untersuchung geopfert. Der obere Stammtheil zeigte sich ganz normal, d. h. ganz dracaenenartig. Nur ist zu bemerken, dass das „Holz“ auch hier schon eine Neigung zeigt, parenchymatisch zu werden; das zuerst gebildete Holz war ziemlich hart, das später gebildete an verschiedenen Stellen sehr weich und arm an Gefässbündeln.

Die Knolle dagegen war ganz aus secundärem Gewebe gebildet. Bei genauer Betrachtung zeigte sich, dass dieses secundäre Gewebe ganz dem „Holze“ des Stammes entsprach; nur waren die Gefässbündel hier sehr spärlich vertreten.

Das Eigenthümliche war nur die massige Entwickelung des secundären Gewebes, welche sich auch darin zeigte, dass das Cambium sich nach unten zusammenschloss. Die am unteren Ende des Stammes befindlichen Wurzeln bilden dabei kein Hinderniss, weil sie ebenso wie die später gebildeten Wurzeln alle umwachsen waren. Die harten Centralcylinder dieser Wurzeln, welche allein der Verwesung Widerstand leisten, stecken dann in grosser Zahl in radialer Richtung in dem secundären Gewebe, während ihre Insertionsstelle allmählich tiefer zu liegen kommt (Fig. 10 *W*). Die alte Pflanze hatte nur einige wenige lebendige Adventivwurzeln (ich habe sie nicht sofort

1) Nr. 913 des Catalogs.

2) Nr. 319 des Catalogs. Samen von Haage & Schmidt, Erfurt. Nr. 12703 aus ihrem Catalog von 1880.

gezählt, schätze sie nachher aber auf etwa fünf) welche etwa 4 mm dick waren und sich ausserhalb der Pflanze spärlich verästelten.

Wo die Wurzeln entstehen, habe ich nicht beobachtet, die späteren jedenfalls aber an der Aussenseite im secundären Gewebe, wahrscheinlich gerade unter dem Cambium.

Durch dieses Dickenwachsthum nach unten gerieth natürlich das untere Ende des primären Centralcylinders in die Mitte der Knolle (Fig. 10). Dass wirklich das Wachsthum auf diese Art vor sich geht, erfolgt auch aus den der Oberfläche der Knolle parallel laufenden Zuwachsstreifen, welche sich im secundären Gewebe zeigten. Diese Streifen waren bei der mikroskopischen Beobachtung als gefässbündelreichere Zonen zu erkennen.

Ich lasse hier wiederum einige der gemessenen Zahlen folgen.

Länge des ganzen Stammorganes 88 cm.

Unterhalb des Vegetationskegels	Durchmesser des Stammes	Umfang des Stammes	Primärer Centralcylinder	„Holz"-Schicht
78,5	27 × 31	94	fehlt	fast 27 × 31
76,4[1])	fast ebenso gross	fast ebenso gross	„	„ „
75,8	„ „ „	„ „ „	0,5	„ „
74,8	„ „ „	„ „ „	0,8	„ „
74	24,5	„ „ „	1,0	„ „
63	7,5	23	1,8 × 1,7	2,8 × 2,2
41	—	13	2,0	0,6
19	3,4	10,5	2,3	0,35
8	2,7	—	2,3	fehlt

Vergleichen wir nun diese Knollenbildung mit derjenigen, welche wir bei *Tamus, Dioscorea* und *Testudinaria* finden, so ergibt sich hier die grösste Analogie. Wir finden bei diesen Pflanzen nach de Bary[2]) ebenfalls ein secundäres Dickenwachsthum; also ganz denselben Vorgang wie bei der Knollenbildung *Nolinas;* nur ist die normale dracaenenartige Stammesbildung, welche dort in den oberen Theilen der Pflanze noch vorkommt, hier ganz unterdrückt.

Resultate.

Alle monokotylen stammesbildenden Pflanzen haben den Dikotylen- und Coniferenstämmen gegenüber ein Wachsthum mit dicken Vegetationskegeln gemeinsam.

1) Natürlich kann man nicht auf Millimeter genau den Abstand vom Vegetationskegel messen; ich gebe diese Zahlen nur in Millimetern, weil ich nur so die richtigen Unterschiede der Messungen untereinander angeben kann.

2) Vergl. Anatomie (Leipzig 1877) pag. 640.

Weil das primäre Dickenwachsthum des Vegetationskegels nur langsam vor sich geht, sind die zuerst gebildeten Stammabschnitte nur dünn.

Diese dünnen Abschnitte sind zu schwach, um einen grossen Stamm zu tragen; bei den verschiedenen stammbildenden Monokotylen finden wir daher verschiedene Anpassungen, welche die Stammbildung dennoch ermöglichen.

Die *Palmen* und die unter ihnen abweichende *Iriartea* sind schon früher in dieser Hinsicht von Karsten beschrieben worden.

Die *Pandaneen* schliessen sich wahrscheinlich ganz an *Iriartea* an.

Die grossen kletternden *Aroideen* brauchen als Kletterpflanzen keine besonderen Anpassungen, sie zeigen daher auch einen conischen unteren Stammtheil.

Die *Liliifloren* zeigen eine ganz andere Anpassung: der conische Stamm wird durch secundäre Gewebildung zu einem Cylinder angefüllt. Bei den Aesten, welche hauptsächlich nach vorhergegangenem Verbrauch der Endknospe zum Behufe der Blüthenbildung auftreten, wiederholt sich ganz derselbe Vorgang wie beim Hauptstamm.

Bei einigen *Liliifloren* ist dieser Vorgang noch weiter modificirt und anderen Bedürfnissen angepasst: *Agava mexicana* (Stengelfussbildung mit vermoderndem unteren Theile); *Nolina recurvata* (oberer Theil normal, unterer Theil Knollenbildung); *Tamus, Testudinaria, Dioscorea* (Knollenbildung).

Figurenerklärung Tafel IV.

In allen Figuren bezeichnet *R* Rinde, *P* primäres Gewebe, *S* secundäres Gewebe.

Fig. 1. Schema der Stammesbildung der *Dikotylen* und *Coniferen*.
„ 2. „ „ „ „ meisten *Palmen*.
„ 3. Schema für die Wachsthumsart der monokotylen dicken Vegetationskegeln. Diesem Schema liegen keine directen Beobachtungen zu Grunde, es ist nur aus der Form des Vegetationskegels, aus der Zellanordnung und dem Gefässbündelverlauf abstrahirt worden.
„ 4. Vier successive Entwickelungsstadien eines monokotylen Gefässbündels. Schematisch.
„ 5. *Dasylirion acrotrichum*. Ungefähr medianer Längsschnitt durch den Vegetationskegel der jungen Pflanze. Das Millimetermaass bezieht sich auf diese Figur.
„ 6. Vier successive Entwickelungsstadien der in Fig. 5 mit *a*, *a* bezeichneten Gefässbündel. Schematisch.
„ 7. Schema der Stammesbildung von *Iriartea*. *W* Stelzwurzeln.
„ 8. Schema der Stammesbildung von *Dracaena* vor der Verästelung.
„ 9. *Agave mexicana*. Schema des Stengelfusses. Die punktirten Theile sind die abgestorbenen.
„ 10. *Nolina (Pincenectitia) recurvata*. Schema der Stammesbildung. *W* Wurzeln.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 92

Autor(en)/Author(s): Schoute J. C.

Artikel/Article: Die Stammesbildung der Monokotylen 32-48