# Die Struktur von Aloë dichotoma L., mit anschließenden allgemeinen Betrachtungen.

Von

# Leonhard Lindinger.

#### Mit Tafel VII—X.

Der botanische Garten zu Hamburg erhielt im Herbst 1907 ein stattliches, vierköpfiges Exemplar einer Aloë Die Pflanze stammte aus Deutsch-Südwestafrika und gehörte nach Erscheinung und Blattform zu Aloë dichotoma L. Da sie nur Wurzelreste besaß und am Stammgrund angefault war, wurden die Faulstellen zunächst möglichst entfernt. Später stellte sich aber heraus, daß die Fäulnis weiter gegangen, die Pflanze rettungslos verloren war. So sehr dies nun bedauert werden muß, bot sich doch andererseits die nicht so bald wiederkehrende Gelegenheit, ein älteres Originalexemplar dieser Art in verhältnismäßig frischem Zustand zu untersuchen.

Von vornherein waren interessante Befunde zu erwarten. Die wenigen naturgetreuen Abbildungen, welche in der Literatur vorhanden sind, eine von Schimper (31: Fig. 360), wiedergegeben von Schenk (30: Taf. 28), eine andere von Passarge (22: 72), hier irrtümlicherweise als Euphorbia dichotoma bezeichnet, eine dritte von Rohrbach (28: 369), wiedergegeben von Berger (2: 317), lassen eine eigentümlich grobrissige, borkenartige Stammüberkleidung erkennen.¹) Nach einer Angabe von Brown (3: 713) sagt im Jahre 1861 Chapmann über diese Stammdecke Folgendes: "The stems were smooth and round, but at the base the bark appeared to burst and curl off in large flakes as if thin veneers of fine satinwood had warped off the foundation they were laid on." Allerdings ist es ungewiß, ob es sich dabei um Aloë dichotoma oder eine verwandte Art handelte. Thiselton Dyers Abbildungen (41: 567 ff.) lassen Einzelheiten vermissen, dagegen konnte man die genannte Struktur an einer Abbildung sehen, welche vor einigen Jahren von

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>) Der Vollständigkeit halber sei noch die verkleinerte Aufnahme der in Figur 1 der vorliegenden Abhandlung abgebildeten Pflanze erwähnt, die ich in der "Sonne" (Jahrg. IV. 1908. p. 223) veröffentlicht habe.

einer illustrierten Wochenschrift gebracht wurde und unzweifelhaft

A. dichotoma darstellte (Daheim. 40. Jahrg. No. 38. p. 1).

Ferner macht Brown (3: 713) eine interessante Bemerkung über die Stammstruktur unserer Pflanze: "The wood, if wood it can be called, is very soft and light, a section of it shows something like the concentric rings of woody fibre seen in exogenous trees, separated by layers of large empty cells, but the skin or bark like covering is hard and of a firm texture."

# Die äussere Erscheinung der Pflanze.

Noch am gleichen Tag, an dem die Pflanze eingetroffen war, hatte ich sie photographisch aufgenommen, die Aufnahme ist in Abbildung 1 wiedergegeben. Der dicke Stamm, welcher sich vollkommen hart anfühlte, ist zweimal gegabelt, unterhalb der Gabelungen etwas angeschwollen, im übrigen aber gleich den vier Ästen ausgesprochen kegelförmig, also der seltenere Fall nach der von Schoute (35: 39 u. 48) vertretenen Ansicht, nach welcher die Stämme der Liliiflorenbäume (mit sekundärem Dickenwachstum) im allgemeinen Zilinderform besitzen. Die Stammlänge bis zur ersten Gabelung beträgt 1,15 m, davon befanden sich 0,15 m zur Zeit der Aufnahme im Boden, um der so gut wie wurzellosen Pflanze Halt zu geben. Über dem Boden (in 0,15 m Höhe vom Stammgrund gemessen) betrug der Umfang im vorigen Herbst 0,75 m, 20 cm unter der ersten Gabelung — an der dünnsten Stelle waren es 0,32 m, dicht unter der Gabelung 0,40 m. Die an den Ästen wie an den nicht zu alten Stammteilen schwach glänzende Oberfläche ließ noch eine von den Blattnarben herrührende unregelmäßige Ringelung erkennen, d. h. unregelmäßig hinsichtlich der Ringform, im übrigen war sie gleichmäßig glatt.

Die ersten Äste (I und II) waren je 0,09 m lang und besaßen je 0,33 m Umfang. Nur sie waren annähernd zilindrisch, da die Kegelform durch die mit den Gabelungen zusammenhängenden Anschwellungen vernichtet war. Die weiteren Verzweigungen ergaben folgende Maße: Ast 1 Länge 0,14 m, Umfang 0,24 m, 2 Länge 0,16 m, Umfang 0,245 m, 3 Länge 0,15 m, Umfang 0,25 m, 4 Länge 0,14 m, Umfang 0,24 m, wobei der Umfang am Astgrund über der Gabelungsstelle genommen ist; unter den Blattrosetten ergaben sich als Umfang für Ast 1 = 0,19, 2 = 0,20, 3 = 0,225, 4 = 0,20 m. Die Länge wurde bis zur Blattrosette gerechnet. Der im Bild sichtbare regelmäßige Wuchs spiegelt sich in diesen Zahlen wieder. Eine vor kurzem vorgenommene zweite Messung

lieferte die gleichen Zahlen.

Die vier Äste standen nicht im Viereck, sondern fast in einer Reihe, doch ist diese fächerartige Stellung während des Längenwachstums der Äste eingetreten. Die ursprüngliche Anordnung war derart, daß eine durch die Äste der Gabelungen zweiter Ordnung längsverlaufend gedachte Ebene senkrecht stand auf einer analogen Ebene durch die Äste der Gabelung erster Ordnung. Der weiteste

Abstand der Äste 1 und 4 betrug 0,45 m, unter den Rosetten gemessen. Eine hiermit möglicherweise vergleichbare Verschiebung der Gabeläste findet sich bei Aloë plicatilis, von welcher ich alte Exemplare in den botanischen Gärten von Erlangen und München habe beobachten können. Wenn sich bei dieser Art die Äste teilen, stehen ihre Blattfächer zuerst in einer Ebene, später findet eine Stellungsänderung statt, wodurch sie parallel neben-, nicht hintereinander zu stehen kommen. Nachdem die Äste der A. plicatilis zweizeilig beblättert sind, wird die Aststellung besonders auffällig; zudem stehen die Blattfächer alle in gleicher Richtung. Die Pflanze baut sich in solcher Art gewissermaßen aus parallelen, senkrecht stehenden Lamellen auf. Es ist nicht zu verkennen, daß die Richtungsänderung der Aststellung die mehr oder minder aufrechte Aststellung überhaupt begünstigt, wenn nicht erst ermöglicht; denn blieben die Aste alle in einer Ebene, so wären sie gezwungen, in der Ebene eines Halbkreises zu wachsen; abgesehen von den innersten müßten alle anderen Äste eine mehr und mehr nach unten geneigte Richtung einschlagen: eine für die Assimilation zum mindesten ungünstige Stellung. Sollte nun die bei A. dichotoma beobachtete Richtungsverschiebung der Äste regelmäßig vorkommen, so könnte man sie in Hinblick darauf, daß einmal eine solche bei Pflanzen mit rosettenförmig gestellten Blättern minder wichtig erscheint, andererseits die Blattstellung der Keimpflanzen der Aloïneen wohl durchgängig zweizeilig ist (vergl. auch 9: 7), als einen Hinweis auf die mutmaßliche Abstammung der A. dichotoma von dauernd zweizeilig beblätterten Formen etwa gleich der A. plicatilis auffassen.

Die gabelige Verzweigung ist keine echte Dichotomie, denn in den Gabelungen der untersuchten Pflanze konnte noch die Spur je eines terminalen Blütenstandes (siehe Abbildung 12) beobachtet werden. Berger gibt dagegen eine unabhängig vom Auftreten einer Infloreszenz erfolgende Gabelung ("Dichotomie") der Stämme von A. bainesi, A. dichotoma, A. plicatilis etc. an (2: 5). Wie aus der Stellung der Blätter bezw. Blattnarben erschlossen werden konnte, gehen die Gabelzweige genau wie bei A. plicatilis, A. succotrina, Dracaena (z. B. D. draco), Yucca, Pandanus (45) aus den sich gleichstark entwickelnden, normalen, exogenen Achselknospen zweier Laubblätter unterhalb des Blütenstandes hervor; wie bei den genannten Pflanzen ist das erste Blatt der Gabelsprosse der Hauptachse (dem Blütenstand) adossiert<sup>1</sup>). Ob auch bei A. dicho-

<sup>1)</sup> Wenn ich Dracaena unter den Pflanzen mit exogenen Achselknospen aufführe und deren erstes Blatt adossiert nenne, so ergibt sich ein Widerspruch mit Velenovskýs Angabe, daß das erste Blatt der endogen entstehenden Achselknospen von Dracaena transversal gestellt sei (43, sowie 44: 587). Da ich demnächst darauf zurückkommen werde, kann ich mich hier auf die Angabe beschränken, daß die Achselknospen zwar in die Rinde eingesenkt, aber als ganz normal exogen aufzufassen sind. Ihr erstes Blatt, das frühzeitig durch die Korkbildung zerstört wird, fällt fast in die Umrißlinie der Mutterachse, ist letzterer adossiert und (im Längsschnitt) wie ein Deckel über die nächsten Blätter bezw. Blattanlagen der Knospe gelegt. Ferner entsteht die sehr junge Knospe nicht im Zusammenhang mit der Mantelfläche des Zentralzilinders,

toma gelegentlich Dreiteilungen vorkommen, muß dahingestellt bleiben, sicher ausgeschlossen ist die noch höhere Astzahl, welche man den von Thiselton Dyer veröffentlichten Angaben und manchen Abbildungen entnehmen könnte. Desgleichen ließ sich nicht entscheiden, ob die falsche Dichotomie gelegentlich so zu erklären wäre, daß am nichtblühenden Hauptsproß eine Achselknospe ausgetrieben und sich ebenso stark entwickelt hat wie jener. Schimpers Abbildung zeigt an der alten Pflanze eine größere Zahl von Ästen, welche scheinbar auf gleicher Höhe stehen; bei genauer Betrachtung kann man aber die durch das Dickenwachstum undeutlich gewordene ursprüngliche Zweizahl der jeweiligen Gabeläste, besonders der ersten, noch einwandfrei feststellen. Siehe auch Tafel IV, Figur 13 und die Abbildungen von Passarge und Rohrbach-Berger. Aber nicht nach jedem Blühen tritt Verzweigung ein: Ast 1 der untersuchten Pflanze zeigt (in Abb. 1) einen älteren abgestorbenen Blütenstand, von einer Gabelung ist jedoch nichts zu bemerken. Nachdem nun nicht anzunehmen ist, daß dieser Blütenstand seitliche Stellung besessen habe im Gegensatz zu den terminalen, wird es richtiger sein, den Ast als Sympodium aufzufassen. Die auffallend langen, unverzweigten Aste der bereits mehrfach erwähnten Pflanze Schimpers und derjenigen Rohrbachs dürften ebenfalls solche Sympodien sein.t

Wieder anderen Aufbau besitzt der älteste Sammteil der Pflanze, der Teil unterhalb der ersten Gabelung. Nachdem die Blütenstände große Narben hinterlassen, wie in den Gabelungen festgestellt werden konnte, die glatte Stammdecke aber nirgends derartige Narben aufwies, so muß, nach Hausens Untersuchungen anderer Arten, auch für Aloë dichotoma der monopodiale Bau dieses Stammteils angenommen, der Blütenstand, welcher die erste Gabelung veranlaßt, als der erste betrachtet werden. Der Schluß, zu dem Hausen gelangt, daß der Sproß der nichtblühenden Aloëpflanze ein Monopodium, derjenige der blühenden ein innig verwachsenes Sympodium darstellt (9: 12), hat also auch für A. dichotoma Geltung, nur findet hier zwischen diesen beiden Sproßarten eine Einschaltung von unecht dichotomer Verzweigung statt; der blühende Sproß wechselt zwischen falscher Dichotomie und

Sympodienbildung.

Anderweitige, reguläre Achselknospen habe ich weder bei Aloë dichotoma noch bei A. plicatilis deutlich entwickelt gefunden. Es ist zu vermuten, daß sich auch die anderen Aloëarten von der Wuchsform der A. dichotoma so verhalten. Das hängt m. E. mit der Größe des Vegetationsscheitels zusammen. Alle Liliifloren, welche mit breitem Vegetationsscheitel versehen sind, verzweigen sich normal entweder gar nicht oder so, wie es für Dracaena draco und die schon früher genannten Arten angegeben wird. Besitzen die Pflanzen dagegen Vegetationsscheitel von geringem Durchmesser, so tritt oft reiche Verzweigung durch Achselknospen ein. Ich er-

sondern ist, von ihr getrennt, in die Rinde eingesenkt, wie ein Längsschnitt durch eine beliebige *Dracaena*-Achse, z. B. *D. godseffiana*, unumstößlich beweist. Querschnitte sind zur Beurteilung der Sachlage wenig brauchbar.

innere an die strauchigen Dracaena-Arten (D. elliptica, D. godseffiana). Nach Wright (49) zeigt D. reflexa reiche Verzweigung.¹) So treten auch in der Gattung Aloë bei kleineren Formen regelmäßig zur Entwicklung kommende Achselknospen auf, A. arborescens besitzt z. B. deren meist je drei (2—4) kollaterale, von denen meist nur die mittlere austreibt, stets in einer gewissen Entfernung vom Vegetationsscheitel und erst nach dem Absterben des betreffenden Blattes.

Die Stammoberfläche von Aloë dichotoma war unterhalb der Blattrosetten an den eben der Blattscheiden entkleideten Teilen gelblich-weiß, an den nächstälteren Teilen schwach glänzend und grünlich-braun-grau, von den Blattnarben schwach aber deutlich in dunklerem Ton geringelt. Diese Ringelung verschwand erst unterhalb der Mitte der Stammlänge in dem schimmernden Rehbraun der älteren Partien. Am Stammgrund waren die schmalen Reste der ursprünglichen Stammdecke weißgrau.

Die untere Stammhälfte besaß die ursprüngliche Überkleidung nur noch zum Teil. Die Oberfläche wies nämlich drei große (und einige kleinere) Längsrisse auf, deren Ränder an dem nach unten immer dicker werdenden Stamm weiter und weiter auseinander gewichen waren. An dem bedeutendsten, in Abb. 2 sichtbaren Riß, welcher bis unter die ältere Gabelung reichte, waren die Ränder dicht über dem Boden, also 0,15 m über der Stammbasis, auf 0,42 m des Stammumfangs von einander entfernt. Die Lücken, welche so in der ursprünglichen Stammdecke entstanden waren, zeigten sich durch ein gleichfalls sehr festes, mattes, hellbraunes, im Alter mehr graubraunes, schwach grünlich durchscheinendes Gewebe bedeckt, das in ziemlich regelmäßigen Abständen etwas hervortretende, den Rißwänden gleichlaufende Längsstreifen aufwies (Abb. 2). Ich will es als sekundäre Stammdecke der vorhin besprochenen primären gegenüberstellen. Die Risse sollen als solche erster Ordnung bezeichnet werden. Die sekundäre Decke hatte gleichfalls Längsrisse (zweiter Ordnung) aufzuweisen, welche ebenso überkleidet waren. Während nun in der primären Stammdecke nur Längsrisse festgestellt werden konnten — auch auf den zu Anfang erwähnten Abbildungen — wies die sekundäre Stammdecke in den Rissen aller Ordnungen solche auch in querer und schräger Richtung auf. Die Zahl der Risse, mit der Stammdicke zunehmend, steht in einem direkten Verhältnis zum sekundären Zuwachs. Die primäre Stammdecke wird durch die Risse in einzelne Streifen zerlegt, welche nach abwärts schmäler werden, ihre Ränder rollen sich auf, sie bröckelt von unten nach und nach ab und scheint sich auf diese Weise allmählich nach oben zurückzuziehen, während sich das sekundäre Gewebe immer mehr ausbreitet. An der von Schimper abgebildeten alten Pflanze ist die primäre Decke bis unter die älteste Gabelung zurückgewichen, auf den Abbildungen von Rohrbach und Passarge auchschon auf die Äste der ersten Gabelung.

¹) Von mir an Pflanzen des botanischen Gartens zu Hamburg ebenfalls beobachtet. Velenovský's D. reflexa (44: Fig. 375) ist Cordyline congesta.

Auch die Rißränder des sekundären Gewebes biegen sich nach oben; während die jüngere Decke unter der älteren förmlich vorzudringen scheint — sie tut es auch wirklich —, nimmt die Ablösung und Einrollung der jeweils älteren zu. Das Verschwinden der primären Decke ist bereits erörtert worden. Die sekundäre Decke wird durch die verschieden verlaufenden Risse in einzelne Platten zerlegt, welche durch das stets neu stattfindende Einreißen und Aufrollen zuletzt abgestoßen werden und zu Boden fallen. Die Dicke der primären Decke beträgt etwa 1 mm. Das Gewebe ist durchscheinend, hornartig, sehr fest und biegsam, es läßt sich leicht abziehen, beim Durchschneiden leistet es dem Messer großen Widerstand. Die sekundäre Decke ist ähnlich, aber starr und womöglich noch härter.

Wie schon gesagt, steht die Stammdecke im Zusammenhang mit dem Sekundärzuwachs und so auch mit der Form des Stammes bezw. seines Querschnitts. Soweit die primäre Decke noch rundum zusammenhing, war der Stamm im Querschnitt rund. Aus den Längsrissen schienen seine inneren Gewebe förmlich hervorzuquellen, der Querschnitt wurde unregelmäßig (Abb. 2 und 3). Da die Stammdecke in der Hauptsache drei Längsrisse besaß, war der Stamm in diesen Teilen abgerundet dreikantig, die Basis durch

weitere Risse mehrkantig geworden.

Auf der unteren Fläche der Stammbasis fanden sich Vorwölbungen, welche den Kanten entsprachen und als Ursprungsstellen der Wurzeln erschienen. Dazwischen wurden unregelmäßige wurzelfreie Vertiefungen bemerkt. Je näher der Peripherie die Wurzeln standen, desto größer war ihr Durchmesser. Ich entnahm einigen Resten folgende Maße:

1.	Wurzel:	Durchmesser	am	Stamm		7 n	ım,			
2.	,,	"	27	"		8,5	22			
3.	,,	59 59	in 3,	5 cm Läi	ıge	10 9	?? ??	Umfang "	33 30	mm "
4.	77		am S	Stamm		12	"	77	44	27
5.	<del>5</del> 9	29 55	"; in 3,	5 cm Läi	nge	17 17	?? ??	?? ??	55 55	77 27
6.	77	?? ??		Stamm 5 cm Läi	ng <sub>e</sub>	13 13	?? ??	?; ??	45 45	?? ??
7.	77	"	am S	Stamm :	12 u. oval)	15	22	22	45	22
		22	in 3,	5 cm Lä		16	22	22	52	??

Die Korkhaut, welche die Wurzelreste bedeckte, war regelmäßig quer geringelt, die Wurzeln ringförmig bald etwas dünner, dann wieder dicker; die einzelnen Ringe hielten Abstände zwischen 3 und 6 mm inne.

Soweit sich erkennen ließ, waren vor nicht zu langer Zeit auch die innersten — die ältesten — Wurzeln noch lebendig gewesen.

Die an Ast 1 befindliche Infloreszenz (Fig. 1) gab keinen Anlaß zu besonderen Bemerkungen. 1)

# Der innere Bau.

# 1. Die Grundzüge.

Nachdem endgiltig feststand, daß die Pflanze verloren war, stand der Untersuchung des Stamminnern nichts mehr im Weg. Die Stammbasis war unbrauchbar: Nach der Entfernung der Korkbedeckung, welche sich in zusammenhängenden großen Stücken abheben ließ, wurde eine schwarze, faulige faserige Masse sichtbar, welche aus locker stehenden, hin- und hergeschlängelten, allenthalben anastomosierenden Gefäßbündeln bestand. Man konnte noch erkennen, daß dieses Gewebe auch die Unterseite bedeckte und daß aus ihm die Wurzeln den Ursprung nahmen; es wurde von den Wurzeln also nicht durchbrochen.

Nun wurde der Stamm in etwa 20 cm von der Basis durchgesägt. Hier hatte die Zersetzung nur etwa ein Drittel des Querschnitts ergriffen, obwohl sich zerstörte Partien über die ganze Fläche erstreckten (die dunklen Teile in Abb. 3a). Ein weiterer Querschnitt wurde in ungefähr 50 cm Höhe von unten genommen, nur einzelne ringförmige Zonen waren angegriffen, sie sind an der dunkleren Färbung kenntlich (Abb. 3b).

Die in Abb. 3 wiedergegebenen Querschnitte lassen zunächst zwei deutlich verschiedene Teile erkennen, einen runden inneren, der durch ein lockeres Fasergewebe ausgefüllt und von einer festen ringförmigen Zone umgeben ist, und einen teilweise mächtigen äußeren von unregelmäßiger Gestalt. Dieser zweite Teil erscheint fester und weist zahlreiche konzentrische Zonen auf. Bei der mikroskopischen Prüfung erweist sich der den inneren, runden Teil, den primären Zentralzilinder, umgebende geschichtete Teil als unzweifelhafter sekundärer Zuwachs. Außerdem findet man bei näherer Betrachtung, daß der Zentralzilinder von einem ziemlich breiten, festen Ring umgeben ist, daß im sekundären Teil weichere und härtere Schichten abwechseln, daß die Gefäßbündel anscheinend regellos und ziemlich locker beide Schichten durchlaufen. Ferner entdeckt man außen einen festen Korkmantel und darunter eine schwache Rinde.

Die Maße der beiden Querschnitte sind folgende. Der mit a bezeichnete Schnitt ist, wie bereits gesagt, in einer Höhe von etwa  $20~\rm cm$  (von unten) durch den Stamm gelegt. Hier betrug der Umfang

<sup>1)</sup> Wenn Wiesner (Organographie und Systematik der Pflanzen. 2. Aufl. Wien 1891. p. 263) einigen Aloëarten Blütenschäfte von 20 m Höhe zuschreibt, so dürfte das als eine Verwechslung mit der Stammhöhe zu betrachten sein.

0.50 m, der größte Durchmesser, auf der Linie d gemessen, 0,17 m. Diese 0,17 m setzen sich aus folgenden Einzelmaßen zusammen: Zuwachs z einschließlich Rinde und Kork = 0,069 m, innere feste Zone r = 0.002 m, primärer Zentralzilinder p = 0.039 m,  $r_1 =$  $0.002 \text{ m}, z_1 = 0.058 \text{ m}.$  In der weiteren Entfernung von 3 cm wurden nachstehende Maße ermittelt: Umfang 0,48 m, größter Durchmesser 0,158 m: z = 0,059 m, r = 0,002 m, p = 0,046 m,  $r_1 = 0.002 \text{ m}, z_1 = 0.049 \text{ m}.$  Die zweite dem Stamm entnommene Scheibe ergab gegen 50 cm von unten: Umfang 0,412 m, größter Durchmesser 0.134m: z = 0.03 m, r = 0.002 m, p = 0.073 m,  $r_1 = 0.027 \text{ m}, z_1 = 0.027 \text{ m}, \text{ es sind die auf der Linie } d \text{ erhaltenen Maße}$ in Abb. 3 b. Die vierte Schnittfläche in 53 cm von der Basis ergab: Umfang 0,39 m, größter Durchmesser 0,124 m: z = 0,028 m, r = 0.002 m, p = 0.071 m,  $r_1 = 0.002$  m,  $z_1 = 0.021$  m. Der gleichfalls abgenommene Ast 3 hatte in 11,5 cm Entfernung von der Gabelung 0,22 m Umfang und 0,07 m Durchmesser, wovon 0,064 m auf den Zentralzilinder entfielen. In 13,5 cm Entfernung von dem genannten Punkt betrug der Umfang 0,215 m, der Durchmesser 0,068 m, der Zentralzilinder besaß 0,065 m Durchmesser. In einer Entfernung von 3,5 cm vom höchsten Punkt des flach gewölbten Vegetationsscheitels hielt sich der Durchmesser des Astes auf 0,07 m, der des Zentralzilinders auf 0,066 m.

Die in Abb. 3 wiedergegebenen Querschnitte waren mit dem Rasiermesser glattgeschnitten und darauf einige Tage der Wärme ausgesetzt worden, um durch die Einschrumpfung der weicheren Zonen die festeren besser hervortreten zu lassen. Die radiale Zellanordnung hatte dabei das Auftreten zahlreicher Radialrisse in den weichen Zonen zur Folge, welche eben diese Anordnung noch deutlicher erkennen lassen. Ein Teil von Abb. 3 b ist in Abb. 4 in schwacher Vergrößerung dargestellt. Man sieht deutlich den Zentralzilinder (d. h. den primären = p), dann den Zuwachs (z), nach außen die Korkschicht (k und  $k_1$ ). Die Rinde (ri) ist unklar. Die primäre Korkhaut (k) ist von a bis b durch die sekundäre Korkhaut (k1) ersetzt, welche beiderseits unter dem aufgebogenen Rißrand der primären hervorkommt. Zugleich aber erkennt man eine von außen nach innen an Durchmesser abnehmende, den Rißrändern entsprechende Änderung im Verlauf der Radialreihen des Zuwachses, welche sich bis auf die den primären

Zentralzilinder umgebende feste Zone verfolgen läßt.

# 2. Der primäre Zentralzilinder.

Die vorhin aufgeführten, den primären Zentralzilinder betreffenden Maße ergeben, daß sein Durchmesser von unten nach oben zunimmt, im Stamm wie im Ast. Obwohl diese Zunahme nur an einzelnen Stellen beobachtet worden ist, kann doch als sicher angenommen werden, daß sie bis zu einer gewissen Grenze anhält, worauf der erreichte Durchmesser bis zur nächsten Gabelung im Durchschnitt beibehalten wird. Der primäre Zentralzilinder stellt demnach in seiner Jugend einen umgekehrten Kegel dar, so daß

Schoutes Schema der Bildung des primären Monokotylenstammes (35) auch für Aloë dichotoma zutrifft.

Der Verlauf der Blattspurstränge bietet nichts Besonderes, im allgemeinen ist er gleich dem von Nolina recurvata, den kürzlich Hausmann (10: 75 ff.) geschildert hat. Die Blattspurstränge biegen vom Blatt her in einem Winkel von etwa 75° nach unten und innen, laufen schräg bogenförmig bis zur Mitte des Zentralzilinders und biegen dann nach unten und außen um, worauf sie nach allmählicher Annäherung an die Peripherie des Zentralzilinders - der absteigende Bogenast ist doppelt bis dreimal so lang wie der aufsteigende - dieser wenige mm parallel laufen, auch wohl auf eine sehr kurze Strecke sich nochmals entfernen und wieder zurückkehren, und dann mit einem älteren Blattspurstrang anastomosieren bezw. verschmelzen (vergl. Abb. 7). Die schwächeren Blattspurstränge, d. s. die im Blatt den Seitenrändern genäherten Bündel, biegen schon in wechselnd geringerem Abstand von der Mitte des Zentralzilinders nach unten. Ein gefäßbündelfreies Mark, wie es Meneghini (18) für Dracaena draco (Tafel V), Yucca draconis (Tafel VI) und Yucca gloriosa (Tafel IX) abbildet, und das Hausmann nach seiner Angabe (10: 65, 76 und 79) bei Nolina recurvata gefunden hat, kommt nach meinen Befunden bei Aloë dichotoma nicht vor, allerdings habe ich mir auch keine besondere Mühe gegeben, es zu finden.

Der breite Vegetationsscheitel besitzt ein deutliches Meristem, das sich von den Primärmeristemen anderer Monokotylen gleicher Wuchsform nicht unterscheidet. Bemerkenswert ist, daß man noch in älteren Teilen des primären Zentralzilinders deutlich radiale Zellenzüge unterscheiden kann, wie deren in Abb. 6 links oben sichtbar sind.

Das sich unmittelbar an die urmeristematischen Teilungen im Gipfel des Vegetationsscheitels anschließende Primärmeristem (im engeren Sinn) besteht aus wenigen Zellschichten, ist ein Etagenmeristem und setzt sich ohne Unterbrechung in das "Sekundärmeristem" fort, d. h. eine Grenze zwischen Primär- und Sekundärmeristem, wie man sie nach den Befunden bei Aloë arborescens und verschiedenen Cordyline- und Dracaena-Arten angenommen hat, ist nicht vorhanden. Die gleiche Beobachtung haben übrigens Hausmann an Nolina recurvata, de Bary (1: 636) an Aloë plicatilis, Nolina recurvata, Calodracon jacquini, Yucca recurvata und Poulsen an Aloë arborescens gemacht (Botanisk Tidsskrift 1892/93).

Es ist klar, daß das Vorhandensein eines vom Scheitel bis zur Stammbasis reichenden Meristemmantels die scharfe Abgrenzung des primären Zentralzilinders gegen den Sekundärzuwachs unmöglich macht. Sonst setzt man die Grenze des primären Zentralzilinders da an, wo die Radialstellung der Zellen beginnt. Denn die Teilungen im Primärmeristem haben keine deutlichen radialen Zellreihen zur Folge, weil jede einzelne Zelle nur wenige Teilungen erfährt und die neugebildeten Zellen sich bald abrunden. Wie Hausmann (10: 66 f.) z. B. nachweist, kann man auf diese Weise

die Grenze zwischen den Produkten beider Meristeme von Nolina recurvata ziehen. Bei Aloë dichotoma schlägt jedoch ein Versuch in dieser Hinsicht fehl. Wie schon gesagt worden ist, kann man auch im primären Zentralzilinder radiale Zellreihen unterscheiden (Abb. 6 links). An diese schließt sich ohne Unterbrechung eine Zone von deutlich radial geordneten Zellen an. Zum Verständnis dieser Zellen ist es nötig, daß ich vorgreifend den anscheinend inneren Teil des Sekundärzuwachses schildere.

Bei der Erläuterung der in Abbildungen 3 und 4 wiedergegebenen Stammquerschnitte ist auch eine feste Zone (r der Abbildungen) erwähnt worden. Sie setzt sich aus radialen Reihen verholzter und reich getüpfelter Zellen zusammen; die ganze Zone ist von vielen sowohl längs wie quer (ringförmig um den Zentralzilinder) laufenden stammeigenen Bündeln durchzogen, sodaß ein Längsschnitt annähernd ebensoviele quer durchschnittene Bündel zeigt wie ein Querschnitt. Der innere Teil dieser festen Zone ist mit den Enden der Blattspurstränge zu einer mechanischen Einheit verbunden, die Lücken im Geflecht der Strangenden werden von Zellen ausgefüllt, welche von den äußeren Zellen der festen Zone nicht abweichen, wenn wir davon absehen, daß sie etwas, häufig nur unmerklich, abgerundet sind. Nach außen schließt dann der

später zu schildernde fernere Sekundärzuwachs an.

Ich neige nun zu der Ansicht, daß diese feste Zone als der Abschluß des sogenannten primären Zentralzilinders zu betrachten ist, denn ich habe bei einer anderen Liliiflore eine völlig analoge (vielleicht besser homologe) Bildung vorgefunden, bei welcher der Verdacht einer Zugehörigkeit zum Sekundärzuwachs ausgeschlossen ist. In Abbildung 5 sind zwei verschieden alte Querschnitte (links der ältere, a) durch den Stamm von Puya chilensis zu sehen. erkennt deutlich, daß das von zahlreichen Bündeln durchzogene Gewebe des Zentralzilinders von einer dünnen festen Zone umschlossen ist, welche im älteren Stammteil ununterbrochen fortläuft, während sie im jüngeren Teil Lücken 1), die Austrittsstellen der Blattspurstränge, besitzt. Sie besteht wie die geschilderte Zone von Aloë dichotoma aus verholzten Parenchymzellen; innen liegt das Geflecht der Endigungen der Blattspurstränge an, durchzogen wird sie von stammeigenen Bündeln wie die entsprechende Zone der Aloë. Die verholzten Parenchymzellen sind aber nur selten mehr radial gestellt, am häufigsten noch gegen die Peripherie, im übrigen ist die Radialstellung verwischt. Diese feste Zone im Stamm von Puya chilensis kann nicht zum Sekundärzuwachs gerechnet werden, weil ein solcher entgegen der von Schoute (34: 22) betreffs Puya geäußerten Vermutung nicht vorhanden ist<sup>2</sup>).

Andererseits könnte man die Grenze des primären Zentralzilinders an der Außenseite des Geflechts der Blattspurendigungen suchen, da, wo die streng radiale Stellung der verholzten Parenchym-

1) Lücken im Querschnitt, in Wirklichkeit Löcher.

<sup>2)</sup> Das Vorkommen von sekundärem Dickenwachstum im Stamm von anderen Puya-Arten ist jedoch nicht direkt ausgeschlossen, wenn auch unwahrscheinlich; Schoute hat auch nur allgemein Puya genannt.

zellen beginnt. Wir hätten dann das Verhältnis, welches Hausmann für Nolina recurvata angegeben hat, zumal man auch bei Aloë dichotoma eine Verschiedenheit in der Art der Zellneubildung durch das Meristem nicht zu verkennen vermag, indem im inneren Teil der festen Zone die jeweiligen Initialen des Etagenmeristems nur wenige Zellen bildeten, während ihre Tätigkeit im äußeren, größeren Teil der genannten Zone von längerer Dauer war: Abbildung 6 läßt das deutlich erkennen. Wenn ich mich trotzdem für die Zugehörigkeit auch des Teiles der festen Zone, welcher die stammeigenen Bündel enthält. zum primären Zentralzilinder entscheiden möchte, so stütze ich mich auf den mitgeteilten Befund bei Puya chilensis.

Das Eine ist jedoch klar: eine sichere Grenze zwischen dem primären Zentralzilinder und dem Sekundärzuwachs läßt sich bei

der untersuchten Art nicht ziehen.

# 3. Der Sekundärzuwachs.

Der primäre Zentralzilinder wird von einem mächtigen sekundären Teil umgeben, dem Ergebnis des früher erwähnten Meristems, das sich ohne Abgrenzung an das Primärmeristem anschließt und auch auf der unteren Fläche der Stammbasis vorhanden ist. Das Meristem ist weit am Stamm herab ein Etagenmeristem, die jeweiligen Initialzellen sind aber sehr lang tätig. Wie bei allen anderen Monokotylen, welche sekundäres Dickenwachstum zeigen, werden auch bei Aloë dichotoma Grundgewebe und darin eingelagerte Gefäßbündel gebildet; abweichend von den bisher darüber bekannten Tatsachen, soweit sie baumartige Formen betreffen, treten nur verhältnismäßig sehr wenige Bündel auf, die Hauptmasse des Zuwachses besteht aus Grundgewebe. Die sekundären Gefäßbündel bieten keinen Anlaß zu besonderen Bemerkungen, sie sind auf dem Querschnitt oval bis breit bandförmig (in radialer Richtung); dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß der auf dem Querschnitt sichtbare längere Radialdurchmesser, welcher sich mit der Entfernung vom Stammzentrum von Bündel zu Bündel bis zu einem gewissen Grad steigert, bedeutender erscheint als er in Wirklichkeit ist, weil der Bündelverlauf der Längsachse des Stammes nicht parallel ist: das Meristem liegt im älteren Stamm nicht in der Mantelfläche eines Zilinders, sondern eines Kegels. Nachdem nun die Meristemtätigkeit in den unteren Stammteilen etwas energischer ist als in den oberen, lassen sich die einzelnen Zuwachsschichten mit ineinandersteckenden Kegeln vergleichen; der Winkel des durch die Längsachse gelegten Schnittes wird von Kegel zu Kegel stumpfer; die Gefäßbündel werden daher auf dem Querschnitt immer schräger getroffen, je tiefere Stammteile untersucht werden.

Das Grundgewebe erscheint in zweierlei Ausbildung. Einmal besteht es aus dünnwandigen, radial gestreckten Zellen, die auf dem Querschnitt rechteckig, auf dem Längsschnitt meist sechseckig erscheinen; vergl. die Abbildungen 8--10. Mit diesen Zonen lebender Zellen, der Hauptmasse des Zuwachses, wechseln Lagen

von andersartigen Zellen ab. Letztere sind tot, verholzt, mit vielen einfachen Tüpfeln versehen, sie sind kürzer als die dünnwandigen Zellen (Abbildungen 8—10). Sie entstehen nicht durch nachträgliche Veränderung der dünnwandigen Zellen, sondern werden abwechselnd mit deren Lagen vom Meristem erzeugt (Abb. 8). Als erste derartige Zone kann man diejenige betrachten, welche als fester Mantel den primären Zentralzilinder umgibt, dieser selbst ließe sich dann mit den Zonen der dünnwandigen Zellen vergleichen. Die Schichtzahl der festen Zonen nimmt anfangs von innen nach außen ab, die innerste — erste — besteht aus etwa 16 Lagen (Abb. 6), die nächststarken aus etwa 7—8 (Abb. 10); später sind sie fast stets nur ein- bis zweischichtig. Auf ihre Bedeutung werde ich noch zurückkommen. Die Gefäßbündel sind von einem einschichtigen Mantel ebensolcher verholzter Zellen auch in den Zonen der dünnwandigen Zellen umgeben.

Die Blattspurstränge werden vom Meristem fortgesetzt: Die Fortsetzungen verlaufen den radialen Zellenzügen parallel und setzen sich aus schmalen, langgestreckten Elementen zusammen, deren eine dünnwandig und mit lebendem Inhalt versehen den dünnwandigen Parenchymzellen ähneln, die anderen sind tot, verholzt, reich an einfachen Tüpfeln und zeigen eine entsprechende Ähnlichkeit mit den Zellen der festen Zonen. Die verholzten Zellen begleiten die "Markstrahlen" auch durch die dünnzelligen Zonen, sind hier aber rings um die dünnwandigen "Markstrahl"-zellen zerstreut und von einander durch dünnwandige Zellen getrennt; die festen Zonen durchsetzen sie als annähernd geschlossene Bündel mit zentralem dünnwandigem Teil. Sie werden von sehr langgestreckten Raphidenzellen begleitet. In Abbildung 9 ist eine solche markstrahlähnliche Bündelfortsetzung im Längsschnitt wiedergegeben.

Die geschilderten Zonen besitzen Kegelform, wie bereits gesagt worden ist. Sie setzen sich nach oben an die innere feste Zone an, wodurch deren wechselnde Zellenzahl erklärt wird. Die innere feste Zone selbst begleitet (und bekleidet) dagegen den primären Zentralzilinder durch den ganzen Stamm (mit Ausnahme der Spitze), ein weiterer Grund, sie dem Zentralzilinder zuzurechnen.

Die Zellen des Zuwachses stehen in radialen Reihen. Da der Durchmesser der neugebildeten Zellen innerhalb gewisser Grenzen stets der gleiche bleibt, werden sukzessive neue Zellreihen durch radiale Teilungen eingeschaltet, wodurch sich die Richtung der Zellenzüge natürlich um ein Geringes ändert. Es liegt in der Natur der Sache, daß diese Verdoppelung einzelner Zellreihen auf dem ganzen Umfang des Stammes stattfinden kann. Außerdem läßt sich noch eine weitere Richtungsänderung der radialen Zellreihen feststellen, welche auf gewisse Teile des Stammumfangs beschränkt ist, aber an jedem Punkt desselben einsetzen kann. Der in Abbildung 4 dargestellte Teil eines Stammquerschnitts enthält eine solche Partie. Man erkennt, daß der Teil des Zuwachses, der das Dreieck abc aus dem Ganzen herausschneidet, abweichend orientiert ist. Zugleich bemerkt man, daß die primäre Stammdecke zwischen den Punkten a und b eine Lücke aufweist, welche von

der sekundären Stammdecke ausgefüllt ist. Die Zellreihen des Zuwachses stehen im betreffenden Teil ebenfalls radial hinsichtlich des primären Zentralzilinders, jedoch nur wenige setzen an ihn an, die Mehrzahl zweigt sich in spitzem Winkel vom anderen Zuwachsteil ab, dessen an den Ausschnitt abc angrenzenden Zellreihen geknickt erscheinen. Abbildung 10 zeigt die Richtungsänderung, welche hier am äußeren Rand einer festen Zone einsetzt.

Die Ursache dieser absonderlichen, bisher von keiner anderen Monokotylen bekannten Erscheinung ist in der Beschaffenheit der Stammdecke zu suchen. Wie hier vorgreifend bemerkt werden muß, besteht diese aus einem äußerst widerstandsfähigen Korkgewebe, dessen Zellen in nahezu unzerreißbarem Verband stehen. Da die Korkhaut nun ein totes Gewebe ist, wird sie durch das Auftreten der Meristemprodukte immer mehr gespannt und muß endlich doch nachgeben. Das geschieht aber nur an wenigen Stellen, wo sie von unten her einreißt, wodurch die schon erwähnten Längsrisse entstehen. Unter den Rißstellen ist die eingetretene Spannung wieder aufgehoben, der nun darunter erfolgende Zuwachs zeigt gegenüber demjenigen in den anderen Stammteilen ein etwas beschleunigtes Wachstum und häufige Verdoppelung der Zellreihen. Die Folge davon ist. daß die von einer neuen Korkhaut bedeckten Lücken über den bisherigen Stammumfang hervortreten, sodaß da, wo sich zwei solche Partien nahekommen, eine wahre Rinne entsteht (Abb. 3 a bei v). Die von den intakt gebliebenen Teilen der Korkhaut bedeckten Zuwachsteile bleiben fest mit ihr verbunden, die Zellenzüge des Zuwachses werden deshalb etwas seitwärts gezogen, sodaß sie nicht mehr genau radial verlaufen. In Abbildung 4 sind diese Verhältnisse gut zu erkennen. Da die sekundäre Korkhaut womöglich noch fester ist als die primäre, treten auch in ihr nach Bedarf Risse auf, welche die gleichen Erscheinungen zur Folge haben. Die beiden Stammquerschnitte in Abbildung 3 zeigen eine große Anzahl solcher keilförmig in den Zuwachs eingeschobenen Partien.

Die Elemente des Sekundärzuwachses sind gleich denen des

primären Zentralzilinders gelb gefärbt.

Der mächtige Sekundärteil im Stamm der Aloë dichotoma erweist für diese Art Morots Annahme, daß die Meristemtätigkeit bei den Aloïneen eine zeitlich begrenzte sei,¹) ohne weiteres als falsch, ebenso unzutreffend ist sie hinsichtlich der anderen größeren und großen Aloën. Für die kleinen Formen ist sie gleichfalls unwahrscheinlich, das Gegenteil ist aber noch nicht bewiesen.

# 4. Die Rinde.

Die primäre Rinde wird zentripetal gebildet, eine Bestätigung der Angabe Mangins (17). Die Zellen runden sich bald ab, die ursprüngliche radiale Stellung verschwindet. Wenige Millimeter

<sup>1)</sup> Morot, A., Recherches sur le péricycle ou couche périphérique du cylindre central chez les phanérogames. (Ann. sc. nat. hot. Sér. 6, XX. 1885. p. 272.)

vom Vegetationsscheitel besitzt die Rinde ihre typische Ausbildung; sie umfaßt gegen 15—20 Lagen länglicher parenchymatischer chlorophyllführender Zellen mit schwach verdickter Zellulosewandung. Sie enthält zahlreiche Raphidenzellen von zweierlei Gestalt, die einen sind fast dreimal länger als die anderen, ebenso die Raphiden. Im Zusammenhang mit der Zunahme des Sekundärzuwachses finden in vielen der bald tangential gedehnten Rindenzellen radiale Teilungen statt, tangentiale in geringerem Grad. In den älteren Stammteilen enthalten die Zellen einen rötlichgelben kugeligen Inhaltsstoff.

Eine Stammepidermis ist nicht vorhanden, weil die Blätter am Grund lückenlos zusammenschließen und daher Internodien nicht zur Ausbildung gelangen<sup>1</sup>).

Sekundäre Rinde tritt erst spät auf, ihre Zellen sind länger und stehen gemäß ihrer Abstammung in radialen Reihen, von Inhaltsstoffen sind die rötlichgelben kugeligen Massen zu nennen, welche auch in der primären Rinde älterer Stammteile vorhanden sind. Die Raphidenzellen sind alle unter sich und mit den anderen Rindenzellen gleich lang.

Die Zahl der Rindenschichten bleibt sowohl in den Übergangspartien, wo primäre und sekundäre Zellen vorhanden sind, wie in den Regionen der rein sekundären Zellen im Durchschnitt

stets die gleiche wie in der rein primären Rinde.

An den Stellen, wo die Korkhäute einreißen, wird das Rindengewebe, primäres wie sekundäres, im äußeren Teil auseinandergerissen, in wenigen inneren Schichten bleibt der Zusammenhang gewahrt, die Zellen erleiden hier eine enorme Tangentialdehnung und teilen sich mehrmals radial.

#### 5. Die Korkhaut.

Die eigenartig zähe Beschaffenheit der Stammüberkleidung, welche sich in dem sonderbaren Einreißen und in der Beeinflussung der Richtungslinien der sekundären Zellreihen bemerkbar macht, läßt eine besondere Ausbildung der Zellen vermuten, aus welchen sich das Gewebe zusammensetzt. Mit Ätzalkalien behandelte Querschnitte zeigen, daß dieses Gewebe, das sich leicht als Ganzes abziehen läßt, aus tafelförmigen Zellen besteht. Die Zellen sind in radialen Reihen angeordnet, es sind etwa fünfzig Lagen; wie man aus dem mitunter etwas abweichenden Radialverlauf der Zellen ersehen kann, wurden sie von einem Etagenmeristem gebildet, wobei die der inneren Hälfte der früheren Rindenzelle entsprechende jeweilige Initialzelle nach dem Verlust ihres meristematischen Karakters durch tangentiale Streckung der inneren Wandung annähernd die Form der anderen Korkzellen erhielt. Die jeweiligen Initialzellen sind lange tätig.

<sup>1)</sup> Da bei *Dracaena draco* das Gleiche der Fall ist, so muß die Bemerkung Christs: "Die Rinde des Baumes von Icod ist immer noch zart, ohne Borke, mit glatter Epidermis" (5: 471) entsprechend berichtigt werden.

In Wasser oder Glyzerin liegende Schnitte durch dieses Gewebe zu untersuchen, ist nicht zweckmäßig, da man in Folge der enormen Zusammenpressung, welche die Zellen erfahren haben, keinen klaren Einblick erhält. In Kali- oder Natronlauge quillt das Gewebe auf, man erkennt, daß die Zellwandung aus einer dünnen Mittellamelle, einer dicken sekundären und einer mächtigen tertiären Verdickungsschicht besteht; letztere hat das Zellumen bis auf einen schmalen Spalt erfüllt. Wie man aus dem Verhalten gegen die Alkalien schließen kann, ist die sekundäre Verdickungsschicht verkorkt, nach dem Auswaschen zeigt sie mit Phlorogluzin und Salzsäure die Färbung der verholzten Membranen. Verholzt ist auch die Mittellamelle, während die tertiäre Schicht, die das starke Quellen verursacht, aus Zellulose besteht.

Die primäre Korkhaut baut sich aus verhältnismäßig kleinen Zellen mit nicht sehr dicker sekundärer Verdickungsschicht der Zellwand auf; die Verholzung der beiden Membranen (Mittellamelle und Sekundärschicht) ist gering. Das ganze Gewebe ist daher hornartig biegsam und durchscheinend. Das durchschimmernde Chlorophyll der Rinde verursacht den grünlichen Ton des Gewebes an den jüngeren Stammteilen, den bräunlichen der rötlichgelbe Inhaltsstoff der Rinde an den älteren Teilen. Die Korkhaut geht aus den Trennungsschichten hervor, durch welche die Blätter abgegliedert werden, die äußeren Schichten des Gewebes werden zur Unkenntlichkeit zusammengepreßt, anscheinend erfahren auch sie eine

entsprechende Verdickung der Zellwände.

Von der primären Korkhaut weicht die sekundäre in einigen Punkten ab. Ihre Zellen sind viel länger und mit dicker, deutlich gelb gefärbter, sekundärer Verdickungsschicht versehen, auch ist die Verholzung der Mittellamelle und der sekundären Schicht stärker. Die Korkhaut ist daher undurchsichtig und starr. In den Stammteilen, in welchen das Etagenmeristem der Korkhaut in der sekundären Rinde arbeitet, stehen alle Zellen vom Meristem des Sekundärzuwachses an nach außen in radialen Reihen. Das Korkmeristem rückt in gleichem Maß nach innen, wie sekundäre Rinde hinzukommt, der Durchmesser der Rinde bleibt also der gleiche.

Phelloderm wird nicht erzeugt.

Das Meristem der sekundären Korkhaut — und das der späteren Korkgewebe, welche mit ihr übereinstimmen und deshalb alle unter der gleichen Bezeichnung als sekundäre Korkhaut zusammengefaßt werden — rückt seitlich unter der primären bezw. jeweils älteren Korkhaut vor. Das Meristem der jüngeren Korkhaut schließt in den Zeiten, in denen das Meristem des Sekundärzuwachses wenig tätig ist oder ruht, an das der jeweils älteren Korkhaut an, die Produkte der beiden Korkmeristeme verschmelzen oberflächlich; in den Zeiten energischen Dickenwachstums sind die beiden Meristeme auseinander gerissen; der jedesmaligen Trennung entspricht eine verdickte wallartige Erhöhung auf der Innenseite des älteren Korkgewebes; das jüngere Korkgewebe zeigt ähnliche Absätze auf der Außenseite, welche der mit der Entfernung von der Trennungslinie schichtenweise wachsenden Dicke des Gewebes entsprechen (Abb. 2).

Lentizellen sind nicht vorhanden, ein etwaiger Gasaustausch findet in den Zeiten lebhaften Wachstums möglicherweise in den Rißzonen zwischen den Korkhäuten statt.

Nachdem nun die Korkhäute von außen nach innen eine wachsende Zahl von Zellenzügen aufweisen, rollen sich die freiwerdenden Ränder naturgemäß nach oben, also nach außen, wobei die zerrissenen Rindenpartien an den abgehobenen Teilen hängen bleiben und ohne Verkorkung absterben. Die unter der alten Korkhaut fortschreitenden Meristeme der benachbarten jüngeren Korkgewebe verschmelzen zuletzt, das ältere Gewebe wird ganz abgestoßen und fällt entweder zu Boden, wenn es allseitig abgetrennt war, wie es durch die nach verschiedenen Richtungen verlaufenden Risse beim sekundären Korkgewebe der Fall ist, oder es rollt sich zusammen, steht in langen Streifen ab und wird von unten her durch äußere Einflüsse zerstört: so die primäre Korkhaut. Raphidenzellen sind in den Korkgeweben nicht zu entdecken; ich habe nicht feststellen können, was bei der Verkorkung und Verdickung mit ihrem Inhalt geschieht.

#### 6. Die Wurzel.

Das Meristem des Sekundärzuwachses ist auch auf der Unterseite der Stammbasis vorhanden, energische Tätigkeit entfaltet es aber nur am jeweiligen Rand, dem auch die Wurzeln entspringen; sie gehen aus dem Meristem hervor, soweit sich das an der fauligen Masse noch hat erkennen lassen.

Die Struktur der Wurzel konnte ich nur an einem besser erhaltenen Rest von wenigen cm Länge feststellen. Korkhaut und Zentralzilinder stimmen im Allgemeiner mit denen anderer Aloë-Arten überein (vergl. 14: Abb. 13 und 29), das Korkmeristem hatte eine etwa 20 schichtige Korkhaut aus einfachen Korkzellen erzeugt (wie es ja auch in den Wurzeln von A. succotrina der Fall ist (14: Abb. 29), im Gegensatz hierzu hat Hausen gefunden, daß "in verhältnismäßig alten Wurzeln von A. succotrina das Korkmeristem nur 3-4 Zellagen gebildet hatte" [9: 13]). Das Perikambium besteht aus kleinen kubischen Zellen (Abb. 11, p); in dem von mir untersuchten Wurzelrest waren sie verholzt. Die Endodermiszellen sind länglich, schmal, verholzt, einfach getüpfelt. die Endodermis schließt sich eine mächtige Außenscheide aus meist dickwandigen Zellen an (Abb. 11, tr), deren Wände verholzt und von zahlreichen einfachen Tüpfeln durchsetzt sind; dazwischen finden sich einzelne dünnwandige Zellen (Abb. 11, d). Der äußere Rindenteil enthielt viele verholzte Zellen. Der Zentralzilinder ist ähnlich gebaut wie der von A. succotrina, er ist stark verholzt; in einem Präparat (Querschnitt in Stammnähe) fand sich im Grundgewebe ein Bündel mit zentralem Phloëmteil.

Weder dieser besser erhaltene Wurzelrest, noch die zahlreichen schlecht erhaltenen Reste wiesen Sekundärzuwachs nach Art der Drazänenwurzeln auf. Nachdem die Pflanze ein beträchtliches Alter erreicht hatte — ich schätze sie auf mindestens 30

Jahre — ist die früher von mir geäußerte Vermutung (14: 333), das Vorkommen eines solchen Zuwachses sei nicht unwahrscheinlich, für Aloë dichotoma mit Bestimmtheit, für die Aloïneen überhaupt mit Wahrscheinlichkeit zu verneinen 1). Die anders lautenden Angaben von Queva (26: 73) und Strasburger (40: 122) sind durch keine greifbaren Belege gestützt.

### 7. Das Blatt.

Leider habe ich zu spät daran gedacht, die Blattstruktur zu untersuchen, ich fand nur noch ein Blatt in gut erhaltenem Zustand und auch das nur im oberen Drittel (das Blatt war in Südwestafrika gewachsen). Was ich ermittelt habe, ist Folgendes:

Auf dem Querschnitt des von der genannten Stelle bis zur Spitze etwa halbstielrunden Blattes, dessen Oberseite flachrinnig vertieft ist, können mit unbewaffnetem Auge drei verschiedene Teile unterschieden werden: ein rundum laufender grüner Teil, der in der Mittellinie ungefähr drei Fünftel der Blattdicke einnimmt und bei scharfem Zusehen vielfach radial zerklüftet erscheint, ein farbloser zentraler Teil und zwischen beiden ein Kranz dunkler Punkte.

Untersucht man den grünen Teil unter dem Mikroskop, so fällt zunächst die ihn nach außen begrenzende Zellschicht, die Epidermis, durch die ungeheure Verdickung der Außenwände ihrer Zellen auf. Die Epidermiszellen sind palissadenartig gestreckt, mindestens nochmals so hoch wie breit, mit starker Kutikula versehen; die Außenwand weist eine mächtige Zelluloseverdickung auf, welche die Hälfte der Zellhöhe einnimmt, nach außen ist sie zapfenartig vorgewölbt. Unter der Epidermis liegt auf beiden Blattseiten ein mächtiges, chlorophyllführendes, 13—18-schichtiges Palissadenparenchym, dessen Zellen in streng radialen Reihen angeordnet sind und allem Anschein nach durch zentrifugale Teilungen entstehen — eine auffallende Übereinstimmung mit dem Palissadengewebe im Blatt von Agave victoriae-reginae und in den Warzen von Leuchtenbergia principis (vergl. 15). Nur an den Seiten, unter den abgerundeten Kanten, ist die radiale Zellanordnung etwas gestört. Die Palissadenzellen sind, wie gewöhnlich, höher als breit, in den äußeren Schichten sind sie auf dem Blattquerschnitt rechteckig und schließen, abgesehen von den Atemhöhlen, lückenlos zusammen; in den innersten Schichten verlieren sie das Chlorophyll nnd runden sich etwas ab, wobei kleine Interzellularen auftreten.

Der Zusammenhang der Epidermiszellen ist durch zahlreiche Spaltöffnungen unterbrochen, welche auf der Blattoberseite fast zahlreicher sind als auf der Unterseite. Die Schließzellen begrenzen

<sup>1)</sup> Die kurzlebigen Wurzeln vieler kleinen Formen von Apicra, Gasteria, Haworthia, sowie mehrjährige dicke Wurzeln von Aloë arborescens, A. hanburyana, A. plicatilis, A. schimperi und A. succotrina habe ich vergeblich auf das Vorkommen von Sekundärzuwachs geprüft. Die früher (14:333) gemeldeten Teilungen von inneren Rindenzellen in einer Wurzel von A. commelyni haben sich als eine gelegentliche Begleiterscheinung der Seitenwurzelbildung herausgestellt (vergl. 14:338).

einen gestreckt urnenförmigen Vorhof, in welchem sich mitunter etwas krümelige rötlichgelbe Masse befindet, gegen die enge, lang kegelförmige, tief ins Palissadengewebe hinabreichende Atemhöhle.

Das zentrale farblose Gewebe besteht aus großen schleim-

haltigen, wasserspeichernden Zellen.

Zwischen diesem "Schwammparenchym" und dem Palissadengewebe liegen die kollateralen Gefäßbündel in zwei Reihen. Die Vasalteile sind dem Schwammparenchym zugewandt; an den Kribralteil der größeren (inneren) Bündel schließt die mehrfach beschriebene Gruppe von Aloïnzellen (siehe 9; dort auch Literatur), umgeben von den Grenzzellen. Mitunter besitzen auch einzelne Bündel der äußeren Reihe solche Zellen. Übrigens scheint die zweireihige Anordnung der Bündel nur durch das Vorhandensein der Aloïnzellgruppe bedingt zu sein. Mit der Stärke des Bündels steht die Stärke der Aloïnzellgruppe in direktem Zusammenhang. Mit Ausnahme der sehr mäßig dicken verholzten Zellwandungen der Elemente des Vasalteils fehlen starkwandige Zellen.

# 8. Die Beziehungen zwischen Struktur und Lebensweise der Aloë dichotoma.

Der Blattbau allein, besonders das mächtige zentrale Wassergewebe, genügt, um die Pflanze als ausgesprochene Sukkulente zu erweisen. Nun ist die Blattkrone der Äste von Aloë dichotoma wenig umfangreich (Abb. 1 und 13) und darin vielleicht eine der Ursachen zu erblicken, daß auch der Stamm als mächtiger Wasserspeicher gebaut ist. Die speichernden Gewebe sind hier außer dem Grundparenchym des primären Zentralzilinders die Zonen der dünnwandigen schleimführenden Zellen im sekundären Zuwachs, welche insgesamt die Bündel und die Zonen der verholzten Parenchymzellen an Masse weit überwiegen (Abb. 9). Die festen Zonen sind durch Zwischenräume getrennt, welche in der untersuchten Pflanze größer werden (von innen nach außen: 3/4 mm, 1 mm, 3,5 mm, 4 mm, 5 mm); diese Zonen dürften mit der Leitung und Verteilung des Wassers im Stamm zu tun haben, sie machen eine große Bündelzahl überflüssig, wie sie sich z.B. im Stamm von A. succotrina findet. Im Vergleich damit besitzt A. dichotoma in der Tat eine auffällig geringe Zahl von Bündeln. Die Verdunstung des Wassers wird durch das einzigartige, feste Korkgewebe verhindert, das wohl zugleich, ebenso wie die Blattepidermis, einer allzugroßen Temperaturerhöhung vorbeugt. Die ganze Struktur deutet darauf hin, daß die Pflanze eine ausgeprägte heiße Trockenzeit zu überstehen hat (heiße, trockene Luft).

Den Wert dieser Einrichtungen, besonders der Korkhaut, welche in dem Korkpanzer von Testudinaria und der verharzten Korkhaut von Sarcocaulon ebenbürtige Genossen besitzt, setzt eine Bemerkung von Passarge (22: 37) in grelles Licht: "Ein Umstand, der jedem Reisenden, der Südafrika besucht, auffällt, ist die außerordentliche Trockenheit der Luft auf den Hochflächen. Auch im Küstengebiet stellt sich diese während der Trockenzeit

ein, aber nicht in so hohem Grade. Die Trockenheit äußert sich in sehr unangenehmer Weise an allen möglichen Gebrauchsgegenständen des täglichen Lebens. Aus Europa eingeführte Möbel und sonstige Holzsachen schrumpfen zusammen, bekommen große Risse, Spiegelscheiben werden im Laufe der Zeit-im Rahmen so gelockert, daß sie bei einer kleinen Erschütterung herausfallen usw. Selbst das bestgetrocknete europäische Holz schrumpft noch unter Abgabe

erheblicher Feuchtigkeitsmengen zusammen."

Was nun die Feuchtigkeitsverhältnisse des Bodens anlangt, unter denen Aloë dichotoma gedeiht, so sind die bezüglichen Meldungen sehr unklar und wenig übereinstimmend. Schenk (30) sagt: "Man könnte sie fast als Wüstenpflanze bezeichnen, denn sie findet sich nicht im Gebiete des Grundwassers in den Tälern der trockenen Flußbetten, sondern stets nur an Bergabhängen oder auf den steinigen Höhen der Sandsteintafellandschaften." Und: "Da die Aloë dichotoma ni ht an Stellen wächst, an denen das Vorhandensein von Grundwasser vorausgesetzt werden könnte, so läßt sich annehmen, daß die spärlichen Regengüsse während der Regenzeit ihr hinreichend Feuchtigkeit für ihre Existenz zuführen und daß sie in ihren fleischigen Blättern und dem porösen Stamm, der durch eine wasserundurchlässige Korkschicht geschützt ist, Mittel zur längeren Aufspeicherung des Wassers besitzt."

Schinz dagegen zählt die Art zu den Grundwasserpflanzen (32:475): "Pechuel-Loesche teilt die Gesamtvegetation Südwestafrikas sehr zweckmäßig in drei Gruppen ein: in die Nebelvegetation, die Regen- und die Grundwasservegetation. Seine erste Gruppe deckt sich ziemlich mit meiner Litoralzone, doch kommen in dieser bereits Gewächse vor, die entschieden vom Nebel ganz unabhängig sind, wie die Nara, die Welwitschia, die Aloë dichotoma L., die Euphorbiabüsche usw., die sämtlich ihren Wasser-

bedarf aus der Tiefe beziehen."

Passarges "Euphorbia dichotoma", als "Charakterbild aus dem Übergangsgebiet von Namib und Steppe" bezeichnet, wird im Text niemals erwähnt, wenn nicht (22) auf S. 96. Hier heißt es: "Die Vegetation des Damarahochlandes weist in der Namib (und) im Gebirge einen verschiedenen Charakter auf. Die Namib ist zum großen Teile vegetationslos — wenigstens sehr vegetationsarm und trägt die bekannte, bereits beschriebene Namibflora. Gegen das Gebirge zu wird die Vegetation dichter, die Milchbusch- und Euphorbienregion künden die beginnende Steppe an, die Anfangs aus Grasland mit vereinzelten Bäumen und lichtem Busch besteht, nach dem Innern zu entwickelt sich jedoch ein Buschwald, namentlich aus Dornbäumen." Diese Gegend empfängt aber Regen, wenn auch unregelmäßig, in manchen Jahren sehr viel, in manchen wenig (22: 96). Auch die Abbildung von Rohrbach: "Landschaft im westlichen Namalande" (28: 368) läßt um die Aloë eine gar nicht so arme Vegetation erkennen, ebenso die in der vorliegenden Arbeit in Figur 13 wiedergegebene "Partie aus dem Waterberggebiete", welche abweichend von den anderen Abbildungen nicht eine einzelne Aloë, sondern gleich einen Hain davon zeigt. Hier

stehen die Aloëbäume an einem gegen eine mutmaßliche Wasserrinne, wenn auch südafrikanischen Gepräges (vgl. Rohrbachs wasserlose (unterirdische) Flüsse), niedergehenden Abhang. Von Interesse ist weiter eine Bemerkung von Schwabe (37: 444 f): "In etwa 60 km Luftlinie von der Küste aus beginnen, wenn wir dem Laufe des Swakop folgen, die ersten einigermaßen zusammenhängenden Grasfelder jenseits Usab. Bäume und Büsche sind auch hier noch selten und stehen meist dicht am Fuße der felsigen Höhenzüge, man kann sagen: an sie angeschmiegt, oder in deren Schluchten. Seifen- und Milchbüsche, eine Euphorbienart sind dagegen häufig, ebenso riesige Aloën, besonders in den Regenschluchten des Swakopkañons."

Ich möchte zunächst auf den augenfälligen Widerspruch zwischen den Angaben Schenks und Schwabes aufmerksam machen. Die von mir wiedergegebene Abbildung (Fig. 13) spricht für die Richtigkeit von Schwabes Bemerkung, an der zu zweifeln um so weniger Grund vorliegt, als sie eine tatsächliche Beobachtung ausspricht, während Schenk mit lauter Annahmen operiert. Woher weiß er z. B., daß da kein Grundwasser ist, wo Aloë dichotoma wächst?

Wenn wir von dem Waterberggebiet, das gerade durch einen für südafrikanische Verhältnisse erheblichen Wasser- und Quellenreichtum bekannt ist1), und von den Regenschluchten des Swakopkañons, welche ihren Namen doch wohl auch nicht ohne jeden Grund haben werden, ganz absehen und nur die Hochflächen in Betracht ziehen, welche gleichfalls unsere Art beherbergen, so fällt bei der Betrachtung der von Passarge und Rohrbach mitgeteilten Abbildungen zunächst die immerhin nicht gerade dürftige Vegetation dieser Gebiete auf. Lassen wir diese Pflanzen einmal die nach Passarges Angaben nicht zu unterschätzenden Regenmengen ausnützen, so ist noch lange nicht einzusehen, daß auch die Riesenform der Aloë mit dem wenigen Regenwasser auskommen könnte, das ihr stets nur kurze Zeit und nur in den oberflächlichen Bodenschichten zur Verfügung steht, denn die schon erwähnte Trockenheit der Luft dürfte den Boden rasch wieder der Feuchtigkeit berauben. Außerdem kann die Pflanze aus den oberen Bodenschichten gar kein Wasser aufnehmen, da ihre Wurzeln in Stammnähe mit einer undurchlässigen Korkhaut bedeckt sind und, wie wir bald sehen werden, rasch in die Tiefe gehen; auch an den Blättern und am Stamm vermissen wir Einrichtungen, welche der Pflanze die Aufnahme des Regenwassers ermöglichen. bleibt somit nur der Schluß übrig, daß die Aloë zu den Grundwasserpflanzen gehört, wozu sie ja auch Schinz rechnet.

Nach Schenk gibt es allerdings an den Örtlichkeiten, welche Aloë dichotoma beherbergen, kein Grundwasser. Das ist von vornherein unwahrscheinlich. Betrachtet man nur die Abbildungen von Passarge und Rohrbach, überblickt die auf ihnen im Ausschnitt

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>) "... recht regenreich (600—700 mm) ist ... der Waterberg ... zahlreiche Quellen entspringen am Fuß der steilen Sandsteinwände" (22:92).

vorhandene geneigte Ebene und die abschließenden Hügel im Hintergrund, so drängt sich unwillkürlich die Frage auf: Wenn nun einmal ein Regen einsetzt, wohin kommen dann die Niederschlagsmengen? Ein Teil verdampft, ein anderer fließt ab, ein dritter versinkt in die Tiefe und trägt zur Erhöhung des Niveaus des Grundwassers bei. Es ist doch nicht mehr wie natürlich, daß überall unter den Ebenen von den Hügeln her eine wenn auch geringe Grundwasserströmung herabzieht, näher der Oberfläche nach den Regenfällen, in Zeiten längerer Trockenheit tiefer sinkend. Von dem Grundwasserstrom aufwärts ist der Boden in einer gewissen Dicke von abnehmender Feuchtigkeit getränkt, und diese feuchten Schichten genügen völlig, um den Wasserbedarf einer Aloë dauernd zu decken. In der Nähe von Einfallstellen des Tageswassers werden natürlich diese feuchten Bodenschichten durch längere Zeit weiter heraufreichen als anderswo, und gerade an solchen Stellen scheint A. dichotoma vorzugsweise zu siedeln; Zeugnis dafür ist Abbildung 13 und Schwabes Angabe, auch Rohrbachs Abbildung zeigt im Vordergrund rechts vom Fuß des Baumes ein kleineres trockenes Rinnsal.

Nun zählt A. dichotoma zu den Sukkulenten, und man neigt bekanntlich zu der Ansicht, daß diese Pflanzen ein geringeres Feuchtigkeitsbedürfnis besitzen als andere. So meint Solms-Laubach 1): "Jedermann weiß ja, daß Cacteen, Euphorbien, Stapelien der Dürre bedürfen, daß sie reichlichere Wasserzufuhr mit Fäulnis des Wurzelsystems beantworten." Das ist aber nicht zutreffend. Die Sukkulenten bedürfen nicht der Dürre, sie können nur Zeiten der Dürre besser überstehen als andere Pflanzen; sollen sie aber kräftig wachsen, so brauchen sie ebensoviel, wenn nicht mitunter mehr Wasser als Pflanzen, welche unter günstigeren, d. h. regelmäßigen Verhältnissen vorkommen und keine besondere Ausbildung der Vegetationsorgane aufweisen. Die Sukkulenten sind demnach wie geschaffen für Gebiete, in denen sich die Regenfälle nicht regelmäßig wiederholen. Ähnlich widerstandsfähig sind die Xerophyten, zu denen auch Larrea mexicana gehört, welche Solms-Laubach den genannten Sukkulenten als gegen übermäßige Feuchtigkeit unempfindliche Art gegenüberstellt. Übrigens wissen viele Sukkulentenliebhaber, daß gerade Stapelien in der Wuchsperiode ein an Sumpfpflanzen gemahnendes Feuchtigkeitsbedürfnis besitzen. In Bezug auf Widerstandsfähigkeit reiht sich der Larrea mexicana die chilenische Jubaea spectabilis an (ebenfalls ein Xerophyt), von der sich nach Reiche2) im Palmenwald von Cocalan "eine kleine Gruppe es sich gefallen lassen muß, 5-6 Monate im Jahre ca. 1 m hoch überflutet zu werden, ohne dadurch geschädigt zu werden."

Viele, wenn nicht alle großen Sukkulenten und Xerophyten sind "Grundwasserpflanzen", d. h. senken ihre Wurzeln in die

<sup>1)</sup> Solms-Laubach, H. Graf zu, Die leitenden Gesichtspunkte einer allgemeiner Pflanzengeographie in kurzer Darstellung. Leipzig 1905. p. 75.
2) Reiche, K., Grundzüge der Pflanzenverbreitung in Chile. Leipzig 1907. p. 211.

immer feuchten tieferen Bodenschichten; sie besitzen alle sehr lange, in die Tiefe gehende Wurzeln. Ist nun die Aloë dichotoma eine Grundwasserpflanze, so müssen auch ihre Wurzeln dieses Verhalten zeigen. Und daß sie das tun, dafür sprechen gewichtige Gründe.

Deren vornehmster bedingt eine weitere kleine Abschweifung. Die gewaltige Masse eines zehn und mehr Meter hohen Baumes von Aloë dichotoma erfordert natürlich eine feste Verankerung im Boden. Nun findet eine solche bei den Liliiflorenbäumen in mannigfacher Weise statt (14: 221 ff.). A. dichotoma besitzt weder Achsenorgane, welche diese Aufgabe haben, wie Cordyline und Yucca (16: 287—290), noch die mit sekundärem Dickenwachstum und merkwürdiger, zweifacher Verzweigung begabten Wurzeln mancher Dracaena-Arten (16: 284); nicht einmal die Zahl ihrer Wurzeln ist erheblich. Wenn trotzdem die Verankerung wirksam sein soll, so müssen die Wurzeln eine ansehnliche Länge und biegungs- und

zugfeste Bauart besitzen, sowie sich reich verzweigen.

Die Zugfestigkeit ist durch den völlig verholzten Zentralzilinder erreicht, der im Verein mit der mächtigen Außenscheide und den zahlreichen verholzten Zellen der Außenrinde auch die nötige Biegungsfestigkeit besitzt. Über die Wurzelverzweigung habe ich allerdings an der untersuchten Pflanze keinen Aufschluß gewinnen können. Man kann jedoch mit einiger Sicherheit annehmen, daß sich A. dichotoma ebenso verhält wie z. B. A. arborescens, A. plicatilis, A. succotrina, deren Wurzeln sich an kultivierten Pflanzen sehr reich verzweigen; dabei besitzen sie eine lange Lebensdauer, wie ich an einer A. arborescens festgestellt habe. Hier erwiesen sich die Wurzeln noch im siebenten Jahre völlig gesund, so daß sie wohl noch manches Jahr hätten leben können, wenn ich nicht die Pflanze einer Untersuchung geopfert In diesen siebenjährigen Wurzeln war das Perikambium und die Endodermis in den stammnahen Teilen nur erst stellenweise verholzt, mehrmals konnte festgestellt werden, daß hier, zwischen Stammbasis und den ältesten Seitenwurzeln, neue, ruhende Wurzelanlagen zurückzuführende Seitenwurzeln auftraten (keine Adventivbildungen).

Auch für den Nachweis bedeutender Wurzellänge bei A. dichotoma bin ich auf Analogieschlüsse angewiesen, denn es besaß, wie bereits gesagt wurde, das untersuchte Exemplar nur karge Wurzelreste. Aber die Wurzelverhältnisse von A. arborescens und besonders von A. plicatilis und A. succotrina bieten wiederum einen Anhalt. Schon kleine Pflanzen dieser Arten weisen lange kräftige Wurzeln auf, welche ein gewisses Verhältnis zur Stammlänge und zwischen Länge und Durchmesser der Wurzel nicht verkennen lassen und sich erst in einer gewissen Entfernung vom Stamm verzweigen. Bei kräftig wachsenden jungen Pflanzen pflegt die Länge der Wurzel mit dem Durchmesser zu steigen, die dickeren jüngeren Wurzeln werden länger als die dünneren älteren. Die Länge beträgt meist mehr als das Doppelte der Stammlänge. Selbstverständlich wird es auch darin eine Grenze geben, einmal

wird wohl die Maximal-Wurzellänge erreicht werden, welche wohl mit den Boden- und Feuchtigkeitsverhältnissen in direktem Zusammenhang stehen dürfte. Dabei ist noch zu berücksichtigen, daß die Wurzeln bei kultivierten Pflanzen infolge von allerlei Wachstumsstörungen nicht so lang werden wie bei Freilandpflanzen.

Nachdem der Aufbau von A. dichotoma im großen und ganzen mit dem von A. plicatilis z. B. übereinstimmt, wenn wir von der Ausbildung des Stammes als Wasserspeicher absehen, so können wir auch auf ähnliche Wurzelverhältnisse schließen. Nach der Dicke der Wurzelreste an der untersuchten Pflanze zu urteilen, dürften die Wurzeln eine Mindestlänge von 6 m erreicht haben — wahrscheinlich waren sie bedeutend länger. Nun wächst die Art nicht auf durchlässigen Kalkgebirgen — Schenk gibt ausdrücklich Sandstein an und auch am Waterberg findet sich solcher (22:46 und 64), vergl. Abbildung 13 —; sie dürfte demnach in der angegebenen Tiefe Feuchtigkeit genug vorfinden, ihren Bedarf zu decken.

Gegen die Annahme Schenks, daß sich die Art mit den spärlichen Regenmengen begnügt, spricht, wie bereits erwähnt, die Korkhaut der Wurzel, welche schon an jungen Wurzeln, nach dem Verhalten der früher genannten Arten zu schließen, vorhanden sein und bei dem verhältnismäßig langsamen Längenwachstum der Wurzel dieser die Ausnützung der Regenmengen verwehren dürfte, welche die ausgetrockneten oberen Bodenschichten wohl nur wenig anfeuchten, mindestens aber rasch wieder verlassen werden, andererseits für die Annahme des Falles, daß die Wurzeln das Grundwasser bezw. die tieferen feuchteren Schichten nicht erreichen, auch an alten Wurzeln wohl zu dünn ist, um das lebende Wurzelinnere vor den schädigenden Einflüssen der ausgetrockneten, womöglich erhitzten Umgebung zu schützen. Zuletzt, aber nicht am letzten, macht die steile, fast senkrechte Insertion der Wurzeln in der Stammbasis, wie sie bei der untersuchten Pflanze festgestellt wurde, die Annahme Schenks hinfällig; denn zur Ausnützung der Regenfälle müßten die Wurzeln mehr oder minder horizontal verlaufen, der Winkel, den sie mit der Senkrechten bilden, müßte zum mindesten größer als 45° sein; in Wirklichkeit war er meist kleiner.

Dagegen ist es sehr wahrscheinlich, daß die Regenfälle die Entwicklung und das Längenwachstum der neuen Wurzeln zwar nicht direkt anregen, aber doch befördern. Wie früher erwähnt worden ist, zeigten die Wurzelreste eine deutliche Ringelung der Korkhaut, welche mit deren Dicke und mit einem wechselnden Durchmesser der Rinde zusammenhängt. Die Entstehung dieser Ringelung erkläre ich mir folgendermaßen:

An der genannten Aloë arborescens, welche ich sieben Jahre in Kultur hatte, habe ich die Beobachtung gemacht, daß neuaustreibende Wurzeln beim Trockenwerden der Topferde das Längenwachstum einstellten und sich mit einer Korkhaut bedeckten, welche auch den Vegetationsscheitel einschloß. Wurde wieder

gegossen, so wuchs die Wurzel weiter 1). Der Vorgang ließ sich beliebig wiederholen, er ist bei A. arborescens gut zu beobachten, da diese Pflanze ihre Wurzeln häufig anfangs fast horizontal an der Oberfläche der Erde treibt. Jedem neuen Fortschritt im Längenwachstum entsprach eine mehr oder weniger auffällige Dickenzunahme der Ringe und damit des Umfangs. Ich denke mir nun, daß auch bei A. dichotoma jeder Regenfall das Längenwachstum der Wurzel befördert, dazwischenliegende trockene Zeiträume die Bedeckung des Vegetationsscheitels zur Folge haben, solange sich die betreffende Wurzelspitze noch in den oberen, leicht austrocknenden Bodenschichten befindet.

Es wurde schon darauf hingewiesen, daß die festen Zonen im Stamm vermutlich der Wasserleitung dienen und eine größere Bündelzahl unnötig machen. Gleichzeitig dienen sie auch zur mechanischen Versteifung des Stammes an Stelle der bei anderen Aloë-Arten auftretenden vielen Bündel. Der Stamm von A. dichotoma ist deshalb viel fester als derjenige von A. succotrina, bei welchem die Bündel, wenigstens im Stamm kultivierter Exemplare, nicht durch verholzte Parenchymzellen zu einer mechanischen Einheit verschmolzen sind. Erhöht wird die Festigkeit bei A. dichotoma durch das harte Korkgewebe. Im trockenen Zustand ist der Stamm sehr leicht und dabei doch recht widerstandsfähig. Ob das Auftreten der wechselnden Zonen des Grundgewebes die Ursache oder die Folge des hohen Wuchses und der gewaltigen Masse der Bäume von Aloë dichotoma ist, soll hier dahingestellt bleiben. Von Interesse wäre es aber, in den Stämmen der anderen Baum-Aloën, sowie von Yucca brevifolia (vgl. 42: 194) ähnliche Strukturen feststellen zu können.

# 9. Jahresringbildung.

Eine Frage harrt noch der Lösung. Lassen sich die konzentrischen Zonen, welche der Stammquerschnitt aufweist, mit den Jahresringen der Gymnospermen und Dikotylen vergleichen, oder besser, sind sie als Jahresringe aufzufassen? Oder entstehen sie durch nachträgliche ungleiche Verholzung von im Querschnitt ringförmigen Teilen des Grundgewebes, unabhängig vom Meristem? Im zweiten Fall könnte natürlich von einem Vergleich mit Jahresringen keine Rede sein.

Nun, daß sie vom Meristem selbst erzeugt werden, ist unschwer nachzuweisen. Einmal nimmt ihre Zahl von unten nach oben ab, entsprechend dem allmählichen Aufwärtsrücken des ener-

¹) Auch Doryanthes (palmeri) besitzt die Eigenschaft, die Vegetationsscheitel der Wurzeln nach Bedarf mit einer Korkhülle zu bedecken; häufig findet dabei eine so energische Korkbildung statt, daß polygonale Warzen entstehen. Dagegen scheint das periodische Durchwachsen der Wurzelspitze von Howea forsteriana durch die Haube aus anderem Grunde zu erfolgen.

gischen "sekundären" Dickenwachstums. Auf dem Querschnitt a in Abb. 3 zählte ich 23 feste Zonen, außer dem festen Hohlzilinder bezw. Kegel¹) um den primären Teil. Im Querschnitt b waren (auf der Linie d gemessen) nur noch 16 feste Zonen vorhanden. Ferner zeigt Abbildung 7 unzweideutig das Hervorgehen der festen Zonen als solcher aus dem Meristem. Es handelt sich demnach um einen periodisch wiederkehrenden Strukturwechsel, indem das Meristem in seiner ganzen Erstreckung zu bestimmten Zeiten dünnwandige, zu anderen Zeiten dickwandige Zellen dem Holzkörper anfügt. Bündel werden beiden Geweben eingefügt (Abb. 10).

Ist nun Jahresringbildung in Liliiflorenstämmen überhaupt

bekannt?

Angaben über periodische Strukturänderungen im sekundären Stammteil von Liliifloren sind mehrfach in der Literatur vorhanden. Schon im Jahr 1836 hat Meneghini (18:106 f., Taf. IX, 1C) den regelmäßigen Wechsel verschiedenartiger konzentrischer Schichten im Stamm von Yucca gloriosa beschrieben und abgebildet. Desgleichen fand Enderle (7: 8), daß die Gefäßbündel in der Knolle von Testudinaria elephantipes konzentrisch angeordnet sind ("gleichsam Jahresringe") und mit Schichten bündelfreien Parenchyms abwechseln. Ebenfalls konzentrische Schichten, hervorgebracht durch zonenweise wechselnden spiralförmigen Verlauf der Gefäßbündel haben Schleiden (33: 369) bei Dracaena fragrans und Millardet (19:349) bei Dracaena und Yucca beobachtet. Unger hat diese Schichten wie auch diejenigen im Rhizom von Tamus polycarpus (Testudinaria elephantipes?) direkt mit Jahresringen verglichen<sup>2</sup>). Auch Wossidlo wird durch die Bündelschichten im Stamm von Dracaena draco an Jahresringe erinnert (48:18, 23). Browns Bemerkung über die Zonen im Stamm von Aloë dichotoma (3: 713) ist schon eingangs erwähnt worden. Über Yucca brevifolia Engelm. sagt Trelease (42:194): ,.... the loosely fibrous, watersoaked wood being marked in concentric rings, resembling those of Dicotyledons and Conifers." Eine Anordnung der Bündel in lockere konzentrische Kreise kann man anden von Queva (25: Taf. XVI, Fig. 4 und 5) mitgeteilten Querschnitten durch die Knolle von Testudinaria elephantipes erkennen. Für die Knolle von Nolina recurvata gibt Schoute (35: 47) "gefäßbündelreichere Zonen" an, was in neuester Zeit von Hausmann (10: 69) bestätigt worden ist; sie werden mit Jahresringen verglichen. Ich selbst habe konzentrische Schichtung außer bei Aloë dichotoma bei Beschorneria tubiflora, Dracaena-Arten, Yucca filamentosa, Y. recurvata und vor allem bei einer Xanthorrhoea<sup>3</sup>) feststellen können, wovon ich ein

2) Ich entnehme seine Angaben Falkenberg (8), da mir die betr. Arbeiten

nicht zugänglich waren.

¹) Infolge der Wachstumsweise der Liliiflorenstämme ein umgekehrter Kegel.

<sup>3)</sup> Die Arbeit von P. la Floresta, Struttura ed accrescimento secondario di Xanthorrhoea Tav. (Contribuzioni alla biologia vegetale edite da A. Borzi. Vol. III, Fasc. I. Palermo 1902) habe ich nicht einsehen könnnen, weswegen mir die ev. Ansicht des Autors über die Auffassung dieser Zonen als Jahresringe natürlich nicht bekannt ist.

Stammstück von 22 cm unterem Durchmesser (ohne Blattbasen) untersuchte (scharf abgesetzte Zonen, in denen die Bündel auf dem Querschnitt in annähernd konzentrischen Kreisen stehen; die Bündel beschreiben in der einen Zone eine rechts-, in der anderen eine linkslaufende Spirale).

Während nun de Bary das Vorkommen von jahresringartigen Bildungen wohl für wahrscheinlich, aber nicht für erwiesen hält<sup>1</sup>), haben sich v. Mohl und Falkenberg gegen einen Vergleich der Zonen im Sekundärteil der Liliiflorenstämme mit den Jahresringen der Dikotylenstämme ausgesprochen. v. Mohl (20: 195) führt folgenden Grund dagegen ins Feld: "Wenn Karsten diese äußeren Gefäßbündel mit den Jahresringen der Dikotylen vergleicht, so möchte das weniger zu billigen sein, insofern die letzteren, namentlich bei unseren Bäumen, vorzugsweise der weiteren Entwickelung des an den einzelnen primären Gefäßbündeln, zwischen Holz und Bast derselben gelegenen Cambiums ihren Ursprung verdanken, also wesentlich anderen Ursprungs sind, als die äußeren Gefäßbündel der Dracaenen. Eher ist wohl eine Vergleichung dieser Gefäßbündel mit denjenigen Holzschichten zulässig, welche bei manchen Dikotylen mit weitläufig gestellten Gefäßbündeln, z. B. den Balsaminen, sich aus demjenigen Teile der Cambiumschicht entwickeln, welche zwischen den primären Gefäßbündeln liegt, und noch passender ist wohl die Vergleichung mit den äußeren, bald in concentrischen Kreisen geordneten, bald zu mehr oder weniger unregelmäßig geordneten Massen zusammengeflossenen Holzbündeln der Nyctagineen, Chenopodeen usw."

Nach Falkenberg (8: 154) ist "die Analogie der sekundären Schichten von Dracaena und Yucca mit den Jahresringen der Dicotylen, auf welche Unger aufmerksam macht, nicht vorhanden, indem die Thätigkeit des Meristemringes bei den baumartigen ohne Unterbrechung gleichmäßig fortschreitet. Liliaceen Sonderung der secundären Wachstumsprodukte in einzelne Schichten, die sich durch den bald einer rechts, bald einer links gewundenen Spirale folgenden Verlauf der stammeigenen Fibrovasalteile unterscheiden, erfolgt unabhängig von etwaigen Unterbrechungen der Vegetationsperiode. Zudem ist die Lage der monocotylen Meristemschicht eine ganz andere als die der dicotylen Cambiumschicht." Und "Selbst wenn in dem Rhizom von T(amus) polycarpus concentrische Zellenschichten einen abweichenden Bau besäßen, bliebe ihr Zusammenhang mit einem jährlichen Zuwachs des Stammes in die Dicke mindestens zweifelhaft."

Wenn man sich klar macht, was die Jahresringbildung eigentlich ist, findet man, daß v. Mohls Grund überhaupt kein Grund ist. Unter Jahresringbildung versteht man den periodisch wiederkehrenden sattsam bekannten Strukturwechsel im Stamm der

¹) (1: 639 f.): "Inwieweit die hierbei [beim Dickenwachstum der Drazänen] notwendig eintretenden periodischen Remissionen und Beschleunigungen zu Structurungleichheiten im Holze führen können, welche der Jahresringbildung dicotyledoner Hölzer entsprechen, ist ungewiß."

Gymnospermen- und Dikotylenbäume. Zustand kommt dieser Strukturwechsel durch eine Beeinflussung des Kambiums von Seiten äußerer Faktoren, in letzter Linie von Klimaschwankungen. Es ist nun klar, daß zwei verschiedenartige Bildungsgewebe in der gleichen Gegend von denselben äußeren Faktoren beeinflußt werden, ebenso klar ist aber auch, daß sich diese Beeinflussung je nach der Art des Bildungsgewebes verschieden äußern muß. Wenn daher im Sekundärteil von Liliiflorenstämmen periodische Strukturänderungen vorkommen, welche unter denselben äußeren Bedingungen zustand gekommen sind wie die Strukturänderungen im Stamm eines Dikotylenbaumes, so werden zwar beiderseits die Veränderungen infolge der verschiedenen Arbeitsweise der Bildungsgewebe nicht gleichartig sein, man ist aber nicht nur berechtigt, sondern sogar gezwungen, sie als gleichwertig zu betrachten. Man wird deshalb diese Veränderungen mit dem gleichen Namen be-Will man den Ausdruck Jahresringbildung zeichnen müssen. durchaus für die Dikotylen und Gymnospermen reservieren, so ändert das kein Jota an der Tatsache der Gleichheit der Veränderungen, sowohl bei diesen Pflanzen, wie bei den Liliifloren, nur die Zahl der Bezeichnungen wird vermehrt.

Nun handelt es sich um den Nachweis, daß die Strukturänderungen im Sekundärteil der Liliifloren unter denselben Bedingungen zustand kommen wie die Strukturänderungen im Stamm der Bäume aus den andern zwei genannten Pflanzenklassen. Dem steht die Angabe Falkenbergs im Wege, daß das Meristem der Liliiflorenstämme ohne Unterbrechung gleichmäßig fortarbeite. Falkenberg gibt leider nicht an, aus welchen Gründen er zu dieser Annahme gekommen ist 1). Denn eine Annahme ist es nur, und noch dazu eine falsche. Soviel wir wissen, gibt es tatsächlich Bäume, deren Verdickungsschicht ohne nachweisbare Unterbrechung arbeitet, z. B. Araucaria-Arten. In ihren Stämmen sind keine "Jahresringe" vorhanden<sup>2</sup>). Diese Bäume wachsen unter sehr günstigen (gleichmäßigen) klimatischen Verhältnissen. Wir sind deshalb berechtigt, solche auch für die Liliiflorenbäume mit Zuwachsvermögen zu fordern, wenn Falkenbergs Behauptung

richtig ist.

In Wirklichkeit finden sich diese Liliiflorenbäume in Gegenden mit ausgesprochenem Jahreszeitenwechsel, viele sind ganz extremen

1) Ob etwa dadurch, daß die einzelnen Jahrestriebe der Liliiflorenbäume nicht durch Niederblätter getrennt sind, sodaß eine scheinbar ununterbrochene Folge gleichgestalteter Laubblätter resultiert?

Botanikers sei hier angereiht: Conrad Ferdinand Meyer erwähnt in der Novelle "Die Richterin" (Leipzig, 1903) eine Palme, welche "etwa sechzehn Jahresringe zählen mochte". Wie aus einer weiteren Stelle der Novelle hervorgeht, sind mit den "Jahresringen" die — Blattnarben der Palme gemeint.

<sup>2)</sup> Nach Dammer dürften die Araucarien demnach nicht in die Dicke wachsen, da er sich folgendermaßen äußert: "Die Palmen bilden wie alle einsamenlappigen Gewächse keine Jahresringe infolge ihres eigenartigen inneren Baues. Nun sind aber nur solche Pflanzen, welche Jahresringe bilden, imstande, sich dauernd zu verdicken. (U. Dammer, Palmen. Berliner Tageblatt, No. 98, (23. II. 1908), 2. Beibl. p. 2). Diese Notiz verdanke ich Herrn Dr. Heinsen-Hamburg.

Eine interessante Auffassung der Jahresringe von Seiten eines Nicht-

periodischen Klimaschwankungen mit deren Begleiterscheinungen Nehmen wir z. B. die Gattung Xanthorrhoea. ausgesetzt. im südlichen Australien heimisch, wo ihre Arten nach Diels (6) in klimatisch nicht sonderlich begünstigten Gegenden wachsen. Nach einer kürzlich erfolgten Veröffentlichung (27: 122) bewohnen X. australis und X. minor Gegenden mit ganz extremen klimatischen Verhältnissen. Ich führe die Stelle im Wortlaut an: "The soil is, in general, a black loam, more or less sandy, of varying depth, resting upon a yellow clayey subsoil some feet in thickness covering a bed of fairly pure clay. Most of this country has a heavy rainfall. The «grass tree» is a swamp in winter but becomes dried up in summer . . . . . . . . . Mehrere der beigegebenen Abbildungen (l. c. p. 128, 129) zeigen den durch Entwässerungsgräben zu beseitigenden winterlichen Wasserreichtum. Nachdem nun die Kasuarinen (Kasuarinen werden in der genannten Schrift als Begleitpflanzen der Xanthorrhoeen aufgeführt) und Eukalypten des südlichen Australiens ausgeprägte Jahresringe besitzen, also eine nachweisbare Unterbrechung der Kambiumtätigkeit erleiden, soll das Meristem der Xanthorrhoea-Arten trotz der Sommerdürre weiterwachsen? Das ist zum mindesten äußerst unwahrscheinlich.

Eine ähnliche Trockenperiode haben die Agave-, Beschorneria-, Furcraea-, Dasylirion-, Nolina-, Samuela- und Yucca-Arten in ihrer amerikanischen Heimat durchzumachen, einzelne davon (Agave, Yucca) haben sich auch dem nordischen Winter angepaßt. Die afrikanischen Aloë-Arten (A. dichotoma 24:395), Dracaena cinnabari (47) und D. draco (5:471) wachsen unter ähnlichen Verhältnissen, mehr noch Aristea (Witsenia) corymbosa und Testudinaria elephantipes. Die baumartigen Kakteen Amerikas, welche die Standorte von Liliifloren teilen, besitzen so schöne Jahresringe im Holzkörper, wie man sie sich nur wünschen kann. Und nur die Liliiflorenbäume sollen zum ununterbrochenen Weiterwachsen in oft geradezu trostlosen Verhältnissen befähigt, um nicht zu sagen verurteilt sein?

Schon allein die Tatsache, daß alle mit dauerndem Zuwachsvermögen begabten Liliiflorenbäume als Sukkulenten oder Xerophyten gebaut sind, läßt in Anbetracht der Verhältnisse, unter welchen derartige Gewächse leben, eine zeitweilige Unterbrechung des Dickenwachstums mit Sicherheit annehmen. Die nachstehende Tabelle gibt über die Zugehörigkeit der betreffenden Arten zu der einen oder anderen biologischen Familie Aufschluß; der primäre Zentralzilinder ist dabei nicht berücksichtigt worden, sodaß unter "Stamm" der Sekundärteil des Holzkörpers zu verstehen ist. Die eingeklammerten Bezeichnungen bedeuten Neigung des betreffenden Teiles zu xerophytischer Struktur (3. Reihe).

Pflanze:	Sukkulenz:	Xerophytischer Bau:
Agare	Blatt, z. T. auch Stamm.	(Stamm bei A. attenuata) Wurzel
Aloë arborescens — ciliaris	Blatt Blatt, schwach	(Stamm) Stamm

Pflanze:	Sukkulenz:	Xerophytischer Bau:
Aloë dichotoma  — commelyni  — ferox  — hanburyana  — plicatilis  — succotrina Aristea corymbosa Beschorneria Cordyline australis Dasylirion Dracaena cinnabari  — draco Furcraea Lomatophyllum Nolina Samuela Testudinaria Xanthorrhoea Yucca	Blatt, Stamm Blatt Blatt Blatt Blatt Blatt Blatt Blatt Blatt  Blattgrund, Stamm Stolonen (? Stammbasis) Stamm¹), Blattgrund Stamm¹), Blattgrund Blatt Blatt Blatt Stammbasis (Knolle) Stamm, Stolonen Stammknolle  Stamm, Stolonen; Blatt bei Y. baccata	(Stamm) (Blattspreite) (Blattspreite) (Blattspreite) (Blattspreite) (Blattspreite) Wurzel  Blatt, (Stamm), Wurzel Wurzel Wurzel Blatt, (Stamm), Wurzel Blatt, Wurzel Wurzel Blatt, (Stamm), Wurzel Blatt, (Stamm), Wurzel Blatt, (Stamm), Wurzel Blatt, (Stamm)

Man sieht, Falkenbergs Annahme hat gewichtige Gründe gegen sich. Weiter spricht dagegen das Verhalten der genannten Pflanzen in unseren Gewächshäusern, wo sie als harte Arten kühl überwintert werden. Das äußere Anzeichen von neuem Zuwachs, die frischen, heller gefärbten Risse in der Korkbekleidung der Stämme, tritt wie bei den uns vertrauteren Dikotylenbäumen niemals im Winter bezw. in der Ruhezeit des betr. Liliiflorenbaumes ein. Dagegen macht es das Wiedererwachen der Meristemtätigkeit sofort bemerkbar, wie man besonders deutlich an der knollenartig entwickelten Stammbasis der Nolina-Arten sehen kann. Noch überzeugender, weil auffälliger, wirken die Risse im schuppigen Korkpanzer von Testudinaria. Wäre das Meristem ununterbrochen in Tätigkeit, dann müßte auch die Rißbildung ohne Unterbrechung stattfinden. Da nun eine solche Unterbrechung vorhanden ist, muß notwendigerweise auch ein Stillstand im Meristem existieren.

Und daß die geschilderten Strukturänderungen mit den periodischen Unterbrechungen und den damit abwechselnden Wachstumsperioden der Meristemtätigkeit in direktem Zusammenhang stehen, habe ich einmal bei Aloë succotrina, dann bei Yucca filamentosa nachweisen können. Im Stamm von Aloë succotrina wird nach meinen Beobachtungen an kultivierten Pflanzen jährlich nur ein (einschichtiger) scharf ausgeprägter Kreis von Gefäßbündeln gebildet. Und was Yucca filamentosa anlangt, so habe ich gefunden, daß in den älteren Sproßteilen von Pflanzen, welche den deutschen Winter im Freien überstanden haben — die Art ist völlig winterhart —, die von Meneghini für Y. gloriosa beschriebenen und abgebildeten Zonen vorhanden sind. Jeder Jahrestrieb besteht aus einer im Ganzen deutlich begrenzten Zone, welche zwei in einander

<sup>1)</sup> Vergl. 5: 471 "das Holz ein sehr lockeres, feuchtes Gewebe schief durcheinander laufender Fasern", und 15: 164.

übergehende Teile erkennen läßt, einen inneren bündelärmeren und einen äußeren, bis zu dessen Grenze die Bündelzahl mehr und mehr wächst. Damit schließt der Jahreszuwachs ab. Beim Wiedererwachen der Vegetation wird dann zunächst wieder ein bündel-

ärmeres Parenchymgewebe gebildet.

In anderer Art, doch aus gleicher Ursache, kommt die konzentrische Schichtung im sekundären Stammteil von Aloë dichotoma zustand. Wie wir gesehen haben, wechseln auch hier weichere mit härteren Geweben ab. Letztere entstehen aber nicht durch eine Anhäufung von Gefäßbündeln, sondern von diesen unabhängig durch Ausbildung dickwandiger, verholzter Parenchymzellen. Gelingt es, den Nachweis zu liefern, daß auch dieser Strukturwechsel mit Ruhe- bezw. Triebzeit der Pflanze zusammenhängt, so liegen damit Jahresringe vor, die nicht so sehr monokotyler Natur sind, wie bei Aloë und Yucca, sondern eine direkte Konvergenz-

erscheinung zu den Jahresringen der Dikotylen bilden.

Fürs erste kann aus den Abbildungen 8—10 festgestellt werden, daß jede Zone dünnwandiger Parenchymzellen ziemlich allmählich in die nach außen folgende feste Zone übergeht, daß aber die Bildung neuer dünnwandiger Zellen außerhalb der dickwandigen unvermittelt erfolgt. Man kann daraus schließen, daß je eine dünn- mit der darauf folgenden dickwandigen Zone einen engeren Verband bildet. Nachdem nun die im Herbst untersuchten (wegen eingetretener Fäulnis entfernten) Stammstücke als jüngstes Erzeugnis des Meristems eine Zone dickwandiger Zellen aufgezeigt hatten, die neuere Untersuchung im zeitigen Frühjahr dasselbe Ergebnis lieferte und zugleich keine neuen Rißstellen in der Korkhaut zwischen den Zeitpunkten der beiden Untersuchungen aufgetreten waren, nachdem ferner die Zahl der auf der sekundären Korkhaut sichtbaren Absätze mit der Zahl der unter der betreffenden Stelle auf dem Querschnitt gezählten Doppelzonen übereinstimmt, sind die Doppelzonen als Jahreszuwachs aufzufassen. Die Zonen der dünnwandigen Zellen entsprechen dem weitlumigen Frühholz, die der verholzten, meist kleineren Zellen dem Spätholz der gymnospermen und dikotylen Holzgewächse.

#### Nutzen.

Wenn man von der Verwendung des Stammes zu Köchern von Seiten der Buschmänner (3) absieht — es wird wohl der Stamm der jungen Pflanze vor dem Auftreten der Doppelzonen verwandt werden —, gewährt Aloë dichotoma zur Zeit keinen Nutzen. Über die Verwertbarkeit des Aloïns ist mir nichts bekannt geworden. Hoffentlich findet Watermeyer mit seiner Meinung, daß "die Faser (!) und das Mark (!) dieser Aloë einen industriellen Wert haben dürften" (46: 59), kein Gehör, denn "Fasern" in technischer Hinsicht besitzt die Pflanze nicht, und das holzige Stammgewebe wäre höchstens zur Papiererzeugung geeignet. Nach den Erfahrungen, welche die Nordamerikaner mit der gleichen auf die Verwertung der Yucca-Stämme gegründeten

Industrie gemacht haben. dürfte es sich empfehlen, gar nicht erst damit anzufangen.

#### Staatlichen Schutz dem Naturdenkmal!

Wohl angebracht wäre es dagegen, einige besonders hervorragende Gruppen oder Haine von Aloë dichotoma, bezw. einen solche umfassenden Bezirk unter staatlichen Schutz zu stellen, um diese hochinteressanten Reste einer untergegangenen Flora (22: 72) als wirkliche Naturdenkmäler vor dem drohenden Untergang (46: 59) zu bewahren.

# Einige allgemeine Betrachtungen.

Die Feststellung, daß sich das Meristem im Stamm von Aloë dichotoma ohne Unterbrechung vom Scheitel bis zur Basis erstreckt, ist schon an verschiedenen Liliiflorenbäumen gemacht worden, so von de Bary (1: 636) bei Aloë plicatilis, Calodracon (= Cordyline) jacquini, Nolina recurvata, Yucca recurvata 1), von Poulsen bei Aloë arborescens, von Hausen (9) bei den Aloïneen überhaupt mit Ausnahme von Aloë ciliaris. Für Nolina recurvata hat kürzlich Hausmann de Barys Angabe bestätigt (10: 66). Ob etwa La Floresta ein Gleiches für Xanthorrhoea festgestellt hat, ist mir unbekannt geblieben. Dagegen verhalten sich nach meinen Befunden die Arten von Agave, Beschorneria, Dasylirion, Furcraea, Nolina und Yucca ganz allgemein so, daß sich das Meristem ohne Unterbrechung durch den ganzen Stamm fortsetzt2). Aber auch bei denjenigen Arten von Aloë, Dracaena und Yucca, bei denen nach de Bary (1), Röseler (29) und Hausen (9) das Meristem unterbrochen sein soll, ist das in Wirklichkeit nicht der Fall. Für Aloë arborescens stehen zwei Ansichten einander direkt gegenüber. Poulsen gibt für die Art ein (auch nach Hausens allgemeinen Feststellungen vorhandenes) ununterbrochenes Meristem an, Röseler führt sie unter den von ihm untersuchten Arten auf, welche alle ein sekundäres Meristem in mehr oder minder großer Entfernung von der Blattkrone bezw. vom Stammscheitel neu ausbilden sollen. Wenn man den Stamm von Aloë arborescens auf Längs- und Querschnitten untersucht, so findet man allerdings, daß erst in einer ziemlich beträchtlichen Entfernung vom Vegetationskegel die Zuwachszone auftritt, welche als bezeichnend für die mit Sekundärzuwachs begabten Liliifloren anzusehen man sich gewöhnt hat. Tatsächlich ist das Meristem aber auch hier vorhanden. Schon Hausen hat darauf hingewiesen, daß die ringförmige Aus-

<sup>1)</sup> Bei Yucca scheint es auch Millardet beobachtet zu haben (19).

Röseler bezweifelt seine Angaben, doch ist er den versprochenen Beweis für seine gegenteilige Ansicht (29: 302) meines Wissens schuldig geblieben.

2) Der Ausspruch Wiesners: "Nach Beendigung des Längenwachstums entsteht als Folgemeristem ein Verdickungsring" (J. Wiesner, Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 4. Aufl. Wien 1898, p. 175), ist danach unbegründet.

bildung von teilungsfähigen und sich lebhaft teilenden Zellen den Begriff des Meristems nicht völlig deckt, daß vielmehr auch eine ebenfalls ringförmige Zone ohne lebhafte Teilungen in den gleichen Begriff einzubeziehen ist, und auch ich habe bereits die meristematische Natur der inneren Rindenschichten festgestellt, welche im Stamm von Dracaena-Arten die Verbindung zwischen "primärem" und "sekundärem" Meristem bilden (14: 346). Man kann leicht feststellen, daß durch die Neubildung von Gefäßbündeln aus solchen dünnwandigen, parenchymatischen, der Außenseite des bereits verholzten Zentralzilinders anlagernden Zellen und der Verholzung der Zellen zwischen den neugebildeten Bündeln eine meristematische Vermehrung des Zentralzilinders auch in den Stammteilen eintritt, welche der Radialreihen eines lebhaft arbeitenden Meristems entbehren. Die Zellen, welche diesen erst zweimal gesehenen Zuwachs verursachen, dürften unter Nägelis Begriff des "Altmeristems" (21:3) fallen. Abgebildet fand ich derartig entstehende Bündel bei Millardet (19: Taf. III, Fig. 12). Daß es sich dabei nicht etwa um Blattspurstränge handelt, welche von außen kommend in den Zentralzilinder eintreten, kann man, abgesehen von dem auf Querschnitten erkennbaren schrägen Verlauf der Blattspurstränge, der hier eben fehlt, einwandfrei an Längsschnitten feststellen. Die ohne Teilungen einfach verholzenden meristematischen Zellen zeigen das Verhalten, das ich für die Zellen der Außenscheide in Liliiflorenwurzeln angegeben habe (14: 345): sie werden verbraucht vor der Produktion neuer Zellen.

Auch bei Aloë ciliaris, welche nach Hausen einen den Zentralzilinder umgebenden Sklerenchymmantel besitzen soll, und bei den strauchigen Drazänen vom Habitus der Dracaena godseffiana, der Velenovský eine (offenbar ähnliche) Sklerenchymschicht zuschreibt (43), ist diese Art Zuwachs vorhanden. Bei Aloë ciliaris tritt dann von unten nach oben, in weiter Entfernung vom Scheitel, der reguläre Sekundärzuwachs auf, nach Hausen stellenweise auch an jüngeren Teilen. Am interessantesten verhalten sich Dracaena godseffiana und ähnliche Arten. Hier findet sich der letztgenannte Zuwachs vor allem in der Basis der Haupttriebe, welche aus basalen Achselknospen der jeweils älteren Haupttriebe hervorgehen. In der Region der Schuppenblätter ist die bei Aloë arborescens festgestellte langsam tätige Zuwachsart vorhanden, an den Insertionsstellen der Laubblätter, vor allem da, wo eine nicht basale Verzweigung der Haupttriebe eingetreten ist, bemerkt man wieder lebhafte Teilungen und dadurch ver-Nachdem sich die Pflanze ursachte radiale Zellanordnung. periodisch in regelmäßigen Abständen verzweigt, müßte man ohne die Feststellung des "altmeristematischen" Zuwachses ein mehrfach wiederholtes Auftreten von lokal begrenztem Sekundärmeristem annehmen.

Betreffs Aloë arborescens ist es übrigens wahrscheinlich, daß hier mitunter die radiale Zellanordnung eines "echten" Meristems bis in den Vegetationsscheitel vorhanden sein kann. Wenn man der Pflanze alle Seitentriebe läßt, kommt es (bei kultivierten

Exemplaren) nicht zur Ausbildung eines dominierenden Haupttriebes. Vor einer Reihe von Jahren habe ich aber bei dem Besitzer einer großen Sukkulentensammlung, Herrn V. Schultheiß-Nürnberg, zwei Exemplare der Art von völlig abweichendem Wuchs gesehen. Der Besitzer hatte die Seitentriebe stets frühzeitig entfernt und dadurch kräftige, schwach konische Stämme erzielt, welche von einer ansehnlichen Rosette nahe zusammenstehender langer Blätter gekrönt waren. Die Stämme zeigten auch dicht unter der Blattkrone eine beträchtliche Dicke und dürften demnach einen Vegetationsscheitel von großem Durchmesser besessen haben. Daß es sich tatsächlich um Aloë arborescens handelte, habe ich durch langjährige Kultur eines kleinen Basaltriebes von einer der beiden Pflanzen festgestellt.

Zieht man nun einen Vergleich zwischen den Liliifloren, welche Nägelis "Jungmeristem" ohne Trennung in Primär- und Sekundärmeristem besitzen, und den Formen, bei welchen beide letztgenannten Meristeme durch ein "Altmeristem" getrennt sind, so zeigen das erste Verhalten alle Liliiflorenbäume mit breiten Vegetationsscheiteln und sehr kurzen oder fehlenden Internodien, Altmeristem besitzen die Formen mit langgestreckten Internodien und vergleichsweise kleinen Vegetationsscheiteln, womit häufig auch ein begrenztes Längenwachstum der betreffenden Achsen und eine frühzeitig eintretende Verholzung des primären Zentralzilinders wenigstens in seinen peripheren Teilen verbunden ist (Dracaena elliptica, D. godseffiana). Dagegen findet sich kein Sklerenchymmantel (vergl. dazu Hausen, Velenovský). Was man als solchen angesehen hat, sind eben die stark verholzten peripheren Partien des Zentralzilinders, bestehend aus Bündeln und stark verdickten, aber in der Form unveränderten Grundgewebezellen.

Sekundäres Dickenwachstum ist jedoch nicht auf die baumförmigen Liliifloren beschränkt. Daß es Hausen auch bei den kleinen Aloïneen gefunden hat, geht aus seinen für die ganze Gruppe gemachten Angaben hervor. Weiter stellt er es für Kniphofia aloïdes fest (9: 47). Bessey 1) hat ein solches im Rhizom von Asparagus officinalis?) gefunden. Nach meinen Feststellungen findet sich (theoretisch) unbegrenztes sekundäres Dickenwachstum in den "Zwiebelkuchen" von Amaryllidaceen und Liliaceen, so z. B. bei Crinum, Chlidanthus, Cyrtanthus, Eucharis, Haemanthus, Hippeastrum, Hymenocallis, Vallota, Zephyranthes, bei Eucomis, Hyacinthus orientalis. Es dürfte in den "Zwiebeln" aller Amaryllidaceen und Liliaceen vorhanden sein, welche einem kurzen, internodienlosen ursprünglichen Stamm (den Schalenzwiebeln der Gärtner) entsprechen und sich nicht von verkürzten Achsen ableiten, wie etwa die (Schuppen-)Zwiebeln von Lilium auratum. Nur für diese zweite Form trifft die Definition eines verkürzten, gestauchten Stammes zu, welche die Lehrbücher dem Begriff "Zwiebelkuchen" geben.

<sup>1)</sup> Bot. Gazette. Vol. VI; mir leider unzugänglich.
2) Die Arbeit von E. Scholz, Entwicklungsgeschichte und Anatomie von Asparagus officinalis L., Wien 1901, war mir nicht zugänglich.

Dagegen entspricht der Achsenteil der Zwiebeln der ersten Gruppe (z. B. von *Crinum*) völlig dem beblätterten Stammteil etwa von *Agave attenuata*. Die allmähliche Ableitung, oder wenn man will Überleitung, zwischen oberirdischem Stamm und Zwiebelform läßt sich ja gerade bei den Agave-Arten schön erkennen (*Agave attenuata* — *A. mexicana* — *A. maculata*).

Weiter besitzen die unterirdischen Achsenorgane von Bravoa, Polyanthes, Prochnyanthes, Himantophyllum, Chlorophytum theoretisch unbegrenztes Zuwachsvermögen, das wie in den Zwiebeln dem Zentralteil in der Hauptsache parenchymatische Elemente zufügt, hier aber die Rinde weniger verstärkt als in den Zwiebeln

von Chlidanthus usw.

Der Zuwachs dieser Formen bringt einen oft ziemlich umfangreichen kegelförmigen Stamm hervor, der mitunter (bei Crinum-Arten, Hippeastrum procerum) eine verhältnismäßig ansehnliche Länge erreichen kann und dem oberirdischen Stamm von Aloë usw. homolog ist. Daß die Blattkrone nicht weiter über den Boden gehoben wird, verursacht das durch Zugwurzeln bewirkte stets wiederholte Tieferstellen des Stammes und dessen von Schoute (35: 46) für Agave mexicana erwähntes Abmodern am basalen Ende; beides ist als Anpassungserscheinung an ungünstigere klimatische Verhältnisse zu betrachten.

Astelia banksi, Curculigo recurvata, Doryanthes palmeri, Kniphofia aloïdes u. a. besitzen zwar auch ein Zuwachsmeristem in den unteren Stammteilen, doch bildet sich hier im Alter, bei Astelia banksi auf der Unterseite des Rhizoms früher als auf der Oberseite, aus einer der teilungsfähigen Schichten eine Endodermis, welche den Teilungen allmählich ein Ziel setzt, entsprechend der Anschauung Schachts über die Entstehung der Endodermis.

Während die dünnwandigen Schichten der Etagenmeristeme dieser Pflanzen dem Jungmeristem Nägelis entsprechen, teilen sich im Rhizom von Agapanthus umbellatus, Iris alata, Leucojum u. a. in (quer geschnitten) ringförmigen Zonen Zellen, welche sich mit Nägelis Altmeristem decken. Die Teilungen finden verhältnismäßig selten statt. Ähnliche Verhältnisse dürften nach af Klerker (12) im Rhizom von Aphyllanthes monspeliensis und nach Falkenberg (8: 48) im Zwiebelkuchen von Allium cepa vorhanden sein.

Meristemzuwachs ist aber nicht nur auf die Amaryllidaceen, Dioscoreaceen, Iridaceen und Liliaceen beschränkt. Hill hat in alten Rhizomen von Triglochin maritima meristematische Tätigkeit beobachtet (11), für das Rhizom von Taccaceen macht Limpricht einen Verdickungsring namhaft (13) und ich konnte kürzlich in den knolligen Erdstämmen von Carludovica palmata ausgiebigen Sekundärzuwachs feststellen.

Während nun Scott und Brebner (38: 45) die Ansicht vertreten, das sekundäre Zuwachsvermögen sei da, wo es bei Dioscoreaceen, Iridaceen, Liliaceen und auch in ev. anderen Fällen vorhanden sei, eine jedesmalige Neuerwerbung in der betreffenden Familie, da sie für diese Familien eine verschiedene phylogenetische Abstammung vermuten, bin ich zu der Annahme gekommen, daß

das Vermögen, vermittelst eines Meristems sekundär in die Dicke zu wachsen, eine Eigenschaft ist, welche der Stamm der ursprünglichen Monokotylen allgemein besessen hat. Einmal ist es wahrscheinlicher, daß sich eine früher gemeinsame Fähigkeit in verschiedenen Familien erhalten hat, als daß das Zuwachsvermögen in mehreren von einander unabhängigen Fällen neu aufgetreten ist und daß der Sekundärzuwachs dann stets die gleichen Produkte liefert. Dabei ist natürlich von den kleinen anatomischen Einzelheiten abgesehen, welche in den verschiedenen Fällen von einander abweichen können, wie Zellenzahl und Form der Bündel und dergl. Derartige Schwankungen kommen nicht in Betracht, da sie häufig in ein und derselben Pflanze auftreten. Haben etwa auch Aloë dichotoma und A. succotrina unabhängig von einander das Zuwachsvermögen erworben, weil die Stammstruktur verschieden ist?

Meine Annahme stützt sich einmal darauf, daß alle Monokotylen ein durch ein Primärmeristem vermitteltes Dickenwachstum des Vegetationsscheitels gemeinsam haben. Dieses Primärmeristem unterscheidet sich durch kein durchgreifendes Merkmal von dem Sekundärmeristem, falls ein solches bei der betreffenden Pflanze vorhanden ist. Was das Verhalten des Primärmeristems in den älteren Achsenteilen betrifft, so ist die Fortdauer der zellproduzierenden Tätigkeit auf jeden Fall die einfachere, primitivere Möglichkeit, das Erlöschen und die Umwandlung des Meristems bezw. einer seiner Schichten in ein Perikambium bezw. Perizykel oder in einen komplizierten Mantel von quer verlaufenden Bündelringen unbedingt das Sekundäre, also das Höherentwickelte. Die naturgemäße Folge einer fortdauernden Meristemtätigkeit in den älteren Achsenteilen ist die Bildung eines oberirdischen Stammes. Die Paläontologie hat nun gezeigt, daß in früheren Epochen Stammbildung und Sekundärzuwachs auch solchen Pflanzenklassen zukam, welche deren, abgesehen von verschwindenden Ausnahmen, heutzutage entbehren. Potonié (23: 11f.) sagt darüber: "Eine bemerkenswerte Erscheinung ist das Überwiegen holziger Gewächse auch aus der Gruppe der Pteridophyten in den palaeolithischen Horizonten, während aus der genannten Abteilung die heutigen Arten meist krautig sind, nur ganz ausnahmsweise Andeutungen von Dickenwachstum zeigen und dabei im allgemeinen bei weitem kleinere Dimensionen aufweisen. »Die Verholzung des Stammes, der Zweige und Äste - sagt z. B. G. Haberlandt (Eine botanische Tropenreise. Leipzig 1893. S. 60) —, das sogenannte sekundäre Dickenwachstum, durch welches die Festigkeit des Traggerüstes allmählich erhöht, die Stoffleitungsbahnen vergrößert werden, ist eine sozusagen ganz selbstverständliche Erscheinung, sobald infolge der Gunst des Klimas das Wachstum der Pflanzen gleichmäßig fortdauern kann und keine periodischen Unterbrechungen und Schädigungen erleidet. Wenn man sich überhaupt das Bild einer "typischen" höher entwickelten Landpflanze entwerfen will, an welcher die Anpassung an äußere Verhältnisse möglichst wenig herumgemodelt hat, so wird dasselbe jedenfalls weit mehr

einem tropischen, immergrünen Holzgewächse, als einem europäischen Kraute gleichen, dessen Lebenserscheinungen mehr oder weniger deutlich den Stempel der Anpassung an die lange Winterruhe erkennen lassen.« Es war daher ein Fehler von Ad. Brongniart und ist einer seiner Schule in Frankreich, namentlich repräsentiert durch B. Renault, wenn sie aus der Tatsache des Fehlens von sekundärem Dickenwachstum bei den heutigen Pteridophyten schlossen, daß die ein solches besitzenden palaeolithischen Pflanzen keine Pteridophyten sein könnten. Die heutigen Pflanzen sind aus den früheren, nicht diese aus den heutigen zu erklären. wenn man auch freilich Rückschlüsse von den heutigen auf die früheren, wenn die letzteren ungenügende Daten bieten, nicht vermeiden kann."

Nachdem nun in den frühesten dikotylenführenden Schichten auch schon Monokotyle gefunden worden sind, und zwar Angehörige einer ganzen Anzahl von noch jetzt lebenden Familien (23: 324 f.), nachdem aber die monokotyle Art des sekundären Dickenwachstums total verschieden ist von der dikotylen, welche ihrerseits in den Grundzügen mit der Verdickungsweise der Gymnospermen und Pteridophyten übereinstimmt, ist an einen näheren engeren Zusammenhang der Monokotylen mit den Dikotylen nicht zu denken, ganz ausgeschlossen ist die schon mehrfach versuchte Ableitung der Monokotylen von den Dikotylen auf dem Weg über die Helobiae und Polycarpicae. Darauf näher einzugehen, würde zu weit führen; deshalb muß ich auch die Berücksichtigung der einschlägigen Literatur auf ein ander Mal aufsparen.

Im Hinblick auf das, was die Paläontologie betreffs der Stammbildung annimmt, und auf die in Betracht kommende mutmaßliche Blattform (23: 12; mit Literaturnachweisen) würden die Urmonokotylen etwa die Erscheinung einer Dracaena, z. B. D. draco geboten haben.1) Ich will damit durchaus nicht behaupten, daß die Monokotylen von den Drazänen abzuleiten seien. Wohl aber sind die baumförmigen Arten der Gattung Dracaena diejenigen Monokotylen, welche den primitiven Monokotylentypus am treusten bewahrt haben dürften. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die Wurzeln der meisten,

<sup>1)</sup> Auch nach Velenovský (44: 627) ist "die Erscheinung der Dracaenenbäume in der Pflanzenwelt vereinzelt dastehend und gewiß archaistisch", und der drachenbaumartige Habitus der Bäume von Yucca brevifolia veranlaßt Trelease (42: 217) zu der Ansicht, daß sie "in aspect resembles restorations of the Carboniferous Lepidodendron more nearly than any other form of recent or fossil tree". Passarge (22: 72) hält die Kap- und Namibflora, und damit die drachenbaumähnlichen Aloë-Arten, für die Reste von uralten Floren. Er vergleicht sie mit der Flora von Sokotra, welche ja die mit *Dracaena draco* rivalisierende und vielleicht identische *D. cinnabari* besitzt, und äußert sich dazu folgendermaßen (l. c. p. 73): "Auch dort existieren die "Dickhäuter des Pflanzenreichs"; und besonders wichtig ist der Umstand, daß man hier das vermutliche Alter dieser Flora etwas näher bestimmen kann. Denn seit dem Ende der Kreidezeit ist diese Insel vom afrikanischen Kontinent losgetrennt worden. Eozäne marine Ablagerungen umgeben nämlich dieses Felseneiland; also dürfte die Flora bereits aus der Kreidezeit stammen und vielleicht haben wir hier Reste aus der Zeit der mesozoischen Wüstenperiode erhalten, die, wie wir sehen werden, in Afrika wahrscheinlich bestand."

wenn nicht aller Dracaena-Arten sekundäres Dickenwachstum besitzen. Die verschiedenartige vegetative Ausbildung der Dracaena-Arten zeigt uns auch den Weg, den die Vorfahren der jetzt lebenden Monokotylen von abweichendem Habitus und Bau vermutlich eingeschlagen haben. Das Vorhandensein der Endodermis in den Drazänenwurzeln ist kein Gegengrund, denn die echt monokotyle Verzweigung der Wurzeln durch zuwachsbürtige Adventivwurzeln steht bezüglich der Längserstreckung des Zuwachses in keinem Verhältnis zur Wurzellänge, die Ausbildung der Endodermis ist daher ebenfalls als eine der Monokotylenwurzel inhärende, weil notwendige Eigenschaft zu betrachten. Nachdem diese Endodermis auch bei allen denjenigen Monokotylen aus einer Meristemschicht hervorgeht, welche im Stamm ein dauerndes Meristem, in der Wurzel aber höchstens eine Außenscheide besitzen, die aus den wiederum mit Stammmeristemschichten zusammenhängenden inneren Wurzelrindenschichten gebildet wird, sind auch diese Formen von solchen abzuleiten, welche ursprünglich Dickenwachstum in der Wurzel besessen haben.

Wir haben früher gesehen, daß auch im Stamm das Meristem mitunter erlischt und eine seiner Zellschichten in eine Endodermis umgebildet wird (Kniphofia, Curculigo, Doryanthes). Alle derartigen Formen bilden keinen oberirdischen Stamm mehr. Der Gedanke liegt nahe, die Entwicklung einer Endodermis mit der Anpassung an ungünstige klimatische Verhältnisse in Zusammenhang zu bringen. Tatsächlich besitzen auch weitaus die meisten Rhizome deutliche Endodermen, besonders die wirklichen, horizontal kriechenden Rhizome. In einem solchen ist ja ein Sekundärzuwachs nicht nötig, da die Pflanze den primär vergrößerten jüngeren Stammteil jederzeit durch neue Adventivwurzeln verankern und ernähren kann. Dieser Einfluß der Lage läßt sich sehr gut an Sansevieroa guineensis beobachten, deren kriechende Rhizomteile kein Meristem ausbilden, während in den senkrecht orientierten blatt-tragenden Teilen ein solches vorhanden ist.

Daß nun auch zahlreiche Monokotylen, bäume" kein Meristem besitzen, erklärt sich daraus, daß deren Stämme nicht identisch mit dem Stamm z. B. von Dracaena draco sind, sondern sich von wieder aufgerichteten Rhizomen ableiten, z. B. Pandanus, Prionium und Vellozia (14 und 16). Das Fehlen des Meristemzuwachses in den Stämmen von Pandanus, das vor kurzem Schoute (36), veranlaßt durch die gegenteilige Annahme Strasburgers (39), und Carano (4) festgestellt haben, bedingt die relativ kurze Lebensdauer dieser "Bäume", welche auch Schoute aufgefallen ist. Man müßte sonst doch auch ähnliche Riesenexemplare finden,

wie sie von Aloë, Dracaena, Yucca bekannt sind.

Das Fehlen des Zuwachses in den oberirdischen Achsen anderer Monokotylen, wie z. B. Smilax und Testudinaria (wo er in der Knolle vorhanden ist), Orchideen (z. B. Orchis), beruht darauf, daß diese Achsen etwas ganz anderes sind als die Stämme von Dracaena. Man kann die ersteren als vegetativ gewordene Blütenstände bezeichnen. Einmal ist das deutlich erkennbar bei

Bowiea volubilis, dann aber besonders klar bei Polyanthes tuberosa. Bei dieser Pflanze gliedert sich die vegetative Achse in zwei Teile, einen unterirdischen, knollenförmigen, der ausgiebigen Meristemzuwachs zeigt und dem Drazänenstamm homolog ist, und in einen reichbeblätterten, oberirdischen, assimilierenden und blütentragenden, der als homolog zu setzen ist dem Blütenstand von Dracaena, Beschorneria, Agave usw. Hierher gehören meiner Ansicht nach auch die oberirdischen Stämme bezw. Achsen vieler Palmen. Das Gemeinsame dieser sekundär vegetativ gewordenen Achsenteile besteht darin, daß ihr Vegetationskegel nun nicht mehr an Dicke zusondern allmählich abnimmt, die Achsen infolgedessen ein begrenztes, wenn auch oft immer noch gewaltiges Längenwachstum besitzen. Die ursprüngliche vegetative Achse¹) dieser Formen tritt oft ganz zurück, z. B. bei den Ophrydeen, und ist äußerlich nur an den zahlreichen, ihr entspringenden Wurzeln kenntlich.

Die Monokotylenformen, welche das primitive Merkmal des Sekundärzuwachses bewahrt haben, besitzen ein weiteres gemeinsames Merkmal in der Innenrinde der Wurzeln, welche hier keine besondere Anordnung erkennen läßt. Abgeleitete Formen, z. B. die Gramineen und Cyperaceen, zeigen dagegen die auf dem Durchschnitt hervortretende, radiale Zellanordnung dieser Rindenpartie, welche bei Palmen und Pandanus durch eine dritte aus ihr hervorgehende Anordnung der Zellen in Schrägzeilen vertreten ist. Die radiale Innenrinde ist die abgeleitete, die ursprüngliche dagegen die regellose Stellung. Selten finden sich beide zugleich, so sind in den stammnahen Teilen der Wurzeln von Carludovica palmata die Zellen der Innenrinde radial gestellt, im anderen Wurzelteil sind die Radialreihen nicht vorhanden; letztere gehen durch zentripetale Teilungen aus der innersten Rindenschicht

(Endodermis) hervor.

Daß nun aber die Keimachsen aller Monokotylen, seien sie nun als dauernd in die Dicke wachsende Stämme, als horizontal kriechende oder als aufrecht wachsende Rhizome oder als Bewurzelungsbasis für sekundärvegetative Achsen entwickelt, von Achsen abzuleiten sind, welche einst sekundäres Dickenwachstum besessen haben, das zeigen die meristematischen Teilungen, welche in ihnen bei der Anlage und Ausbildung von Adventivwurzeln auftreten und, je nach dem Durchmesser der Achse und der entstehenden Wurzel, den Bau und die Produkte des Primärmeristems im Scheitel und des Sekundärmeristems der eigentlichen Stämme im Grundplan wiederholen, und welche sich auch in den Adventivwurzeln bei der Bildung der perikambialen Seitenwurzeln erkennen lassen. Wenn wir nicht, nach Scotts und Brebners Annahme, glauben wollen, daß diese Meristeme bei allen damit versehenen Monokotylen selbständig aufgetreten sind, bleibt nur die eine Möglichkeit übrig, in ihnen die letzten Reste des einst allgemein verbreiteten Sekundärzuwachses zu sehen.

<sup>&</sup>lt;sup>1)</sup> Die jedoch auch schon eine Umbildung nach Art der Rhizome erfahren haben kann, wodurch sie sich vom ursprünglichen drazänorden Monokotylenstammbau oft weit entfernt hat.

# Zusammenfassung der Ergebnisse.

## A. für Aloë dichotoma L.

1. Das annähernd zentrisch gebaute Blatt besitzt ein mächtiges Palissadenparenchym.

2. Primär- und Sekundärmeristem sind nicht geschieden.

3. Der Sekundärzuwachs setzt sich aus Doppelzonen zusammen, die eine Zone besteht aus dünnwandigen, weiterlumigen, die zweite Zone aus dickerwandigen, verholzten, engerlumigen Parenchymzellen. Beide Zonen werden von Bündeln durchlaufen.

4. Die Doppelzonen entsprechen den sogenannten Jahresringen

der Gymnospermen- und Dikotylenbäume.

5. Die Korkzellen besitzen im Gegensatz zu denen anderer

Monokotylenbäume eine mächtige tertiäre Verdickungsschicht.

6. Die infolge ihrer Bauart äußerst festen Korkhäute werden durch die Dickenzunahme des Stammes hauptsächlich in Längsrissen gesprengt.

7. Die Längsrisse stehen im Zusammenhang mit einer bei anderen Monokotylen nicht vorhandenen Richtungsänderung der

radialen Zellreihen des Sekundärzuwachses.

8. Die Wurzeln besitzen nicht das Vermögen, sekundär in die Dicke zu wachsen.

# B. im Allgemeinen.

- 9. Die Wurzeln der Aloïneen verdicken sich nicht durch ein Sekundärmeristem.
- 10. Jahresringbildung (verschiedener Art) findet sich in vielen mit sekundärem Dickenwachstum versehenen Liliiflorenstämmen.
- 11. Das "Primär"-Meristem setzt sich in allen Liliiflorenstämmen mit Zuwachsvermögen ohne Unterbrechung in das "Sekundär"-Meristem fort.
- 12. Eine scheinbare Unterbrechung findet aber durch das Auftreten einer Zone statt, in welcher nur wenige Teilungen erfolgen.
- 13. Die Monokotylen als ganze Gruppe leiten sich wahrscheinlich von baumartigen Formen ab, deren Stämme sekundäres Zuwachsvermögen besaßen.
- 14. Die Stämme der jetzt lebenden monokotylen Baumformen sind nicht gleichwertig, die Stämme der Liliifloren mit sekundärem Dickenwachstum besitzen in eben diesem Dickenwachstum ein altertümliches Merkmal.
- 15. Die Ausbildung eines oberirdischen Stammes ist in verschiedenen Monokotylenfamilien von Neuem, unabhängig von einander erfolgt, so z. B. bei den Pandanaceen, Velloziaceen, verschiedenen Palmen, Bambusen. Die oberirdischen Stämme dieser Familien sind daher auf eine phylogenetisch jüngere Wachstumsweise zurückzuführen als z. B. der Stamm von Aloë dichotoma.

## Literaturverzeichnis.

(Im Text bezeichnet die erste der in Klammern gesetzten Zahlen die unter der gleichen Zahl des Literaturverzeichnisses aufgeführte Arbeit, die zweite ist die betreffende Seitenzahl.)

- 1. Bary, A. de, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877.
- 2. Berger, A., Liliaceae Asphodeloideae Aloineae. (Das Pflanzenreich. Heft 33. (IV. 38. III. 11.) 1908.)
- 3. Brown, J. C., Exotic sketches. The Kokerboom or Quiver Plant (Aloë dichotoma). (The Gardeners' Chronicle. 1873.)
- 4. Carano, E., Ricerche sulla morfologia delle Pandanacee. (Annali di Botanica. V. 1907. Heft 1 (erschienen am 15. 9. 1906).)
- 5. Christ, D. H., Vegetation und Flora der Canarischen Inseln. (Englers Bot. Jahrb. VI. 1885.)
- 6. Diels, L., Die Pflanzenwelt von West-Australien südlich des Wendekreises. Leipzig 1906.
- 7. Enderle, C. J., Untersuchungen über den Mittelstock von Tamus Elephantipes L. [Diss. Tübingen 1836.]
- 8. Falkenberg, P., Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen. Stuttgart 1876.
- 9. Hausen, E., Über Morphologie und Anatomie der Aloïneen. (Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg. Jahrg. 42. (1900) 1901.)
- 10. Hausmann, E., Anatomische Untersuchungen an Nolina recurvata Hemsley. (Beih. z. Bot. Centralbl. XXIII. Abt. II. 1908.)
- 11. Hill, T. G., The structure and development of Triglochin maritima. (Ann. of Bot. Vol. XIV. 1900.)
- 12. Klerker, J. E. F. af, Recherches sur la structure anatomique de l'Aphyllanthes monspeliensis L. (Meddel. från Stockholms Högskola. No. 5. Bih. till K. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 8. No. 6. 1883.)
- 13. Limpricht, W., Beitrag zur Kenntnis der Taccaceen. [Diss.] Breslau 1902.
- 14. Lindinger, L., Zur Anatomie und Biologie der Monokotylenwurzel. (Beih. z. Bot. Centralbl. XIX. Abt. II. (1905) 1906.)
- 15. —, Korkhäute an morphologischen und physiologischen Blättern. (Beih. z. Bot. Centralbl. XXII. Abt. I. 1907.)
- 16. —, Die Bewurzelungsverhältnisse großer Monokotylenformen und ihre Bedeutung für den Gärtner. (Gartenflora. Jahrg. 57. 1908.)
- 17. Mangin, L., Origine et insertion des racines adventives et modifications corrélatives de la tige chez les Monocotylédones. (Ann. sc. nat. bot. 6 sér. XIV. 1882.)
- 18. Meneghini, G., Ricerche sulla struttura del caule nelle piante monocotyledoni. Padova 1836.
- 19. Millardet, A., Sur l'anatomie et le développement du corps ligneux dans les genres Yucca et Dracaena. (Mém. Soc. Imp. Sc. nat. Cherbourg. XI. 1865.)
- 20. Mohl, H. von, Über die Cambiumschicht des Stammes der Phanerogamen und ihr Verhältnis zum Dickenwachsthum derselben. (Bot. Zeitung. XVI. 1858.)
- 21. Nägeli, C., Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Heft 1. 1858.
- 22. Passarge, S., Südafrika. Leipzig 1908.

- 23. Potonié, H., Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie. Berlin 1899.
- 24. Prollius, F., Die geographische Verbreitung der Alomeen. (Arch. Pharm. 3. Reihe. XXII. (63. Jahrg.) 1884.)
- 25. Queva, Ch., Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétatif des Taccacées et des Dioscoreés. Lille 1894.
- 26. —, Contributions à l'anatomie des Monocotyledonées. (Beih. z. Bot. Centralbl. XXII. Abt. II. 1907.)
- 27. Report of the Department of Agriculture of Victoria for the years 1905-7. Melbourne 1907.
- 28. Rohrbach, P., Deutsche Kolonialwirtschaft. Band I: Südwestafrika. Berlin-Schöneberg 1907.
- 29. Röseler, P., Das Dickenwachsthum und die Entwickelungsgeschichte der secundären Gefäßbündel bei den baumartigen Lilien. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. XX. 1889.)
- 30. Schenk, A., Vegetationsbilder aus Südwest-Afrika. (Karsten und Schenk, Vegetationsbilder. (1. Reihe.) Heft 5. 1903.)
- 31. Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
- 32. Schinz, H., Deutsch-Südwest-Afrika. Oldenburg und Leipzig 1891.
- 33. Schleiden, M. J., Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 4. Aufl. 1861.
- 34. Schoute, J. C., Zellteilungsvorgänge im Cambium. (Verh. K. Akad. Wetensch. Amsterd. 2. sect. IX. 1902. No. 4.)
- 35. —, Die Stammesbildung der Monokotylen. (Flora. Bd. 92. 1903.)
- 36. —, Über die Verdickungsweise des Stammes von Pandanus. (Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. sér. 2. VI. 1907.)
- 37. Schwabe, K., Mit Schwert und Pflug in Deutsch-Südwestafrika. Berlin 1904.
- 38. Scott, D. H., and Brebner, G., On the secondary tissues in certain Monocotyledons. (Ann. of. Bot. Vol. VII. 1893.)
- 39. Strasburger, E., Über die Verdickungsweise der Stämme von Palmen und Schraubenbäumen. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. XLIII. 1906.)
- 40. —, Lehrbuch der Botanik. 9. Aufl. 1908.
- 41. This elton Dyer, W. T., The tree Aloes of South Africa. (The Gardeners' Chronicle. I. new. ser. 1874.)
- 42. Trelease, W., Further studies of Yucca and their pollination. (Missouri Bot. Garden. Fourth Ann. Rep. 1893.)
- 43. Velenovský, J., Die Verzweigungsart der Gattung Dracaena Vand. (Sitz.-Ber. K. böhm. Ges. Wiss. Prag. 1903.)
- 44. —, Vergleichende Morphologie der Pflanzen. II. 1907.
- 45. Warburg, O., Pandanaceae. (Das Pflanzenreich. IV. 9. 1900.)
- 46. Watermeyer, Einige Notizen über wirtschaftlich und gewerblich wichtige natürliche Hilfsquellen Deutsch-Südwestafrikas. (Der Tropenpflanzer. Jahrg. V. 1901.)
- 47. Wettstein, R. von, Sokótra. (Karsten und Schenk, Vegetationsbilder. 3. Reihe. Heft 5. 1905.)
- 48. Wossidlo, P., Über Wachsthum und Structur der Drachenbäume. (Jahresber. d. Realschule am Zwinger zu Breslau. 1868.)
- 49. Wright, H., Observations on Dracaena reflexa. (Ann. of the Royal Bot. Gard. Peradeniya. I. Pt. II. 1901.)

# Erläuterung der Abbildungen.

#### Tafel VII.

- Fig. 1. Aloë dichotoma L. Habitusbild der untersuchten Pflanze, im Kakteenhaus des Botanischen Gartens zu Hamburg aufgenommen. Im Text tragen die zwei Äste der ersten Gabelung die Bezeichnung I (rechts), II (links). Die vier Äste der folgenden Gabelungen sind von rechts nach links gezählt und mit 1 bis 4 bezeichnet. Zwischen 1 und 2 die Narbe eines Blütenstandes. In der Blattkrone von 1 ein abgestorbener Blütenstand. An einigen Blättern von 1, 2 und 4 (besonders auf zweien ganz links, bei x) sitzen Schildläuse, Furcaspis capensis (Berl. Entom. Zeitschr. LII. (1907) 1908. p. 99). Die Äste wie der obere Teil des Stammes zeigen die durch die Blattnarben geringelte, sonst glatte, schwach glänzende primäre Korkdecke, ein unten sehr breiter, nach oben schmäler werdender Riß ist von der matten, derben sekundären Korkdecke ausgefüllt, sie zeigt mehrere Längs- und Querrisse.
- Fig. 2. Unterer Teil des Stammes. Links läuft ein Streifen der primären Korkdecke k herab, der größere Teil des Stammes ist von der sekundären Korkdecke  $k_1$  bekleidet, welche die karakteristischen Risse und Zuwachsstreifen, sowie 'die quergedehnten lentizellenähnlichen, die ehemaligen Durchbruchstellen der Blattspuren bezeichnenden Korkstellen aufweist. Die unregelmäßige, kantige Form des Stammfußes wie die Entstehung der jüngeren Korkdecken unter den älteren ist deutlich zu erkennen.

#### Tafel VIII.

Fig. 3. Querschnitte durch den Stamm, a älterer, b jüngerer Teil. p primärer Zentralzilinder, r und  $r_1$  feste Zone, z und  $z_1$  Zuwachs einschließlich Rinde und Korkhaut. v Vertiefung (Rinne) im Stamm, verursacht durch ungleichmäßiges Dickenwachstum. In a und b ist die primäre Korkdecke zwischen  $b_1$  und c,  $d_1$  und e, f und  $a_1$  erhalten, die unter den sekundären Korkteilen  $a_1-b_1$ ,  $c-d_1$ , e-f liegenden Zuwachspartien zeigen abweichend gerichtete Zellreihen. In a sind zwischen c und g und zw. h und i tertiäre Korkdecken zu bemerken. Die mit d bezeichneten Pfeile geben die Linie an, längs der die im Text erwähnten Maße entnommen sind. Der Durchmesser des primären Zentralzilinders ist im jüngeren Querschnitt b erheblich größer als im älteren Querschnitt a.

Fig. 4. Ein Teil von Fig. 3b vergrößert ( $1^{1}/_{2}$  nat. Gr.). p primärer Zentralzilinder, r feste Zone, z Zuwachs, ri Rinde, k primärer und  $k_{1}$  sekundärer Kork. a-b-c schließen einen abweichend orientierten Zuwachsteil ein

(e ist am Treffpunkt der verlängerten Pfeile gelegen zu denken).

Fig 5. Puya chilensis, a älterer, b jüngerer Stammquerschnitt (das Material stammt aus dem Botanischen Garten zu Erlangen). In der Rinde zahlreiche Wurzeln.

#### Tafel IX.

## Fig. 6-11: Aloë dichotoma.

Fig. 6. Längsschnitt durch die feste Zone; bei p Zellenzüge des primären Zentralzilinders, welche gemäß dessen auf apikale Querschnittsvergrößerung gerichteten Tendenz nach außen und oben (gegen die feste Zone hin) laufen; bei dx beginnt eine Zone dünnwandiger Zellen.

- Fig. 7. Dasselbe, mit anastomosierenden Blattspurbündeln in p und an der inneren Grenze der festen Zone.
- Fig. 8. Längsschnitt durch Rinde und Meristem. k Kork, km Korkmeristem, ri Rinde mit zahlreichen Raphidenzellen verschiedener Größe, einer Blattspur, in den äußeren dunkleren Lagen Chlorophyll, m Meristem, j Zone aus dickwandigen, dz solche aus dünnwandigen Zellen. Im Gegensatz zu p in Fig. 6 ist in j und dz eine Tendenz zur Querschnittsvergrößerung nach abwärts vorhanden.
- Fig. 9. Längsschnitt durch drei Zonen dünnwandiger Zellen und zwei aus dickwandigen Zellen; bei ms ein "Markstrahl", die Fortsetzung eines Blattspurbündels; dz und j wie bei Fig. 8. Der Pfeil zeigt die Zuwachsrichtung (gegen das Meristem hin) an.

Fig. 10. Querschnitt durch den Zuwachs in der Pfeilrichtung von Fig. 4.

dz und j wie bei Fig. 8.

Fig. 11. Längsschnitt durch die Wurzel; z Zentralzilinder, p Perikambium, tr tracheïdale und d dünnwandige Zellen der Innenrinde.

#### Tafel X.

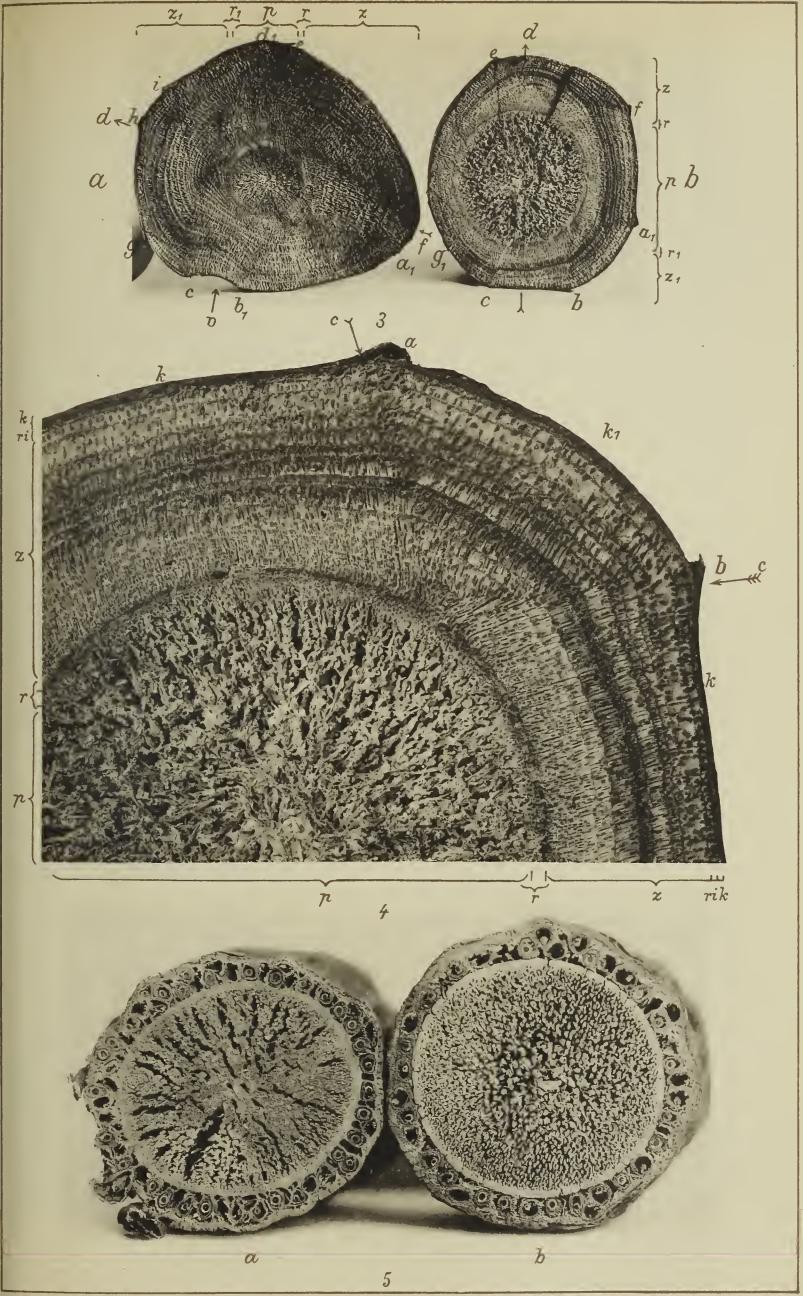
Fig. 12 zeigt in größerem Maßstab den gegabelten Stammteil von Fig. 1; in zwei Gabelungen sind die Narben der Blütenstände, mit deren Auftreten die Verzweigung im Zusammenhang steht, sichtbar. Ast 1 links, 4 rechts.

Fig. 13. Partie aus dem Waterberggebiet (nach: Daheim, 40. Jahrg., No. 38, p. 1) mit einem Hain von uralten Aloë dichotoma, welche sämtlich in der geschilderten Weise gabelig verzweigt sind.









L. Lindinger phot.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



L. Lindinger phot.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.





# **ZOBODAT - www.zobodat.at**

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Centralblatt

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: BH\_24\_1

Autor(en)/Author(s): Lindinger Leonhard

Artikel/Article: Zur Physiologie der Spirogyrazelle. 211-254