

# Die physiologische Bedeutung des anatomischen Baues der Crassulaceen.

Mit einem Anhang: Zur Kenntnis von *Senecio praecox* DC.

Von Karl Reiche (Mexiko).

Mit 4 Abbildungen im Text.

1. Der innere Aufbau der Crassulaceen ist schon mehrfach behandelt worden, z. B. an verschiedenen Stellen von De Bary's Vergleichender Anatomie (1877) und in jüngerer Zeit übersichtlich und zusammenhängend in Solereder's „Systematischem Wert der Holzstruktur der Dikotylen“ (1885, pag. 113) und in der Systematischen Anatomie (1899, pag. 362); in allen diesen Schriften ist auch die ältere Literatur verarbeitet<sup>1)</sup>. Es liegt in Plan und Anlage dieser Werke begründet, daß sie auf die Beschreibung des anatomischen Tatbestandes sich beschränken. Wer nun aber, wie ich, auf der Hochebene Mexikos reichliche Gelegenheit hat, die verschiedensten Crassulaceen vor sich zu sehen, von der winzigen *Tillaea* mit fadenförmigen Stengeln oder von den fingerlangen, unverzweigten Stämmchen einer bescheidenen *Villadia* an bis zu den mächtigen Rosetten und üppigen, meterlangen Blütenständen der *Cotyledon gibbiflora* oder den 1,5 m hohen dick und vielästigen Sträuchern des *Sedum dendroideum* oder des *S. oxypetalum*, der verspürt leicht das geistige Bedürfnis, nicht nur den gröberen Gesamtaufbau dieser xerophilen Gewächse mit ihrer Lebensweise in Beziehung zu bringen, sondern auch die auf den ersten Blick verwirrende Mannigfaltigkeit ihres histologischen Baues dem kausalen Verständnis zu nähern. Ein solcher Antrieb wird auf den um so stärker wirken, der schon vorher dem Bau anderer Sukkulanten (Kakteen) sein Augenmerk zugewandt hatte und nunmehr, gewissermaßen zur Ergänzung und Abrundung, ja auch zur Kontrolle jener Studien sie auch auf die Crassulaceen und verwandte Typen auszudehnen gewillt ist; — wobei natürlich des öfteren auf jene

1) Vgl. auch Strasburger, Leitungsbahnen, pag. 322.

früheren Erfahrungen zurückzugreifen sein wird. — Etwaige, während des Krieges auf diesem Gebiete erschienene Abhandlungen waren hier in Mexiko durchaus unzugänglich.

2. Die in Betracht gezogenen Arten sind die folgenden<sup>1)</sup>: *Altamiranoa Batesii* (Hemsl.) Rose; *Bryophyllum calycinum* Salisb. (Topfpflanze); *Cotyledon coccinea* Cav., *C. gibbiflora* Moc. et Sess., *C. mucronata* Bak.; *Sedum dendroideum* Moc. et Sess., *S. oxypetalum* H. B. Kth., *Tillaea connata* R. et P. (Herbarmaterial); *Villadia parviflora* Rose. Von ihnen ist die Sukkulenz am wenigsten ausgeprägt in den wenige Zentimeter hohen Pflänzchen der *Tillaea*; die übrigen sind alle  $\pm$  typische Wurzel-, Stamm- und Blattsukkulenten, am meisten wohl *Cotyledon gibbiflora* und *Sedum dendroideum*. Doch ist hierbei zu bemerken, daß die Infloreszenzachsen mehr und mehr ihre fleischige Beschaffenheit verlieren. — Damit möge zusammengehalten werden der Wurzel- und Stammsukkulent *Senecio praecox* DC., eine strauchige Komposite, von deren interessantem Bau und Leben der Anhang genauere Kunde geben soll.

3. Die über den anatomischen Bau der Crassulaceen ermittelten Tatsachen sind, nach den Solereder'schen Angaben und eigenen Untersuchungen übersichtlich geordnet, etwa die folgenden: Der allgemeinste Charakter der fleischigen Wurzeln und Achsen besteht in der zerstreuten Lagerung der leitenden Elemente, seien es die Siebröhren der Rinde oder die Gefäße des Holzkörpers und Markes. Letztere sind alsdann, bei dünnstengeligen und einjährigen Formen, einem Ringe von getüpfeltem, verholztem Prosenchym an der Innenseite angelagert; oder, bei mehrjährigen und dickeren Achsen, mit einer Portion Vasalparenchym jenem Prosenchym eingelagert, und zwar entweder in Form (auf dem Querschnitt) rundlicher Nester, oder  $\pm$  breiter, regellos oder konzentrisch angeordneter Bänder; oder es findet eine  $\pm$  regellose Durchdringung beider Gewebe statt. Damit ist zugleich gesagt, daß von jenen „Nestern“ zu den „Bändern“ ein allmählicher Übergang stattfindet, daß beide Erscheinungsformen nur Abwandlungen eines und desselben Grundtypus sind. Von diesem Gesichtspunkt aus hören die mannigfaltigsten Querschnittsbilder der Stengel und Wurzeln auf, einen verwirrenden Eindruck zu machen. Jene zerstreute Lagerung der Phloëmpartien kommt schon darin zum Ausdruck, daß die normalen, an der Innenseite der Rinde liegenden Phloëmgruppen durch zwischen ihre Elemente geschaltetes

1) Vgl. Bull. New York Bot. Gard, Vol. III, pag. 1; daraus ein Auszug in Nat. Pflanz. Fam. Nachträge 1897–1904, pag. 140.

dünnwandiges Parenchym zerklüftet werden (Fig. 1). Von diesen aufgelockerten Phloëmen findet ein stufenweiser Übergang statt zu den eigentlichen rindenständigen Phloëmbündeln. — Typisches Strahlenparenchym fehlt im Prosenchym; doch werden wir sehen, daß die Unterdrückung dieser Gewebeart nicht noch die Querleitung plastischer Substanzen verhindert.

In den obigen Ausführungen ist die beträchtliche Zahl der sekundär gebildeten und zerstreuten Bündel (Gefäß- und Siebröhrengruppen) in den Vordergrund und damit als primäres Merkmal hingestellt worden; dagegen wurde die Einlagerung jener Gefäß- und Vasalparenchymstränge in den Gürtel von verholztem Prosenchym als sekundäres Merkmal betrachtet, wenn auch beide Merkmale dem unbefangenen Beobachter zugleich und in gleicher Stärke vor Augen treten. Damit sind aber die Crassulaceen jenen nicht allzu seltenen Dikotylenfamilien beigeordnet, in welchen ebenfalls eine zerstreute Anordnung der Bündel vorkommt. Es mag diese vielfach ein morphologisches, ein Organisationsmerkmal sein, welches als eine bislang unverstandene Tatsache hinzunehmen ist (Piperaceen); in anderen Fällen dürfte es dagegen ein unserem Verständnis zugängliches Korrelationsmerkmal sein, z. B. da, wo eine Massenzunahme an fleischigem Gewebe auch an die Verteilung des Leitungsgewebes größere Anforderung stellt — wie jeder Kohlrabiknollen und jede fleischige Frucht (besonders schön die der Cucurbitaceen) beweist<sup>1)</sup>. Von diesem Gesichtspunkt aus wäre die Zunahme und weit-schichtige Verteilung von leitenden Elementen gerade in den mit sukku-lenten Wurzeln und Stämmen ausgestatteten Crassulaceen begreiflich. Nimmt, wie in den blühenden Seitenachsen von *Cotyledon gibbiflora*, die Sukkulenz ab, so tritt auch eine sukzessive Verminderung der Mark und Rinde durchziehenden Leitungsbahnen ein. Immerhin würde die Zunahme solcher Bahnen zunächst nur zu dem Volumen der zu ver-sorgenden Organe in direkter Beziehung stehen, die Schnelligkeit des Leitungsvorganges aber noch nicht erhöhen. Und tatsächlich ist diese eine sehr geringe. Es ist hinlänglich bekannt, daß abgeschnittene Sprosse

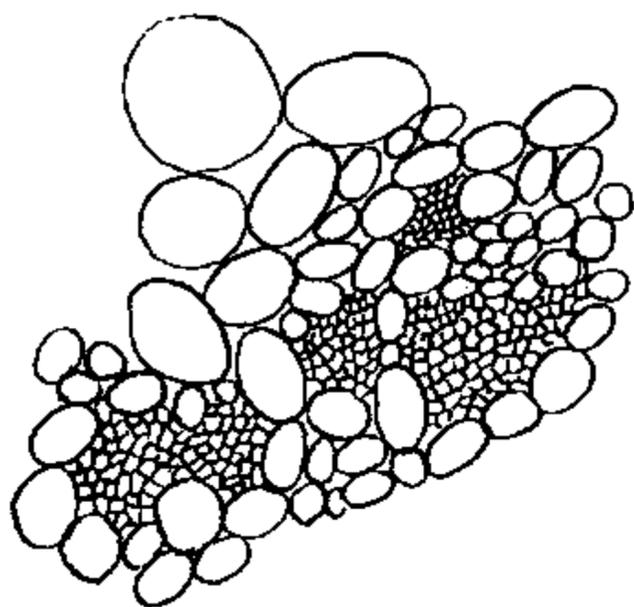


Fig. 1. *Sedum dendroideum*. Das Phloëm durch dazwischen geschaltetes Parenchym zerklüftet.

1) Haberlandt, Phys. Pflanzenanatomie, 2. Aufl. (1896), pag. 327, 328.

wochenlang frisch bleiben. — Im April geringelte Sprosse von *Sedum dendroideum* zeigten erst im Juli ein geringes Welken der Blätter — ohne daß durch tief gelegte Spaltöffnungen, Haar- oder Schuppenbekleidung die Verdunstung beschränkt wäre; ein Überzug von Wachs-körnchen ist dünn und nicht bei allen Arten vorhanden. Eben jene Ringelungsversuche beweisen ferner, daß zwar infolge der Wasserzufuhr durch den Holzkörper der Achse die Blätter lange turgeszent blieben, eine Neubildung der Organe jedoch durch Unterbrechung des Phloëms unterblieb. Die lange Erhaltung des Zellurgors erklärt sich einmal aus der sehr starken Entwicklung des Rindenparenchyms und Markes, welches mit seinen zahlreichen Wänden die Bewegung der Flüssigkeiten verlangsamt, durch die Viskosität des schleimigen, Wasser zurückhaltenden Zellsaftes, sowie durch die osmotische Leistung der Zellen selbst, deren Bestimmung jenseits des Zieles dieser Arbeit liegt. — Eine histologische Eigenart der Crassulaceen ist das Fehlen subepidermaler Bastgruppen resp. eines geschlossenen Bastringes; es kommt nur zu unbedeutenden kollenchymatischen Verdickungen der peripheren Lagen des Rindenparenchyms. Jedoch besitzen fleischige Achsen eben in der Vergrößerung ihres Querschnittes bereits eine Erhöhung ihrer Biegungsfestigkeit; es wird diese Konstruktion allerdings auch festgehalten in den langen, dünnen, in reich besetzte Blütenrispen auslaufenden Seitenästen und in den Blütenstielen der *Cotyledon gibbiflora*; es fehlen auch hier die Bastbelege in den in den vorspringenden Rippen gelegenen Bündeln. Die Biegungsfestigkeit dieser Achsen wird durch das Prosenchym ihrer Holzkörper gewährleistet. Für niedrige und dicht beblätterte Achsen, wie die vieler Rosetten von *Cotyledon*, kommt ein biegungsfester Bau überhaupt nicht in Betracht.

Die Wurzeln der untersuchten Arten haben fleischige Beschaffenheit und sind histologisch durch ihre auffällige Übereinstimmung mit dem Bau der Achsen gekennzeichnet. Doch ist zu bedenken, daß sie alle Adventivwurzeln sind, welche die Primärwurzeln [mit oligarchem Bündel<sup>1)</sup>] schon in sehr jugendlichen Keimpflanzen ersetzen. Sofern nun die fleischige Beschaffenheit eine Vergrößerung des Querschnittes dieser Wurzeln ausmacht, erhöht sie damit auch ihre Zugfestigkeit und macht ihre gewöhnliche Bedingtheit durch einen zentral gelagerten Strang unnötig. Übrigens würde dessen Endodermis in ihrer ringförmigen Umschließung des Bündels ein Hindernis sein für die freie Ausbreitung der zahlreichen sekundären Gefäß- und Siebröhrenstränge, zu welcher das

1) De Bary, l. c., pag. 367.

fleischige Parenchym der Wurzeln ebenso große Gelegenheit gibt, wie in den Achsen. So wird verständlich, wie und warum die primitive Wurzelstruktur alsbald durch die definitive, achsenähnliche ersetzt wird.

4. Suchen wir uns die Ausgestaltung des Innenkörpers der Crassulaceen schrittweise klar zu machen, so gehen wir wohl nicht fehl, in der Vermehrung des saftigen Parenchyms, als eines für Xerophyten günstigen Wasserspeichers, den ersten Schritt zu erblicken; sein reichlicher, visköser Inhalt setzt die Verdunstungsgefahr herab und wurde selbst vor ihr durch den sehr frühzeitig und mächtig sich entwickelnden Peridermmantel geschützt. Jenes empfängliche, zumal in Rinde und Mark gelagerte Parenchym ist tatsächlich in vielen ausdauernden Crassulaceen das die übrigen an Masse weit übertreffende Gewebe. Die der Volumenzunahme parallel gehende Vergrößerung des Querschnittes erhöhte die Biegefestigkeit hochwüchsiger Achsen, so daß peripherisch gelagerte Skelettstränge nicht zur Ausbildung kamen resp. durch die schon erwähnten schwachen kollenchymatischen Verdickungen im Rindenparenchym nur angedeutet wurden. Innerhalb jenes weichen, saftigen und gleichförmigen Parenchyms fanden nun die Ausgestaltungen und Ausbreitungen derjenigen Gewebe und Gewebeverbände statt, welche für den Dikotylenstamm das morphologische und organographische Kennzeichen sind. Wie ein flutender Ranunculus- oder ein Potamogetonsproß, oder auch ein fein zerteilter Hymenophyllumwedel innerhalb ihres aus flüssigem oder dampfförmigem Wasser bestehenden Mediums sich in zahllose feine Auszweigungen zu zerspalten vermag, ohne räumlich durch das Medium beschränkt zu werden; — oder wie die Gliederzahl eines Androeceums beliebig zunehmen kann, wenn dafür wie in gewissen Rosaceen- und Cistaceenblüten der nötige Raum geschafft wird: so vermochten auch die leitenden Gefäß- und Siebröhrenstränge des Crassulaceenstammes sich weitläufig und regellos innerhalb der empfänglichen Parenchymmassen zu verbreiten, eben in Form jener nach außen und nach innen von der Zuwachszone gelegenen Bündel. Insofern diese nun zugleich bogig verliefen, war die Nötigung zur Ausbildung histologisch differenzierter Markstrahlen ausgeschlossen, und dies um so mehr, als die mit Parenchym gefüllten kleinen Lücken zwischen jenen bogig verlaufenden Strängen und die dem Eintritt der breiten Blattspuren entsprechenden weiten Lücken geradezu als histologischer und funktioneller Ersatz von eigentlichen Markstrahlen gelten können. Die eben betonte Breite der Blattspuren wird durch die meist mit breitem Grunde sitzenden, von zahlreichen Bündeln durchzogenen Blätter bedingt, und da diese oft genug dicht gedrängt stehen, so kommen durch

die neben- und übereinanderfallenden Blattlücken fensterartige Durchbrechungen im Prosenchymzylinder zustande. Solche sind auch sonst im Pflanzenreiche nicht selten, wo von mehreren Bündeln durchzogene Blätter mit breiter Basis dicht gedrängt den Stengel oder Stamm bekleiden; man denke an den maschen- oder gitterartigen Aufbau der Gefäß- und Holzstränge der Farnstämme und -Rhizome und zumal der Stämme mancher *Opuntia*-Arten; das Mazerationspräparat eines solchen

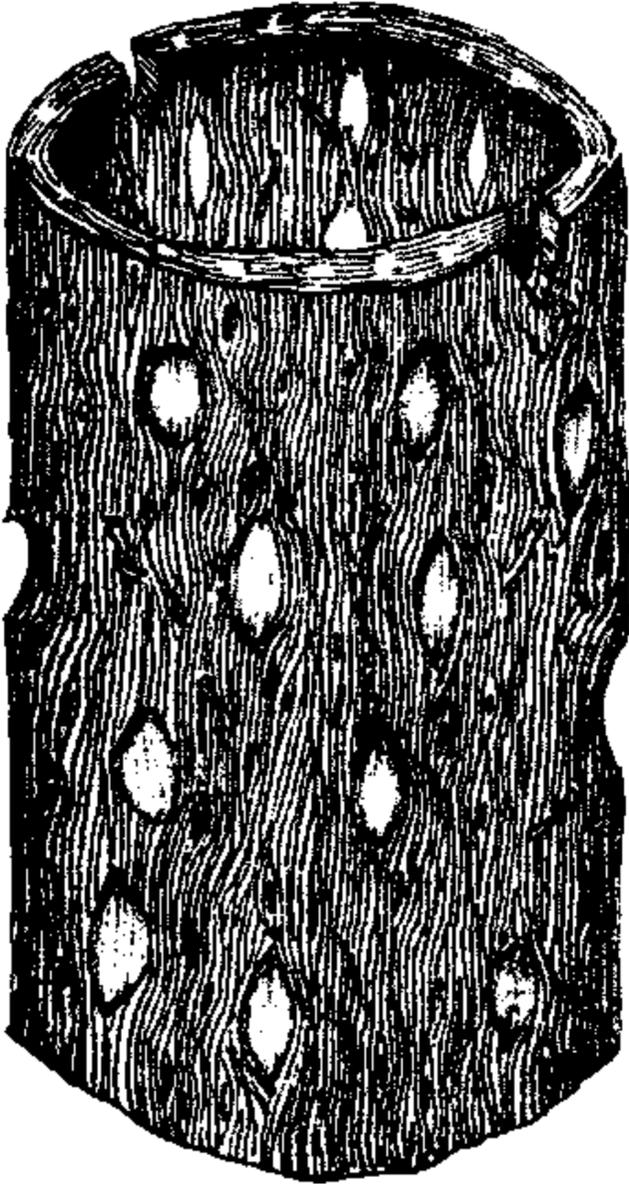


Fig. 2. *Cotyledon gibbiflora*. Holzkörper eines alten Stammes. Mazerationspräparat. Die mark- und rindenwärts sich ansetzenden Stränge sind Bündel, welche bei der Mazeration infolge ihrer Sklerenchymbelege sich erhielten.

Kakteenstammes (wie ich es an einem anderen Orte zu beschreiben denke), stimmt im wesentlichen mit dem des Stammes von *Cotyledon gibbiflora* überein (Fig. 2). Es wiederholt sich also hier, infolge gleicher Lebensbedingungen, der innere Bau der Achse systematisch weit auseinander stehender Gewächse, wie dies ja für den äußeren morphologischen Aufbau derartiger Pflanzen, z. B. von *Cereus*- und altweltlichen *Euphorbia*-Arten, längst bekannt ist.

5. Es sei zum Schluß noch einmal zurückgegriffen auf den oben gezogenen Vergleich zwischen Wasserpflanzen, welche fein verteilt im flüssigen und gleichförmigen Medium fluten, und den Leitbündeln, die sich ausgiebig und unregelmäßig im saftigen Grundparenchym einer Sukkulente verzweigen. Man könnte alsdann Gewächse dieser Kategorie als „innere Wasserpflanzen“ bezeichnen, d. h. als Pflanzen, welche

zwar nicht als solche, sondern deren Leitstränge im Innern des Körpers wie von einem wasserreichen Gewebe umflutet werden. Ist dieser Vergleich berechtigt, so muß er auch sich als fruchtbar erweisen. Einmal erklärt er, warum auch sonst es in fleischigen Achsen (*Kohlrabi*), Wurzeln (*Beta*) und Rhizomen (*Nymphaea*) leicht zu Unregelmäßigkeiten oder zu voller Regellosigkeit in der Verteilung der Bündel und zu Anomalien des von ihnen abhängigen Dickenwachstums kommt. Wie sehr

diese Umstände von der + fleischig-saftigen Beschaffenheit der betreffenden Organe abhängen, zeigen die abwechselnd dünnen und stark verdickten Wurzeln der Cucurbitacee *Sechium edule*. Dann besitzen die Strecken gewöhnlicher Dicke die normale, die rübenförmig verdickten Strecken die abgeänderte Innenstruktur; denn in den letzteren überwiegt das weiche, saftige Grundparenchym. — Und ferner, ein bekanntes Verfahren der Gärtner zur Erzielung von Adventivwurzeln besteht darin, daß sie die betreffende Region der Achse mit einem Mantel feuchten Moores oder feuchter Erde umkleiden. Bei den dicken Crassulaceenstämmen ist dies Verfahren unnötig, an den Stammstücken, welche ich zum Zwecke vorliegender Untersuchung aufbewahrt hatte, brachen nach einigen Wochen die Adventivwurzeln und -Triebe von selbst hervor, eben weil jene als „innere Wasserpflanzen“ das nötige Wasser in sich hatten, seine Zufuhr von außen (als Mantel feuchten Moores) also nicht benötigten. Daß für die Bildung dieser Adventivwurzeln das Wasser die Hauptsache ist, geht bereits aus dem Wasserreichtum dieser Gebilde selber hervor, im Verhältnis zu ihrer organischen und Aschensubstanz. — Schließlich ist es eine schwierige Aufgabe, in den Stämmen von Kakteen und Crassulaceen deutliche Jahresringe nachzuweisen. Nunmehr ergibt sich uns dafür als einfacher Grund der stetige Wasserreichtum der Stämme, der für gleichförmige Lebens- und Wachstumsbedingungen der in Frage kommenden Gewebe sorgt. Denn wenn auch die Bildung und Abgrenzung der jährlichen Zuwachszonen ein noch so kompliziertes, d. h. gleichzeitig von verschiedenen Faktoren bedingtes Problem ist, so weist es schon durch seine Periodizität auf ebenfalls periodisch abändernde Ursachen hin, und unter diesen mag auch die Wasserbilanz der Gewebe in nicht sukkulenten Achsen, eine Rolle spielen, wie ja das Studium der einschlägigen Theorien ergibt.

#### Anhang: **Zur Kenntnis von *Senecio praecox* DC.**

6. Die folgenden Darlegungen sollen einmal die nicht oder lückenhaft bekannte Morphologie und Biologie des *Senecio praecox*, eines häufigen und auffälligen Bestandteiles der mittelmexikanischen Xerophytenvegetation, genauer kennen lehren, und zum anderen Teile die im vorigen Abschnitt gewonnenen Anschauungen auf ihre Richtigkeit an einem Sukkulenten prüfen, der einer ganz anderen Pflanzengruppe, den Kompositen, angehört. Zwar hat schon J. Harshberger<sup>1)</sup> unser

1) J. W. Harshberger, Water storage and conduction in *Senecio praecox* DC. from Mexico. Transact. and proceed. of the Bot. Soc. of Pennsylvania (1898), Vol. I (1898), Nr. 1, pag. 31–40, Tab. VII and VIII.

Gewächs einmal kurz besprochen; da er aber nur kurze Zeit während der Trockenperiode sich in Mexiko aufhielt, so mußte seine Darstellung lückenhaft und zum Teil unrichtig ausfallen.

Unter den Kompositen sind mehrere Sukkulente bekannt, und zwar gehören sie, nach der Goebel'schen Liste<sup>1)</sup> zu urteilen, alle der Unterfamilie der Senecionen an. Unser *Senecio praecox* ist trotz aller aus seiner Häufigkeit und Stattlichkeit sich ergebenden physio-

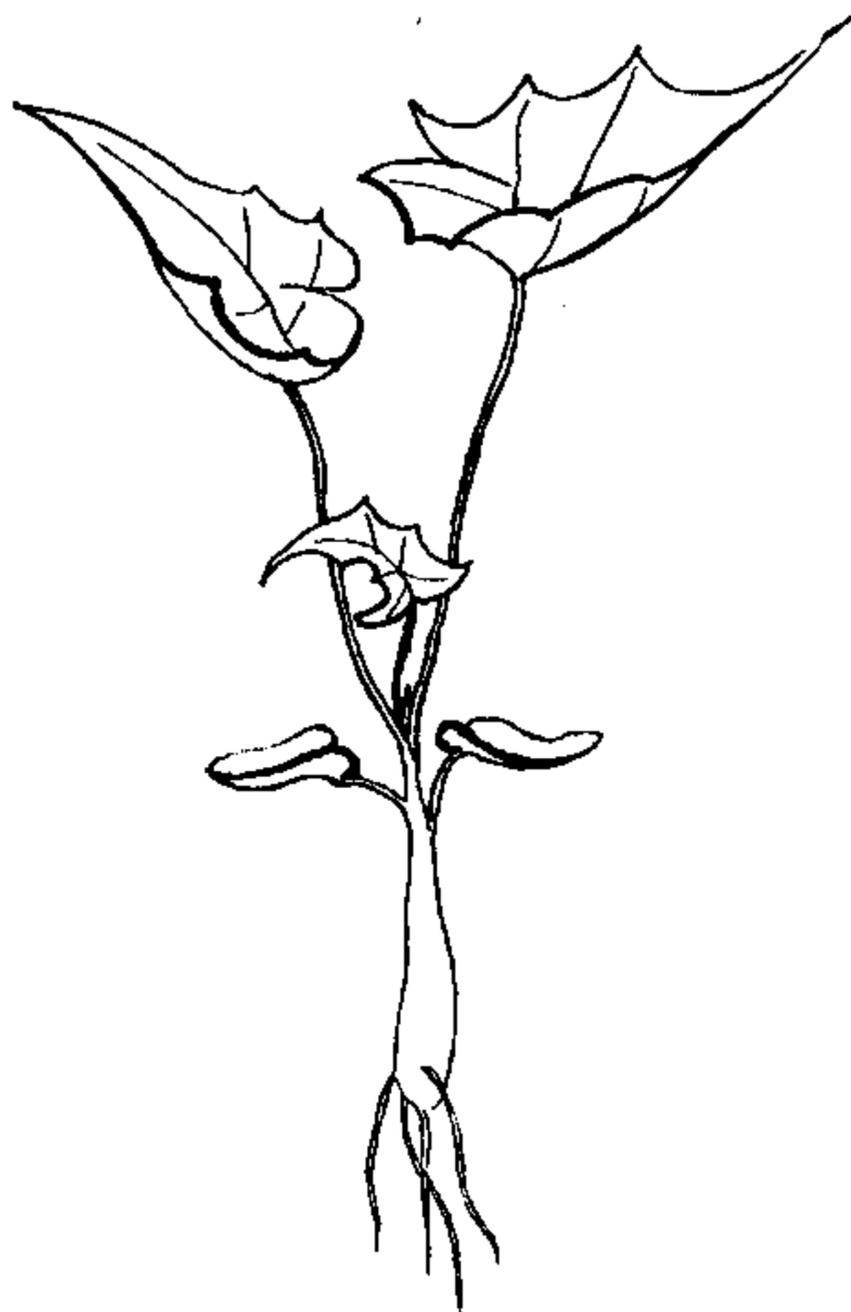


Fig. 3. *Senecio praecox*. Junge Pflanze, welche noch die Keimblätter trägt. Das untere Ende des hypokotylen Gliedes ist verdickt.

gnomonischen Bedeutung von Grisebach in dem betreffenden Kapitel (II, 15) seiner „Vegetation der Erde“ nicht erwähnt, wie denn überhaupt seine gesamte Schilderung der Vegetation Mexikos der Anschaulichkeit entbehrt — selbstverständlich aus Mangel an Literatur. Auch die „natürlichen Pflanzenfamilien“ geben von ihm keine Kunde. Unsere Art ist ein ausgesprochener Stamm- und Wurzelsukkulente, mit ziemlich großen dünnen, flachen Blättern, welche durch ihre handförmige Zerteilung dem Gewächse eine habituelle Ähnlichkeit mit *Jatropha olivacea* (Euphorbiacee)

(Fig. 3) oder gewissen Sterculiaceen verbreiten. Soweit man nach spärlichem Herbarmaterial urteilen kann, hat den gleichen Wuchs und die

gleiche Sukkulentebeschaffenheit der durch wollig behaarte Blätter abweichende, gleichfalls mexikanische *Senecio eriphyllus* Greenm.

Die zu mehreren aus der Wurzel aufstrebenden Stämme sind unten an 10 cm dick und werden 1–2 m (an Gartenexemplaren bis 4 m) hoch, sind von einer glatten, grauen Rinde bekleidet und gegen die Enden der Zweige hin schopfig beblättert. Die Verzweigung ist kandelaberartig, d. h. unter dem abgestorbenen Ende des relativen Hauptstammes kommen

1) Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen, I, pag. 32, 33.

einige Seitensprosse heraus, die sich ebenso verzweigen (Fig. 4). Der Hauptsproß stellt sein Längenwachstum ein, wenn er mit einem Blütenstand abschließt; häufig kommt dieser überhaupt nicht zu voller Entwicklung, sondern bleibt als ein niedriges kugeliges, sich bräunendes und vertrocknendes Gebilde eine Zeitlang bestehen. Aber auch ohne diesen

zwangsweisen Abschluß der Achse kann das Kandelaberwachstum durch Seitensprosse bedingt werden, welche unterhalb der Spitze des Hauptsprosses hervorbrechen und ihm an Stärke gleichkommen. Als häufige Gelegenheitsursache zur Entwicklung neuer Triebe wirkt das zufällige Abbrechen der bestehenden, bedingt durch ihre beträchtliche Sprödigkeit. Nachdem von Ende November an die Blätter infolge der ersten stärkeren Nachtfröste abgefallen sind, und der Strauch den Dezember in voller Winterruhe verbracht hat, kommen im Januar und Februar die Blütenstände zur Entfaltung, als reichbesetzte, unregelmäßige Corymbi. Die mit Strahlblüten versehenen Köpfe sind gelb und locken mit ihrem



Fig. 4. *Senecio praecox* im blattlosen Zustand; Januar.

honigartigen Duft zahlreiche Bienen an. Zur Fruchtzeit, im April und Mai, schlagen sich die Hüllkelche zurück und entlassen die grauschwarzen, glatten Schließfrüchte. Der Keimling enthält Eiweiß und fettes Öl, aber keine Stärke. Die Früchte sind, im Gegensatz zu denen anderer Kompositen, zu einem großen Prozentsatz keimfähig, und geben schon

ca. 2 Wochen nach der Aussaat die jungen, robusten Pflänzchen mit oberirdischen, eiförmigen Keimblättern, welche bereits große Harzbehälter im Parenchym tragen. Die natürliche Aussäung ist sicher und reichlich, so daß man an den betreffenden Orten Individuen aller Altersstufen finden kann. Diese Leichtigkeit der Vermehrung, sowie die Eleganz und Stattlichkeit des ganzen Strauches empfehlen ihn als Gartenzierde in Ländern subtropischer Klimate mit schwachen Nachtfrösten. Das hypokotyle Glied junger Pflanzen ist nach dem Grunde zu kuollig verdickt; diese Beschaffenheit mag als Keil wirken, wenn, wie es an den natürlichen Standorten häufig geschieht, die Pflänzchen sich in engen Spalten des steinigen Bodens zu entwickeln haben; vgl. Fig. 3.

7. Innerer Bau. Er ist, dem Charakter des Stammsukkulenten entsprechend, durch das Vorwalten saftigen Parenchyms gekennzeichnet. In dem Querschnitt eines alten Stammes von 10 cm Durchmesser maß das Mark 3 cm Durchmesser; der unregelmäßig ausgebildete Holzkörper im Mittel 2,5 cm Ringbreite und das grüne Rindenparenchym etwa 1 cm Ringbreite. Dabei ist das saftige, grüne, schizogen quergefächerte Mark stark positiv gegen die Rinde gespannt. Die Fächerung fehlt in jungen Sprossen und wird mit zunehmendem Alter deutlicher; man kann ihr Zustandekommen durch Trocknen der Zweigstücke oder Einlegen in Alkohol beschleunigen, indem das Mark dann (im ersteren Falle) sein Wasser an die Rinde bzw. die Blätter abgibt, zerreißt es — fächert es sich — in Querplatten. Im jugendlichen Stamm springen die durch breite primäre Markstrahlen getrennten Bündel weit und spitz in das Mark vor. Das Holz alter Stämme ist hart; es besteht aus weiten, aber kurzen (0,2 bis 0,27 mm) Tüpfelgefäßen mit einfacher, eirunder Perforation; sie sind von Vasalparenchym begleitet. Zwischen ihnen sind Nester dickwandiger, kurzer (0,6 mm) Librifasern eingeschaltet. Das reichliche, prall gefüllte Parenchym einerseits und die kurzen prosenchymatischen Elemente andererseits bedingen die außerordentliche Sprödigkeit und Zerbrechlichkeit der Zweige. Das Markstrahlgewebe ist beträchtlich entwickelt; die einzelnen Strahlen sind hoch und breit, und aus großen, getüpfelten Zellen zusammengesetzt. Außerhalb der normal gestalteten Cambiumzone finden sich umfängliche, nach außen spitz, nach innen, also cambiumwärts, in mehrere Spitzen auslaufende Phloënteile. Jenseits von ihnen zieht sich eine sehr deutliche, wellig verlaufende, einschichtige Stärkescheide hin, welche auch die in die Rinde eintretenden Blattspurbündel umgibt; in ihr ist kleinkörnige Stärke das ganze Jahr zu finden. Jenseits davon erstreckt sich nun bis zum Periderm das mächtige, saftige, grüne Rindenparenchym, reichlich durchsetzt von den

kugeligen bis schlauchförmigen Sekretbehältern. Sie enthalten eine widerlich riechende, harzartige, in Alkohol lösliche Masse, welche beim Durchschneiden der Zweige unter dem Drucke des umgebenden Parenchyms leicht ausfließt und in durchsichtigen Tropfen erstarrt. Nach Alkoholzusatz scheiden sich im Winter in diesen Sekretbehältern, sowie im Rindenparenchym und Mark, gelegentlich auch in den Gefäßen des Holzes Sphärokristalle aus, welche bei ihrer Löslichkeit in heißem Wasser Inulin enthalten dürften. Damit steht in Einklang, daß Stärke, abgesehen von ihrem Vorkommen in jener Stärkescheide, auch im Winter nicht gespeichert wird, wie die Untersuchung mehrerer Stämme ergab. Das Periderm ist wie bei den Crassulaceen mehrschichtig und wird, wie bei ihnen, sehr frühzeitig angelegt, bereits zwischen den gedrängt stehenden obersten und daher jüngsten Blättern. Die äußere Rinde junger Stämme ist grau und glatt; im Alter wird sie, zumal nach dem Grunde zu, rauh und rissig und bietet dann den Moosen Siedelungsplätze, während sich in den Gabelungen der Äste oft Individuen von *Tillandsia recurvata* festsetzen. Die Rinde ist mit zahlreichen, warzenförmig hervorspringenden Lenticellen besät. Im gesamten Rindenparenchym sind keine Baststränge vorhanden; doch finden sich in älteren Stämmen leichte Verholzungen im Umkreise der Phloënteile. Jahresringe sind, wenn überhaupt, nur undeutlich und nicht als geschlossene Kreisringe, sondern nur als Bögen ausgebildet, von denen es zweifelhaft ist, ob sie Jahreszuwachsen entsprechen; sie kommen durch lokale Anreicherungen von Librifasern zustande.

Die Wurzeln sehr junger Keimpflänzchen besitzen einen diarchen Bau. Ein Querschnitt durch die etwas fleischige Wurzel einer jungen Pflanze, welche eben die Keimblätter verliert und bereits einen Stengel mit mehreren Blättern getrieben hat, zeigt einige radiale Gefäßplatten, welche durch Grundparenchym getrennt sind; darin sind aber keine mit jenen in Wechsellagerung befindliche Phloëme wahrzunehmen. An der Außenseite jenes Xylemsternes liegt das Cambium; dann kommen in zentrifugaler Folge einige im Ring angeordnete Phloëmgruppen — also wie im jungen Sproß; auch ist von einer primitiven Endodermis nichts zu sehen. Ältere, stark in die Dicke gewachsene fleischige Wurzeln unterscheiden sich alsdann von gleichdicken Sprossen wesentlich nur durch das Fehlen des Markes. In stärkeren, mehr verholzten Wurzeln hat das Wurzelholz engere Gefäße und dünnwandigeres Libriform. — Zwischen Phloëm und Periderm liegen Harzgänge im breiten Rindenparenchym.

8. Die Blätter stehen, wie angegeben, schopfig gedrängt. Auf langem Stiel tragen sie eine handförmig fünflappige Spreite von oberseits glänzend-

grüner Farbe. Im jugendlichen Zustande sind sie rot gefärbt. Sie kommen im Februar und März, also lange vor Beginn der Regenzeit (nicht während derselben, wie Harshberger angibt), zur Entwicklung, erzeugen sich bis zum Herbst und fallen den Nachtfrösten im November zum Opfer. Eine geschlossene Knospe, welche die Blattanlagen umhüllte, wird während des Herbstes nicht gebildet, sondern die jungen Anlagen bleiben zwischen den Basalpartien der abgefallenen Blattstiele versteckt und werden hier außerdem durch das Harz geschützt, welches, wohl aus den Wunden der abgefallenen Blätter (allein?) austretend, die ganze Stammspitze, manchmal in Form einer geschlossenen Kappe, überzieht. Diese Harzmassen oder auch vielleicht die Absonderungen aus feinen Haaren, welche die Basen jugendlicher Blätter bekleiden, mögen das Anlockungsmittel für die zahlreichen schwarzen Blattläuse sein, welche zwischen den jugendlichen Blättern umherkriechen und ihrerseits wieder den Besuch großer Ameisen veranlassen. Vom inneren Bau der Blätter gibt Harshberger bereits die Lagerung der Stomata ausschließlich auf der Unterseite und die isodiametrische Form der chlorophyllhaltigen Zellen an, während man doch bei einem Bewohner ausgesprochen sonniger Standorte ein deutliches, ein- oder mehrschichtiges Palisadenparenchym erwarten sollte, und dies um so mehr, als ja andere Kompositen ein der intensiven Beleuchtung gegenüber sehr reaktionsfähiges Assimilationsgewebe besitzen. An Stelle gekünstelter Erklärungsversuche muß wohl der Hinweis genügen, daß eben in diesem Falle die morphologisch undifferenzierte Ausgestaltung dieses Gewebes mit seinen physiologischen Anforderungen in Einklang steht, wie ja auch sonst an selben Standorte Gewächse mit verschiedenartig ausgestaltetem Assimilationsparenchym zu finden sind. Übrigens weichen die Blätter auch noch in einer anderen Richtung von der durch die Überzahl gebildeten Regel ab: wir erwarten von einem Bewohner der Steppe, einem Genossen zahlreicher auch äußerlich als solcher erkennbaren Xerophyten, irgendwelche Einrichtung zur Regulierung oder Beschränkung der Verdunstungsgefahr. Aber tatsächlich sind die Blattflächen unseres Senecio dünn, ausgebreitet, ohne Haare, Schuppen oder Firnisüberzug; nur in ihrem leicht knorpelig verdickten Rande, dem innenwärts ein Nerv sich dicht anschmiegt, könnte man eine rahmenartige Einrichtung erblicken, welche die Spreite auch bei eintretendem Wasserverlust ausgespannt erhält. Aber in Wirklichkeit liegt hier der Schutz vor Transpirationsgefahr gar nicht im Blatte selber, sondern in seiner Verbindung mit dem wasserreichen Stamme, und ferner in seiner Gewohnheit, abzufallen, wenn die Trockenheit des Bodens und der Luft eine gewisse Grenze überschreitet. — Um den deskriptiven Teil

zum Abschluß zu bringen, sei darauf hingewiesen, daß ein großer Teil der Blätter von einem gelbroten *Accidium* befallen und eventuell vernichtet wird, und daß in dem weichen Parenchym der Stämme und Zweige eine Insektenlarve lebt, die beulenförmige Auftreibungen verursacht und deren Gänge durch Wundkork von dem gesunden Gewebe abgegrenzt werden. In fleischigen *Opuntia*-stämmen ist dasselbe zu beobachten.

9. Es soll sich nun darum handeln, die Struktur des Stamm- und Wurzelsukkulenten *Senecio praecox* mit der der vorstehend betrachteten Crassulaceen zusammenzuhalten, in der Meinung, daß sich daraus gemeinsame, der Bewertung des Sachverhaltes um so günstigere Züge ergeben könnten, je weiter Crassulaceen und Kompositen-Senecionideen im System auseinander stehen. Für die Crassulaceen wurde in erster Linie die Neigung zur Ausbildung zerstreut angeordneter Bündel hervorgehoben; diese fehlt allerdings in jener Unterfamilie der Kompositen gänzlich; es handelt sich hier eben um verschiedene Charaktere der innenmorphologischen Gestaltung. Wir müssen also davon absehen, sie überhaupt in Vergleich zu ziehen; aber es bleiben uns auch dann noch genügend übereinstimmende Züge übrig. Zunächst und vor allem die mächtige Entwicklung des saftigen Parenchyms, welches für die innere Organbildung der Crassulaceen in dem Sinne in Betracht kam, wie das umgebende flüssige Medium für die äußere Ausgestaltung einer Wasserpflanze. Die zahlreichen, weit und unregelmäßig in das Mark vorspringenden Bündel des *Senecio praecox*, die zerklüfteten, d. h. durch Parenchymstreifen getrennten Phloënteile sind vergleichbar der weit ausgreifenden Verteilung der Gefäß- und Phloëmbündel der Crassulaceen. Und wie bei jenen das wasserreiche Gewebe gewissermaßen nach außen hin eingedämmt wurde durch die sehr frühzeitig und ausgiebig erfolgende Peridermbildung, so geschieht dies auch in den Sprossen von *Senecio*. In beiden Gruppen wurde die Biegungsfestigkeit der Achsen durch Vergrößerung des Querschnittes erreicht, ohne Zuhilfenahme von peripherisch gestellten Bastbündeln. In beiden Gruppen erstreckte sich der fleischige Charakter auf den Bau der Wurzeln und brachte einen sehr frühen Ersatz des primären und typischen radiären Baues des Wurzelkörpers durch einen stammgleichen hervor. Und wie schließlich die abgeschnittenen Sprosse einer Crassulacee bald Seitentriebe und Adventivwurzeln aussendeten, so bringen abgetrennte Stammstücke des *Senecio* wenigstens binnen kurzem beblätterte Seitenzweige hervor, weil ihnen eben das innere Wasser als Anregungsmittel zur organischen Ausgestaltung nicht fehlt.

Mexiko, im Februar 1920.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [114](#)

Autor(en)/Author(s): Reiche Karl Friedrich

Artikel/Article: [Die physiologische Bedeutung des anatomischen Baues der Crassulaceen 249-261](#)