

# Über das mechanische System in den Stengeln der Gramineen

von

H. W. M. ROELANTS.

Ebenso wie der größere Teil der oberirdischen Organe, müssen auch die Gramineenstengel eine Biegefestigkeit besitzen.

Die Anordnung der Stützelemente ist dem gewöhnlichen Prinzip gemäß, d. h. sie befinden sich hauptsächlich an der Peripherie des Stengels. Bei diesem Befestigungssystem gibt es aber so viele Variationen, daß Schwenderer allein bei den Monokotylen, nicht weniger als achtundzwanzig verschiedene Typen unterschied.

In den Stengeln von etwa hundert indigenen Gramineen fand ich:

1. den subkortikalen Bastring durch einige Schichten Parenchymzellen von der Epidermis getrennt. Dieses System findet man bei *Briza media*.

2. den subepidermalen Bastring. Dieser liegt unmittelbar an der Epidermis, während die Gefäßbündel zum Teil in dem Ring liegen und zum Teil sich an die Innenseite des Ringes anlehnen. Diesen Typus trifft man u. a. bei *Phleum arenarium* an.

3. die subepidermalen Rippen, wobei jede Rippe in der Regel ein Gefäßbündel teilweise umschließt. Bei diesem Typus können zwei Möglichkeiten eintreten und zwar:

Die subepidermalen Rippen liegen allen Gefäßbündeln gegenüber, was man bei *Alopecurus geniculatus*, *Alopecurus bulbosus*, *Phalaris canariensis* und *Anthoxanthum odoratum* findet oder:

Die subepidermalen Rippen befinden sich einer bestimmten Kategorie von Gefäßbündeln gegenüber, während die übrigen Mestombündel frei in dem Parenchym der Stengelwand liegen. Beispiele einer derartigen Anordnung der Stützelemente findet man u. a. bei *Alopecurus fulvus* und bei *Milium effusum*.

Schließlich und am häufigsten tritt aber die Kombination der sub 1 und 3 erwähnten Typen auf, nämlich:

4. Der subkortikale Bastring verstärkt durch subepidermale Rippen. Auch in diesem System findet man einige Modifikationen, je nachdem zwei oder drei Gefäßbündelkategorien anwesend sind und je nachdem die Rippen allen Gefäßbündeln oder bloß einigen gegenüber liegen. Der erste Typus, bei dem die Rippen allen Gefäßbündeln gegenüber liegen, kommt u. a. vor bei *Avena pubescens*, *Brachypodium pinnatum* und *silvaticum*, *Cynodon Dactylon*, *Panicum sanguinale*, *Setaria verticillata* und *Hordeum murinum*.

Den zweiten Typus, bei dem die Rippen den großen Gefäßbündeln gegenüber liegen, findet man bei *Bromus commutatus*, während man den dritten Typus, bei dem die Rippen den kleinen Gefäßbündeln gegenüber liegen, bei *Dactylis glomerata* antrifft.

Als Beispiel eines vierten Typus, bei dem drei Kategorien von Gefäßbündeln vorkommen und die Rippen den kleinsten derselben gegenüber liegen, nenne ich *Phragmites communis*.

Alle Beispiele, die hier erwähnt werden, gelten nur für Stengelquerschnitte in einer bestimmten Entfernung unterhalb der Ähre. Querschnitte durch andere Teile des Stengels weisen ganz abweichende Typen und Systeme auf.

Ich will mit den Veränderungen des Stützsystems in den Stengeln der *Avena sativa* anfangen.

Das Material dazu war im Sommer 1917 gesammelt auf Texel, bei „de Harskamp“, in Putten (G.) und in Lent bei Nimwegen. Als Vergleichungsmaterial dienten mir Halme, die 1902 in der Nähe von Hilversum gesammelt worden waren.

- I. Oberstes Internodium. Länge 387 mm. Geschnitten von der Basis nach der Spitze.
- Querschnitt 1; auf 386 mm unterhalb der Ähre. Von Stützelementen ist keine Spur zu entdecken.
- Querschnitt 2; auf 370 mm unterhalb der Ähre. Das Parenchym unter der Epidermis ist etwas dicker geworden.
- Querschnitt 3; auf 320 mm unterhalb der Ähre. Es ist ein deutlicher, subepidermaler Bastring zu erkennen.
- Querschnitt 4; auf 310 mm unterhalb der Ähre. Den kleineren Gefäßbündeln gegenüber treten je zwei und zwei mit Parenchym gefüllte Stellen auf, als Andeutung von Rippen diesen Gefäßbündeln gegenüber.
- Querschnitt 5; auf 90 mm unterhalb der Ähre. Die Parenchymgruppen im Bast-ring werden größer, die Rippen schlanker.
- Querschnitt 6; auf 60 mm unterhalb der Ähre. Einige Rippen, welche den größeren Gefäßbündeln gegenüber liegen, fangen durch Ausdehnung der Parenchymgruppen zu verschwinden an. Dieses Bild behauptet sich weiter durch das ganze Internodium.
- II. Zweites Internodium. Länge 225 mm. Geschnitten von der Basis nach der Spitze.
- Querschnitt 1; auf 220 mm vom obern Ende. Dünner, subepidermaler Bast-ring.
- Querschnitt 2; auf 100 mm vom obern Ende. Es tritt eine Andeutung auf von Rippen, welche allen Gefäßbündeln gegenüber liegen.
- Querschnitt 3; auf 25 mm vom obern Ende. Die Rippen gegenüber allen Gefäßbündeln sind deutlich

entwickelt. Dieser Typus behauptet sich in dem übrigen Teil des Internodiums.

III. Drittes Internodium. Länge 164 mm. Geschnitten von der Basis nach der Spitze.

Querschnitt 1; auf 160 mm vom obern Ende. Es erscheint ein subepidermaler Bastring.

Querschnitt 2; auf 100 mm vom obern Ende. Schwache Andeutung von allen Gefäßbündeln opponierenden Rippen treten auf.

Querschnitt 3; auf 10 mm vom obern Ende. Das Bild wird deutlicher.

Den Verlauf in den übrigen Internodien werde ich hier nicht weiter verfolgen.

Alle Stengel der *Avena sativa*, die ich untersuchte, wiesen die Veränderung in der Anordnung der Stützelemente in gleichem Maße auf, gleichviel aus welcher Gegend unseres Landes die Pflanzen herrührten, gleichviel ob sie im Jahre 1902 oder im Jahre 1917 gesammelt worden waren, gleichviel ob die Länge des Stengels 543 oder 1041 mm betrug.

Ich glaube daher dazu berechtigt zu sein, die Veränderung, welche die Anordnung der Stützelemente in dem Stengel der Gramineen erleidet, als eine konstante Erscheinung betrachten zu dürfen.

Eine weitere Bestätigung des vorhergehenden fand ich, als ich einen Stengel der *Phalaris canariensis* studierte, der im Jahre 1803 gesammelt war und in welchem der Verlauf der Veränderung vollständig übereinstimmte mit dem Verlauf, der für den heutigen *Phalaris canariensis* typisch ist.

Nach diesem Resultat lag es natürlich auf der Hand, daß ich auch einige Gramineen mit einem andern Endtypus untersuchte.

Davon bringe ich folgende zur Sprache:

1. *Phleum arenarium*.

Länge der Internodien, mit dem untersten anzufangen: 65, 55, 8, 30 und 65 mm.

In dem untersten Internodium findet man einen subepidermalen Ring, der ziemlich dünn ist und sich durch das ganze Internodium behauptet. In höher gelegenen Internodien wird er dicker und fester. Er behauptet sich weiter in dem ganzen Stengel.

## 2. *Secale cereale*.

Länge der Internodien, wieder unten anzufangen: 10, 18, 32, 73, 163, 251 mm.

Das unterste Internodium weist über die ganze Länge einen subkortikalen Bastring auf in geringer Entfernung von der Epidermis.

In dem zweiten Internodium nähert sich der Ring der Epidermis immer mehr und lehnt sich schließlich an dieselbe an.

Am oberen Ende des Internodiums treten stellenweise schon Andeutungen von Rippen auf.

In dem dritten Internodium wiederholt sich der Verlauf, doch ist das Endbild deutlicher.

Das vierte Internodium weist eine ähnliche Veränderung auf als die vorhergehenden, doch am Ende sind Bastring und Rippen deutlich zu erkennen. Zwar liegen auch noch einige Rippen Stellen gegenüber, wo sich keine Gefäßbündel befinden, aber die typische Form der *Secale cereale* läßt sich schon deutlich erkennen.

In dem fünften Internodium verschwinden die überflüssigen Rippen zum größten Teil, aber das vollkommene Bild findet man erst am Ende und weiter auch im sechsten Internodium.

In diesem letzten verschwinden an einigen Stellen die Rippen wieder.

## 3. *Holcus lanatus*.

Länge der Internodien, beim untersten anzufangen: 8, 17, 36, 28, 75 und 98 mm.

Das unterste Internodium weist über die ganze Länge einen subkortikalen Bastring auf, der durch 5 bis 6 Schichten Parenchymzellen von der Epidermis getrennt ist.

Das zweite Internodium gibt für die ganze Länge dasselbe Bild, jedoch der Ring nähert sich immer mehr der Epidermis.

Das dritte Internodium beginnt mit einem subkortikalen Ring, doch endet mit einem subepidermalen Stützring.

Das vierte Internodium beginnt mit einem subepidermalen Ring. Danach beginnen die Rippen sich zu differenzieren, so daß sich bald ein subkortikaler Ring mit subepidermalen Rippen gegenüber allen Gefäßbündeln vorfindet. Am Ende des vierten Internodiums verschwinden die den größten Gefäßbündeln gegenüber liegenden Rippen.

Das fünfte Internodium beginnt unten mit Ring und Rippen. Dann verschwinden die den größten Gefäßbündeln gegenüber liegenden Rippen, doch am Ende des Internodiums erscheinen dieselben wieder.

Das sechste Internodium weist über die ganze Länge einen subkortikalen Bastring auf mit Rippen gegenüber allen Gefäßbündeln.

#### 4. *Phleum pratense*.

Länge der Internodien, mit dem untersten anzufangen: 10, 14, 52, 21, 50, 57 und 183 mm.

Das unterste Internodium weist einen subkortikalen Bastring auf. Es ist angefüllt mit Parenchym, in dem zerstreute Gefäßbündel liegen.

Das zweite und dritte Internodium sind genau wie das erste, aber gegen das Ende tritt der subepidermale Bastring auf.

Dasselbe geschieht in dem vierten und fünften Internodium.

Das sechste Internodium fängt an mit einem anliegenden Ring, durchläuft dann die verschiedenen Phasen, bis gegen das Ende der Ring und die Rippen da sind.

Das siebente Internodium weist bis zu einer Höhe von 60 mm einen subepidermalen Ring auf; von 60 bis 100 mm werden Ring und Rippen differenziert, doch von 100 bis 183 mm fangen die den großen Gefäßbündeln gegenüber liegenden Rippen an zu verschwinden, wodurch das vollkommene Bild entsteht.

### 5. *Poa nemoralis*.

Länge der Internodien, beim untersten anzufangen: 11, 16, 52, 80, 92, 89 und 192 mm.

Das unterste Internodium weist einen subkortikalen durch 2 bis 3 Schichten Parenchym von der Epidermis getrennten Bastring auf. Das zweite Internodium beginnt in derselben Weise, doch der Ring nähert sich allmählich der Epidermis und wird in dem obern Teil subepidermal. Das dritte Internodium wiederholt in dem untern Teil den Verlauf des zweiten Internodiums. Gegen das Ende treten allmählich Parenchymstellen auf, so daß die Rippen anfangen sich zu differenzieren.

Das vierte Internodium beginnt mit einem subepidermalen Ring. Dann entstehen allen Gefäßbündeln gegenüber Rippen, doch am Ende verschwinden die den kleinsten Mestomsträngen gegenüberliegenden Rippen.

Das fünfte Internodium beginnt mit einer Andeutung von Rippen und endet wie das vierte.

Das sechste wiederholt den Verlauf des fünften.

Das siebente fängt ebenso an, doch nach oben zu wird der Ring dünner, während auch die Rippen, welche der mittleren Kategorie von Gefäßbündeln gegenüberliegen, verschwinden.

Ganz oben verschwinden auch einige Rippen gegenüber den größten Gefäßbündeln.

### 6. *Dactylis glomerata*.

Länge der Internodien vom untersten an: 9, 11, 25, 75, 90 und 140 mm.

Das unterste Internodium weist über die ganze Länge einen subkortikalen Bastring auf.

In dem zweiten Internodium nähert sich dieser Ring immer mehr der Epidermis und wird in dem obern Teil dieses Internodiums subepidermal.

Das dritte Internodium weist über die ganze Länge einen subepidermalen Ring auf.

Das vierte fängt ebenso an, doch an der nach außen hänge-

kehrten Seite treten allmählich Parenchymstellen auf, eine Andeutung also der Rippen.

In dem fünften Internodium wird dieses deutlicher. Am Ende desselben beginnen die den größten Gefäßbündeln gegenüberliegenden Rippen zu verschwinden.

Das sechste Internodium zeigt über einen sehr kleinen Abstand die verschiedenen Stadien und hat oben einen subkortikalen Bastring mit Rippen, die den kleinsten Gefäßbündeln gegenüberliegen.

In dem Teil, welcher sich der Ähre zunächst befindet, sind über eine Länge von 5 mm alle Rippen verschwunden und tritt somit der subkortikale Bastring wieder auf.

#### 7. *Phalaris canariensis*.

Länge der Internodien, vom untersten an: 55, 119, 75, 60 und 60 mm.

Das unterste Internodium fängt an mit einem subepidermalen Bastring und behält dieses Bild über die ganze Länge bei.

Das zweite Internodium fängt in derselben Weise an. Mehr nach oben treten Parenchymstellen auf, die an der Außenseite des Ringes, zu beiden Seiten der Gefäßbündel liegen. Eine Andeutung der Rippen also. Diese Rippen werden auch angedeutet an Stellen, wo sich keine Gefäßbündel befinden.

Das dritte Internodium weist denselben Verlauf auf, doch der Ring wird dünner und die überflüssigen Rippen verschwinden.

Das vierte Internodium beginnt mit einem deutlichen Ring und Rippen gegenüber allen Gefäßbündeln. Gegen das Ende dieses Internodiums wird der Ring sehr undeutlich.

Das fünfte Internodium hat ganz unten über eine Länge von 5 mm einen Ring und Rippen gegenüber allen Gefäßbündeln. Dies ist auch der Fall mit dem oberen Teil über eine gleich lange Strecke. Der zwischen diesen beiden äußersten Enden liegende Teil des Internodiums weist ausschließlich den Typus der allen Gefäßbündeln gegenüberliegenden subepidermalen Rippen auf.



Wenn ich nun die Resultate dieser Beobachtungen zusammenfasse, so schließe ich daraus, daß bei der Veränderung der Anordnung der Stützelemente in den von mir untersuchten Stengeln 6 Stadien zu unterscheiden sind, und zwar:

1. den subkortikalen Bastring;
2. den subepidermalen Bastring;
3. den subepidermalen Bastring mit peripherischen Parenchymstellen;
4. dem subkortikalen Bastring mit subepidermalen Rippen, die allen Gefäßbündeln gegenüberliegen.
5. den subkortikalen Bastring mit subepidermalen Rippen, die einer bestimmten Kategorie von Gefäßbündeln gegenüberliegen.
6. die subepidermalen Rippen.

In jedem Gramineenstengel treten die verschiedenen Systeme in regelmäßiger Reihenfolge auf, und zwar in dem Sinne, daß in dem untersten Internodium der erste Typus dominiert, in dem zweiten der erste und das zweite usw.

Jedes Internodium wiederholt also über eine größere oder geringere Strecke die Veränderungen in dem Stützsystem des vorhergehenden Internodiums und erreicht erst danach einen folgenden Typus.

Der erste Gedanke, der bei einem Versuch zu einer Erklärung dieser Erscheinung auftaucht, mag sein, daß hier ein Utilitätsprinzip zugrunde liegt.

Wenn man in Betracht zieht, welche Leistungen an Biegefestigkeit dem ganzen Stengel und den einzelnen Internodien zugemutet werden, wird man zu dem Schluß kommen, daß sowohl für den Stengel als Ganzes, wie für jedes Internodium an und für sich, von den mehr nach unten gelegenen Teilen die größte Festigkeit gefordert wird.

Im allgemeinen entspricht dieses wohl den in Anwendung gebrachten Stützsystemen, denn in den untersten Teilen des Stengels und der einzelnen Internodien ist tatsächlich der sub-

epidermale Bastring fast immer anwesend, während die obersten Teile mit der schwächeren Kombination von subepidermalen Rippen ausgerüstet werden.

Dieser Auffassung gegenüber läßt sich aber die Tatsache feststellen, daß z. B. in einem Stengel der *Avena sativa* mit einer Länge von 1041 mm eine vollständig gleiche Verteilung der völlig gleichen Typen eines Stützsystems anwesend ist, wie in einem Stengel derselben Art, der nur eine Länge von 543 mm hat, also etwa um die Hälfte kürzer ist.

In diesem Fall hätte man doch, falls die verlangten Leistungen der nacheinanderfolgenden Stengelteile die Veranlassung zu der Entwicklung des an Ort und Stelle angewandten Stützsystems wären, leicht eine Modifizierung in dem langen und kurzen Stengel erwarten dürfen, da die erforderliche Biegungsfestigkeit in den beiden Stengeln sehr verschieden ist.

Ein zweites Beispiel, aus dem hervorgehen kann, daß das Utilitätsprinzip keinen Einfluß hat, findet man bei *Phleum arenaria*.

Hier bleibt nämlich, trotzdem doch auch in ihren Stengeln eine Abnahme der Biegungsfestigkeit eintritt, der Typus des Stützsystems derselbe durch den ganzen Stengel.

Und zum Schluß der Stengel des *Holcus lanatus*!

Hier findet man in dem obersten Internodium einen subkortikalen Bastring mit Rippen gegenüber allen Gefäßbündeln während in dem darunter sich befindlichen gleichfalls ein subkortikaler Bastring vorkommt, jedoch nur mit Rippen gegenüber einer bestimmten Kategorie von Gefäßbündeln.

*Holcus lanatus* weist also an dem Teil des Stengels, der eine geringere Biegungsfestigkeit haben soll, ein stärkeres Stützsystem auf als an dem Stengelteil, der größere Festigkeit verlangt.

Auf Grund dieser meiner Beobachtungen behaupte ich denn auch, daß die Veränderung in den Stützsystemen unabhängig ist von irgend welchen Utilitätsprinzip.

Wenn wir schließlich die Endbilder der aufeinanderfolgenden Internodien vergleichen mit der Reihenfolge der Systeme in dem obersten Internodium, dann ergibt sich daraus, daß die Reihenfolge sowohl in dem Stengel wie in dem Internodium von unten nach oben, also morphologisch, dieselbe ist.

Betrachtet man die Frage aber von dem ontogenetischen Standpunkte aus, dann wird der Verlauf der angewendeten Stützsysteme in dem Stengel dem Verlauf der Systeme in dem letzten Internodium gerade entgegengesetzt.

Aus der Entwicklung eines Grashalmes ergibt sich ja, daß das unterste Internodium zuerst gebildet, also das älteste ist, das oberste dagegen das jüngste.

In den Internodien tritt aber infolge des interkalaren Wachstums, wodurch die obern und untern Enden der Internodien von unten an immer weiter auseinander gedrängt werden, eine entgegengesetzte Richtung des Wachstums auf als wie im Stengel; mit andern Worten: in den Internodien ist der untere Teil der jüngere, der obere Teil der ältere.

Wo also in dem Stengel die Reihenfolge der Stützsysteme regelmäßig von I bis VI verläuft, da geschieht dieses in den Internodien gerade umgekehrt, also von VI bis I, woraus hervorgeht, daß ontogenetisch jüngere Gewebe (untere Enden der Internodien) sich zu ontogenetisch älteren Systemen differenzieren.

Hilversum, 1920.