

sich seine Arbeitskraft weder in seinem eigentlichen Hauptberufe, noch in seiner speziellen Forschungsrichtung, auch nicht einmal in der Beherrschung des Gesamtgebietes der Botanik, sondern auch die Fortschritte der andern Disziplinen der Naturwissenschaften pflegte er grossenteils an Hand von Originalarbeiten zu verfolgen. Überblickt man sein gesamtes allein botanisches Werk seines Lebens, so weiss man fast nicht, von welchen Gesichtspunkten aus man es am meisten bewundern soll. Die leichte Auffassung, schöne Darstellung und tiefgründige Erwägung wissenschaftlicher Tatsachen sind stets aufs innigste miteinander verbunden. Man erfuhr nicht so leicht etwas von seinem Innern. Wenn es aber einmal hervortrat, so zeigte sich ein feines, gefühlvolles Herz. Die Unterhaltung mit ihm war stets anregend, hatte er doch die Gewohnheit, die Dinge, über die er sprach, unter allgemeinen Gesichtspunkten zu betrachten und so auch für ferner stehende Zuhörer anziehend zu gestalten. Gewöhnlich milde in der Vertretung seiner Meinung, konnte er bei der Verfechtung seiner naturwissenschaftlichen Überzeugungen zuweilen auch scharf werden. Stets aber hat er auch für entgegengesetzte Auffassungen, soweit sie sachlich vortragen wurden, volles Verständnis gezeigt, wie denn überhaupt Gerechtigkeit u. Wohlwollen die hervorstechendsten Züge seines Charakters waren. Welche Wertschätzung ECKE auch als Mensch und Persönlichkeit ausser in seinem engeren Familienkreise auch in der Runde seiner Freunde und Mitarbeiter in Bremen genoss, geht auch daraus hervor, dass der Vorstand des Naturwissenschaftlichen Vereins ihm zu seinem 80. Geburtstage als Festgabe ein Heft der Abhandlungen (Band XXIII, Heft 1) widmete.

Zur Morphologie von Mesembrianthemum.

Von J. A. HUBER (München).

Die *Mesembrianthemum*-Arten sind trotz ihrer frühen Einführung in die europäischen Gärten und ihrer dortigen weiten Verbreitung noch sehr unvollkommen untersucht. Was bis jetzt an Literatur darüber vorliegt, befasst sich hauptsächlich mit Systematik, vereinzelt auch mit anatomischen und biologischen Fragen. Morphologische Betrachtungen sind sehr zerstreut.

Die Kenntnis der Morphologie dieser in so manchen Fällen sehr interessanten Pflanzengruppe zu vermehren, soll Zweck dieser Zeilen sein.

I. AUFBAU DER SPROSSE.

Die Gattung *Mesembrianthemum* zeichnet sich aus durch den Besitz sukkulenter Blätter, die mit wenigen Ausnahmen gegenständig am Spross angeordnet sind. Ihrer äusseren Erscheinung nach lassen sich "strauchige" mit \pm lang gestreckten Internodien, und "stengellose" Formen mit gestauchten Internodien (*Subacaulia* Hauss.) unterscheiden. Die ein- bis mehrjährigen Kräuter dürften zu den Strauchformen zu stellen sein.

Bei einem Vergleich der Spross-Systeme in den verschiedensten Gruppen dieser artenreichen Gattung kommt man im wesentlichen immer zu ein und demselben Ergebnis: nach einem bis mehreren Blattpaaren bildet der Spross terminal eine \pm vielblütige Infloreszenz. Die Fortsetzung des Sprosses selbst übernimmt ein Seitenspross aus der Achsel des geförderten Blattes des obersten Laubblatt-Paars. Infolge der gestreckten Internodien ist dieser Aufbau an strauchigen Formen leichter festzustellen als bei den *Subacaulia*.

Eingehend wurde das Spross-System von *Mes. linguiforme* untersucht. VAN TIEGHEM (1) nahm für die Gruppe *Linguiformia* einen sympodialen Aufbau der vegetativen Sprosse an, wobei die Anlage der Blüte terminal stattfindet, aber in ihrer Ausbildung einige Zeit stehen bleibt, während ein kräftiger Achselspross sich in die Verlängerung des alten Sprosses einstellt. GENTNER (2) glaubt eine andere Erklä-

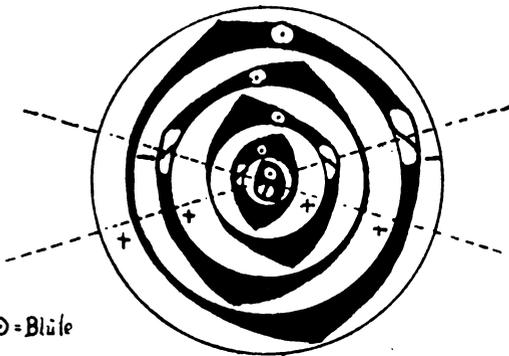
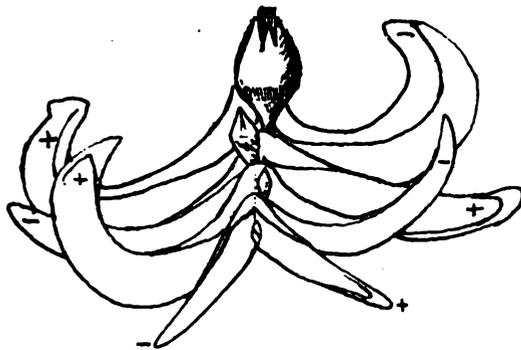
zung zu finden in der Annahme, die Blüte entstehe als Seitenspross, während der Hauptspross ungehindert weiter wachse. Er stützt sich dabei auf die Entwicklungsgeschichte des Sprosses, wie auf die Form des Vegetationspunktes. Dass die Ansicht VAN TIEGHEMS zu Recht besteht, soll im folgenden dargelegt werden.

Befreit man ein grösseres Spross-Stück von den scheinbar in 2 Zeilen angeordneten Blättern, so findet man längs der Medianlinie auf der Spross-Oberseite abwechselnd rechts und links davon Sprossanlagen, die sich als Blütenknospen erkennen lassen. (Fig. 1) Ihre Entwicklung ist auf einem frühen Stadium stehen geblieben. Solche Blüten fehlen keinem Sprossknoten. Ein vegetativer Spross ist stets auf derselben Seite der Mittellinie wie die Blüte vorhanden, nur viel mehr seitwärts gerückt. - Wie dies Verhalten zu erklären ist,

Fig. 1. *M. linguiforme*: Sproß-Sympodium

Fig. 1.

geht am anschaulichsten aus dem Schema von Fig. 2 hervor. Die Blätter eines Blattpaars sind ungleich gross; es lässt sich ein gefördertes und ein gemindertes Blatt erkennen. Das geförderte (+) Blatt ist jeweils das untere der schief gekreuzten



● = Blüte

M. linguiforme: Sympodium.

Fig. 2.

Spross-Aufbau der Jugendform der *Linguiformia*. Die Primärblätter stehen genau dekussiert und sind nicht oder unbedeutend voneinander verschieden. Der Spross ist also noch radiär. Beim Erscheinen des 4. Primärblattpaars, das in die Ebene der Kotyledonen fällt, treten in den Achseln der + Blätter des 2. und 3. Primärblattpaars Seitensprosse auf, die schon deutlich dorsiventral sind. Von diesem Stadium an tritt an Haupt- und Seitensprossen die Sympodium-Bildung ein. Die Folgeform ist erreicht (Fig. 3).

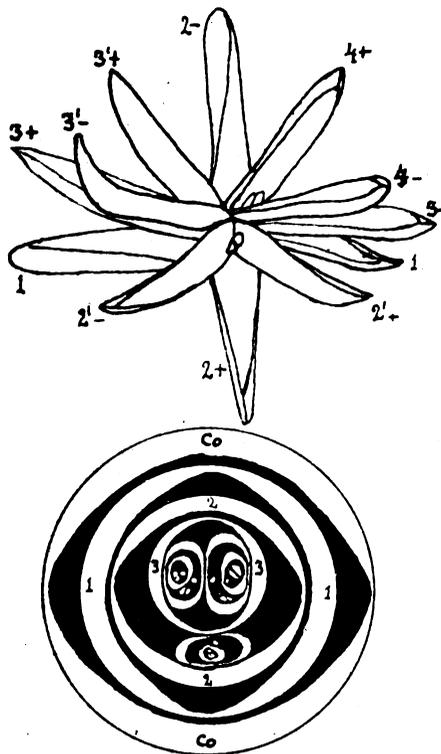
Dass der Übergang von der radiären Jugendform zur dorsiventralen Folgeform vom Licht bedingt wird, hat GENTNER experimentell festgestellt: Von unten mittels Spiegel beleuchtete Sämlingspflanzen wurden dorsiventral, mit der hypotropen Seite dem Licht abgekehrt. Andererseits zeigen verdunkelte Folgeformen das Bestreben, ihre Blattstellung mehr der dekussierten der Jugendform zu nähern.

Blattpaare. Die einblütige Infloreszenz steht terminal an einem Spross mit e i n e m Blattpaar, wird aber durch den Achsel spross des + Blattes, der gegenüber der Blütenanlage gefördert ist, nach oben, der Lichtseite zu, gedrückt, und gleichzeitig etwas seitlich dem - Blatt genähert. Die Blüten bleiben längere Zeit auf dem Knospenstadium stehen und gelangen erst nach Anlage von weiteren + Sprossen des Sympodiums zur Entfaltung, oder vertrocknen als Knospen. Die Verzweigung des ganzen Spross-Systems beruht auf dem Auswachsen der Achsel sprosse der - Blätter.

Was die Gestaltung des Spross-Vegetationspunktes anlangt, die GENTNER (2) als Beweis für seine Auffassung heranzog, so muss zugestanden werden, dass ein Unterschied zwischen Blüten- und Sprossanlage nicht zu erkennen ist, wenn man die Stellungsverhältnisse nicht in Betracht zieht. Schnitte durch die Region des Spross-Vegetationspunktes meist 2 Vegetationspunkte, von denen sich durch Vergleich verschiedener alter Spross-Vegetationspunkte die der Oberseite zugekehrte oder noch die Mitte einnehmende Anlage als Blütenspross, die Anlage auf der Unterseite als + Spross erkennen lassen. Der + Spross wächst schnell heran und übertrifft an Grösse sehr bald den Blütenspross.

Von obiger Beschreibung abweichend ist der

Radiäre Verzweigung findet man bei den *Mesembrianthemum*-Arten fast nie. Häufig ist bei jungen aus Samen erzogenen Pflanzen die Anordnung der Seitensprosse am Hauptspross in einer Spirale. Es entspricht dieser Fall dem Caryophyllen-Typ nach GOEBEL (3). Die Richtung der Spirale, ob rechts oder links, ist ohne Belang,



M. linguiforme.

Fig. 4 (nach Photogr.)

in Erscheinung. Wurzeln entspringen nur der Spross-Unterseite (*Mes. crassifolium*, *edule*, *linguiforme* und *relaxatum*). Durch Förderung des Wachstums auf der Spross-Unterseite werden die Organe der Unterseite, wie Blätter und Seitensprosse, mehr dem Licht zu gerückt.

Gelegentlich findet auch eine Drehung der Internodien statt, wodurch normal dekussierte beblätterte Sprosse das Aussehen von scheinbar zweizeilig beblätterten erhalten. Sehr gut lässt sich dies an *Mes. crassifolium* zeigen. Die Blattpaare sind durch lange Internodien getrennt. Diese Internodien sind nun abwechselnd nach rechts und links gedreht, etwa um 15° von der Mittellinie. Die Drehung findet erst statt bei der Streckung der Internodien. - Zum teil beruht auch die zweizeilige Blattstellung der *Linguiformia* auf Drehung der hier allerdings sehr kurzen Internodien.

Bei der Sektion *Sphaeroidea* S.-D., die von N. E. BROWN (4) unter *Lithops* und *Conophytum* von *Mesembrianthemum* abgetrennt werden, bildet der Spross nach Entwicklung eines Blattpaars eine Blüte terminal aus. Nach dem Abblühen treten in den Achseln der beiden verwachsenen Blätter Seitensprosse auf, die denselben Vorgang wiederholen. Eine derartige Periode der Bildung eines Blattpaares und einer Blüte dauert ein Jahr. Durch verschiedene Einflüsse kann auch einer der beiden Seitensprosse verkümmern. Da die Sprossaxe selbst sehr kurz bleibt, bilden ältere Pflanzen meistens Polster.

II. GESTALTUNG DER BLÄTTER.

Ein einheitliches Merkmal für die Mesembrianthemum-Arten ist die Dekussation der sukkulenten Blätter. Nur eine Gruppe, die Sektion *Capitata* Haw., besitzt zerstreute Blattstellung, wobei die Grundblätter zu einer dichten Rosette gehäuft sind.

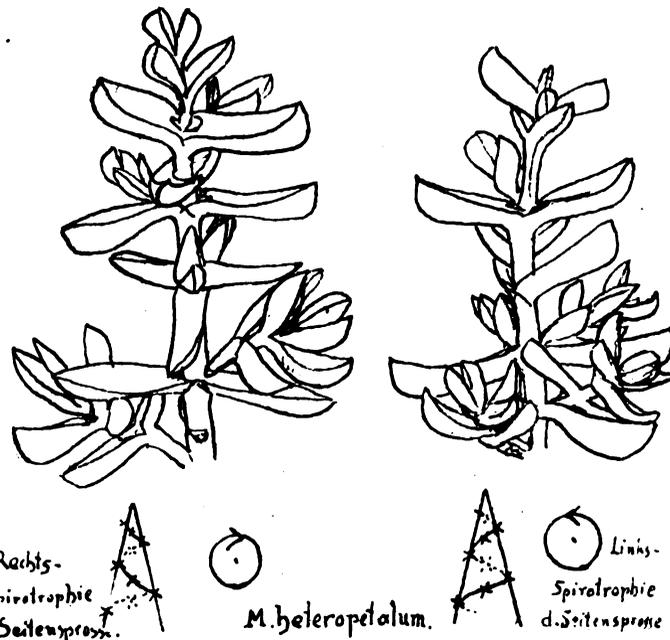


Fig. 5.

und kommen beide nebeneinander vor. So zeigt Fig. 5 Sämlinge von *Mesembrianthemum heteropetalum*, wobei der linke rechts u. d. rechte links spirotrop ist. Mit derartiger Genauigkeit ist die Spirotropie jedoch selten durchgeführt. Meist ist sie sehr lückenhaft und durch Ausseneinflüsse gestört. So ist die weit verbreitete Hypotropie vor allem, wie bei *Mes. linguiforme* gezeigt wurde, durch das Licht bedingt. Am deutlichsten tritt sie bei niederliegenden Sprossen

in Erscheinung. Wurzeln entspringen nur der Spross-Unterseite (*Mes. crassifolium*, *edule*, *linguiforme* und *relaxatum*). Durch Förderung des Wachstums auf der Spross-Unterseite werden die Organe der Unterseite, wie Blätter und Seitensprosse, mehr dem Licht zu gerückt.

Bei den rosettenförmigen *Mes. calcareum*, *Mes. Schwantesii* und *Mes. rhomboideum* lassen sich die gekreuzten Blattpaare noch gut erkennen. - Je nach der Ausbildung der Blätter lassen sich 2 verschiedene Beblätterungstypen unterscheiden:

1. Die Blätter sitzen nur mit ihrer Basis dem Spross auf; z.B. *M. maximum*;
2. Die Blätter umgeben den Spross mit ihrem scheidenartigen basalen Teil, z.B. *Perfoliata*.

Zunächst sei eine Erscheinung erwähnt, die besonders im ersten Typ ausgeprägt ist. Bei *Mes. maximum* fallen an der Blattbasis eigentümliche Polster auf, die sich durch Chlorophyllmangel schon in der Färbung vom übrigen Blatt unterscheiden. Wie eine Untersuchung der Blattausbreitung am Stammscheitel zeigt, kann diese Blattpolsterbildung zu den Entfaltungsgelenken gestellt werden. Ähnliches ist auch bei den Blättern von *Mes. linguiforme* und Verwandten vorhanden. Dass derartige Gelenke infolge ihres anatomischen Baues auch zugleich als Wasserspeicher mit benutzt werden, ist eigentlich selbstverständlich. In geringerem Masse findet man bei fast allen Arten mit abstehenden Blättern derartige Entfaltungsgelenke ± ausgebildet.

Zwischen dem ersten und zweiten Typ lassen sich alle Übergänge feststellen. Immer mehr wird die Berindung des Sprosses von den verwachsenen Blattbasen gebildet, bis endlich das Internodium vollständig von einer aus den Basalteilen zweier Blätter eines Blattpaars hervorgegangenen Scheide umhüllt wird. Diesen Blattscheiden sitzen dann die freien Blatteile auf. Ihre typischste Entwicklung findet sich in der Sektion *Perfoliata* Haw. Die Länge des freien Blatteiles im Verhältnis zum Scheidenteil betrügt z.B. bei *Mes. semidentatum* und *Mes. vulvata* 1 : 1, bei *Mes. perfoliata* 2 : 1 (1/2), und *Mes. uncinatum* 4 : 1 (1/4).

Im bisherigen war die Entstehung der Blattscheide nur bei strauchigen Formen besprochen. Die schon oben erwähnten *Subcaulia* gehören durchwegs dem 2. Beblätterungstyp an. Nur kommt hier die Blattscheidenbildung infolge der kurzen Internodien nicht so auffällig zur Geltung. Ohne besonders hervortretende Blattscheide sind die *Linguiformia* und *Rigentia* (*Mes. tigrinum* z.B.), während andere Sektionen den grössten Teil ihrer Blätter als Scheide entwickeln, wie die *Rostrata* (*Mes. rostratum*), die demnach an die *Perfoliata* der strauchigen Formen erinnern. Eine fast völlige Reduktion der freien Blatteile führt zu Gebilden, deren Blattpaare nur aus verwachsenen Blattbasen bestehen, wie wir es bei den *Sphaeroidea* verwirklicht haben.

Diese merkwürdigsten aller Mesembrianthemen besitzen an jedem Spross nur ein Blattpaar, wie ja oben schon erwähnt wurde. Die Blätter sind bis oben hin miteinander verwachsen und stellen einen Kegel dar, dessen Spitze im Boden steckt und nur die Grundfläche hervorragen lässt. Die ± kreisrunde Oberfläche wird durch einen Spalt in 2 gleiche Teile zerlegt, in die beiden Blätter des Sprosses. Die morphologische Blattoberseite tritt nicht hervor, sondern kleidet lediglich den Spalt innen aus. Das ganze übrige Assimilationsgewebe wird von der Blatt-Unterseite gebildet. Beim grössten Teil dieser Formen ist die dem Licht ausgesetzte Fläche durch Einlagerung von Calciumoxalat ausgezeichnet, was als Lichtschutz zu erklären sein dürfte. Die Verteilung der chlorophyllführenden Gewebe ist nicht einheitlich durchgeführt. Weit aus die Mehrzahl, nach N. E. BROWN (4) 57 Arten!, zeigen eine ± gleichmässige chlorophyllführende Schicht unter der inkrustierten Epidermis (z.B. *Mes. oboconellum*, *Mes.*

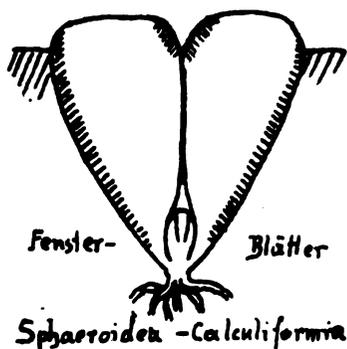


Fig. 5.

Wettsteinii). Weniger verbreitet ist die Art der Chlorophyllverteilung, die zu den von MARLOTH (5) als "windowed leaved" bezeichneten Pflanzen Veranlassung gab. Das Assimilationsgewebe ist auf die Kegelwände, wie auf einen schmalen Streifen um den Spalt herum beschränkt (in Fig. 5 schraffiert), während die Oberfläche selbst chlorophyllfrei ist. Da das Innere der Kegelblätter mit wasserhellen Speichergewebe angefüllt ist, so kann das Licht leicht im Innern zu den Assimilationsgeweben gelangen, zumal fast stets die Epidermis der Oberfläche durch Calciumoxalat-Einlagerung getrübt ist und wie Milchglas wirken muss. Abweichend gebaut ist *Mes. Friedrichae* Dinter aus Deutsch-Südwest-Afrika. Die et-

was gewölbte Oberseite des Körperchens ist kurz samthaarig. Trotzdem wird das Licht wie von einem Spiegel reflektiert. Durch die Reflexion wird ein Teil der auffallenden Lichtstrahlen abgelenkt und ein anderer Teil dringt in das Innere der "Korpuskeln", wie die verwachsenen Blattpaare auch genannt werden, wo er durch die konvex gekrümmte Oberfläche im Innern zerstreut wird. Eine andere Art mit Fensterblättern, die nicht zu den *Sphaeroidea* gehört, beschreibt Marloth (5) ausführlicher: es ist *Mes. rhopalophyllum*. Die Blätter stehen rosettig an einem kurzen unterirdischen Spross. Nur der etwas abgeflachte Endteil eines jeden Blattes erreicht die Oberfläche und ist als Fenster ausgebildet, während das Chlorophyll nur in den unterirdischen Blatteilen entwickelt ist.

Wie die Fensterbildung an den Blättern zustande gekommen ist, die, nebenbei erwähnt, auch bei andern Blattsukkulanten vorkommt, wie unter den *Liliaceae* (*Harworthia*) und *Compositae* (*Senectio*), lässt sich nur durch Vergleich feststellen. Dass sich die Arten mit Fensterblättern von solchen ohne diese ableiten, ist als sicher anzunehmen. Zeigen doch die jungen Pflänzchen, deren Spross nur die Kotylen trägt, nur eine Andeutung eines derartigen Fensters, das dann bei den ersten Primärblättern schon deutlicher hervortritt.

Man darf wohl diese Gruppe in bezug auf die Verteilung des Assimilationsgewebes als die höher spezialisierte der andern gegenüberstellen. Dieses Merkmal, wie weitere im Bau der Blüten, benützt N. E. BROWN (4) zur Trennung von 2 verschiedenen Gattungen: *Lithops*: mit Fensterblättern; Blüte nicht röhrig, Staubfäden kegelig zusammengeneigt, Griffel kurz oder fehlend; und *Conophytum*: Chlorophyll in den Blättern auf der ganzen Aussenseite verteilt; Blüte röhrig, Staubfäden ± ausgebreitet, Griffel ± lang. - G. SCHWANTES (6) ging nicht soweit und unterscheidet nur die Sektionen *Calculiformia* (= *Lithops* N. E. Brown), und *Obconella* (= *Conophytum* N. E. Brown). Ob in der Tat die Unterschiede ausreichend sind, die *Sphaeroidea* sowohl von *Mesembrianthemum* abzutrennen, als diese wieder unter sich aufzuteilen, dürfte dahingestellt bleiben.

Anisophyllie. - Wie bei der Besprechung des Sprossaufbaues von *Mes. linguiforme* hervorging, ist eine ungleiche Ausbildung der Blätter eines Blattpaars nicht selten. Bei den meisten Arten ist kein bedeutender Unterschied wahrnehmbar, und nur in der Grösse ausgedrückt. Ausgeprägter ist die Anisophyllie bei

den *Linguiformia*, wo das -Blatt einen muldenförmigen Eindruck im +Blatt verursacht. Diese Differenz entspricht ganz der Symmetrie des Sprosses, wobei das +Blatt auf der geförderten Seite entsteht und erst durch Drehung des Internodiums mehr lateralwärts gerückt wird.

Am schlagendsten ist die Ungleichheit der Blätter eines Paares in der Sektion *Gibbosa* Haw. (nach N. E. Brown (4) als neue Gattung *Gibbaeum* abgetrennt!). Die Blattpaare bilden länglich-eiförmige Gebilde, die seitwärts gespalten sind (vergl. Fig. 6). Am besten kann man sie wohl mit den *Sphaeroidea* vergleichen, mit denen auch der Aufbau der Sprosse,

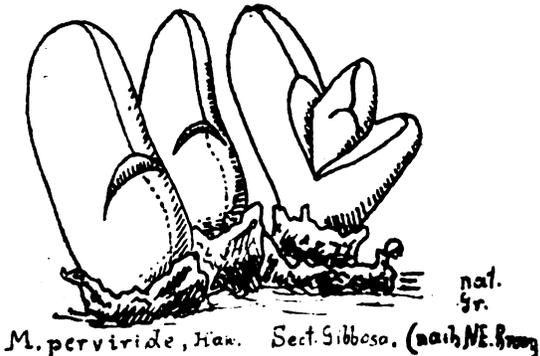
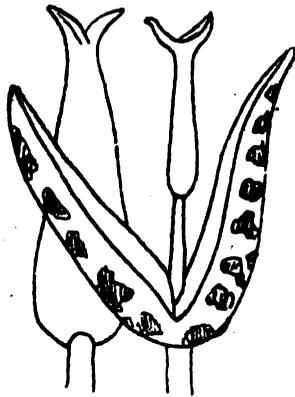


Fig. 6.

soweit nach Abbildungen zu urteilen ist, übereinstimmt. Die Blüte schliesst den Spross, der ein Blattpaar trägt, terminal ab. Aus den Achseln der beiden Blätter gehen Seitensprosse hervor, von denen allerdings einer, der in der Achsel des -Blattes, nur selten zur Ausbildung gelangt. Überdies ist die Blüte in Kultur nur selten zu erzielen. Die Anisophyllie tritt erst in einem späteren Stadium auf, wenn das junge Blattpaar aus dem Spalt des älteren hervorstößt. Die geförderte Seite des Spross-Systems ist auch hier die Unter- bzw. Aussenseite.

Blattdimorphismus. - Eine andere Erscheinung ist das Auftreten von zweierlei Blattpaaren innerhalb einer Vegetationsperiode. Dadurch zeichnet sich die Sektion *Montiliformia* Haw. allen andern gegenüber aus. Hierher gehören *Mes. montiliforme* und *Mes. pisiforme* (7, 8, 9, 10), und neuerdings noch beschriebenen *Mes. proximum* N. E. Brown und *Mes. nitratum* N. E. Brown (4). Während der un-

günstigen Jahreszeit besitzt der Spross nur die bis auf kleine Reste miteinander verwachsenen Dauerblätter, die wie "Perlen" am Zweige stehen. Beim Eintritt in die Vegetationsperiode wachsen innerhalb dieser Hülle die neuen Laubblätter heran und zerreißen schliesslich diese, sodass gelegentlich nur noch die Reste der Blatthülle auf der Unterseite der Laubblätter erkennbar sind. Fig. 7 zeigt links die Dauerblätter, rechts die neuen Laubblätter mit den Resten der Hülle bei *Mes. proximum*. Die Dauerblätter werden noch innerhalb der Vegetationszeit ausgebildet. Zu Beginn der Trockenzeit fallen schliesslich die Laubblätter ab oder vertrocknen, und mit den Dauerblättern ausgerüstet tritt die Pflanze in die Ruheperiode.



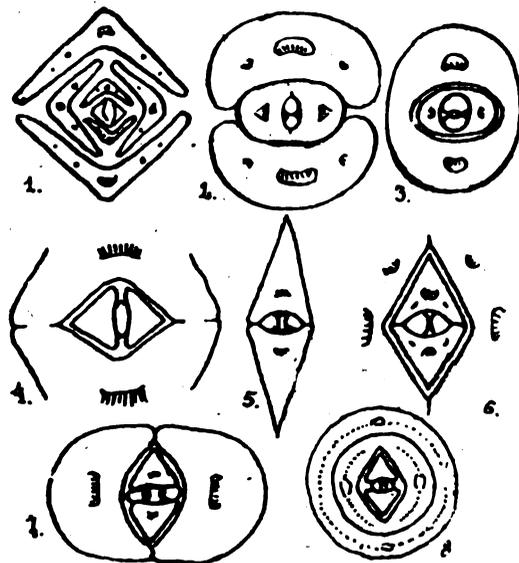
Moniliformia.

Mes. proximum N.E.Br.
(nach N.E. Brown)

Fig. 7.

Blattform. - Die Gestalt der Blätter ist bei den *Mesembrianthemum*-Arten eine sehr mannigfaltige. Man findet alle Übergänge von Blättern mit deutlicher Spreite und Stiel bis zu den extrem sukkulenten Formen der oben geschilderten Fensterblätter. Sehr verbreitet sind Blätter mit scharf 3-eckigem Querschnitt. Die Blatt-Entwicklung lehrt, dass von diesen 3 Flächen nur die oberste der morphologischen Blatt-Oberseite entspricht, während die beiden nach unten gekehrten der Unterseite gleichzusetzen sind. Anatomisch lässt sich in diesen Fällen kein Unterschied erkennen. Die Oberseite kann gegenüber den beiden Flanken stark zurücktreten und es können so Blätter entstehen, die ohne Drehung das erreichen, was verschiedene andere Pflanzen stark insolierter Standorte durch Drehung der Blattstiele bewirken, eine Vertikalstellung der Assimilationsfläche, wie z.B. bei *Mes. maximum*.

Zur Prüfung der Frage, inwieweit die Raumverhältnisse in der Knospe die Form der Blätter bedingen, wurden Vegetationspunkte der verschiedensten Formen miteinander verglichen (Fig. 8). Die Anlage der Blätter erfolgt in den untersuchten



1. *M. cordifolium* 5. *M. maximum*
2. *M. echinatum* 6. *M. edule*
3. *M. stelligenum* 7. *M. caulescens*
4. *M. Lehmannii* 8. *M. uncinatum*

Fig. 8.

Fällen stets als opponierte Höcker am Vegetationspunkt. Dieser selbst ist von den verwachsenen Blattbasen oder -Scheiden immer tief eingeschlossen. Die jungen Blattanlagen wachsen in den engen Raum über dem Vegetationspunkt hinein und füllen ihn bald vollständig aus wobei sie sich gegenseitig mit ihrer Oberfläche abflachen. Je nachdem nun der Innenraum, den die verwachsenen Blattbasen bilden, mehr rundlich-oval oder scharf 2-winkelig ist, nehmen die Blätter eine zylindrische bis halb stielrunde oder eine ± scharf 3-kantige Form an. Die Gestalt der Blätter ist schon sehr frühzeitig fixiert. Das Wachstum der aus den Blattscheiden der älteren Blätter hervortretenden Blattpaare beruht in dem Stadium ihres Sichtbarwerdens nur noch auf Streckung der Zellen, besonders in der Längsrichtung des Blattes. Die Grösse einer meristematischen Zelle beträgt etwa $1/12 - 1/15$ einer durchschnittlichen Dauerzelle im Blatt.

Beweise für die Annahme, dass die Raumverhältnisse in der Knospenlage für die Gestaltung der Blätter wenigstens zum Teil in Betracht kommen, sehe ich in den Fällen, wo durch Experiment

oder aus anderen Ursachen der Raum um den Sprossspitze verändert wurde. Deutlich trat eine Beeinflussung der Blattform ein bei *Mes. Lehmannii*. In Fig. 9 ist links ein normaler Seitenspross gezeichnet. Durch Entfernung der beiden ersten Blätter eines solchen Seitensprosses vor dem Auftreten des nächsten Blattpaars wurde der

der Vegetationspunkt etwas freigelegt. Meistens vetrocknete der Vegetationspunkt. Nur in einem Falle gelang eine Weiterentwicklung, wobei ein Blattpaar entstand, wie Fig. 9 rechts darstellt: Die Blätter sind an der Basis verwachsen und fast genau halbkugelig. Die sonst stets vorhandene Rückenante fehlt vollständig. Die später erscheinenden Blattpaare sind wieder von normaler Gestalt.

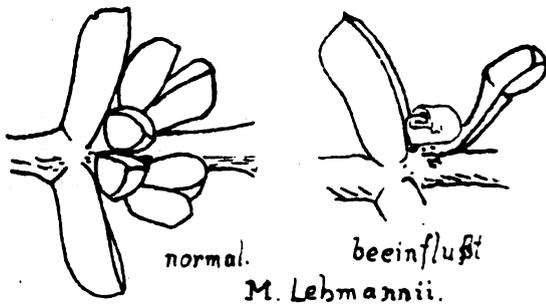


Fig. 9.

Andere Beispiele bieten einjährige Sämlingspflanzen von *Mes. linguiforme*. Trikotyle waren nicht selten anzutreffen, auch bei anderen Arten, wie *Mes. Bolusii* und *Mes. Tritinum*. Die 3-Zahl der Blattquirle ging aber meist nach dem ersten oder zweiten Primärblattwirtel auf die Zweizahl zurück. Nur in einem Falle waren alle bisher erschienenen Blattquirle dreizählig. Der Querschnitt eines derartigen Primärblattes ist infolge der gegenseitigen Abflachung ein Viereck, wobei 2 Seiten der Ober- und 2 der Unterseite angehören. Fig. 10 zeigt das Auftreten eines 3-gliedrigen Blattquirls an einer sonst 2-zähligen Pflanze. In-

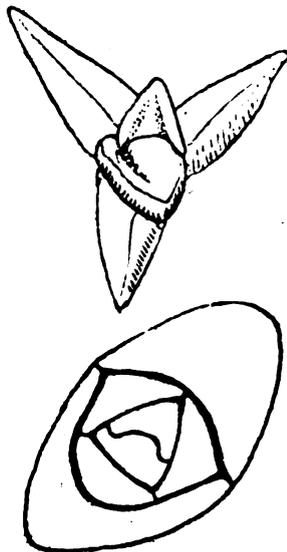
M. Linguiforme
3-zähliger Blattwirtel.

Fig. 10.

M. linguiforme:
Übergang von der 3-Zahl
zur 2-Zahl

Fig. 11.

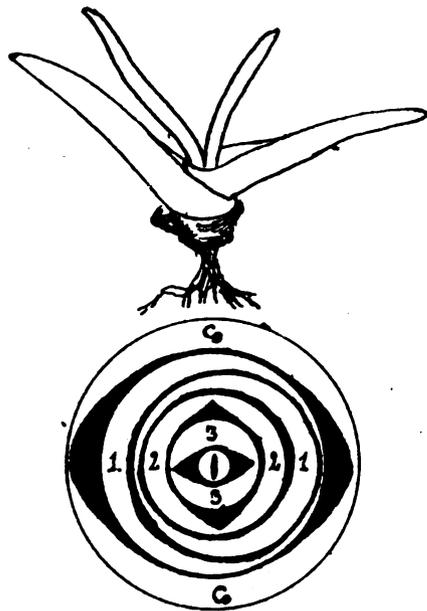
folge der Raumverhältnisse in der Knospenlage sind von den 3 Blättern nur 2 am Rücken gekielt, während das dritte abgerundet ist. Das darauf folgende Blattpaar scheint ein Übergangsgebilde zwischen der 2- und 3-Zahl darzustellen insofern als eine im Querschnitt S-förmige Oberfläche den Blättern eigen ist. Das eine von beiden weist den Raumverhältnissen in der Knospe entsprechend 2 Rückenante auf. - Eine andere 3-zählige Pflanze mit einer Übergangsbildung stellt Fig. 11 dar. Das erste Blattpaar besteht noch aus 2 ganz ungleichen Blättern, von denen eines in 2 Spitzen ausläuft. Die allererste Anlage dürfte auch für dieses Paar in 3-Zahl aufgetreten sein, nur sind nachträglich 2 Anlagenhöcker miteinander verwachsen und bilden dieses auffallende Blatt.

Eine echte Verwachsung von Primärblättern eines Paares konnte auch

sonst festgestellt werden. Es handelt sich aber in allen beobachteten Fällen nur um das erste Primärblattpaar, dem dann in normaler Weise die übrigen Blattpaare folgten. Auch eine Trennung von Blättern eines Blattpaars durch ein kurzes Internodium kann vorkommen. So stellt Fig. 12 ein Bild einer Sämlingspflanze aus der Sektion *Linguiformia* dar, bei der das erste Primärblattpaar getrennt wurde. Da durch den in seiner Symmetrie scheinbar sehr stark beeinflussten Vegetationspunkt auch das nächste Blattpaar in derselben Ebene entstand, so erhielt die Pflanze das Aussehen einer distich beblätterten. Das dritte Blattpaar war aber wieder in der Ebene der Kotyledonen aufgetreten, also gekreuzt zum ersten und zweiten.

Zur Prüfung der Frage, ob die Blattform durch irgendwelche Aussenbedingungen veränderbar sei, wurden Experimente in verschiedenster Richtung angestellt. Bei Dunkelkultur zeigten die verschiedenen Formen von Pflanzen im Wesentlichen das gleiche: Die Internodien wurden bedeutend gestreckt, der Spross sehr brüchig. Die

Blätter waren schmaler als die am Licht gewachsenen und in der Form vereinfacht, wie Fig. 13 von *Mes. deltoides* darstellt. Bei den *Linguiformia* wurde die Drehung der Internodien abgeschwächt, wodurch eine stärker gekreuzte Beblätterung zustan-



M. difforme [Sect. *Linguiformia*]

Fig. 12.

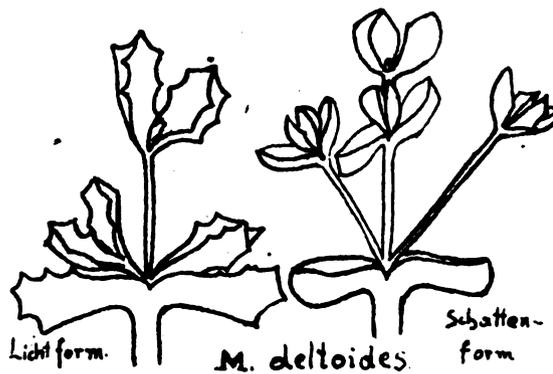
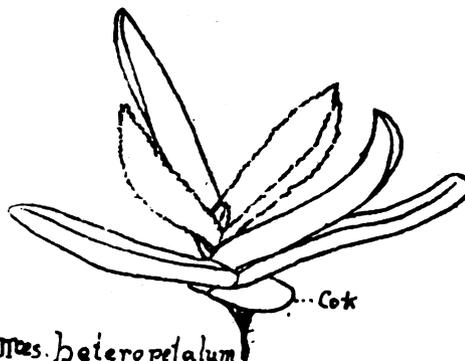
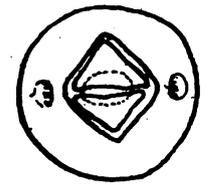


Fig. 13.



Jugendform.

Fig. 15.



M. linguiforme.
Jugend- u. Folgeform.

Fig. 14.

de kommt, als es bei Lichtsprossen der Fall ist. - *Mes. pseudotruncatellum* lieferte bei Verdunkelung ähnliche Ergebnisse wie die anderen Arten, nur fand hier eine Streckung der verwachsenen Blätter statt. Eine Beeinflussung der jungen Blattanlagen

ist in Dunkelkultur infolge der Lebensweise der Pflanzen, jährlich nur ein Blattpaar zu bilden, nicht zu erwarten. Dieselbe Streckung des "Blattkörperchens" trat auch ein, wenn nur die mit dem Fenster verschene Oberseite verdunkelt, d.h. mit einem lichtdichten Klütchen bedeckt wurde.

Jugendformen. - Wie bei den *Linguiformia* schon weiter oben betont wurde, ist in den Entwicklungsgang der *Mesembrianthemum*-Arten zwischen dem Keimling und der blühreifen Pflanze ein Zwischenstadium eingeschaltet, die Jugendform (3). Bei *Mes. linguiforme* folgen auf die Kotyledonen gewöhnlich 3 Primärblattpaare, und nach diesen die schief gekreuzten Folgeblätter (Fig. 14). - Ähnlich verhalten sich die *Sphaeroidea*: Nach 2 - 3 Primärblattpaaren ist die blühfähige Folgeform erreicht, die bei *Mes. pseudotruncatellum* z.B. auch äusserlich von der Jugendform abweicht, indem der Spalt, der die beiden Blätter trennt, in jugendlichem Zustand etwa 1/2 des Durchmessers auf der Oberseite einnimmt, während im Alter die Trennung durch diesen Spalt auf der ganzen Oberseite durchgeführt ist. - Fig. 15 zeigt einen Sämling von *Mes. heteropetalum*, dessen Primärblätter noch ohne den charakteristischen Knorpelsaum an den Blatträndern und Kiellinie sind.

Regenerationsvermögen der Blätter. - Meist ist bei den Sukkulenteu das Regenerationsvermögen sehr stark entwickelt. Bekanntlich findet auch die Vermehrung der *Mesembrianthema* in Kultur zum grossen Teil vegetativ durch Sprossstecklinge statt. In Analogie mit andern Blattsukkulenteu war auch ein Regenerationsvermögen der Blätter zu erwarten. Wie die angestellten Versuche zeigten, wurden aus dem Kallus der Wundfläche nur Wurzeln regeneriert, niemals aber auch Sprosse. Ein Wachstum der Blattstecklinge war nicht zu beobachten. Nach einigen Monaten scheint die Lebensfähigkeit derselben durch Anhäufung von Stoffwechselpro-

dukten beendet zu sein.

III. BLÜTEN-ENTWICKLUNG.

Die Blütenentwicklung der *Mesembrianthema* wurde zuerst von PAYER (11) untersucht und seine Ergebnisse von HAGEN (12) bestätigt.

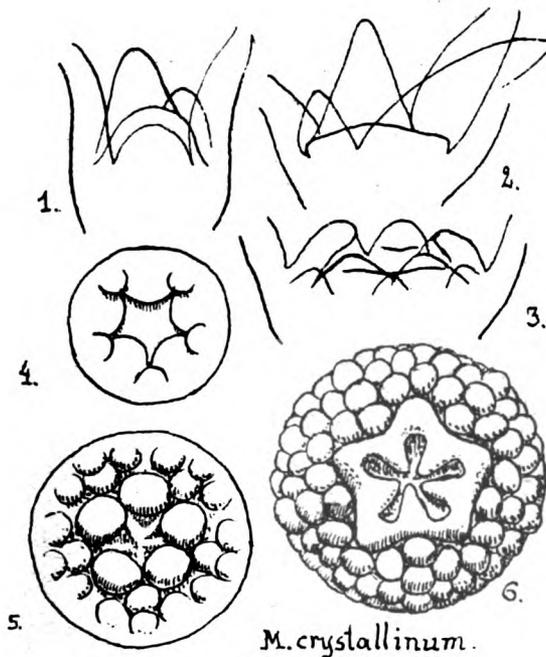
I n f l o r e s z e n z . - Die Blüten sind meist zu einer Infloreszenz vereinigt, die ein Dichasium-ähnliches Pleiochasium, gelegentlich aber auch ein reines Dichasium (z.B. *Mes. rhomboideum*) sein kann. Bei vielen Arten, deren Blüten als einzeln beschrieben werden, lässt sich eine dichasiale Infloreszenz noch deutlich nachweisen, wenn die angelegten Blüten auch nicht alle entfaltet werden. Die Blüten der Seitenachsen des Dichasiums, die als Achselsprosse der Hochblätter entstehen, gelangen nur selten zur Entwicklung und vertrocknen meistens.

H o c h b l ä t t e r . - Am Blütenstiel ist gewöhnlich ein Hochblattpaar vorhanden. In ihrer Form weichen sie nicht stark ab von den Laubblättern. Die *Sphaeroidea* besitzen ebenfalls 2 häutige Hochblätter, während bei *Mes. linguiforme* (wie überhaupt in der ganzen Sektion *Linguiformia*) diese zu fehlen scheinen. Man könnte höchstens das einzige Laubblattpaar an jedem Spross als Hochblätter deuten.

B l ü t e n h ü l l e . - Wenn hier die Bezeichnung "Kelch" umgangen wird, so soll damit nur zum Ausdruck kommen, dass die Blütenhülle nur aus einem Organkreis besteht, während die petaloiden Gebilde dem Staubblattkreis angehören. - In allen Fällen geht die Blütenhülle aus 2 Blattquirlen hervor. Die Blätter des ersten, meist 2-zähligen Blattwirtels sind \pm stark laubblattähnlich, während die in Drei- bis Vierzahl vorhandenen Blätter des 2. Wirtels entsprechend ihrer Hüllfunktion \pm kapuzenförmig ausgebildet werden.

S t a u b b l a t t k r e i s . - Nach der Abflachung des anfangs hoch gewölbten Blütenvegetationspunktes treten als nächste Differenzierung um die Mitte herum Höcker auf, die mit den Hüllblättern opponieren. Gleich nachher folgen weitere Anlagenhöcker in Alternanz mit den zuerst entstandenen nach aussen hin. Es sind die ersten Staubblattanlagen. PAYER (11) nahm für die Staubblatt-Entwicklung bei den

Dédoublement an. Nach ihm entsteht zuerst ein Primordium, aus dem nacheinander in zentrifugaler Reihenfolge alle Staubblätter einschliesslich der petaloiden Staminodien durch Aufteilung hervorsprossen. Eine Nachuntersuchung zeigte, dass "Primordien" fehlen. Lediglich schwache Anschwellungen des Blütenbodens an den Stellen, an denen Staubblätter gebildet werden, konnten gelegentlich beobachtet werden, sind aber auf die günstigen Ernährungsbedingungen durch Zustrom der Baustoffe für die Anlage der Staubblätter zurückzuführen. Nach HIRMER (13) wäre die Blütenentwicklung der *Mesembrianthemum*-Arten dem Cistaceen-Typ einzureihen. Die Reihenfolge der Anlage für die



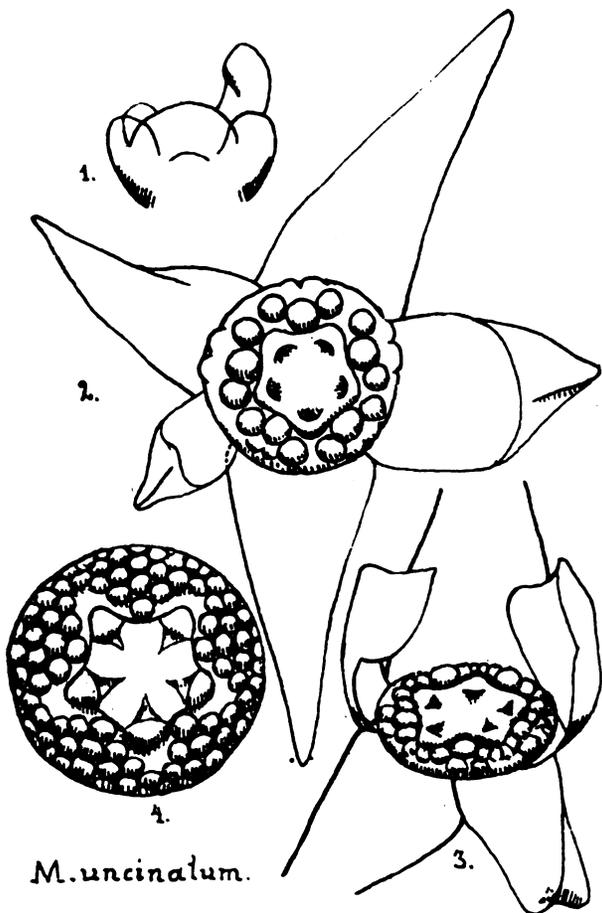
M. crystallinum.

Fig. 16.

Staubblätter hat PAYER schon richtig als basipetal beobachtet. Zunächst ist die Staubblattbildung auf die mit den Hüll- und Fruchtblättern alternierenden Sektoren beschränkt und greift erst später auf die dazwischen liegenden Teile des Blütenbodens über, sodass die Randzone einheitlich zur Staubblatt-Bildung übergeht. - Wie aus der Entwicklungsgeschichte hervorgeht, sind die blumenblattartigen Blütenorgane umgewandelte Staubblätter, die bei einigen Arten (z.B. *Mes. Haworthii*, *Mes. heteropetalum*) noch mit Zwischenformen verbunden sind. - Eine röhrierte Verwachsung des unteren Teils des äussersten Staminodialkreises bildet die "Kronröhre" der *Sphaeroidea*-Gruppe: *Obconella*, SCHWANTES.

F r u c h t b l a t t e n t w i c k e l u n g . - Das Auftreten der ersten An-

lagen der Fruchtblätter erfolgt schon vor der Differenzierung der Staubblatt-Anlagen am Blüten-Vegetationspunkt. Sobald der Blütenboden abgeflacht ist, treten rund um die Mitte kleine Höcker auf, je nach der Art 4 - 20 (z.B. 4 bei *Mes. cordifolium*, 5 bei der Mehrzahl, 6 bei *Mes. pseudotruncatellum*, 6 - 10 bei *Mes. Aquilaterale*, 12 bei *Mes. Bolusii*, *Mes. edule*, 10 - 12 bei *Mes. linguiforme*, 15



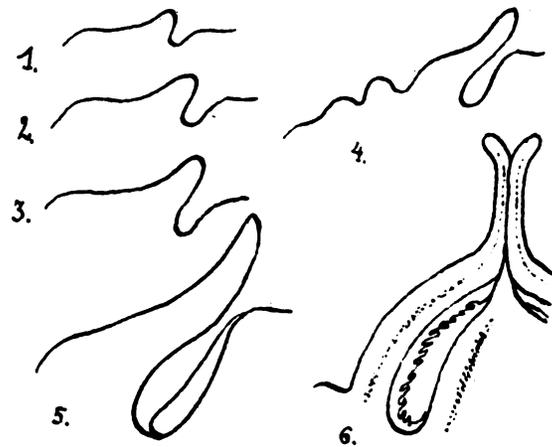
M. uncinatum.

Fig. 17.

Mes. pomeridianum). Bei 4 - 6 Fruchtblättern opponieren diese mit den Hüllblättern, während bei mehrgliedrigen Gynoeceen keine Regelmässigkeit zu erkennen ist.

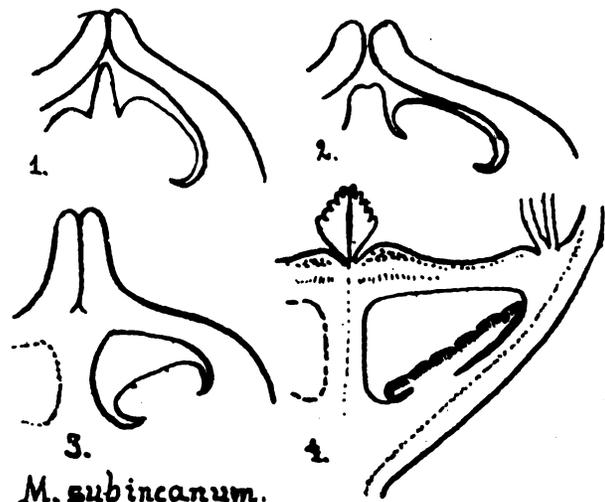
Beim weiteren Wachstum des Blütenbodens sind die Stellen an der Innenseite der Fruchtblatthöcker gehemmt, sodass dort Grübchen entstehen, die sich beim fortschreitenden Wachstum der übrigen Gewebe immer mehr vertiefen (Fig. 18). Die Fruchtblatthöcker umgeben als halbmondförmiger Wall die Grübchen und überdecken diese schliesslich, bis die Fruchtblätter über der Blütenmitte zusammentreffen. Dort bildet jedes ein lanzettliches bis-fandelförmiges Gebild als Narbe aus. Zur Bildung eines Griffels kommt es nur bei einigen *Spaeroides*. Die Seitenränder der Fruchtblätter verwachsen gegenseitig.

P l a z e n t a . - Noch ehe die völlige Überwachsung der Fruchtfächer vollzogen ist, bildet sich an deren adaxialer Wand aus der Verwachsung der Fruchtblätter die Plazenta. Diese zentralwinkelständige Lage bleibt dauernd erhalten bei *Mes. cordifolium*, *Mes. crystallinum* (Fig. 18), wandert aber in den meisten Fällen zur abaxialen Wand hin, wie Fig. 19 zeigen soll. Durch Einschalten einer Wachstumszone im zentralen Teil des Fruchtknotens und durch bedeutende Breitenzunahme der Blüte wird die Plazenta aus der ursprünglich zentralwinkelständigen Lage heraus ge-



M. crystallinum.

Fig. 18.



M. subincanum.

Fig. 19.

drängt und schliesslich parietal. Die Entwicklung der Samenanlage beginnt am axilen Teil der Plazenta und schreitet kontinuierlich bis zum abaxialen Teil fort. Zwischen den abgehenden Funiculi werden auf der Plazenta dicht zusammenstehende, verlängerte Nährzellen für die Pollenschläuche gebildet.

IV. SAMEN-ENTWICKLUNG.

Die Entwicklung der Samenanlagen bis zum befruchtungsfähigen Stadium hat D' HUBERT (14) ziemlich eingehend geschildert. Nachuntersuchungen ergaben im Wesentlichen dieselben Resultate. Frühzeitig tritt eine Gliederung in Nucellus und Integument auf, das zunächst als Ringwall den Nucellus umgibt. Es ist das innere Integument, dem bald vom Funiculus her ein zweiter Wall folgt, das äussere Integument. Der Nucellus wird vom innern Integument vollkommen eingeschlossen, das auch allein die Mikropyle bildet. Das äussere Integument bleibt hinter dem innern zurück. Mit Ausnahme des Randwulstes des innern sind beide Integumente 2-schichtig.

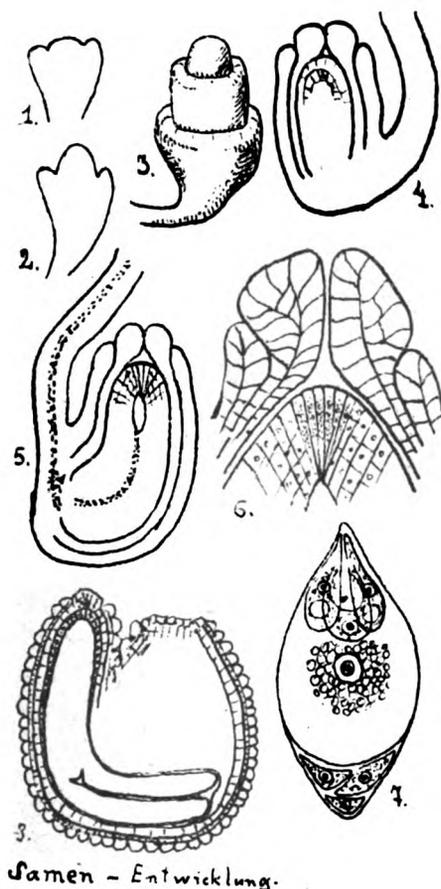
Die Embryosack-Mutterzelle ist bereits erkennbar durch ihre Grösse, noch ehe die Integumente den Nucellus-Scheitel erreicht haben. Sie geht aus einer axilen, hypodermalen Zelle hervor. Sobald das innere Integument seine endgiltige Form erreicht hat, beginnen die normal verlaufenden Teilungen. Aus der oberen Tetrade entstehen die 2 Synergiden, die Eizelle und ein Polkern, aus der untern ein Polkern und 3 Antipoden.

Die befruchtungsfähige Samenanlage ist folgendermassen gebaut: An einem ± langen Funiculus sitzt eine kypylotrope Samenanlage mit 2-schichtigen Integumenten, von denen das innere die Mikropyle bildet. Der Embryosack liegt im Innern des Nucellus (Fig. 20, 5 und 7). An dem der Mikropyle zugekehrten Ende liegen die beiden Synergiden und die Eizelle, die um die Kerne herum noch einige Stärkekörner aufweisen; in der Mitte des Embryosacks inmitten von zahlreichen Stärkekörnern der aus den beiden Polkernen verschmolzene sekundäre Embryosackkern, und am hinteren Ende endlich die 3 Antipoden.

Eine für *Mesembrianthemum* charakteristische Erscheinung ist die Ausbildung der Nucellarkappe (Fig. 20, 6). Die über dem Embryosack liegenden Epidermiszellen des Nucellus erfahren eine beträchtliche Streckung. Ihre Aufgabe ist es, den von der Mikropyle herkommenden Pollenschlauch zum Embryosack zu leiten. - Die Ausbildung dieser Nucellarkappe findet bei allen *Mesembrianthemum*-Arten statt, ist aber nicht in allen Fällen gleich stark entwickelt.

Nach der Befruchtung beginnen die Antipoden sich aufzulösen. Der sekundäre Embryosackkern schickt sich zu Teilungen an. Die neuen Teilkerne umgeben sich mit Stärkekörnern und wandern an die Wand des Embryosacks. Die Synergiden gehen zugrunde, die Eizelle beginnt mit der Embryobildung. Es entsteht auf einer ziemlich grossen, mit einer Vakuole erfüllten Basalzelle ein 5 - 6-zelliger, meist einschichtiger Suspensor, der einen kugeligen Embryo trägt. Der Embryosack vergrössert sich gewaltig und rückt durch Auflösung der in der Axe des Nucellus befindlichen Zellen immer weiter in das Innere vor. Die Endospermkerne bilden längs der Embryosackwand die Endospermzellen, die sich mit Stärke füllen. Später umgibt das Endosperm den ganzen Embryo.

Im reifen Samen liegen die Verhältnisse etwas anders. Der Embryo ist gekrümmt, und zwar fällt die Kotyledonarebene zusammen mit der Medianebene des Samens (nothorhiz). Nur um die Wurzelregion ist noch eine einschichtige Zelllage von stärke-



Samen - Entwicklung.

Fig. 20. *M. linguiforme*.

freien Endosperm vorhanden, während das übrige Endosperm bereits aufgebraucht worden ist. Diese Endospermhaube dient weiterhin zur Verdauung des Perisperms für den Embryo. Dieser selbst ist gut entwickelt und besitzt 2 gleich grosse Kotyledonen. Primärblätter sind am Vegetationspunkt noch nicht angelegt. Embryo und Endosperm liegen im übrig gebliebenen Nucellusgewebe, im stärkereichen Perisperm, eingebettet, das allerdings an der Konvexseite des Embryos zwischen diesem und der Samenschale meist ausgekeilt wird. - Die Samenschale geht aus beiden Integumenten hervor. Von den 2 Schichten des innern Integuments geht bei der Samenreife die äussere zugrunde. Die beiden Schichten des äusseren Integuments differenzieren sich derart, dass die äusserste zur Trägerin der Skulptur wird, während die innere aus tafelförmigen, flach gedrückten Zellen bestehend unter der \pm verdickten äusseren erhalten bleibt.

Die Keimung des Samens erfolgt verschieden schnell, meist jedoch schon in wenigen Tagen. Nach einer leichten Quellung durch Wasseraufnahme durch das Hilum wird in der Mikropylenregion die Samenschale gesprengt. Aus diesem Spalt schiebt sich die Endospermhaube hervor, getrieben von der in ihr verborgenen Wurzelspitze, die schliesslich die Endospermhaube durchbricht (Fig. 21). - Das Perisperm wird bei der Keimung vollständig aufgebraucht. Die Anlage der ersten Primärblätter erfolgt erst nach völliger Entfaltung der Kotyledonen.

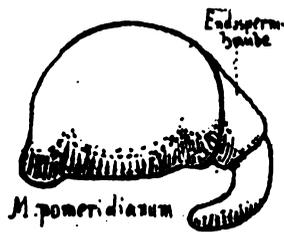


Fig. 21.

Die Tatsachen im Bau des Samens wie die Keimung erinnern sehr an die von GIBBS (15) untersuchten Verhältnisse der Alsinoideae.

V. AUSBILDUNG DER FRÜCHTE.

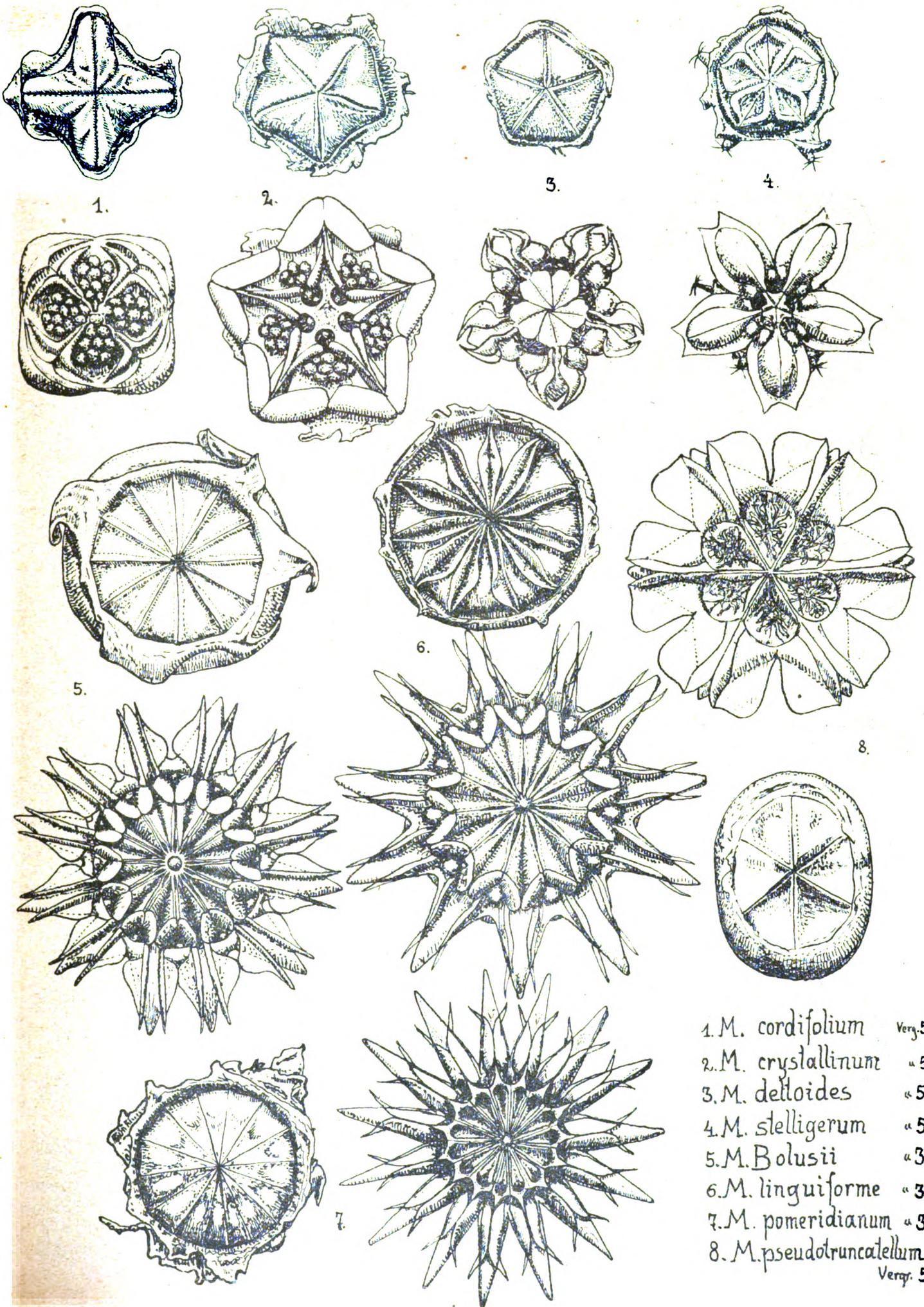
Der Bau der Früchte bei *Mesembrianthemum* ist trotz ihrer lange bekannten "hygroskopischen Bewegungen" noch niemals eingehender untersucht worden. STEINBRINCK (16) war wohl der erste, der den anatomischen Bau der hygroskopischen Gewebe beschrieb.

Mit Ausnahme der Sektion *Acinaciformia* sind die Früchte alle Kapsel Früchte, deren "Deckel" mittels Quell-Leisten bei Befeuchtung sich ausbreiten und so das Innere der Kapsel freilegen.

"D e c k e l" (Exocarp). - Bei der Fruchtreife trocknet das ganze Gewebe des Fruchtknotens aus. Die Stellen, an denen die Leitbündel der Fruchtblätter verliefen, bleiben als erhabene Rippen bestehen. Durch Gewebespannung infolge Wasserverlustes beim Austrocknen tritt eine Längsspaltung ein, wodurch die einzelnen Deckelklappen entstehen, immer in der Zahl der Fruchtblätter. Eine jede Klappe besteht aus den zwei Hälften benachbarter Fruchtblätter. Das trockene, tote Gewebe an der Aussenseite des Deckels wirkt wie das Gewebe an der ganzen Kapsel-Aussenseite stark wasser-aufsaugend. Die Bewegung des Deckels ist aber eine passive, die bedingt wird von den

Q u e l l - L e i s t e n . - Wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, sind es stark in die Länge gezogene Epidermiszellen der Scheidewände. Sie entstehen zu beiden Seiten der Scheidewände in den Aussenwinkeln. Beim Austrocknen der lokuliciden Kapsel werden auch die Quelleisten von den Septen losgetrennt und sind nur noch mit der ganzen Aussenseite festgewachsen. Jeder Deckelklappe kommen 2 dieser Leisten zu. Ihre Form ist sehr mannigfaltig, wie die Tafel auf Seite 19 zeigen soll, die jeweils die verschiedenen Früchte geschlossen (trocken) und geöffnet (befeuchtet) wiedergibt.

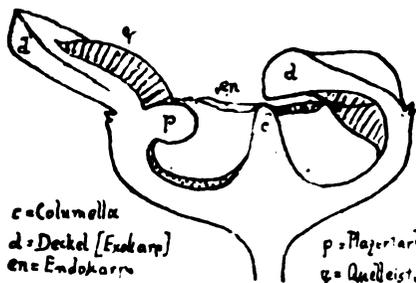
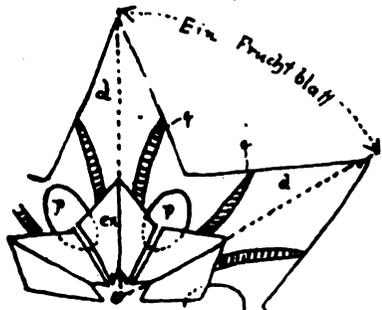
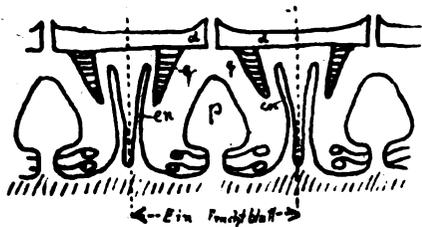
Die mechanische Wirkung beruht auf der Quellfähigkeit der Zellmembranen. Die Zellen selbst besitzen eine stark verdickte Membran, die aus 2 unterschiedlichen Schichten besteht, wie schon STEINBRINCK (16) feststellte. Das Zell-Lumen ist nur noch als Spalt auf dem Querschnitt zu erkennen. Die äussere Schicht ist etwas verholzt und braun gefärbt, die innere, stark entwickelte Schicht besteht aus farbloser Zellulose. Ihr allein kommt die Quellfähigkeit zu. Die Quellung bedingt eine Volumzunahme der Einzelzelle wie des ganzen Zellverbandes in vertikaler Richtung.



1. *M. cordifolium* Verg. 5x
 2. *M. crystallinum* " 5x
 3. *M. deltoides* " 5x
 4. *M. stelligerum* " 5x
 5. *M. Bolusii* " 3x
 6. *M. linguiforme* " 3x
 7. *M. pomeridianum* " 3x
 8. *M. pseudotruncatellum*
 Verg. 5x

Untereinander sind die Zellen der Quell-Leisten durch Tüpfel verbunden.

An den nach innen gerichteten Enden der Quell-Leisten werden häutige "Flügel" ausgebildet, die, wie man aus der Entwicklungsgeschichte der Frucht entnehmen kann, durch Spaltung des von EICHLER als "falsche Scheidewand" bezeichneten Gewebes zustande kommt. Diese "Scheidewand" entsteht durch einen Einwuchs von der Fruchtblatt-Mitte aus und bildet im Fruchtfach nur eine unvollkommene Trennungswand. Die Quell-Leisten, die ebenfalls schon vor der Entfaltung der Blüte differenziert sind, sind mit diesen Teilen fest verwachsen und reißen beim Austrocknen der Frucht die "falsche" Scheidewand der Länge nach durch.



c = Columella
d = Deckel [Endocarp]
en = Endocarp

p = Plazentarhöcker
q = Quellleiste

M. linguiforme: Kapsel; schematisch

Fig. 22.

Endocarp. - Wenn sich eine befeuchtete Kapsel, z.B. von *Mes. linguiforme*, geöffnet hat, so liegen die Samen nicht frei zutage, sondern sie werden von einer pergamentartigen Membran verdeckt. Dieses "Endocarp" geht hervor aus den Teilen der echten Scheidewände, die mit den Fruchtblättern verwachsen waren. Die Ausbildung ist bei den verschiedenen Früchten verschieden, wie auf der Tafel Seite 19 zu ersehen ist. Bei 1 und 2 sind keinerlei Andeutungen eines Endocarps zu erkennen, während besonders bei den vielfächerigen Kapseln ein solches regelmässig entwickelt ist. Gegen den Kapselrand hin lassen die Membranen einen Raum frei, der bei einigen Früchten mit wohl ausgebildetem Endocarp von dem

Plazentarhöcker, einem Auswuchs der Plazenta, verengt wird. Es ist dies der "bohnenförmige Verschlusskörper" STEINBRINCKs (16). Am besten ist er wohl bei den *Linguiformia* entwickelt, wo er durch seine helle, fast weisse Farbe besonders hervortritt. Der fertile Teil der Plazenta beginnt unter diesem Höcker. Das Innere wird von weitlumigen, unverdickten Parenchymzellen erfüllt, und nur die Epidermis besteht aus verdickten, kleineren Zellen.

Columella. - Bei manchen Blüten und Früchten bleibt ein Teil des Fruchtknotengewebes als massige "Columella" erhalten, wie gerade bei *Mes. linguiforme*, geht aber bei den anderen Arten sehr stark zurück, bis zum völligen Verschwinden. Die vielfächerigen Fruchtknoten besitzen stets eine wohl entwickelte Columella, im Gegensatz zu den 4 - 6-teiligen Kapseln, denen eine solche fehlt.

Ausstreuung der Samen. - Über die Art der Samen-Ausstreuung bei den hygroskopischen *Mesembrianthemum*-Kapseln sind schon verschiedene Ansichten laut geworden. Die Angabe DE CANDOLLEs (17), die auch von GOEBEL (8) angeführt wird, dass die Kapseln von ihren Stielen abgebrochen und vom Wind fortgerollt werden, trifft nicht zu. Wohl können ganze Pflanzen mit den Kapseln gelegentlich vom Wind fortgerissen werden. BERGER (7) versucht die Endocarp-Membranen für die Ausschleuderung der Samen durch Hinausquetschen verantwortlich zu machen. Seine Theorie fand jedoch wenig Anklang, sodass N. E. BROWN (4) das Problem als ungelöst betrachtet, aber seinerseits ein Auswaschen der Samen durch Regen als wahrscheinlich annimmt.

Letztere Anschauung stimmt auch mit meinen Beobachtungen voll überein. Durch die erste Befeuchtung der Frucht beginnen die Quell-Leisten sich auszudehnen und den Deckel tellerförmig auszubreiten. Bald ist das ganze Kapsel-Innere mit Wasser angefüllt, und durch die auffallenden Regentropfen werden die Samen von den Funiculi losgerissen. Infolge der Strömung des Wassers im Kapsel-Inneren werden einige Samenkörner jeweils auf die Oberfläche der geöffneten Frucht, auf das Endocarp,

geschwemmt, Dort spritzen die Samen mit den auffallenden Wassertropfen ab und können so ein beträchtliches Stück (über 1 m) Weges zurücklegen. Nach Beendigung des Regens findet ein Verschluss der Kapsel statt. Der ganze Ausstreuungs-Vorgang kann sich öfters hintereinander abspielen, bis alle Samen ausgestreut sind.

Einfacher ist die Verbreitung der Samen bei den Endocarp-losen Früchten. Hier werden die Samenkörner von der Plazenta weg mit den Regentropfen herumgespritzt. Aber auch hier ist für eine länger anhaltende Samen-Ausstreuung gesorgt: während die Kapseln mit Endocarp mehr schalenförmig, also breiter als hoch, sind, ist die Form d. endokarplosen Früchte mehr hoch als breit, wodurch niemals zuviele Samen auf einmal blossgelegt werden.

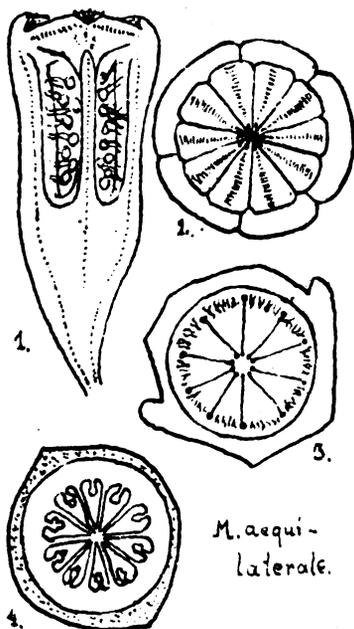


Fig. 23.

Acinaciformia. - Von der gewöhnlichen Kapsel Frucht weicht die Sektion *Acinaciformia* stark ab. Der Fruchtknoten ist etwa dreimal so hoch als breit und bleibt zur Reifezeit fleichig. Die Samen stehen parietal, in (6) - 10 - 15 Fächern. Ein Öffnungsmechanismus ist nicht entwickelt. Quell-Leisten fehlen. - Von den Hottentotten werden die Früchte von *Mes. edule*, das auch im Mittelmeergebiet weit verbreitet ist, gegessen.

VI. ÖFFNEN UND SCHLIESSEN DER BLÜTEN.

Wie schon ihr Name sagt, sind die *Mesembrianthemum*-Arten grösstenteils Mittagsblüher, d.h. sie öffnen ihre Blüten dann, wenn die Sonne den höchsten Stand erreicht hat. Je nach dem Öffnen ihrer Blüten lassen sich unterscheiden: Vormittags-, Mittags-, Nachmittags-, Abend- und Nachtblüher. Andererseits gibt es auch Arten, mit bis zum Abblühen ständig geöffneten Blüten.

Zum Eintritt dieser periodischen Bewegungen ist Licht und Wärme unbedingt erforderlich: Nur wenn beide Bedingungen in genügendem Masse vorhanden sind, findet die Reaktion statt.

Die Ursache des periodischen Öffnens und Schliessens der Blüten beruht in der ungleichen Verteilung der Wachstumsvorgänge in den Staminodien. Dass die Blüten, wenn sie schon entfaltet sind, noch an Durchmesser zunehmen, hat N. E. BROWN (4) bereits angeführt. Eine Zunahme um die Hälfte des Durchmessers ist nicht selten zu beobachten, z.B. *Mes. curvifolium* am 1. Tage 39 mm ϕ , am 8. Tage 52 mm ϕ . - Bei Belichtung findet bei den Tagblühern ein Wachstum des basalen Teils der Innenseite der Staminodien statt, während die Aussenseite erst bei Licht-Abnahme stärker wächst.

Für die Aufnahme des Lichtreizes scheint kein Teil der Pflanze besonders empfindlich zu sein. Teilweise Beschattung einer Pflanze führte keinerlei Reaktion herbei, gleichgiltig, ob die Blüte oder nur vegetative Teile beschattet waren.

Eine kurze Beleuchtung bewirkt noch keine Öffnung, wohl aber mehrere Lichtperioden, die allerdings nicht zu lange von Schattenperioden getrennt sind. Die Wirkung des Lichts summiert sich und kann eine Öffnung der Blüte herbeiführen.

Als Blütenfarbe ist gelb die verbreitetste. Alle gelben Blüten zeichnen sich aus durch periodische Wachstumsvorgänge. Sie können Tag- oder Abendblüher sein. Die ständig geöffneten Blüten sind gelblich-weiss oder violett-rosa und klein (*Mes. deltoides*, *Mes. heteropetalum* u.a.); niemals sind sie aber gelb.

Die Blütenbildung wird bei den *Mesembrianthemum*-Arten besonders durch die 3 Faktoren: Licht, Wärme und Feuchtigkeit beeinflusst. Licht hemmt das vegetative Wachstum und fördert die Blütenbildung. Daher besitzen Pflanzen stark besonnener Standorte ein viel gedrungenes Aussehen als Schattenformen. Von geringerer Bedeutung als das Licht ist die Temperatur, die unter ein Minimum nicht hinabsinken darf. - Die Feuchtigkeit wirkt der Blütenbildung gerade entgegen. Im Verein mit Licht und Wärme fördert sie das vegetative Wachstum stark, während Blüten unterdrückt werden. Trockenheit hingegen begünstigt die Blütenbildung.

VII. REIZBARE STAUBBLÄTTER.

Reizbare Staubblätter sind bei *Mesembrianthemum* selten. Am ausgesprochensten treten sie auf bei *Mes. Pyropaeum*, das HANSGIRG (18) anführt. Nach GOEBEL (19) soll auch *Mes. dolabriforme* eine schwächere Reizbarkeit besitzen. Folgende Angaben beziehen sich nur auf *Mes. pyropaeum* (= *Mes. tricolor Willd.*). - Fig. 24.

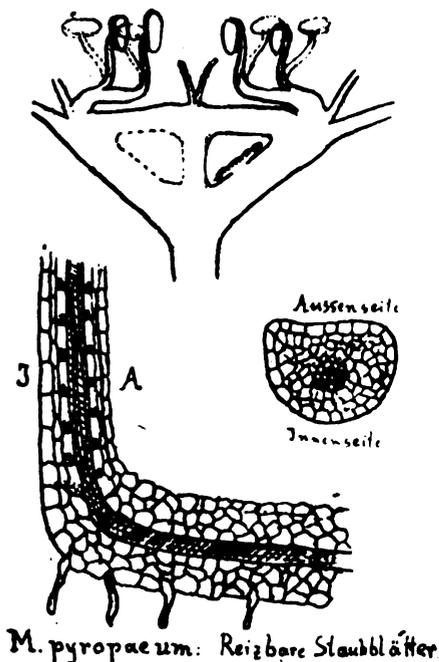


Fig. 24.

Die vertikal stehenden Staubfäden führen nach Erschütterung oder Berührung eine Auswärts-Bewegung des oberen Teils aus. Die Krümmung ist auf den untersten Teil des Filaments beschränkt, der auf der Aussenseite abgeflacht ist. Ein Gelenk ist nicht vorhanden.

Wie GOEBEL (19) für die *Cistaceae*, besonders *Helianthemum appenninum*, nachwies, findet eine Auswärtskrümmung der Staubblätter auch ohne Reiz statt in älteren Blüten. Dasselbe trifft für *Mes. pyropaeum* zu. Die Bewegung der Staubblätter ist also ein reiner Wachstumsvorgang, besonders der Innenseite, wodurch die Auswärts-Krümmung zustande kommt.

Durch die Bewegung gelangen die verhältnismässig grossen Antheren in eine \perp horizontale Lage, was für die Bestäubung der blütenbesuchenden Insekten günstig sein dürfte. Die Blüten sind selbststeril.

Es sei noch gestattet, hier die postflorale Krümmung des Blütenstiels bei Fruchtausatz zu erwähnen. Die Blüten stehen auf fast vertikalen, geraden Stielen dem Licht zugekehrt. Nach dem Abblühen findet an zwei Stellen des Blütenstiels ein Wachstum statt: ein epinastisches an der Basis, ein hyponastisches kurz unter der Kapsel. Der Fruchtsiel erhält so eine S-förmige Krümmung. Die Kapseln liegen am Boden auf.

TETRAGONIA EXPANSA.

Zum Vergleich mit *Mesembrianthemum* wurde noch die zur selben Gruppe der *Aizoaceae*, zu den *Ficoideae*-*Mesembrianthemaceae* gestellte *Tetragonia expansa* untersucht.

Blütenentwicklung. - Der Bau der *Tetragonia*-Blüte ist weit einfacher als der von *Mesembrianthemum*. Nach Anlage der meist 4-zähligen Blütenhülle, die noch deutlich die Entstehung aus 2 dekussierten Blattpaaren erkennen lässt, und dessen ältestes Blattpaar in der Ebene des Sprosses steht, findet in der Mitte des Blütenbodens die erste Andeutung der Fruchtblätter statt. Die adaxiale Seite ist die geförderte. Gelegentlich tritt eine Spaltung einer Hüllblattanlage auf, wodurch die Blütenhülle 5-zählig wird. Eine Einschaltung eines Staubblatt-Sektors an dieser Stelle findet nicht statt.

Die Entwicklung des Staubblattkreises geht in analoger Weise wie bei *Mesembrianthemum* vor sich. PAYER (11) nimmt auch für *Tetragonia expansa* ein "Dédoublement" an. Die "Primordien" sind hier etwas mehr ausgeprägt als bei den *Mesembrianthemum*-Arten, aber ebenfalls nur auf eine Anschwellung des Blütenbodens infolge reichlicher Zufuhr von Baustoffen zurückzuführen. Die Staubblätter, in allen untersuchten Pflanzen in 3-Zahl an jedem der 4 Sektoren vorhanden, entstehen nacheinander und unabhängig von einander.

Der Fruchtknoten ist unterständig. Die Fruchtblätter treten kurz vor den Staubblättern auf. Ihre Zahl ist schwankend. An ein und demselben Spross können 4- bis 8-zählige Fruchtknoten auftreten. Die ersten Blüten einer Pflanze besitzen immer weniger Fruchtblätter (4 - 6) als die später angelegten, deren Fruchtblattzahl selten unter 6 herabsteigt. Die Zahl der Fruchtblätter hängt von der Ernährung der betreffenden Blüte ab. Schwache Seitensprosse besitzen Blüten mit weniger teiligen Fruchtknoten als kräftig ernährte Hauptsprosse.

Die Bildung der Fruchtfächer geht in der bei *Mesembrianthemum* geschilderten Weise vor sich. Die Scheidewände zwischen den Fächern sind stark entwickelt und verholzen nach dem Abblühen (in Fig. 25, 10 ist der verholzte Teil der Frucht schraffiert). Griffel werden nicht ausgebildet. Jedes Fruchtblatt endigt in eine papillösen Narbe.

Die Plazenta geht aus einem Teil des zentralen Gewebes des Fruchtknoten hervor und bleibt zentralwinkelständig. In jedem Fruchtfach wird nur eine karpylotrope Samenanlage ausgebildet. (Fig. 25, 6 - 7.)

S a m e n e n t w i c k l u n g . - Gegenüber *Mesembrianthemum* bietet der Bau der Samenanlagen nichts neues. Der Funiculus ist kurz und an seinem basalen Teil von einem Haarkranz umgeben, der dem Pollenschlauch als Leitgewebe zur Mikropyle dient. Der Nucellus ist von 2 doppelschichtigen Integumenten umgeben, von denen nur das innere die Mikropyle bildet. Die Zellen des Nucellus-Scheitels sind ebenfalls verlängert. Der Embryosack enthält Stärke (Fig. 25, 9).

Aus der befruchteten Eizelle geht ein gekrümmter Embryo hervor, der bei der Samenreife nur um die Wurzelspitze eine einschichtige Endospermhaube besitzt, die ihn auf Kosten des Perisperms ernährt hat. Die Samenschale wird von beiden Integumenten gebildet. Die Frucht ist eine Steinfrucht, in der die Samen eingeschlossen bleiben bis sie keimen. Die Wurzelspitzen gelangen durch die nicht verholzten Teile am apikalen Ende der Frucht, wohin sie infolge ihrer Lage im Samen gerichtet sind, ins Freie. (Fig. 25, 10 - 11.)

Die Hochblätter sind bei *Tetragonia expansa* mit dem Fruchtknoten verwachsen und gewöhnlich als Stacheln ausgebildet.

Nicht selten ist aber auch noch eine Spreite zu erkennen, die im Bau, von der geringeren Grösse und einfacheren Gestalt abgesehen, derjenigen der normalen Laubblätter gleicht. - Fig. 25, 10. zeigt eine Frucht, aus deren einem Hochblatt als Achselpross eine weitere Blüte hervorging.

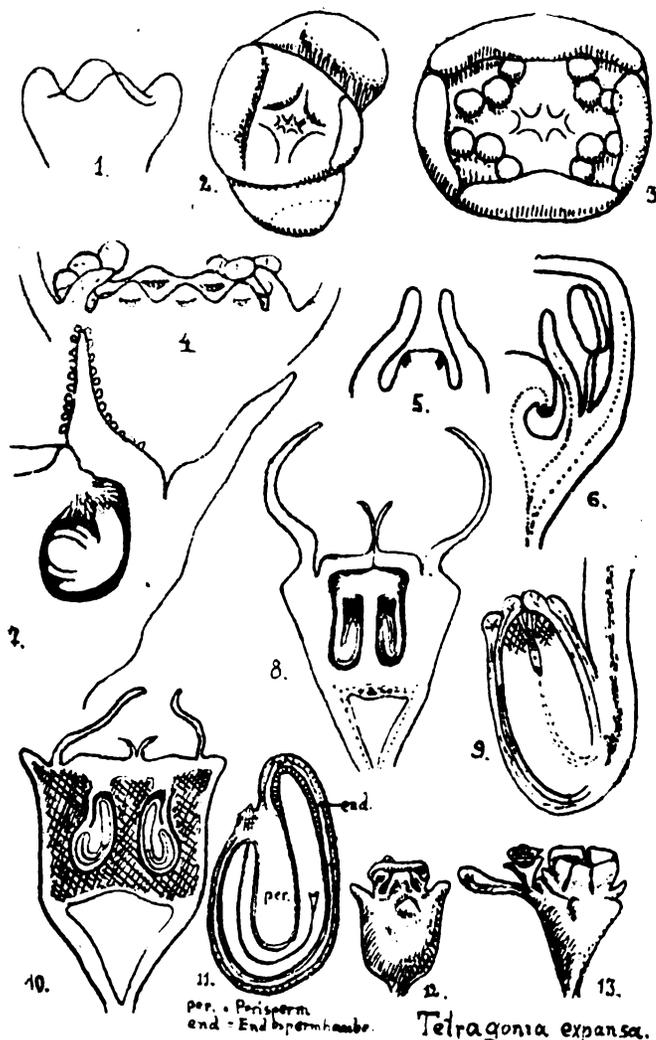


Fig. 25.

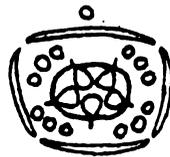
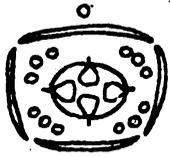
VERWANDTSCHAFTLICHE BEZIEHUNGEN.

Die Stellung der *Alzooaceae* unter den Centrospermen ist als sicher zu betrachten. Die meisten Anklänge bestehen zu den *Phytolaccaceae*, von denen die *Alzooaceae* nur künstlich zu trennen sind. Vergleicht man den Bau des Samens in verschiedenen Familien dieser Ordnung, so ergibt sich etwa folgendes:

A. *Caryophyllaceae*. - Die Entwicklung des Samens, besonders bei der Unterfamilie *Alsinoideae* von der Samenanlage bis zum reifen Stadium, stimmt mit der von *Mesembrianthemum* ganz überein, nur fehlt die Haustorienbildung der Suspensor-Basalzelle, wie sie für *Stellaria media* z.B. angegeben wird. Auch fehlt eine oben beschriebene Wurzelkappe. Der Embryosack enthält vor der Befruchtung keinerlei Stärke.

B. *Phytolaccaceae*. - Mit dieser Familie besitzt *Tetragonia expansa* grosse Ähnlichkeit. Die äussere Form des Samens ist mehr länglich-eiförmig, gegenüber den

rundlichen Samen von *Mesembrianthemum* und den *Alsinoideae*. Die Übereinstimmung von *Tetragonia expansa* mit den *Phytolaccaceae* macht sich besonders in folgenden Punkten geltend: Spiralige Blattstellung ($3/8$), Schliessfrucht, Einzahl der Samenanlagen in jedem Carpell. Abweichend sind bei *Tetragonia* nur der unterständige Fruchtknoten und die hängende Lage der Samenanlagen.



Tetragonia expansa.
Nomencl. d. Fruchtknospe.

C. *Nyctaginaceae*. - Sie stellen durch die Ausbildung von nur einer Samenanlage und einem Karpell eine scharf begrenzte Familie dar. Der anatomische Bau des Samens stimmt im wesentlichen mit dem der *Phytolaccaceae* überein.

D. *Portulacaceae*. - Die Samenentwicklung erinnert sehr an die bei *Mesembrianthemum*. *Portulaca* besitzt auch Stärke im noch nicht befruchteten Embryosack.

E. *Cactaceae*. - Die Reduktion der Nährgewebe ist unter den Centrospermen bei den Kakteen am weitesten fortgeschritten. Bei den meisten Gattungen fehlt im reifen Samen Perisperm wie Endosperm vollständig. Nur bei *Opuntia* u. ä. ist ein kleiner Rest des Perisperms noch erhalten geblieben, während Endosperm auch hier fehlt. - Die Samenanlagen gleichen denen von *Mesembrianthemum* bis auf die Ausbildung der Nuzellarkappe.

ZUSAMMENFASSUNG.

I. Der Vergleich der verschiedenen Sprossformen hat ergeben, dass in allen Fällen der Hauptspross mit einer Infloreszenz abschliesst, die häufig nur einblütig und durch Sympodiumbildung scheinbar seiteständig sein kann, wie bei *Mes. linguiforme*.

Hypotrophie der Sprosse ist weit verbreitet und wird durch das Licht bedingt.

II. Die Gestalt der Blätter ist äusserst mannigfaltig. - Die "Fensterblätter" stellen einen an starke Insolation angepassten Assimilationsapparat dar.

Die Anisophyllie ist meist wie die Hypotrophie der Sprosse von denselben Faktoren abhängig, aber besonders vom Licht.

Bei einigen Arten kommt Blatt-Dimorphismus vor.

Die Blattform ist zum grossen Teil abhängig von den Raumverhältnissen in der Knospe. Ein Grund hierfür liegt im frühzeitigen Abschluss der Zellteilungen in d. Blattzellen. Ihre endgiltige Form erreichen die Blätter durch Streckung der Zellen. Jugendformen besitzen einfacher gestaltete Blätter als die Folgeformen.

Die Regenerationsfähigkeit der Blätter erstreckt sich nur auf die Bildung von Wurzeln.

III. Die Blütenentwicklung erfolgt nach dem Cistaceen-Typ: Nach Anlage der Hüllblätter entstehen Frucht- und Staubblätter in zentrifugaler (basipetaler) Reihenfolge.

Ein Dédoublement der Staubblätter findet nicht statt.

Die marginale Plazenta ist zentralwinkelständig, grundständig oder parietal. Ihre Anlage findet immer zentralwinkelständig statt.

IV. Die Samenanlage ist kampylotrop. Nur das innere Integumen bildet die Mikropyle. Der Nucellus besitzt an Scheitel eine differenzierte Nucellarkappe. Die Verschmelzung der Polkerne findet (im Gegensatz zu den *Cactaceae*!) vor der Befruchtung statt. Der Embryosack enthält vor der Befruchtung Stärke.

Im reifen Samen liegt ein gekrümmter Embryo, dessen Wurzelende von einer einschichtigen Endospermhaube umgeben ist. Nährgewebe stellt das Perisperm dar. Die Samenschale ist 3-schichtig: zwei Schichten des äusseren und eine Schicht des inneren Integuments.

V Die Früchte sind überwiegend Kapseln, die sich bei Befeuchtung öffnen und beim Austrocknen schliessen. Die Bewegung erfolgt durch Quell-Leisten, die aus Epidermiszellen der echten Scheidwände hervorgehen. Die Deckelkappen setzen sich aus den Hälften zweier benachbarter Fruchtblätter zusammen. Die Trennung der Gewebe erfolgt durch Spannungen, die infolge des Austrocknens auftreten.

Die Verbreitung der Samen bewirkt der Regen, der die einzelnen Samenkörner

auswächst oder umherspritzt.

Eine abweichende Fruchtform besitzt die Sektion *Actinactiformia*, mit fleichigen, sich nichtöffnenden Früchten.

VI. Die Periodizität des Öffnens und Schliessens der Blüte ist ein Wachstumsvorgang, der in der ungleichen Verteilung des Wachstums auf Aussen- und Innenseite der Staminodien beruht.

Faktoren, die das vegetative Wachstum begünstigen, wirken auf die Blütenbildung meist hemmend. Zur Blütenbildung unbedingt notwendig ist das Licht.

VII. Reizbare Staubblätter sind selten. Die Bewegung geschieht durch Turgorverringern auf der abgeflachten Aussenseite des basalen Teils am Filament. In älteren Blüten findet der gleiche Vorgang als Wachstumserscheinung auch ohne Berührungsreiz statt.

VIII. *Tetragonia expansa*. - Die Blütenentwicklung ist im wesentlichen die gleiche wie bei *Mesembrianthemum*. Ein *Dédoublement* der Staubblätter trifft auch hier nicht zu.

Die Samenentwicklung weicht nicht von der bei *Mesembrianthemum* ab. Die Frucht ist eine Nuss mit mehreren Samen, je einem in jedem Fach.

IX. Centrospermen-Übersicht. - Hinsichtlich des Samenbaues finden sich bei den herangezogenen Familien grosse Übereinstimmungen. Der Embryo ist gekrümmt (nothorhiz). Endosperm ist während der Samenentwicklung vorhanden, wird aber zu einer einschichtigen Endospermhaube um das Wurzelende des Embryo reduziert und kann endlich bei den *Cactaceae* vollständig verschwinden. Als Nährgewebe ist Perisperm vorhanden, das voll von Stärke ist. Nur bei den *Cactaceae* wiederum fehlt im reifen Samen auch dieses und ist nur noch bei *Opuntia* als kleiner Rest erkennbar. Die Mikropyle wird in allen Untersuchten Familien nur vom innern Integument gebildet. Die Samenschale geht aus dem äusseren und dem inneren Integument hervor.

Vorliegende Arbeit stellt einen Auszug aus einer im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität München gemachten grösseren Arbeit dar. Diese ist mit den Original-Zeichnungen bei genannten Institut einzusehen.

LITERATUR-VERWEISE.

- (1) VAN TIEGHEM, Ramification verticillée d'étres vivants, in Ann. Sc. nat. Bot. 8. ser. II. - (2) GENTNER, Untersuchungen über Anisophyllie und Blatt-Asymmetrie, Flora IC. - (3) GOEBEL, Organographie 2. ed. I. - (4) N. E. BROWN, *Mesembrianthemum* and some new genera separated from it, in Gardener's Chronicle LXX (1921) - LXXI (1922), - (5) MARLOTH, Flora of South Afrika I. - (6) SCHWANTES, *Mesembrianthema sphaeroidea*, in Monatsschr. Kakteenkunde XXX. - (7) BERGER, *Mesembrianthemen* und *Portulacaceen*. Stuttgart 1908. - (8) GOEBEL, Pflanzenbiologische Schilderungen I. - (9) HAWORTH, Synopsis plantarum succulentarum, Deutsche Ausgabe, Nürnberg 1819. - (10) SALM-DYCK, Monographia generum Aloes et *Mesembrianthemum*. Düsseldorf 1836 - 49. - (11) PAYER, Organogénie comparative de la fleur, und Organogénie de la classe des Cactoidées et celle der Berberinées, in Ann. Sc. nat. 13. ser. XVIII, 1852. - (12) HAGEN, Untersuchungen über die Entwicklung und Anatomie der *Mesembrianthemen*. Diss. Bonn 1873. - (13) HIRNER, Beiträge zur Morphologie der polyandrischen Blüten, Flora CX, 1918. - (14) HUBERT, Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses, Ann. Sc. nat. Bot. 8. ser. II, 1896. - (15) GIBBS, Notes on the development and structure of the seed in the Alsinoideae, Ann. of Bot. XXI, 1907. - (16) STEINBRINCK, Über einigen Fruchtgehäuse etc. in Ber. D. bot. Gesellsch. I, 1883. - (17) A. P. De CANDOLLE, Pflanzenphysiologie, Deutsch v. ROEPPER II. - (18) HANSGIRG, Physiologische und Phycophytologische Untersuchungen. Prag 1893. - (19) GOEBEL, Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen etc. Jena 1920.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Huber J. A.

Artikel/Article: [Zur Morphologie von Mesembrianthemum 7-25](#)