

Beiträge zur vergleichenden Anatomie blattsukkulenter Pflanzen.

Von WILHELM METZLER (Frankfurt a.M.).

I. EINLEITUNG.

Die Sukkulente, auch Saftpflanzen oder Fettpflanzen genannt, zeigen in morphologischer Hinsicht eine starke Abweichung von dem normalen Angiospermen-Typus, indem ihre vegetativen Organe einen fleischig-saftigen Charakter annehmen. Besitzen Stammorgane und Sprossachsen diese Eigenschaften, so reden wir von Stamm-Sukkulente. Erstreckt sich aber die Sukkulenz nur auf die Blattorgane, so sprechen wir von Blattsukkulente.

Die Blattsukkulente zeichnen sich durch besonders dicke, plumpe, sehr saftreiche, fleischige Blätter aus, die meist kurz oder ungestielt sind und daher vielfach zur Rosettenbildung neigen (*Aloe*, *Agave*, epiphytische Orchideen, *Sempervivum*, einige *Mesembrianthemum*-Arten). In der Regel sind es ausdauernde Pflanzen.

Aber nicht alle Blätter, die ein mehr oder weniger starkes Wassergewebe ausbilden, können wir sukulent nennen.

Deshalb sind auch nicht alle Pflanzenfamilien, deren Blätter in Anpassung an Klima und Standort besonders auf der Blatt-Oberseite eine wasserspeichernde Epidermis und zur Verstärkung derselben ebenfalls ein wasserspeicherndes Hypoderm ausgebildet haben, hierher zu rechnen, wie z.B. die riesigen, mehr lederartigen Blätter der Scitamineen, die weitflächigen, leicht welkenden der Begoniaceen und Gesneraceen, die mehr oder weniger eingerollten der Ericaceen und die ziemlich stark lederartigen der Rhodoraceen.

Eine scharfe Abtrennung der sukulenten von den nicht sukulenten Blättern ist ebenso unmöglich, wie eine scharfe Grenze zwischen Stamm- und Blattsukkulente, da alle möglichen Übergänge vorhanden sind.

Es können aber auch viele Pflanzen in Wurzeln, Zwiebeln und Knollen Wasser speichern, wie *Sedum maximum* mit seinen fleischigen Wurzeln oder die verschiedenen *Erodium*-Arten der ägyptisch-arabischen Wüste, die nach VOLKEN'S (91) in ihren Wurzelknollen riesige Wasserbehälter besitzen.

In biologischer Hinsicht besteht zwischen diesen verschiedenen wasserspeichernden Organen der Pflanzen kein wesentlicher Unterschied.

Die Stamm-Saftpflanzen sind vorwiegend in den Wüsten und Steppen der neuen Welt (*Cactaceae*) zu finden; ihre Haupt-Verbreitungsgebiete in der Alten Welt sind das Kapland mit den *Stapelia*-, *Asclepias*- und *Kleinia*-Arten, das Sudan- und Madagascar-Gebiet mit den stammsukkulente Euphorbien. Es sind unter den Stammsukkulente auch Epiphyten (*Rhipsalis*-Arten) und Halophyten vertreten.

Blattsukkulente Pflanzen finden sich besonders unter den Wüstenpflanzen, bei den Felsenpflanzen, Epiphyten, Halophyten, den Pflanzen der Solfataren-Region und den Mangrove-Gewächsen.

Die Sukkulenz ist in der Hauptsache durch erschwerte Wasserzufuhr und starke Transpiration hervorgerufen.

Den "Xerophyten-Sukkulente" der tropischen Wüsten und Halbwüsten steht infolge der physikalischen Trockenheit ihres Standortes nur ein sehr geringer Wasservorrat zur Verfügung; dazu bewohnen sie ein Gelände, in welchem durch starke Insolation und sehr grosse Trockenheit der Luft eine übermässige Transpiration ihrer vegetativen Organe statt haben würde, wenn nicht durch diese beiden Faktoren veranlasst, die Ausbildung eines sukulenten Gewebes ihnen die Existenz in solch' wasserarmen Gebieten ermöglichte.

Die Pflanzengenossenschaft der "Epiphyten-Sukkulente" in den Urwäldern der

Tropen hat ebenfalls unter unzureichender Wasserzufuhr zu leiden. Das Regenwasser fliesst von den Baumstämmen und Zweigen sehr schnell ab. Die starke Sonnenbestrahlung lässt in der kurzen regenlosen Zeit das Substrat ihres Standortes sehr schnell vollständig austrocknen. Dazu kommt noch, dass das Wurzelsystem der meisten Epiphyten sehr schwach entwickelt ist. Um der Gefahr des Welkens zu entgehen, war die Ausbildung eines Wassergewebes auch bei ihnen unbedingt notwendig.

Die Pflanzengemeinschaft der Mangrovegewächse wurzelt in einem salzhaltigen Substrat. Die Wasseraufnahme aus diesem für die Pflanze physiologisch trockenen Boden geht nur langsam vor sich. Zu diesem Wassermangel tritt in den Tropen in den Mittagsstunden noch eine sehr starke Transpiration. Die Blätter der Mangrovegewächse entwickeln daher ein Wassergewebe und Speichertracheiden, die ein Welken durch Abgabe von Wasser an das Assimilationsgewebe verhindern (SCHIMPER 84).

Die Sukkulenz der Halophyten steht in engem Zusammenhang mit dem chemischen Wesen ihrer Standorte und wird selbst nicht mehr von den eifrigsten Gegnern der "chemischen Standortstheorien" geleugnet (DIELS 19). "Die Sukkulenz ist vielen Strandpflanzen ebenso von Nutzen wie den an trockenen Standorten wachsenden Pflanzen" (GÜBEL 34). Unter denselben äusseren Bedingungen wie die Halophyten entwickeln auch die Pflanzen der Solfataren- und Fumarolen-Region sukkulente Blätter (HOLTERMANN 41).

Es seien nun einige experimentelle Beweise angeführt, welche die Abhängigkeit des Blattbaues sukkulenter Pflanzen von Klima und Standort zeigen; "denn das Blatt ist das Hauptorgan, welches bei der Anpassung an Klima und Standort am meisten in Mitleidenschaft gezogen wird" (Heriot 39).

Aus den Kulturversuchen, die LESAGE (57), AUBERT (4) und SCHIMPER (84) mit Halophyten vornahmen, geht mit aller Deutlichkeit hervor, dass der salzhaltige Boden die Haupt-Ursache zur Sukkulenz der Halophyten bildet. Alle von den drei Autoren im salzlosen Substrat kultivierten Pflanzen zeigten eine Zunahme der transpirierenden Oberfläche und eine starke Abnahme der Sukkulenz der Blätter.

Umgekehrt zeigen aber die Versuche von VESQUE (90), NOBEE (71) und PETHYBRIDGE (73), dass durch hohe Temperaturen und Begiessen der Versuchspflanzen mit NaCl-Lösungen künstlich Sukkulenz hervorgerufen werden kann.

SCHIMPER (84) kultivierte in Buitenzorg *Sonneratia acida* im feuchten schlammigen Boden ohne Zusatz von Salz. Die Kuticula wurde ganz dünn, während sie bei den Blättern am natürlichen Standort recht dick war. Die Spaltöffnungen lagen in gleicher Höhe mit den Epidermiszellen, sonst waren sie eingesenkt, die Schleimzellen fehlten vollständig, während sie sonst reichlich vorhanden waren, das Wassergewebe war tatsächlich schwächer entwickelt (siehe Abb. 1 und 4 bei SCHIMPER 84).

HOLTERMANN (41) hat, angeregt durch diese Versuche, bei der Kultur anderer Mangrove-Gewächse (im ganzen bei 11 verschiedenen Spezies) die Angaben SCHIMPERs vollständig bestätigt gefunden. Ferner zeigen seine Kulturversuche mit *Cyanotis zeylanica* so recht deutlich, wie gerade die Ausbildung des Wassergewebes durch Klima und Standort bedingt ist. Er sagt selbst, "dass er keine Pflanze kenne, die so schnell und so zweckmässig auf äussere Einwirkungen reagierte". *Cyanotis zeylanica* wächst auf den trockensten und steinigsten Höhen Zeylons, wo sehr schnell jede Feuchtigkeit verschwindet und wo die Pflanze den ganzen Tag über dem heissen Sonnenbrande ausgesetzt ist. Sie bildet unter diesen ungünstigen Bedingungen ein starkes Wassergewebe aus (siehe Fig. 56 und 57 auf Tafel 12 bei HOLTERMANN, 41).

HOLTERMANN brachte nun verschiedene Pflanzen mit ihrem Substrat in Töpfe und liess sie immer feucht halten. Schon nach kurzer Zeit bildeten sie neue Blätter aus, die sich durch ihre Grösse und geringe Dicke auffallend von den alten unterschieden. Die direkte Anpassung war so bedeutend, dass die neue Pflanze kaum wieder zu erkennen war. Die Haarbekleidung war vollständig verschwunden. Auf der Unterseite zeigten sich noch einige Trichome, während die Pflanze an ihrem alten Standorte auf beiden Seiten dicht mit Haaren besetzt war. Die wasserspeichernden Zellen der Oberseite waren beträchtlich zurückgebildet (41).

BRENNER (10) konnte bei seinen Feuchtkulturen mit *Sedum*-Arten folgende Abwei-

änderungen im äusseren Habitus von normalen Pflanzen feststellen: Schnelleres Wachstum und bedeutendere Länge der Internodien (Streckung und Verlängerung der Internodien auf das 3- und 5-fache), starke Vergrösserung der Blattfläche, deutliche Ausbildung eines Blattstiels, hellere Farbe der Blätter, starke Abnahme der Fleischigkeit. Es machte sich bei allen Blättern allgemein die Tendenz geltend, die Sukkulenz zu vermindern und die Blattoberfläche zu vergrössern, um eine mögliche Steigerung der Transpiration herbeizuführen. Was nun die Veränderungen im anatomischen Bau anlangt, so zeigen die Blätter der Feuchtkulturen eine noch geringere Dicke der schon im normalen Zustand wenig verdickten Epidermis, eine bedeutende Vergrösserung der Epidermiszellen in die Länge, stärkere Vorwölbung der sonst geraden Aussenwände, eine bedeutende Zunahme in der Zahl der Spaltöffnungen entsprechend der Oberflächen-Vergrösserung, während die Form der Spaltöffnungen unverändert blieb, reichlichere Ausbildung der Blattrand-Trichome mit Drüsenköpfchen. Die Chlorophyllkörner im Mesophyll wurden grösser und traten zahlreicher auf, der fast chlorophyllose zentrale Teil des Blattes, der hauptsächlich als Wasserspeicher diente, verschwand vollkommen, die Gefässelemente wurden viel schwächer und in geringerer Zahl angelegt, Gerbstoffe und freie Säuren fanden sich in viel geringerem Masse.

Solche Kulturversuche, welche die Reaktion des Pflanzenorganismus auf äussere Einflüsse zeigen, müssen in noch viel erheblicherem Masse angestellt werden, um einwandfrei festzustellen, ob die Sukkulenz wirklich ein Anpassungsmerkmal ist, verursacht durch äussere Faktoren, oder ob sie durch zufällige Abänderung entstanden, im Kampf ums Dasein festgehalten und herangezüchtet ist.

Es wäre weiter zu untersuchen, wie weit derartig erworbene Reaktionen erblich festgehalten werden können; denn es gibt auch Beispiele dafür, dass vielleicht aus innern Gründen, oder weil in diesem Falle die Erblichkeit mächtiger zu sein scheint als die Anpassungsfähigkeit, eine Anpassung an äussere Verhältnisse nicht stattfand. MARLOTH (61) kultivierte südlich von Kapstadt eine reiche Sammlung v. Sukkulenten aller Formenkreise jahrelang im Freien. In niederschlagsreichen Jahren wurden die Aloineen wurzelfaul und starben ab. Andere Arten, wie *Aloe ferox*, setzten niemals Frucht an und würden, sich selbst überlassen, ebenfalls aussterben. Es ist also hauptsächlich die Regemenge extremer Winter, welche ein Vordringen vieler Sukkulenten in das Kapgebiet hinderte. "Die Sukkulenten sind gegen Nässe sehr empfindlich und faulen sehr leicht" (GOEBEL, 34).

Dass man bei solchen Versuchen sehr schnell brauchbare Resultate erzielen könne, ist kaum zu erhoffen. Denn sonst müsste bei *Mesembrianthemum pseudotruncatellum*, das seit 10 Jahren ununterbrochen von der Firma HAAGE und SCHMIDT in Erfurt kultiviert wird, schon irgend ein Rückschlag in der äusseren Erscheinung erkennbar sein (DINTER, 22). Die Pflanze hat durch 5 Generationen ihren wüstenmässigen Habitus trotz feuchter Luft und mindestens 200 sonnenlosen Tagen im Jahr erhalten.

Der Prozentsatz an Wasser, den sukkulente Pflanzen in ihrem Wassergewebe aufspeichern, wird als Kennzeichen des Grades ihrer Sukkulenz angenommen. DELF (18) versteht unter dem Grad der Sukkulenz die in Gramm ausgedrückte Wassermenge auf den qdm Blattoberfläche. Die Verfasserin unterscheidet aufgrund ihrer Messungen Holo-sukkulenten mit 5 - 12 g und Hemisukkulenten mit 2 - 5 g Wasser. Unter den Holo-sukkulenten, auch als Xerophyten-Sukkulenten bezeichnet, fallen die Agaven, Aloe, Cacteen und Opuntien. Die Hemisukkulenten umfassen die Halophyten, Epiphyten, Felsenpflanzen und Mangrovegewächse, soweit sie nicht zu ersteren gehören.

Die Lebensfähigkeit der Sukkulenten ist ganz erstaunlich, weil sie ausserordentlich haushälterisch mit ihrem Wasservorrat umgehen und ihn sehr energisch festhalten, wobei ihnen der Schleim- und Säuregehalt gute Dienste leistet. MARLOTH (61) hielt einen Zweig von *Crassula perfoliata* vier Monate frei aufgehängt in seinem Zimmer. Seine Blüten waren nach den 4 Monaten noch frisch und duftend, die Blätter kaum angewelkt. "Ein kleines Exemplar von *Mesembrianthemum Bolusii* mit einem Anfangsgewicht von 49,9 g wog nach 2 Monaten noch 7 g und ergab 2,8 g Trockensubstanz. *Mesembrianthemum nobile* mit einem Anfangsgewicht von 83 g verlor in 2 Monaten nur 14 g Wasser. *Aloe variegata* mit einem Anfangsgewicht von 86 g verlor,

frei im Zimmer hängend, in einem Zeitraum von vier Jahren 57 g und wuchs, als sie eingepflanzt wurde, weiter". Von *Crassula portulacea* und *Lewisia rediviva* berichtet PAX, dass Herbarexemplare noch nach 2 Jahren lebensfähig gefunden wurden. Ein in Teneriffa gesammeltes *Sempervivum caespitosum* lag 18 Monate trocken im Herbar und lebte wieder auf, als es eingepflanzt wurde (DE CANDOLLE). Man hat deshalb d. Sukkulente, insbesondere Opuntien, zur Fruchtbarmachung der Aetna-Laven benützt (GOEBEL, 34).

Erstaunlich hohe Temperaturen können die Sukkulente vertragen, wenn sie direkter Besonnung ausgesetzt sind, ohne Schaden zu leiden. Bei *Sempervivum alpinum* betrug die Temperatur im Innern 51° C, bei Agaven im mexikanischen Hochlande wurden sogar bis 60° gemessen, während die krautigen Blätter der verschiedensten Landpflanzen schon nach einem 10 - 30 Minuten langen Aufenthalt in 51° warmer Luft getötet waren (GOEBEL, 34).

Die biologische Bedeutung des Wassergewebes hat zuerst PFITZER (74) erkannt; experimentell nachgeprüft wurde sie von WESTERMAIER (99). Er schildert sie folgendermassen: "Bei eintertendem Wassermangel kollabieren die Zellen des Wassergewebes, während die Assimilationszellen noch keine Volumveränderung erkennen lassen. Hierbei wurden die dünnen Radialwände der wasserspeichernden Zellen wellig verbogen, ähnlich wie die Seitenwände eines Blasebalgs, und es wird verhindert, dass in die Zellen des Wassergewebes Luft eintritt, was mit dem Vorhandensein eines lebenden Protoplasmaschlauches durchaus unverträglich wäre. Bei erneuter Wasserzufuhr saugt sich das kollabierte Gewebe in kurzer Zeit wieder voll, und die verbogenen Radialwände werden durch den Druck des neu aufgespeicherten Wassers wieder gestreckt". Die Kollabeszenz des zentralen Wassergewebes bei *Mesembrianthemum edule* beginnt nach DELF (18) in der Mitte und dehnt sich langsam nach den peripheren Zellen aus, bevor überhaupt das Palissadengewebe an Wassermangel zu leiden hat. Das Wassergewebe versorgt nun nicht allein das assimilierende Gewebe des Blattes, in welchem es ausgebildet ist, mit Wasser, sondern dient auch den jüngeren Blättern als Wasserreservoir. Es werden bei den Blattsukkulente zu diesem Zweck sogenannte Speicherbehälter ausgebildet. SCHIMPER fand sie bei Mangrovepflanzen, epiphytisch lebenden Peperomien und Gesneraceen. Die alternden Blätter vergrössern durch Streckung ihrer Wassergewebszellen um das Doppelte ihr Wassergewebe und können so als Wasserspeicher für die jungen assimilierenden Blätter dienen. HABERLANDT (36) hat experimentell bei *Rhizophora mucronata* die Funktion der Speicherblätter nachgewiesen und die Beobachtungen SCHIMPERs bestätigt gefunden. Diese Wasserverschiebung infolge Aussaugens der älteren (unteren) Blätter durch die stärker transpirierenden jüngeren (oberen) Blätter wurde von OETLI (72) bei *Mesembrianthemum edule* und *Sedum*-Arten, von DELF (18) und PRINGSHEIL (76) bei einer grossen Anzahl von *Sedum*-Arten genauer beobachtet und als Ursache die höhere osmotische Saugkraft der jüngeren Blätter festgestellt.

Geographische Verbreitung der Blattsukkulente.

Die Blattsukkulente bewohnen hauptsächlich die tropischen und subtropischen Gebiete, weniger die gemässigten Zonen aller Erdteile. Gar nicht zu finden sind sie in der kalten Zone, denn das dünnwandige, wasserreiche Gewebe ist gegen Kälte sehr empfindlich (ARÉSCHOU, 2). In den Sukkulente-Halbwüsten Afrikas und Amerikas geben sie der Landschaft im wesentlichen ihren Charakter. Ihre Formen erreichen in dem heissen und trockenen Boden eine ganz merkwürdige Höhe und Mächtigkeit, und es treten Agaven, Aloe und Cacteen in solch grosser Menge gesellig auf, dass eine solche Vegetation nicht mehr Wüste genannt werden kann (WARMING, 95). Die Karroo ist ein Gebiet, das einen unerschöpflichen Reichtum an besonders merkwürdigen und abenteuerlichen Gestalten von Sukkulente aufweist. Die *Mesembrianthemum*-Arten nehmen hier die erste Stelle ein. Von Arten, die kaum die Grösse einer Erbse erreichen, bis zu manneshohen Sträuchern sind alle Übergänge vertreten. *Mesembrianthemum spinosum* verleiht zur Zeit der Blüte der Landschaft auf weite Strecken hin eine rote Farbe. Im nordwestlichen Teil der Karroo sind auf weite Strecken hin die Abhänge mit meterhohen Büschen von *Mesembrianthemum spec-*

table und *M. conspicuum* so dicht bedeckt, dass nur die roten, leuchtenden Blüten zu sehen sind und die Luft über den Abhängen mit purpurnem Licht erfüllt ist. Die Anpassungsfähigkeit an die Umgebung ist wunderbar. Von walziger, kugelig oder eckiger Gestalt, ragen sie kaum über die Oberfläche hervor und gleichen oft in Farbe und Struktur dem Boden oder Gestein. *Mesembrianthemum Bolusii* mit seiner bröckeligen, runzeligen Oberfläche sieht den umgebenden Gesteinsbrocken so ähnlich, dass "Reisende vor hundert Jahren von blühenden Steinen gesprochen haben" (MARLOTH, 61). *Mesembrianthemum calcaareum* imitiert sogar die auf Steinen vorkommenden Flechten (BRUNNTHALER, 11). Unter den *Anacampseros*-Arten täuscht *A. papyracea* in der auffälligsten Weise vertrockneten Vogelkot vor (BRUNNTHALER, 11). In gleicher Zahl wie die *Mesembrianthemum*-Arten sind die Crassulaceen in ebenfalls ganz absonderlichen Formen vertreten.

Ökologisch interessant ist die auffällige Ähnlichkeit von *Crassula pyramidalis* mit einem Säulenkaktus: "Die Oberfläche dieser vierkantigen Säule löst sich nämlich in eine grosse Zahl von Querlamellen auf; es sind dies die Ränder der Blätter, welche den Stamm so dicht umgeben, dass er für die Aussenwelt garnicht infrage kommt (SPORER, 88). In Form und Färbung hat diese *Crassula* weitgehende Ähnlichkeit mit dem sie umgebenden Gestein, sodass sie nur zur Zeit der Blüte auffällt. (BRUNNTHALER, 12). Die Aloineen spielen in der Karroo eine untergeordnete Rolle. Eine ganz eigentümliche blattsukkulente Gattung der Karroo ist *Sansevieria* mit ihren 2 m langen, steifen, stielrunden Blättern, die wie Bajonette senkrecht aus dem Boden aufschliessen. An der Ostgrenze von Ugogo wandert man stundenlang durch dichte *Sansevieria*-Gruppen, die hier und da mit wenigen *Aloe*-Arten vergesellschaftet sind (WARMING, 95). Nicht minder reich an Blattsukkulenten sind die Wüsten Deutsch-Südwestafrikas. Wolfsmilch- und Portulak-, Schwalbenwurz- und Windengewächse, Kürbis- und Passionsblumen- und Weingewächse bilden hier in dem heissen Klima sukkulente Formen aus (DINTER, 22). Die Sukkulentensteppe Ostafrikas mit ihren zahlreichen Formen ist von VOLKENS (91) eingehend beschrieben worden. Von Blattsukkulenten finden sich hier hauptsächlich: Zygophyllen, Convolvulaceen, Salsolaceen, Paronychiaceen und Tamariscineen. Das Bergland der Kanarischen Inseln bewohnen die sukkulenten *Kleinia*-Arten begleitet von vielen Crassulaceen (CLAUDITZ, 15). Nordamerikas Halbwüsten sind ebenfalls reich an Sukkulenten; hier sind es aber mehr stammsukkulente Formen. In den sonnendurchglühten Gebieten Mexicos ist die Heimat der Agaven.

Auffallend ist aber, dass sich die Sukkulenten nicht gleichmässig durch alle Wüsten verbreitet haben. Grosse Gebiete, wie die zentralasiatischen und westaustralischen Wüsten und die grössten Teile der Sahara besitzen sogar gar keine einheimischen Sukkulenten (AMHAUS, 1).

Die beiden Hauptverbreitungsgebiete sind das Hochland von Mexiko in der neuen Welt und die Karroosteppe in der alten, weil diese Gebiete vorwiegend Sommerregen haben. Das Mittelmeergebiet mit seinen Winterregen ist verhältnismässig arm an Sukkulenten. Ebenso fehlen sie ganz in Westaustralien, das auch vorwiegend Winterregen hat (AMHAUS, 1).

Grössere Areale als die terrestrischen Sukkulenten nehmen die Epiphyten-Sukkulenten ein. Sie bewohnen gleichmässig die tropischen Urwälder der westlichen und östlichen Halbkugel. Orchideen, Bromeliaceen und Peperomien bilden die Hauptbestandteile dieser Epiphyten-Sukkulenten. Die Mangrove-Vegetation, deren Vertreter alle auf der Oberseite ihrer Blätter ein Wassergewebe ausbilden, finden sich an flachen, sumpfigen Küsten und Flussmündungen aller tropischen Meere der alten wie auch der neuen Welt. Die sukkulenten Halophyten bewohnen als Pflanzenvereine des salzigen und brakischen Wassers die Küsten der Meere und Binnenlandsgewässer, die Ufer der salzigen Seen und Salinensümpfe; als Landhalophyten die salzhaltigen Böden der heissen und trockenen Salzwüsten in den Tropen.

HERRIOT (39) nennt aus der Sumpfflora der Südinself von Neu-Seeland die sehr häufig vorkommende Composite *Pleurophyllum speciosum*: "Wenn der Wanderer durch diese dichten Bestände geht, so kracht sein Fuss durch die Blätter, als wenn er über dünnes Eis ginge".

Wir sehen, dass die Mehrzahl aller Sukkulenten in den Tropen zuhause ist, wo

die Eigentümlichkeiten von Klima und Standort einseitig und extrem auf die Vegetation wirken (DIELS, 20). Hier hat man auch am besten die Reaktionen des Pflanzkörpers auf äussere Einflüsse studieren können. In dem mehr gleichmässigen Klima der gemässigten Zonen finden sich daher weniger Pflanzenfamilien mit sukkulentem Charakter. Ganz fehlen sie, wie schon erwähnt, dem Gelände der kalten Zonen.

Fossil sind blattsukkulente Pflanzen nicht mit Sicherheit bekannt. Zur Erhaltung im fossilen Zustand sind sie auch wegen ihres starken Wassergehaltes wenig geeignet. Dazu kommen sie meist in ariden Gebieten vor, wo für den Fossilisationsprozess dieser blattsukkulenten Formen die denkbar ungünstigsten Bedingungen vorhanden sind (24).

Wir können die Blatt-Sukkulenten als einen durch Anpassung an Klima und Standort erworbenen Charakter auffassen, der sich sowohl bei monokotylen als auch bei dikotylen Pflanzen findet und mit der systematischen Stellung der einzelnen Arten gar nichts zutun hat. Umgekehrt gibt es aber auch eine grosse Anzahl von Pflanzenfamilien, deren Blätter gar keine Neigung zur Sukkulenz zeigen. Es seien aus unserer Flora da vor allem die Amentaceen und Coniferen genannt. Der extremen Lufttrockenheit der Tropen suchen viele Gewächse nicht durch Ausbildung eines Wassergewebes, sondern durch Reduktion der Blattspreite, starke Kutikularisierung, Wachsabscheidung, Behaarung der Epidermis und möglichst weitgehende Reduktion der Interzellularräume zu begegnen. Es sind daher in den Formationen der Macchien, der Hartlaubwälder und Scrubgewächse meistens Formen mit ericoiden und pinoiden Blättern vertreten: Ericaceen, Proteaceen, Rhamnaceen, Rutaceen, Restionaceen.

Aus den bisherigen Untersuchungen über die Sukkulenz hat sich schon gezeigt, wie verschieden das sukkulente Blatt gebaut sein kann.

Es können nämlich besondere, geschlossene, wasserspeichernde Gewebe ausgebildet werden, die im Blatt entweder eine zentrale oder eine periphere Lage einnehmen. Es kann aber auch das ganze Mesophyll des Blattes die Wasserspeicherung übernehmen, oder es können einzelne Wasserzellen in das Assimilationsystem als Wasserspeicher eingestreut sein.

Diese Verschiedenheiten auf gewisse Typen zurückzuführen, und dann zu sehen, wie sich diese Typen auf die einzelnen Pflanzenfamilien verteilen, soll die Aufgabe dieser Arbeit sein. Dazu habe ich zuerst die einzelnen sukkulenten Familien studiert, und danach die Typen aufgestellt.

Die von mir untersuchten Pflanzen stammen zum grössten Teil aus dem Frankfurter Botanischen Universitätsgarten, ein kleiner Teil (Orchideen) aus dem Frankfurter Palmengarten, wofür ich den Direktoren dieser Gärten bestens danke. Alle Pflanzen sind unter den Namen aufgeführt, die sie in den beiden Gärten tragen.

Dass diese Pflanzen, in der gleichmässigen Temperatur der Gewächshäuser gezogen, vielleicht doch beträchtliche Abweichungen von den oft unter starken Temperaturschwankungen an Ort und Stelle gewachsenen aufweisen könnten, möge bei den folgenden Untersuchungen berücksichtigt werden.

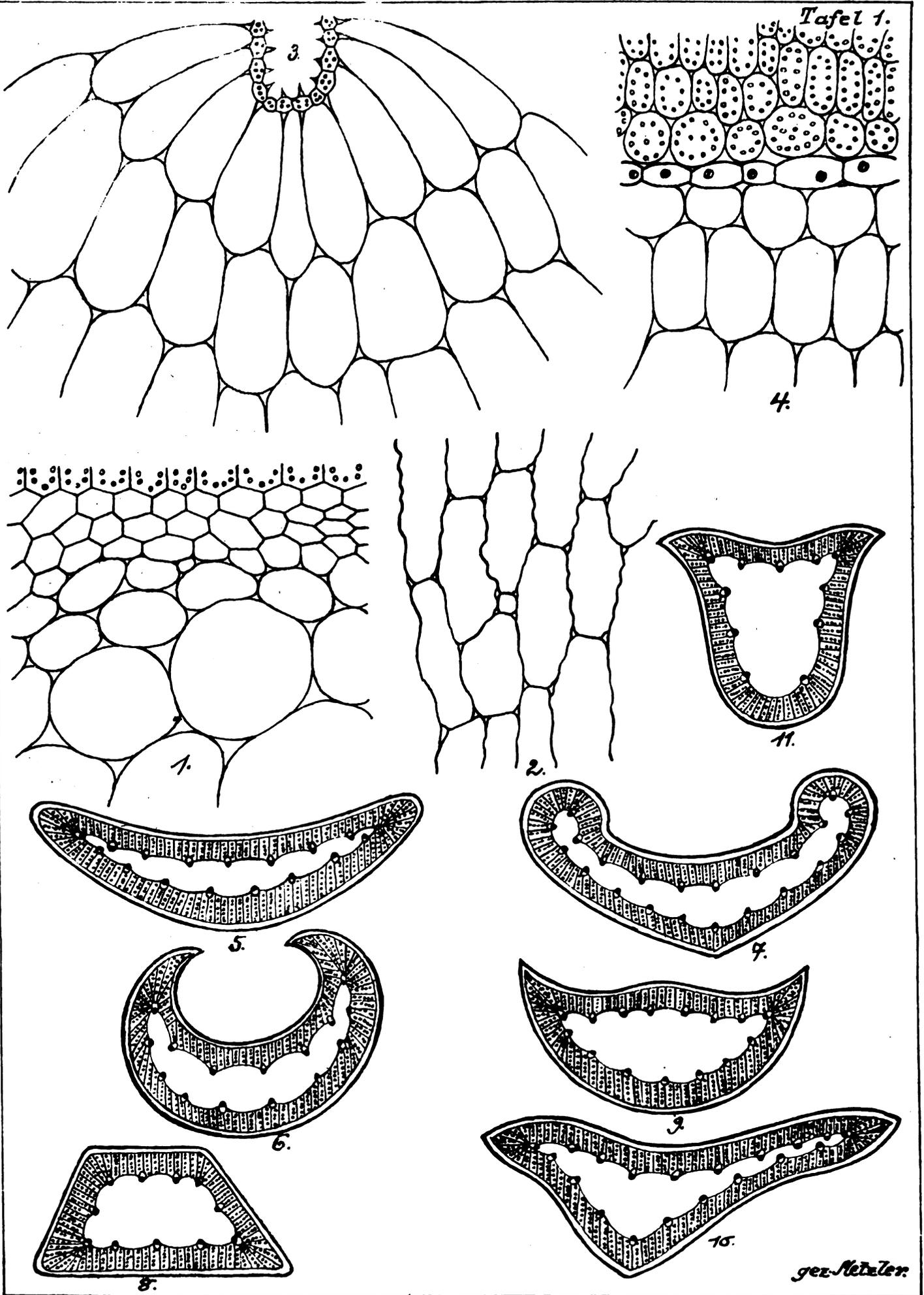
Die selbst untersuchten Arten sind familienweise geordnet und dazwischen die Familien aufgeführt, in denen von anderen Autoren sukkulente Blätter beschrieben sind. In der Anordnung der Familien habe ich mich an die Reihenfolge gehalten, wie sie in der systematischen Botanik von WARMING-MÖBIUS (98) getroffen ist.

Auf eine Einzelbeschreibung der von CHERLIEZON (16) und WARMING (97) genau untersuchten sukkulenten Halophyten habe ich verzichtet, dafür aber die von den beiden Autoren beschriebenen sukkulenten Arten am Schlusse in der Zusammenstellung mit aufgeführt.

II. BLATTANATOMIE DER EINZELNEN FAMILIEN.

LILIACEAE - Tafel I, Fig. 1 - 11).

Unter den Liliaceen sind es besonders die Unterfamilien der Aloineen und der Anthericeen, die sich durch starke Sukkulenz auszeichnen. GOEBEL (34) beschreibt von den im Kapland und im tropischen Südwestafrika vorkommenden Arten der Anthericeen als sukkulente Formen *Bulbine praemorsa* und *B. frutescens*. Die Blätter beider



gez. Metzler

Arten sind zentrisch gebaut und besitzen ein zentrales Wassergewebe. Eine chlorophyllführende Schicht umgibt als ein schmaler Streifen von 1,5 mm Breite den zentralen Wasserspeicher. Der ganze übrige Teil der Blätter wird von dem grosszelligem, schleimreichen Wassergewebe eingenommen.

ALOINEAE.

Bei allen Aloineen ist das Wassergewebe zentral gelegen, wie schon ein Blick auf die Figuren der ersten Tafel zeigt. Die Aloineen gehören zu den ausdauernden, immergrünen Rosettenpflanzen mit kurz gestielten Langblättern von xeromorphem Bau. Sie gedeihen auf einem der "Lichtbestrahlung voll offenen Gelände" (95) in den südafrikanischen Steppen und Halbwüsten, besonders im Kaplande.

Untersucht wurden folgende Arten: *Aloe glabra*, *A. maculata*, *A. verrucosa*, *A. echinata*, *A. Lauchei*, *A. mitriformis*, *A. angusta*, *A. spiralis*, *A. spicata*, *A. frutescens*, *A. succotrina*, *A. ferox*, *A. latifolia*, *A. cymbifolia*, *A. retusa*, *A. brevifolia*, *A. barbadensis*, *A. bangwatensis*, *A. saponaria*, *A. capitata*, *A. elegans*, *A. arborescens*, *A. variegata*, *A. comelina*, *A. caesia*, *A. viscosa*, *A. virens*, *A. subverrucosa*, *Gasteria lingua*, *G. disticha*, *G. descriptens*, *G. nigricans*, *G. pulchra*, *G. trigona*, *G. Radula*, *G. scaberrima*, *G. brachyphylla*, *G. actinacifolia*, *Apicra spiralis*, *Haworthia margaritifera*.

Die Epidermis ist stets einschichtig und auf beiden Seiten des Blattes gleich gebaut. Die Aussenwände der Epidermiszellen sind eben oder schwach gewölbt, immer aber mit einer dicken Kutikula überzogen. Die Kutikularlamelle ist nach aussen schwach gekörnelt, radial gerieft oder mit starken Höckern besetzt. Nach innen legt sich die Kutikula entweder mit einer ebenen Fläche an die Zellulose-schichten an oder es springen kleinere Höcker und grössere Zapfen in die Zellulosemasse vor. Die Zellulose der Epidermis zeigt parallele Schichtung. Wachsausscheidungen in Form von kleinen Schollen konnten bei *Aloe echinata* beobachtet werden. Diese Verdickungen erfahren nur die Aussenwände der Epidermiszellen, nie die Innenwände. Oft laufen jedoch die Verdickungsschichten der Zellulose an den Seitenwänden der Epidermiszellen herab.

Die Spaltöffnungen sind auf beiden Seiten des Blattes ziemlich gleichmässig verteilt. Nach PROLLIUS (75) beträgt ihre Zahl auf 2 qmm nur 1 - 2 Stück. Die Schliesszellen der Spaltöffnungen liegen am Grunde der äusseren Atemhöhle (56), die von 4 Nebenzellen gebildet wird, welche sie in Form eines Schachtes umgeben. Im Alter verstopfen sich die Atemhöhlen und der Spalt noch durch Harzmassen.

Das Assimilationsgewebe bildet einen Mantel von länglich-runden Zellen, der rings der Epidermis anliegt. Auf der Oberseite des Blattes sind die Zellen dieses Rindenparenchyms mehr palissadenartig gestreckt als auf der Unterseite.

In diesen Assimilationszellen finden sich häufig Kristalle und Kristallbündel von Calciumoxalat in Form von feinen Nadeln. Der Assimilationsmantel ist auf der Oberseite des Blattes gewöhnlich etwas breiter als auf der Unterseite; sind jedoch beide Seiten des Blattes gleich stark belichtet, so ist die Ausbildung d. Gewebes auf beiden Seiten gleich stark. Die innerste Schicht des Assimilationsgewebes bildet bei manchen Arten eine deutlich erkennbare Grenzzone aus, deren Zellen oft Gerbstoffkügelchen enthalten.

Die Gefässbündel sind sehr zahlreich vorhanden und liegen auf der Grenze zwischen dem peripheren Assimilationsmantel und dem zentralen Teil, der bei allen Arten aus Wassergewebezellen zusammengesetzt ist (Tafel 1). Das Xylem der Gefässbündel ist stark reduziert und besteht nur aus einigen kleinen Gefässen, die spiralg verdickt sind. Mit diesem Xylemteil ragen die Gefässbündel keilartig in das Wassergewebe hinein. Der Siebteil liegt im Assimilationsmantel, bestehend aus wenigen feinen Siebröhren mit ihren Geleitzellen, umgeben nach aussen hin mit den charakteristischen Aloe-Zellen. Durch zahlreiche Quer-Anastomosen, welche auf der Grenze zwischen peripherem Assimilationsgewebe und zentralem Wassergewebe verlaufen, stehen die Gefässbündel untereinander in Verbindung.

Das Wasserspeicherungsgewebe im Innern des Blattes besteht entweder aus grossen, rundlichen Zellen mit dünnen Membranen oder aus polygonalen Zellen. Bei

sämtlichen Arten finden sich zwischen den Zellen des Wassergewebes Interzellularen (Tafel I, fig. 3). Bei Wasserverlust legen sich die Wände der Zellen in feine Falten. Auf diese Weise können sie ihren Zellinhalt bedeutend verringern (Tafel I, fig. 2). Bei *Aloe angusta* schliesst das zentrale Wassergewebe mit kleinen polygonalen Zellen an das Assimilationsgewebe an und geht dann nach dem Innern zu in grosse rundliche Zellen über, ziemlich grosse Interzellularen zwischen sich frei lassend (Tafel I, fig. 1). Bei *Aloe subverrucosa*, *A. capitata* und *A. frutescens* schliesst das periphere Assimilationsgewebe mit einer Grenzschiicht, die Öltropfen enthält, gegen das Wassergewebe ab. Das Wassergewebe beginnt unter dieser Grenzschiicht sogleich mit grossen polygonalen Zellen. Da die Gefässbündel bei allen Arten sich keilartig in das Wassergewebe mit ihrem Xylemteil hineindrängen, so schliessen an diesen Stellen die Wassergewebezellen sich in radialer Anordnung an die Gefässbündelscheiden an (Tafel I, fig. 3). Der Inhalt der Wasserzellen besteht aus einer farblosen Flüssigkeit, die, wie schon PROLLIUS (75) angibt, sehr viel Schleim enthält. Das Protoplasma dieser Zellen liegt wandständig und enthält ausser dem Zellkern sehr viele Mikrosomen. Leupoplasten und Stärkekörner habe ich in den Wasserspeicherzellen nicht beobachtet.

AMARYLLIDACEAE. - Tafel II, Fig. 7 - 9.

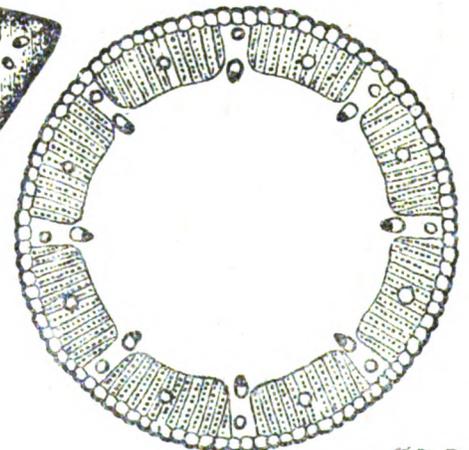
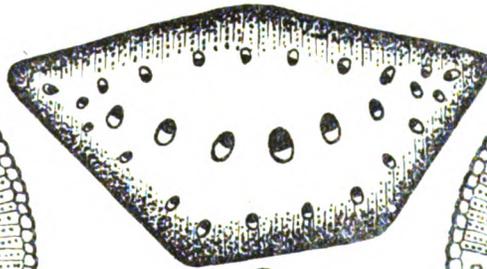
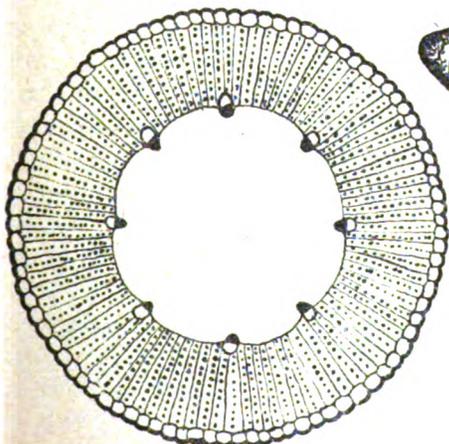
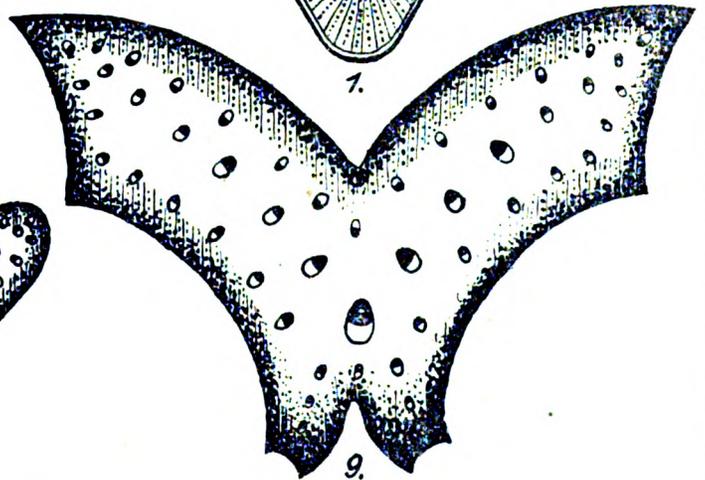
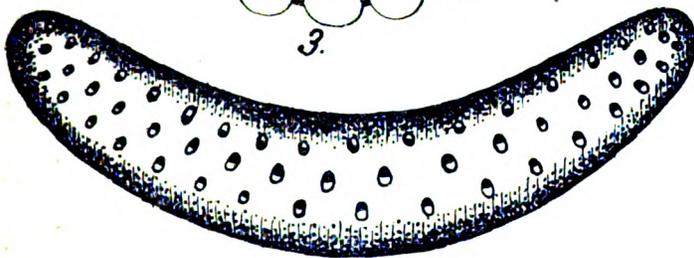
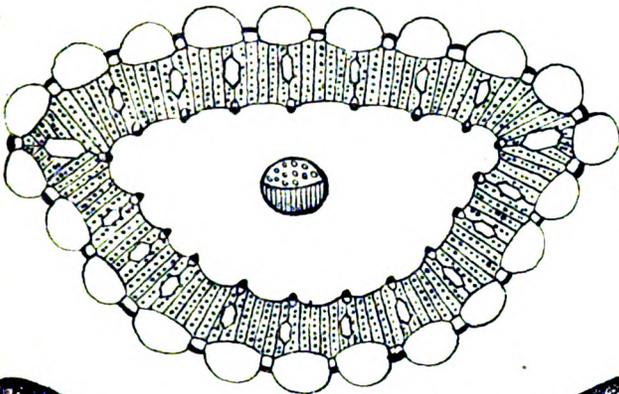
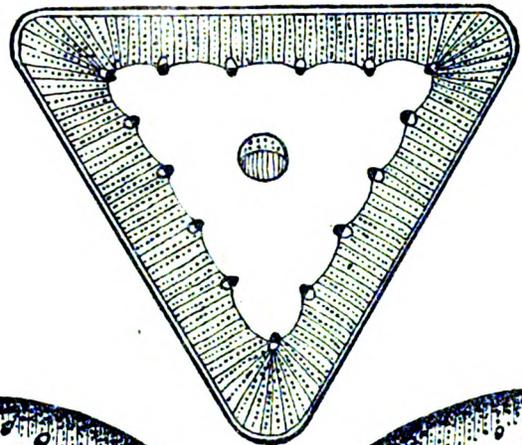
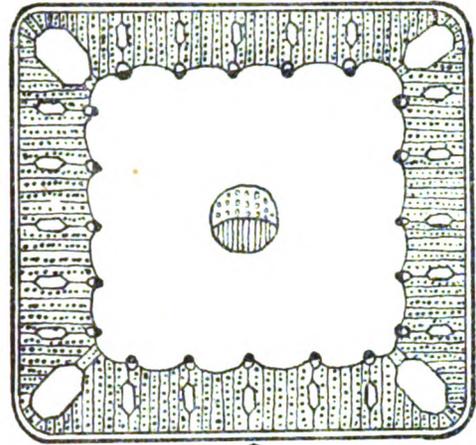
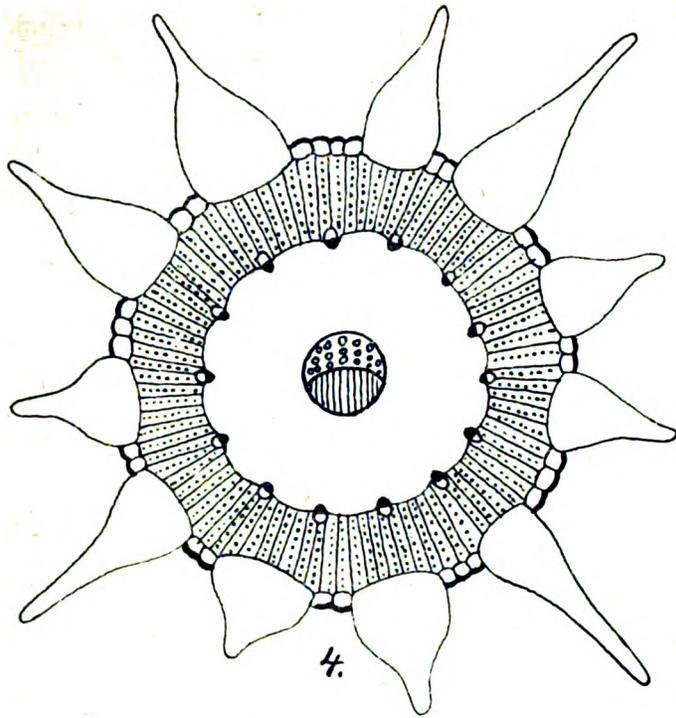
Wir finden sukkulente Blätter besonders in der Unterfamilie der Agavoideen. Untersucht wurden von mir folgende Arten: *Agave lophantha*, *A. grandidentata*, *A. striata*, *A. chloracantha*, *A. americana*, *A. victoriae reginae*, *A. geminiflora*, *A. Franzosini*, *A. Warcelliana*.

Es sind mehrjährige, hapaxanthe Rosettenpflanzen mit spiralig angeordneten, lanzettlichen Blättern von stark fleichiger Beschaffenheit. In ihrem äusseren Habitus sind sie den Aloineenblättern sehr ähnlich, aber schon durch die feste Konsistenz an ihrer Härte von ihnen verschieden. Im Gegensatz zu den Aloineen der alten Welt bewohnen sie die heissen Steppen der neuen Welt. Ihre Hauptverbreitungszentren haben sie auf den Hochebenen von Mexiko und Texas, den südlichen Teilen von Nordamerika und in Südamerika. Nur *Doryanthes* ist australisch. *Agave americana* ist bekanntlich im ganzen Mittelmeergebiet vervreitet und vollkommen akklimatisiert.

Der Blattbau der Agavoideen ist dem der Aloineen sehr ähnlich. Wie diese besitzen sie ein zentrales Wassergewebe, umgeben von einem Assimilationsmantel aus mehreren Lagen von Palissadenzellen, der bei den Agavoideen allmählig ins zentrale Wassergewebe übergeht, während er bei den Aloineen durch eine Grenzschiicht ölhaltiger Zellen von ihm getrennt ist. Bei beiden Familien verlaufen die Gefässbündel auf der Grenze zwischen Assimilationsmantel und zentralem Wassergewebe. Aber bei den Agavoideen ist auch das zentrale Wassergewebe von zahlreichen Gefässbündeln durchzogen.

Das Hautgewebe der Blätter setzt sich aus Zellen mit überaus dicker Kutikula zusammen. Auf der Blatt-Oberseite sind die Aussenwände der Epidermiszellen stets glatter als auf der Unterseite des Blattes, wo sie mit Höckern besetzt sind. Die Celluloselage ist vielschichtig. Wachsüberzüge finden sich auf der Aussenseite der Kutikula in Form von kleinen Körnchen bei fast allen Arten und verleihen den Blättern die schöne, graue Färbung. Die zahlreichen Spaltöffnungen finden sich auf beiden Blattseiten. Sie liegen am Boden einer Grube, welche von den benachbarten Epidermiszellen überragt wird, die an ihrem Aussenrande mit vorspringenden Höckern den Eingang zu dieser äusseren Atemhöhle noch beträchtlich verengern. Durch diesen windstillen Raum wird nach Untersuchungen RENNERS (79) die Transpirationsgrösse bei *Agave americana* um 31% herabgesetzt.

Das Assimilationsgewebe liegt als peripherer Mantel der Epidermis an und setzt sich aus länglich runden Palissadenzellen zusammen. Nach innen zu geht es allmählig ohne scharfe Grenze in das chlorophyllfreie aus grossen, rundlichen oder polygonalen Zellen bestehende zentrale Wasserspeichergewebe über. Die Zellen des Wassergewebes führen reichlich Schleim, haben vereinzelt auch noch einige Chlorophyllkörner, besitzen dünne Membranen und lassen Interzellularen zwischen



5.

8.

6.

gez. Metzler

sich frei.

Die Gefässbündel durchziehen auf der Grenze zwischen Assimilationsmantel und zentralem Wassergewebe das Blatt. Ausserdem verläuft eine Reihe von Bündeln in d. Mitte des Wassergewebes, sodass im Querschnitt drei Reihen sichtbar werden. Die dem Assimilationsgewebe anliegenden Bündel wenden alle ihren Xylemteil dem Wassergewebe zu, während die der mittleren Reihe ihren Xylemteil nach der Blatt-Oberseite wenden (Tafel II, Fig. 8).

VELLOZIACEAE. - (Eigene Untersuchungen liegen hier nicht vor.)

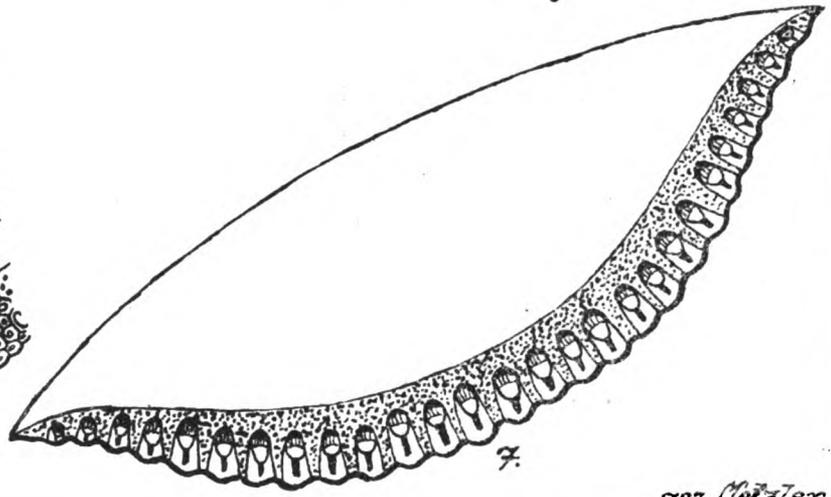
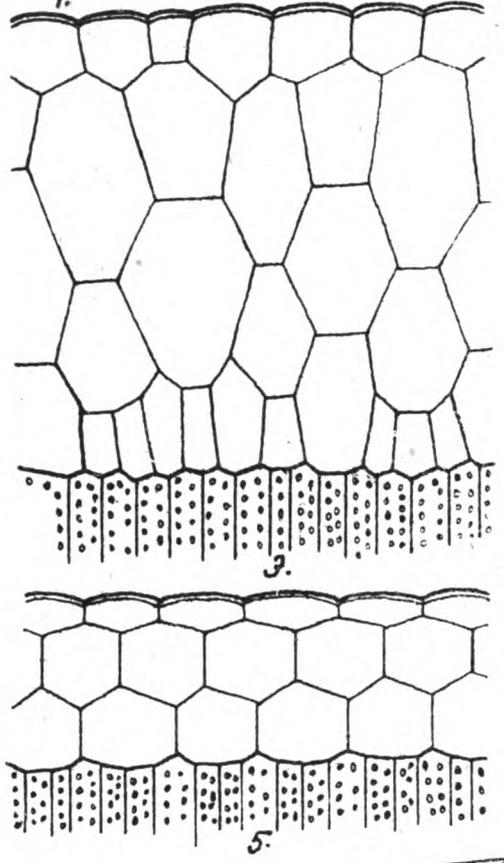
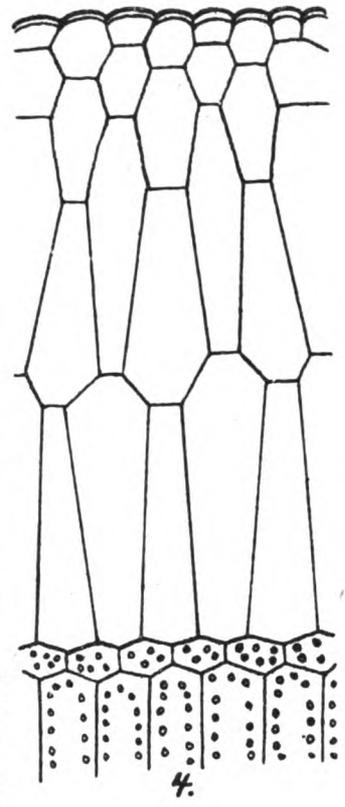
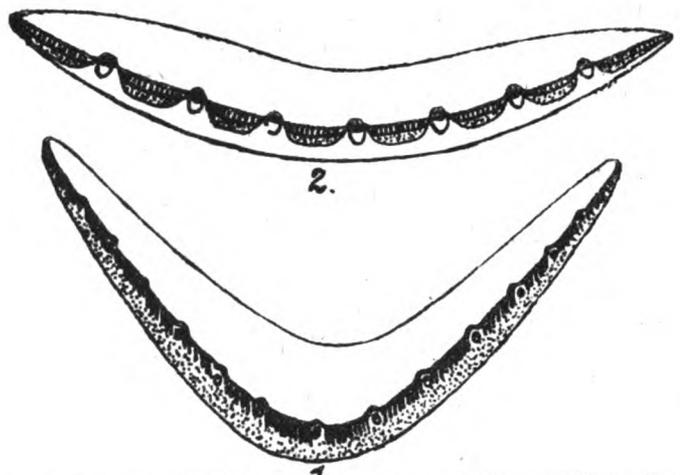
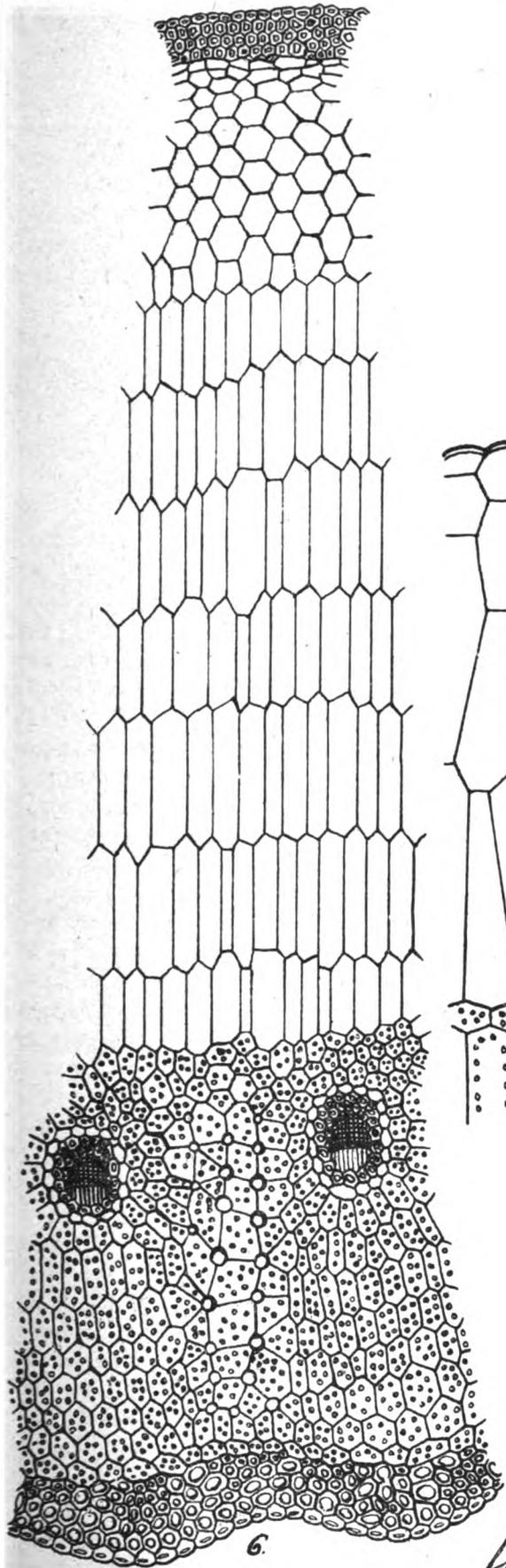
Die Familie der Velloziaceen umfasst nur ausdauernde Pflanzen, die auf trockenem Felsboden in Südamerika, besonders in den Hochebenen Brasiliens, zu finden sind. Ihre faserartigen Blattscheidenreste umgeben den Stamm, setzen dadurch die Verdunstung herab und sammeln Wasser. Bei *Barbacenia* finden sich einzeln oder in Gruppen in das allgemeine Chlorophyllgewebe des Blattes eingestreut dünnwandige, helle Wasserzellen, welche die andern Zellen dieses Gewebes bedeutend an Grösse übertreffen. Hypodermales Wassergewebe kommt bei vielen Velloziaceen vor, stets einschichtig, selten zweischichtig wie bei *Vellozia leptophylla*. Bei *Vellozia plicata* durchsetzt das Wassergewebe in Form von Längsbändern die ganze Dicke des Blattes von der Epidermis der Oberseite bis zur Epidermis der Unterseite und teilt so das Blatt in Streifen von Chlorophyllgewebe, in welchen die Nerven liegen, die mit Wassergewebe-Streifen abwechseln (Warming 96). Die Mestombündel bei *Vellozia candida* sind von wasserführenden Gefässbündelscheiden umgeben, welche nur auf der oberen Seite durch ein grosszelliges Wassergewebe mit dem hypodermalen Wassergewebe des Blattes in Verbindung stehen, während bei *Vellozia cryptantha* die Mestombündel auf beiden Seiten durch ein Wassergewebe den Anschluss an die Wasserzellen des Hypoderms finden (Zeichnungen siehe bei WARMING, 96).

BROMELIACEAE. - (Tafel III, Fig. 6 - 7.)

Die Bromeliaceen haben meist starre und lederige, zuweilen auch dünne Blätter; fast immer ist aber ein peripheres Wassergewebe in verschieden starker Mächtigkeit auf der Blatt-Oberseite vorhanden. Wirklich sukkulente Blätter haben die *Hechtia*- und *Dyckia*-Arten, von welchen ich folgende Arten untersucht habe: *Dyckia sulphurea*, *D. remotiflora* und *Hechtia Ghiesbreghtii*.

Die Bromeliaceen bewohnen gleich den Agaven ausschliesslich die tropischen und subtropischen Gebiete Amerikas. Ihr Haupt-Verbreitungsgebiet haben sie in Südamerika, in Brasilien und den Urwäldern des Amazonenstroms. Die meisten von ihnen sind Epiphyten; auch gibt es zahlreiche Arten, die nach PFITZER (74) den kahlen Erdboden und die nackten Felsen bewohnen.

Die ersten anatomisch-physiologischen Studien über die epiphytischen Bromeliaceen verdanken wir SCHIMPER (83). Nach ihm sind die Wurzeln der epiphytischen Bromeliaceen nur noch Haftorgane. Die Aufnahme des Wassers und der darin gelösten Nährsalze erfolgt durch die höchst zweckmässig gebauten Schuppenhaare der Blätter. Die Anatomie und Physiologie der Trichome hat von MEZ (63), die der Epidermis und des Spaltöffnungsapparates von LINSBAUER (58) eine sehr eingehende Bearbeitung erfahren. Es seien hier nur einige Angaben über das Wasser-Speichergewebe gemacht. Untersucht wurden von mir die zu den rosettenbildenden, terrestrischen Bromeliaceen gehörigen *Hechtia*- und *Dyckia*-Arten, welche die trockenen Hochebenen Mexikos und Süd-Brasiliens bewohnen. Da sie an sehr sonnigen Standorten wachsen, laufen sie Gefahr, ihren Wasservorrat durch Verdunstung zu verlieren. Ihr Wassergewebe wird daher durch stark verdickte Schichten gegen Verdunstung geschützt (SCHIMPER, 83). Auf der Oberseite des Blattes ist bei ihnen ein mächtiges Wassergewebe entwickelt, das 5/6 der Blattdicke einnimmt. Die Epidermis welche dieses Wassergewebe schützt, zeigt als Charakteristikum eine sehr starke Verdickung der Innen- und der radialen Seitenwände, während die Aussenwände wesentlich schwächer entwickelt sind. Die Innenwände sind so stark verdickt, dass die Zell-Lumina nur noch als schmale Spalten erscheinen (Tafel III, Fig. 6). Die La-



gez. Metzler.

gen des Hypoderms unter der Epidermis sind sklerenchymatisch verstärkt und dienen der mechanischen Festigung des Blattes. Das darunter liegende mächtige, aus farblosen, dünnwandigen Zellen bestehende Gewebe dient der Wasserspeicherung. Die prismatischen, langgestreckten Zellen dieses Gewebes werden nach der Epidermis zu immer kleiner. Am stärksten in die Länge gezogen sind die Zellagen, die an das Assimilationsgewebe angrenzen. Das Wassergewebe ist gegen das Assimilationsgewebe scharf abgesetzt, oft springen auch chlorophyllführende Zellen in das Wassergewebe vor. Bei *Acanthostachys strobilacea* erreicht das Wassergewebe $\frac{2}{3}$ der Blattdicke. Beinahe ebenso stark ist es auf der Oberseite von *Cryptanthus acutilis* und *Cr. zonatus* entwickelt. Bei *Pitcairnia*- und *Billbergia*-Arten ist es immer noch stärker als das Mesophyll, bei *Aechmea fulgens* finden sich ähnliche farblose Schichten, jedoch von geringerer Ausdehnung. (PFITZER, 74).

Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen PFITZERS haben gezeigt, dass sich die Epidermis niemals tangential teilt, dass vielmehr das umfangreiche wasserführende Gewebe als auch die Reihe sklerenchymatischer Zellen aus dem Grundgewebe ihren Ursprung nehmen (PFITZER, 74).

COMMELINACEAE - (Tafel III, Fig. 1 - 5.)

Untersucht wurden von mir folgende Arten: *Tradescantia zebrina*, *Tr. navicularis*, *Tr. gruinensis*, *Spironema fragrans*, *Callisia repens*, *C. montevidensis*, *Rhoeo discolor* und *Dichorisanthra spec.?*

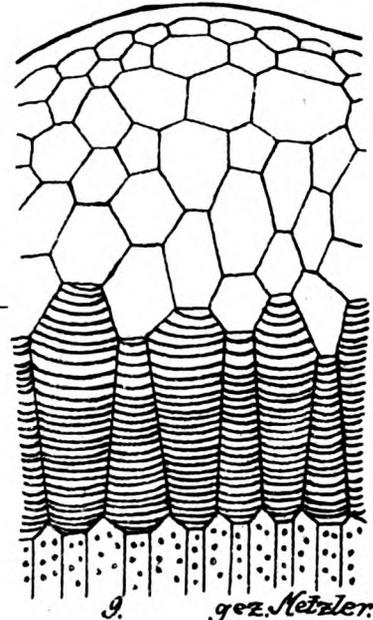
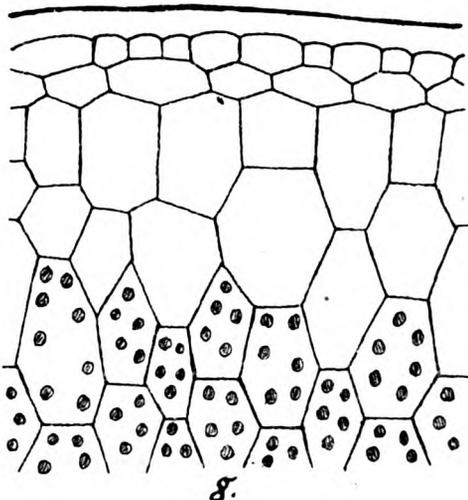
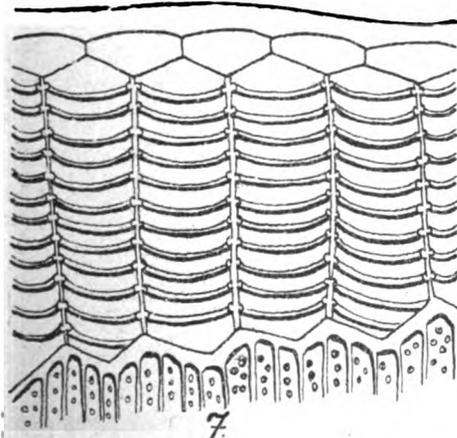
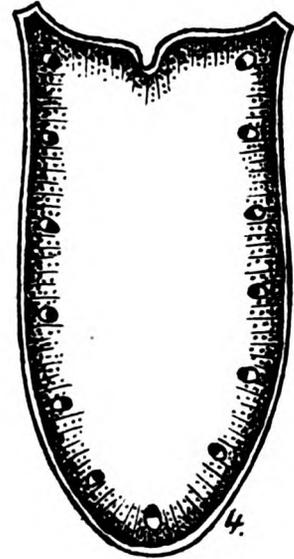
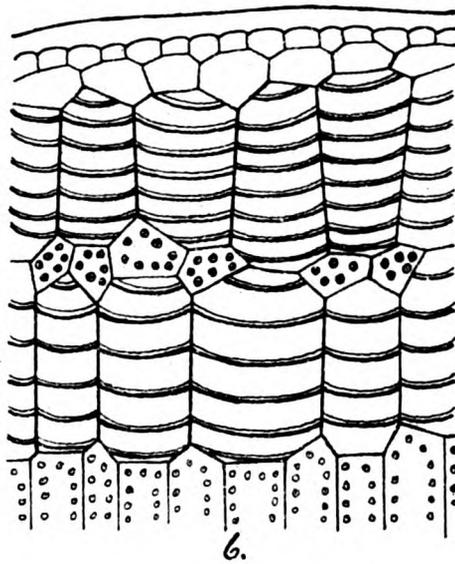
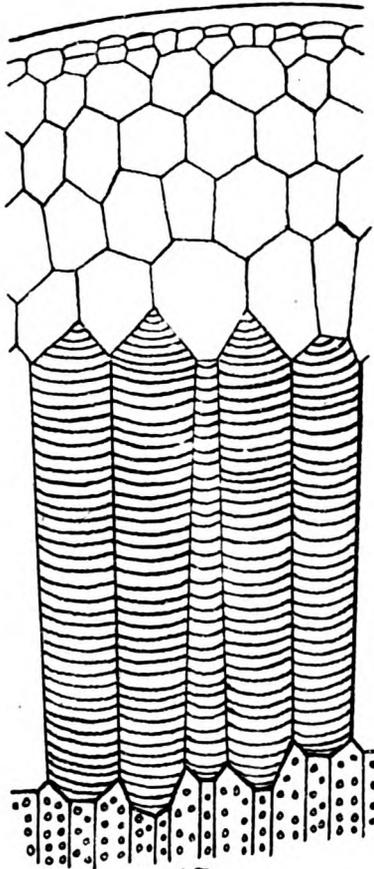
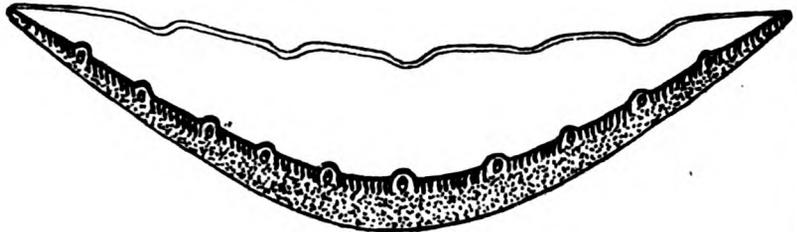
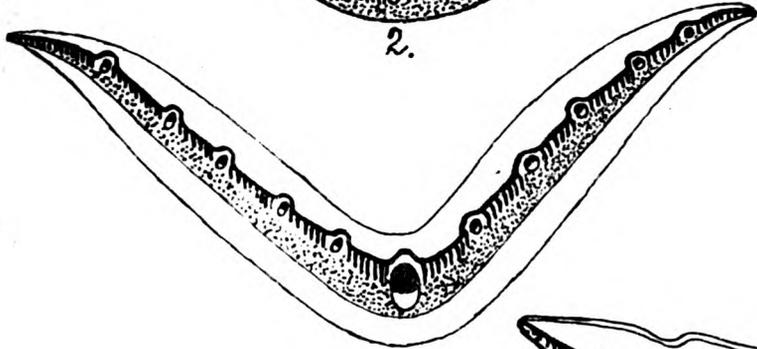
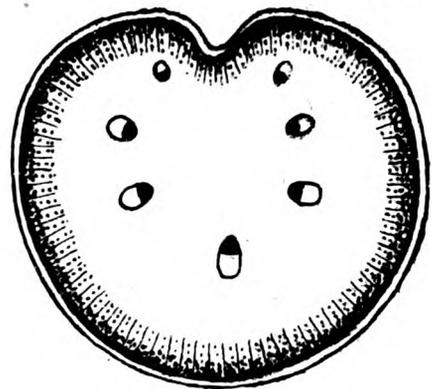
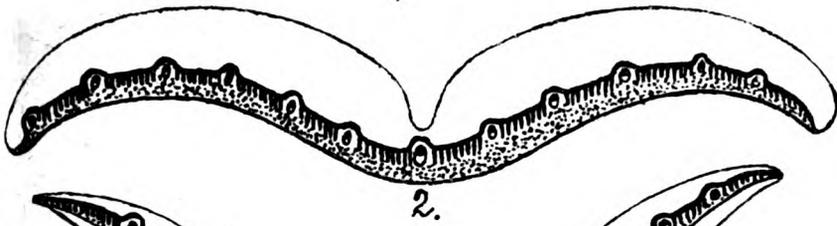
Die Commelinaceen bewohnen fast ausschliesslich die tropischen Gebiete und sind in den heissen Gegenden der Erde überall zu finden. Die Blätter der untersuchten sind durchweg bifacial gebaut. Sie besitzen alle ein peripheres Wassergewebe, das besonders stark auf der Oberseite des Blattes ausgebildet ist. Nach PFITZER (74) sind diese farblosen Zellschichten nicht durch tangentielle Teilungen der Epidermis entstanden, sondern aus dem Grundgewebe hervorgegangen. "Niemals, vom eben dem Wachstumsscheitel entsprossenen Blatthöcker bis zur Vollendung des Blattes, tritt eine Teilung der Oberhautzellen ein. Die beiden später so ähnlichen äusseren Zell-Lagen sind genetisch voneinander vollkommen unabhängig". (PFITZER, 74). Hier treten also Epidermis und Hypodermis in den Dienst der Wasserspeicherung. Die Zellen dieser Gewebe sind in der Regel polygonal und schliessen ohne Interzellularen aneinander; bei einigen Arten sind sie oft säulenförmig gestreckt. Sie enthalten teilweise Krystalle und Krystallkonglomerate von oxalsaurem Kalk. Die Aussenwände der Epidermiszellen sind in der Regel dünn, dagegen bei den *Callisia*-Arten verdickt. Spaltöffnungen fehlen der Oberseite, sie sind ausschliesslich auf der Unterseite vorhanden und von 4 Nebenzellen umgeben. Sie liegen in gleicher Höhe mit den übrigen Epidermiszellen.

Das Assimilationsgewebe ist in Palissaden- und Schwammgewebe differenziert.

ORCHIDACEAE - Tafel IV, Fig. 1 - 10.

Untersucht wurden von mir folgende Arten: *Pleurothallis pulchella* Lindl., *Pl. ornata* Rchb., *Pl. Roexlii*, *Masdevallia attenuata*, *M. peristeria* Rchb., *M. coccinea*, *M. torta*, *Stelis Miersii*, *Restrepia antennifera*, *R. Falkenbergii*, *Coelogyne flaccida*, *Brassavola glauca*, *B. fragrans*, *Vanda teres*, *V. suavis*, *Aerides Vandarum*, *A. odorata*, *Cattleya Harrisoni*, *C. Lawrenceana*, *Oncidium bicallosum*, *O. amblicatum*, *Sophranitis grandiflora*, *Laelia elegans*, *Mystacidium distichum*, *Renanthera Inchootiana*, *Bolbophyllum roseum*, *B. lilacinum*, *Cirrhopetalum Colletti*, *C. Makoyarum*, *C. picturatum*, *C. Wightii*, *Cymbidium giganteum*, *Ornithidium Sophranitis*, *Epidendrum ellipticum*, *E. medusae*, *Megaclinium falcatum*

Die sukkulenten Orchideen erreichen ihre höchste Entwicklung in den Tropen. Eine grosse Anzahl von ihnen lebt hier als Baum- oder Felsepiphyten. Ihre Blätter bilden in Anpassung an Klima und Standort ein wasserspeichendes Gewebe aus, das bei den einzelnen Arten ganz verschieden gelagert und gebaut ist. Bei einigen Orchideen steht nur die Epidermis im Dienst der Wasserspeicherung; bei andern tritt dazu noch ein aus dem Grundgewebe entstandenes wasserspeicherndes Hypoderm, des-



gez. Metzler.

sen Zellen bei vielen Arten mit den charakteristischen Spiralfaserleisten versehen sein können; wieder andere Arten beseitzen in ihrem Mesophyll zerstreut liegende grosse Wasserzellen.

Der anatomische Bau der Orchideenblätter ist bereits von MÖBIUS (65) bearbeitet worden. Auch beschäftigten sich die Arbeiten von FABER (25), HÜNECKE (40), SPRENGER (89), TOMINSKI (87) und ZÖRNIG (102) eingehend mit den einzelnen Gruppen, sodass ich mich bei meinen Untersuchungen nur auf das Wassergewebe zu beschränken brauche. Es sollen daher die einzelnen Typen, die sich nach der Lage und Ausbildung des Wassergewebes unterscheiden lassen, besprochen werden.

1. Blätter mit epidermalem Wassergewebe.

Bei den fleischigen Blättern der *Paphiopedilum*-Arten ist die Epidermis der Blatt-Oberseite als Wassergewebe ausgebildet in einer Stärke, wie sie bei keiner andern Orchideen-Gruppe mehr angetroffen wird. Die Epidermiszellen sind palissadenartig gestreckt und nehmen in turgoscentem Zustand mehr als die Hälfte des Blattquerschnittes ein. Auffallend grosse Epidermiszellen, die der Wasserspeicherung dienen, finden sich auf der Blatt-Oberseite der *Dendrobium*-Arten. Ausserdem sind grosse, dünnwandige, sehr weitlumige Epidermiszellen bei *Pleione praecox*, *Pholidota articulata* und *Otochilus fuscus* vorhanden. (MÖBIUS, 65).

2. Blätter mit hypodermalem Wassergewebe.

a. Hypodermzellen ohne Spiralleisten.

Die nach diesem Typus gebauten Blätter besitzen ein hypodermales Wassergewebe aus dünnwandigen, polygonalen Zellen ohne Spiralleisten.

Ein einschichtiges Hypoderm auf der Blatt-Oberseite, bestehend aus lang gestreckten Zellen, findet sich bei den meisten *Laelia*- und *Brassavola*-Arten. Das einschichtige Hypoderm der *Coelia*-Arten setzt sich aus grossen kubischen Zellen zusammen. Bei *Brassavola glauca* ist dagegen das hypodermale Wassergewebe mehrschichtig und geht allmählig in das Assimilationsgewebe über. Ebenso besitzen die *Ponera*- und *Maxillaria*-Arten ein mehrschichtiges, stark entwickeltes Hypoderm auf der Oberseite des Blattes, das bis zu $\frac{2}{3}$ der Blattdicke einnimmt. Die dickfleischigen Blätter von *Ornithidium densum*, *O. Sophronitis* und *Brassia muricata* haben ebenfalls ein mehrschichtiges, grosszelliges Hypoderm auf der Oberseite entwickelt. *Epidendrum*-, *Oncidium*- und *Eria*-Arten besitzen auf beiden Blattseiten ein Hypoderm in 2 - 3 Schichten Mächtigkeit (MÖBIUS, 65).

b. Hypodermzellen mit Spiralleisten.

Die Zellen des wasserspeichernden Hypoderms erfahren bei diesem Typus eine Aussteifung durch spiralgige Verdickungsleisten, welche sie vor dem Kollabieren bei Wasserverlust schützen.

Die Bolbophyllinen besitzen nur auf der Oberseite des Blattes meistens ein zweischichtiges Hypoderm mit Spiralfaserzellen. Bei *Coelogyne cristata*, *C. flaccida* und *C. testacea* sind Hypodermzellen mit spiralgigen Verdickungen auf beiden Blattseiten entwickelt. Die stärkste Entwicklung in der Ausbildung dieses Hypoderms zeigen die *Pleurothallis*-, *Restrepia*-, *Stelis*- und *Masdevallia*-Arten. Bei fast allen *Pleurothallis*-Arten sind mehrere Schichten sehr lang gestreckter Hypodermzellen vorhanden, die bis zu $\frac{4}{5}$ der Blattdicke einnehmen und scharf gegen das grüne Parenchym abgesetzt sind. Alle Zellen des Hypoderms tragen Spiralbänder. Das stark entwickelte Hypoderm der *Masdevallia*-, *Restrepia*- und *Stelis*-Arten unterscheidet sich von dem der *Pleurothallis*-Arten dadurch, dass nur die an das Palissadenparenchym angrenzenden, besonders lang gestreckten Hypodermzellen die charakteristischen Spiralleisten tragen, während die oberen Lagen des Hypoderms frei von solchen Verdickungen sind. (Tafel IV, Fig. 10). Bei einigen dieser Arten ist auch auf der Oberseite ein Hypoderm mit Spiralzellen ausgebildet, in

der Regel aber nur einschichtig.

Besonders charakteristisch ist das Hypoderm von *Pleurothallis pulchella* gebaut. Unter der zweischichtigen Epidermis liegen zwei Lagen hypodermalen Gewebes, dessen Zellen die charakteristischen Spiralleisten tragen. Unterbrochen sind diese Spiralzellen von einer Schicht polygonaler, chlorophyllführender Zellen. Dazu finden sich noch in das Mesophyll des Blattes eingestreut einzelne grössere Spiralfaserzellen, sodass sich hier drei verschiedene Typen vereinigen (Tafel IV, fig. 6).

3. Blätter mit zentralem Wassergewebe.

Die Arten mit zentral gelagertem Wassergewebe haben nahezu zylindrische Blätter. Es gehören zu diesem Typus: *Vanda teres*, *V. suavis*; *Aerides odorata*, *A. Vardarum*, *A. Hookeriana*; *Mystacidium distichum*; *Brassavola rhopallorhachis*; *Scuticaria Steellii*.

Ihr zentrales Wassergewebe besteht aus polygonalen Zellen, die nur sehr wenig Chlorophyllkörner führen. In das zentrale Wassergewebe sind einzelne Zellen mit Spiralleisten eingestreut. Umgeben ist es von einem Assimilationsmantel, der allmählig in das Wassergewebe übergeht (Tafel IV, fig. 4 und 5).

4. Blätter mit einigen Wasserspeicherzellen zerstreut im grünen Gewebe.

Bei diesem Typus sind die wasserspeichernden Zellen im Mesophyll des Blattes unter die assimilierenden Zellen unregelmässig verteilt. HABERLANDT (35) beschreibt diesen Typus folgendermassen: "Bei verschiedenen tropischen Orchideen, welche trockenen Standorten angepasst sind (*Liparis filipes*, *Oncidium maximum* und *O. Cavendishianum*), wird das Chlorophyllparenchym der Blätter von zahlreichen, isodiametrischen oder in die Länge gestreckten Wasserzellen durchsetzt, deren Wandungen mit faserartigen Verdickungen versehen sind. Die einzelnen Zellen stehen untereinander in keiner Verbindung, allein in ihrer Gesamtheit bilden sie zweifellos ein Wassergewebe, dessen Verhältnis zum Assimilationssystem als wechselseitige Durchdringung bezeichnet werden kann".

Das Mesophyll von *Polystachya pubescens* ist ziemlich regellos von weitlumigen, längs gestreckten Wasserzellen durchsetzt, die aber keine spiralgigen Wandverdickungen führen. Dagegen finden sich im Grundgewebe von *Bolbophyllum coriaceum* und *B. Lopezianum* Wasserzellen mit Spiralleisten ziemlich gleichmässig verteilt. Ziemlich unregelmässig verteilt liegen solche Spiralfaserzellen im Mesophyll von *Masdevallia Bruchmilleri*, *Oncidium Lanceanum* und *O. microchilum*. Eigentümlich für die *Mormodes*-Arten sind die sehr langgestreckten Spiralfaserzellen im Mesophyll, welche Rhaphidenbündel enthalten.

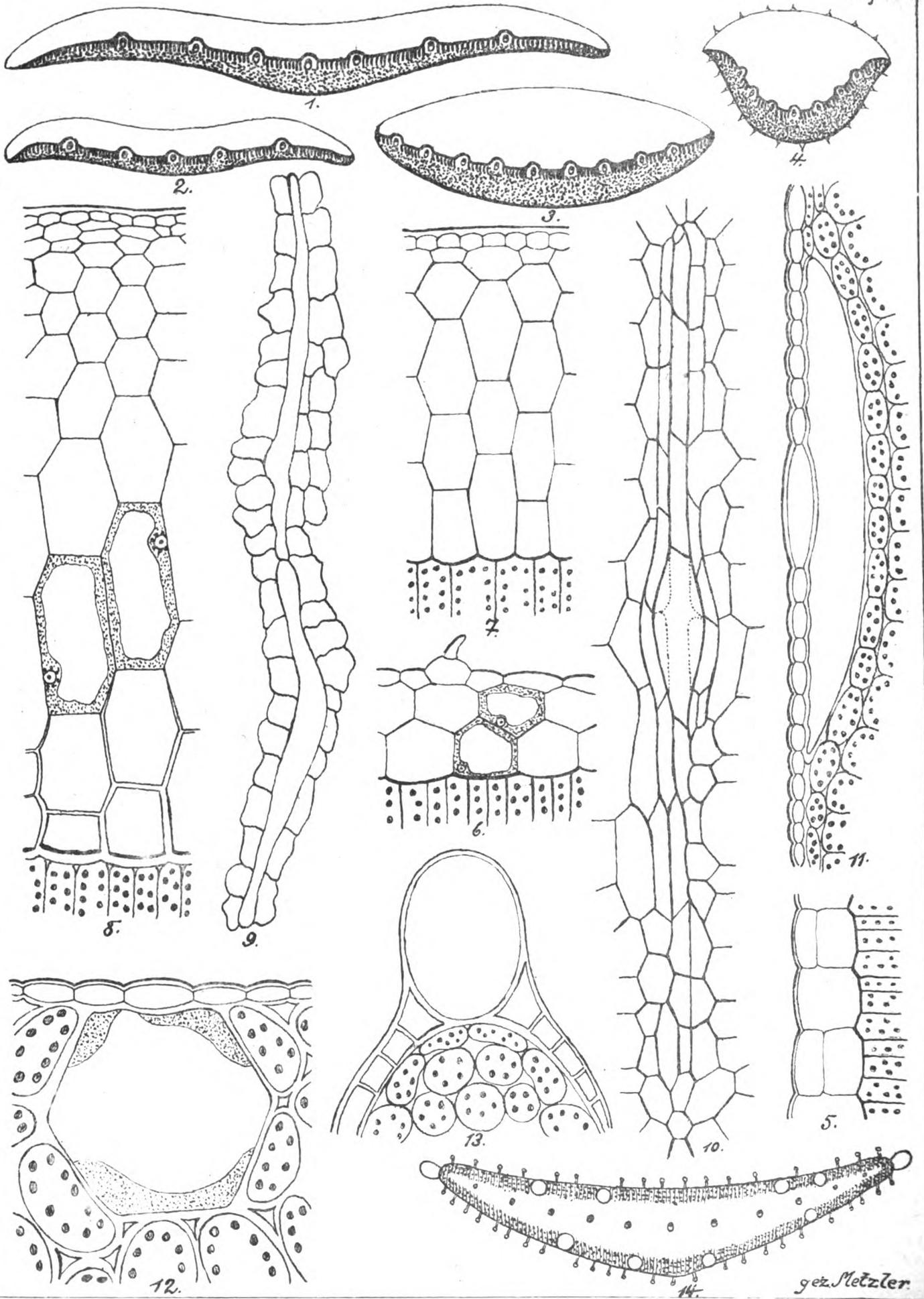
5. Blätter mit hypodermalem Wassergewebe und einigen Wasserspeicherzellen zerstreut im grünen Gewebe.

Dieser Typus vereinigt die Merkmale von 2. und 4. Es gehören hierher die Arten: *Pleurothallis ornata*, *P. Roexlii*; *Stelis Mierstii*; *Restrepia Falkenbergii*, *R. antennifera*.

PIPERACEAE. - (Tafel V, Fig. 1 - 8.)

Untersucht wurden von mir folgende Arten: *Peperomia longiflora*, *P. scandens*, *P. arifolia*, *P. metallica*, *P. rubella*, *P. incana*, *P. magnoliifolia*, *P. elusitifolia*, *P. prostrata*.

Wir finden sukkulente Blätter hauptsächlich in der Gattung *Peperomia*. Sie sind durch ein mehr oder weniger stark entwickeltes, epidermales Wassergewebe der Blattoberseite ausgezeichnet, das sie befähigt, an trockenen Standorten zu gedeihen. Nach MIQUEL, ihrem Monographen, bewohnen sie zum Teil als Epiphyten die Baumstämme der Tropen, teils wachsen sie auf Felsen und felsigen Orten. Ihre Blätter sind bifacial gebaut. Die Epidermiszellen sind nach aussen mehr oder weniger vorge-



gez. Metzler.

wölbt und mit einer mässig dicken Kutikula versehen. Die Spaltöffnungen finden sich ausschliesslich auf der Unterseite des Blattes und sind von einem Kranz von Nebenzellen umgeben. Bei einigen Arten, z.B. *Peperomia rubella* sind auf beiden Seiten knopfförmige Haare vorhanden. Unter der Epidermis der Blatt-Oberseite ist bei allen Arten ein Wassergewebe entwickelt, das in verschiedener Mächtigkeit ausgebildet sein kann, während es auf der Blatt-Unterseite stets einschichtig ist. Das Wassergewebe der Oberseite entsteht aus tangentialen Teilungen einer ursprünglich einschichtigen Epidermis, wie es durch TREVIRANUS, SANIO und vor allem PFITZER (74) einwandfrei nachgewiesen worden ist. Es besteht aus polygonalen Zellen, die Zellkern und wandständiges Protoplasma führen, ausserdem haben diese Wasserspeicherzellen neben ihrem schwach sauer reagierenden Zellsaft zahlreiche Mikrosomen, Leucoplasten und Stärkekörner; zuweilen sind auch hier und da spärlich kleine Chlorophyllkörner verteilt. Bei *Peperomia rubella* besteht das Wassergewebe aus 2 - 5, bei *P. magnoliifolia* aus 5 - 7, bei *P. clusiifolia* aus 9 - 11 und bei *P. peireskiiifolia* aus 14 - 15 Zellschichten. Die Zellwände der Wassergewebezellen sind dünn; nur in der Zellschicht, die an das Palissadengewebe grenzt, kollenchymatisch verstärkt und schliessen mit einer dicken Zellwand gegen das Assimilationsgewebe ab, sodass dadurch ein starkes Rahmenwerk entsteht, das zwischen Wassergewebe und Chlorophyllgewebe eingeschoben ist und bei der Kollabeszenz des Wassergewebes das Mesophyll schützt. Das Assimilationsgewebe besteht aus zwei Schichten Palissadenzellen mit einem darunterliegenden Schwammparenchym. Die Gefässbündel sind kollateral gebaut, Sklerenchymverstärkungen sind nicht vorhanden.

CHENOPODIACEAE - (Eigene Untersuchungen liegen hier nicht vor.)

Die meisten Chenopodiaceen sind ausgesprochen salzliebende Pflanzen. Ihr Vorkommen ist nach BUNGE (24) auf trocken gelegte, salzhaltige Meereshöden beschränkt, von denen BUNGE als Haupt-Verbreitungsgebiete der Chenopodiaceen zehn solche Salzbecken unterscheidet.

Die Chenopodiaceen sind ein- und mehrjährige Kräuter und Sträucher, oft mit fleischigen Blättern. Der grösste Teil von ihnen lässt in ihrem äusseren Habitus schon die Anpassung an trockene Klimate erkennen (ENGLER-PRANTL, 24).

Die Chenopodiaceen sind nach VOLKENS (24 und 91) und SOLEREDER (81) sehr eingehend untersucht. Man vergleiche die umfangreiche Literatur bei beiden.

Das Wassergewebe ist bei dieser Familie in vierfacher Weise entwickelt:

1. *Rhagodia*- und *Billardia*-Arten besitzen einen mehrschichtigen epidermalen Wassermantel unter der Epidermis der Blatt-Oberseite, der fast bis zur Blatt-Nitze reicht.

2. Bei *Kochia*-, *Chenola*-, *Pandertia*-Arten und *Atriplex Halimus* besteht das ganze Blatt mehr oder weniger aus Wassergewebe-Zellen; das Palissadengewebe ist auf die mittlere Schicht des Mesophylls zurückgedrängt (*Atriplex Halimus*) oder umgibt als besondere Scheiden die Nervenbündel (*Bassia muricata*, SOLEREDER).

3. Die drehrunden Blätter der *Suaeda*- und *Salsola*-Arten haben ein zentrales Wassergewebe, in dessen Mitte die Gefässbündel verlaufen, von denen seitliche Verzweigungen zu dem Palissadentmantel gehen, der das zentrale Wassergewebe umgibt.

4. Besonders weithumige mit engen Spiralleisten versehene Speicher-Tracheiden finden sich zerstreut im Palissadengewebe mancher *Salicornia*-Arten. (Zeichnungen siehe bei VOLKENS 24 und 91.)

PORTULACACEAE.

Die Familie der *Portulacaceae* gehört zu den salzliebenden Pflanzen. Die meisten sind einjährige, seltener ausdauernde Kräuter mit fleischigen Blättern (24). Sie bewohnen die dünnen und trockenen Gebiete der tropischen und subtropischen Zone. Besonders reiche Verbreitungszentren sind die Wüsten Californiens und des Kaplandes, die MARLOTH (61) in seiner Kapflora so schön schildert. Eine Ausnahme macht die feuchte Standorte bewohnende, kosmopolitische Gattung *Montia*. Wie erstaunlich die Lebensfähigkeit der Portulacaceen ist, zeigt *Lewisia rediviva*. Herbar-exempla-

re dieser Spezies waren noch nach zwei Jahren wachstumsfähig, obwohl man sie kurz vorher mit kochendem Wasser gebrüht hatte (24).

Untersucht wurde von mir *Anacampseros rufescens*. Ihre Blätter haben zentrischen Bau. Eine scharfe Differenzierung in Palissaden- und Schwammparenchym findet hier nicht statt. Das Chlorophyll-Parenchym ist peripher gelegen und geht allmählig in die farblosen Zellen des mittleren Teiles über, welcher von grossen, fast chlorophyllfreien saftigen Parenchymzellen eingenommen wird, die der Wasserspeicherung dienen. Die Wasserzellen des zentralen Teiles führen Krystalldrüsen von oxalsaurem Kalk, die dem quadratischen System angehören. Einzelne Zellen des farblosen Innern zeichnen sich durch starkes Lichtbrechungsvermögen aus. Sie enthalten Schleim, der die Wasserspeicherung unterstützt. Die Zellen der Epidermis sind klein und schwach kutikularisiert. Die Spaltöffnungen sind rechts und links je von einer zum Spalt parallel gerichteten Nebenzelle umgeben und gleichmässig über die gesamte Blattfläche verteilt.

Zentrischen Bau mit farblosem zentralem Wassergewebe besitzen nach BECKER (7) die Blätter der *Talinum*-, *Spraguea* -, *Calyptridium* -, *Cyatonia*- und *Hektorella*-Arten.

"Im Mesophyll von *Potulaca hirsutissima* bilden die Chlorophyllzellen ein Netzwerk zwischen den weitleumigen, farblosen Wasserzellen. Bei *P. oleracea* besteht das ganze Mesophyll fast nur aus Wassergewebe, nur die Gefässbündel sind von einer Scheide von grünen Palissadenzellen umhüllt" (SOLEREDER, 81, siehe Zeichnungen daselbst).

MESEMBRIANTHEMEAE. (Tafel II, Fig. 1 - 4).

Untersucht wurden von mir folgende Arten: *Mesembrianthemum Bolusii*, *M. coccineum*, *M. bulbosum*, *M. barbatum*, *M. muricatum*, *M. tigrinum*, *M. echinatum*, *M. linguiforme*, *M. lacerum*, *M. obconellum*, *M. crystallinum*, *M. uncinatum*, *M. lehmanni*, *M. stelligerum*.

Die *Mesembrianthemum*-Arten sind zum grössten Teil Bewohner trockener, wüster Gebiete in den Tropen und Subtropen. Viele von ihnen lieben maritimes Klima. Ihr Hauptverbreitungsgebiet liegt im südlichen Afrika. Besonders zahlreich sind sie in der Karroo vertreten.

Ihre Blätter zeigen im anatomischen Bau eine weitgehende Anpassung an das Klima ihres Standortes. Nach ENGLER-PRANTL (24) neigt die Konsistenz der Blätter vielfach zur Sukkulenz. Der Bau der Blätter folgt, soweit bekannt, dem zentrischen Typus.

Das Wassergewebe ist in dieser Gattung in dreifacher Weise ausgebildet:

Bei den meisten Arten ist es zentral gelegen und von einem Mantel assimilierender Palissadenzellen umgeben (Tafel II, Fig. 1).

Es finden sich aber auch viele Arten, die neben dem zentralen auch noch ein epidermales Wassergewebe ausgebildet haben. Die Epidermis tritt hier nämlich in Form von grossen, wasserspeichernden blasigen Zellen in den Dienst der Wasserspeicherung (Tafel II, Fig. 4).

Bei dem dritten Typus dieser Familie sind einzelne, grosse Wasserzellen in das Assimilationsgewebe eingestreut. Die Epidermis ist einschichtig. Die Epidermiszellen sind niedrig und von gerader oder leicht gewölbter Aussenwand mit nur schwach entwickelter Kutikula. Bei einzelnen Arten beteiligt sich die Epidermis an der Wasserspeicherung, indem ein Teil ihrer Zellen zu grösseren oder kleineren Haaren auswächst, die zu wasserhaltenden Blasen werden. Bekannt ist dies besonders bei *Mesembrianthemum crystallinum*, das seinen Namen von dem krystalartigen Glanz seiner Blätter hat. Diese Epidermis-Blasen stehen bei *M. crystallinum* und *M. barbatum* so dicht gedrängt, dass sie sich mit ihren dünnen Wänden berühren und die dazwischen liegenden Epidermiszellen mit ihren Spaltöffnungen überdecken. Bei *M. echinatum* und *M. bulbosum* sind diese Epidermis-Blasen in lange, haarförmige Fortsätze ausgezogen. Die Spaltöffnungen entbehren zum Teil besonderer Nebenzellen (*M. crystallinum* und *M. echinatum*), die zum Teil parallel zu den Schliesszellen gelagert sind. Oxalsaurer Kalk in Form von kleinen Krystallkörnchen ist in

die Aussenwand der Epidermis eingelagert, während er den seitlichen und innern Wandungen vollständig fehlt. Am reichlichsten finden sich diese Körnchen in den Aussenwänden der Epidermiszellen von *M. lacerum* und *M. Lehmanni*. Dieses zahlreiche Vorkommen gibt der Epidermis eine grauweisse Färbung und setzt die kutikuläre Transpiration erheblich herab. Demselben Zweck dienen auch krustenförmige Wachsüberzüge, die bei einigen Arten festgestellt werden konnten.

Der subepidermale Assimilationsmantel besteht aus einem 3 - 5 Lagen mächtigen Palissadenparenchym. Die Grösse seiner Zellen nimmt von aussen nach innen hin zu. In dieses Parenchym sind zahlreiche grosse Wasserzellen eingestreut. Sie führen kein Chlorophyll, sondern nur einen dünnen Plasmaschlauch mit einem Zellkern. Besonders zahlreich treten sie unter den Blattkanten auf. Diese Wasserzellen verlieren ihren Zellsaft weniger leicht als die Palissadenzellen. Nach DANNEMANN (17) und BRENNER (10) besteht die Membran dieser Wasserzellen aus einer inneren Zellulosehülle und einer äusseren Suberinlamelle. Lässt man *Mesembrianthemum*-Blätter welken, so erscheinen diese Wasserzellen des Assimilationsmantels als knotenförmige Erhebungen auf der Oberfläche des Blattes, ein Zeichen, dass sie ihren Turgor lange Zeit erhalten können; sie sind aber auch imstande, an die umgebenden assimilierenden Zellen Wasser abzugeben.

Der Assimilationsmantel ist nach innen begrenzt durch die Zone der kleineren Gefässbündel. Die Gefässbündel dieser Zone stehen ziemlich dicht und sind durch zahlreiche Gefässbündel-Anastomosen untereinander verbunden. Sie sind sehr einfach gebaut und grenzen mit ihren wenigen Gefässen an das zentrale Wassergewebe.

Scharf abgegrenzt gegen den Assimilationsmantel wird der innere Teil des Blattes ausgefüllt von dem Wassergewebe, das aus grossen, polygonalen Zellen besteht, die kleine Interzellularen zwischen sich frei lassen und kein Chlorophyll führen. Oxalsaurer Kalk findet sich in Form von Raphiden sehr zahlreich in diesen Wassergewebezellen. Einige von diesen Zellen zeichnen sich durch besondere Grösse und stärkeren Turgor aus.

Inmitten des Wassergewebes liegt das grosse axile Gefässbündel. Es ist von kollateralem Bau mit Cambium zwischen Xylem und Phloem. Das Phloem ist meist von kollenchymatisch verdickten Zellen umgeben.

CACTACEAE,

Die Kakteen sind Fettgewächse, bei denen die Stammsukkulenz zum Artcharakter gehört. Die Blätter sind bei den meisten Arten zu kleinen Schuppen reduziert, die mit breiter Basis dem Stamm aufsitzen und häufig sehr bald abfallen. Dagegen besitzen die Peireskien flache, etwas fleichige Laubblätter von gewöhnlicher Form, die man aber nicht sukkulent nennen kann. Die *Opuntia*- und *Nopalea*-Arten haben sehr fleichige, zylindrische, zuweilen früh abfallende Blätter, die bei *Opuntia subulata* sehr stattlich entwickelt sind. Sie dienen neben dem sukkulenten Stamm auch der Wasserspeicherung. Die Opuntien vereinigen somit die Charaktere der Stamm- und Blattsukkulenten. Viele Kakteen besitzen auch sukkulente Kotyledonen. Bei den *Cereus*-, *Phyllocactus*- und *Opuntia*-Arten sind die Keimblätter wohl entwickelt und sehr fleichig (GOEBEL, 34).

Untersucht wurden die zylindrischen Blätter von *Opuntia subulata* und die Keimblätter von *Cereus nycticalus*.

Die Blätter der *Opuntia* besitzen ein zentrales Wassergewebe, das allmählig in das periphere Assimilationsgewebe übergeht. Die Epidermis ist einschichtig und besteht aus niedrigen Zellen mit leicht gewölbten Aussenwänden und schwach entwickelter Kutikula. Die Spaltöffnungen besitzen auf jeder Seite parallel zum Spalt liegend eine Nebenzelle. Trichome sind nicht vorhanden. Das Mesophyll bildet in seinen peripheren Lagen ein Palissadengewebe aus, dessen Zellen reichlich Chlorophyll führen und allmählig nach dem zentralen Teil in rundliche, stark wasser- und schleimhaltige fast chlorophyllfreie Zellen übergehen. In diesem farblosen der Wasserspeicherung dienenden Teil des Blattes verlaufen zwei stärkere Gefässbündel, während auf der Grenze zwischen assimilierendem Palissadengewebe und dem farblosen Mesophyll der Mitte eine Anzahl kleinerer Gefässbündel das Blatt durchziehen.

Die beiden normal entwickelten Keimblätter von *Cereus nycticalus* sind zentrisch gebaut und schon stark sukkulent. Ihr Mesophyll ist nicht in Palissaden- und Schwammparenchym differenziert. Das ganze Keimblatt besteht aus länglich runden Zellen, die stark wasserhaltig sind. Die Zellen der peripheren Zone führen Chlorophyll, während die im Innern gelegenen fast frei davor sind. Diese Keimblätter sind gewissermassen eine Miniaturausgabe eines zentrischen *Sedum*-Blattes.

RANUNCULACEAE.

Aus der Familie der Ranunculaceen sind nur einige *Ranunculus*-Arten mit sukkulenten Blättern beschrieben.

Unter den Geröllpflanzen Neuseelands finden sich nach DIELS (20) zwei sehr stark sukkulente Ranunculaceen: *Ranunculus Haastii* und *R. orithmifolius*, beide mit dicken fleichigen Blättern und stark mit blaugrünem Wachs bereift.

HERRIOT (39) beschreibt aus der Flora der Südinsel Neuseelands folgende sehr stark sukkulente Ranunculaceen: *R. pinguis*, *R. subcaposus* und *R. pachyrhizus*. Leider ist über den anatomischen Bau der Blätter nichts gesagt, sodass ich sie auch keinem bestimmten Typus zuordnen konnte.

MENISPERMACEAE.

VOLKENS (20) führt als sukkulente Art *Cocculus Leaeba* an. Unter der Epidermis ist ein Speichergewebe für Wasser entwickelt; ausserdem finden sich im Innern der Blätter Speichertracheiden. Die Parenchymseiden der Gefässbündel stehen durch Wasserzellen mit dem epidermalen Wassergewebe in Verbindung (Fig. 8 bei VOLKENS, 91).

CRUCIFERAE.

Die Cruciferen stellen einen ziemlich erheblichen Teil der Halophyten-Formation. Die sukkulenten Formen unter ihnen, wie *Mathiola incana*, *Cakile maritima*, *Crambe maritima* und verschiedene *Cochlearia*-Arten sind von CHERMEZON (16) in seiner Halophyten-Studie genau beschrieben. Die Blätter der genannten Arten haben zentrischen Bau, alle Zellen des Mesophylls sind ± wasserspeichernd.

Unter den Wüstpflanzen der ägyptisch-arabischen Wüste findet sich die stark sukkulente Crucifere *Moricandia clavata* mit zentralem Wassergewebe, das von einem Mantel assimilierender Zellen umgeben ist (VOLKENS, 91).

DIELS (20) beschreibt in seiner Vegetations-Biologie unter den Geröllpflanzen Neuseelands die sukkulenten Cruciferen *Iberis carnosa* und *Nothothlaspi rosulatum*. Aus der Beschreibung war nichts über die Anatomie des Blattbaues zu ersehen.

TAMARICACEAE.

Volkens erwähnt als sukkulente Tamariscinee *Reaumuria hirtella* (91), die sich in allem Wadis der ägyptisch-arabischen Wüste findet.

Die Blätter zeigen auf dem elliptischen Querschnitt ein zentrales Wassergewebe aus rundlich polygonalen Zellen, in welchem die Gefässbündel verlaufen. Die Epidermis besteht aus Zellen mit kopfartigen Papillen und verdickten Aussenwänden, auf welchen sich noch eine Wachsschicht ausbreitet. Die Spaltöffnungen liegen in Vertiefungen. Bei *Tamarix mannifera* erfolgt die Wasserspeicherung ebenfalls in einem zentralen Wassergewebe. Ausserdem dienen der Wasserspeicherung Speichertracheiden, welche die Gefässbündel begleiten und besonders an den Nervenendigungen gehäuft sind.

OXALIDACEAE (Eigene Untersuchungen liegen hier nicht vor.)

Die sukkulenten *Oxalis*-Arten bewohnen nach REICHE (78) die den heftigsten Winden ausgesetzten Felsen der chilenischen Küste. Die perennierenden Arten be-

bedingen durch ihr massenhaftes Auftreten den Charakter der Vegetation. Das Blatt von *Oxalis papillosa* ist wohl am eigenartigsten gebaut. Die Epidermiszellen der Oberseite stellen ein mächtiges Wassergewebe dar, das aus sehr lang gestreckten prismatischen Zellen zusammengesetzt ist. Auf der Unterseite des Blattes finden sich blasenförmige Trichome, dazwischen kurze Drüsenhaare. Infolge des mächtigen Wassergewebes und der wasserhaltenden Kraft des sehr sauren Zellsaftes bleiben die abgetrennten Blätter sehr lange Zeit frisch. Ebenfalls Wassergewebe entwickeln folgende Arten: *Oxalis arbuscula*, *O. rosea*, *O. lobata*, *O. articulata*, *O. micrantha* und *O. carnosae*. Von *O. carnosae* schreibt GOEBEL (34): "Hier stellt die Epidermis der Blattoberseite hauptsächlich das Wassergewebe dar. Ihre Zellen nehmen durch ihre riesige Grösse mehr als die Hälfte der Blattdicke ein. Wenn das Blatt Wasser verliert, sinkt die Epidermis der Blattoberseite zusammen um sich bei Wasseraufnahme wieder auszudehnen". Nach MEIGEN (62), der auch in Chile die sukkulenten *Oxalis*-Arten studierte, ist der Oxalsäure-Gehalt der Blätter für das Festhalten des Wassers von grosser Bedeutung. Er fand, dass die sauersten Arten an den trockensten Stellen wuchsen.

MELIACEAE.

Die *Carapa*-Arten gehören der Mangrove an. Sie besitzen sukkulente Blätter von bifacialem Bau. Auf der Blatt-Oberseite ist ein mächtiges, aus zwei Schichten prismatischer Zellen bestehendes Wassergewebe entwickelt: SOLEREDER (81), Fig. 7 - 8 bei SCHIMPER (84).

ZYGOPHYLLACEAE.

Die meisten Zygophylleen sind mehrjährige Kräuter. Sie lieben die trockenen, salzhaltigen Wüsten- und Steppengebiete der wärmeren Gegenden und sind besonders stark in den Wüsten Nordafrikas verbreitet, wo sie zu den charakteristischsten Bestandteilen der Vegetation gehören und häufig gesellig auftreten (ENGLER-PRANTL 24). Ihre drehrunden, zylindrischen Blätter sind stark sukkulent und besitzen ein zentrales Wassergewebe.

Untersucht wurde *Zygophyllum album* und zwar als Alkohol-Material, gesammelt von Herrn Geh. Reg. Rat Prof. Dr. MÖBIUS in der Wüste bei Biskra.

Die Epidermis besteht aus kleinen Zellen mit schwach gewölbten, wenig kutikularisierten Aussenwänden. Die Spaltöffnungen liegen ziemlich eingesenkt, besitzen sehr kleine Schliesszellen, aber keine Nebenzellen. Die Behaarung besteht aus einzelligen, luftgefüllten, anliegenden Trichomen, welche bei *Zygophyllum album* die grauweissliche Färbung der Blätter hervorrufen.

Unter der Epidermis liegt das Assimilationsgewebe, bestehend aus 3 - 5 Lagen Palissadenzellen.

Der zentrale Teil des Blattes wird von einem dünnwandigen Wassergewebe ausgefüllt, das bis zu $\frac{2}{3}$ des gesamten Blattquerschnittes einnimmt. Es besteht aus rundlichen bis polygonalen Zellen, die kleine Interzellularen zwischen sich freilassen.

Auf der Grenze zwischen peripherem Assimilationsgewebe und zentralem Wassergewebe durchziehen eine Anzahl kleinerer Gefässbündel das Blatt, während ein grosses axiales Bündel das Wassergewebe durchsetzt. Das grosse axiale Bündel steht mit den kleineren und diese wieder unter sich durch Quer-Anastomosen in Verbindung.

Bei den *Nitraria*-Arten ist nach VOLKENS (91) kein zusammenhängendes Wassergewebe ausgebildet. Es finden sich zwischen den Palissadenzellen zerstreut farblose, grosse, isolierte, auch zu zweien oder dreien vereinigte Wasserzellen. Figuren siehe bei VOLKENS (91).

CRASSULACEAE.

Untersucht wurden von mir folgende Arten: *Sedum acre*, *S. aizoon*, *S. album*,

S. boloniense, *S. Ebersii*, *S. ibericum*, *S. populifolium*, *S. purpurascens*, *S. pruinatum*, *S. reflexum*, *S. roseum*, *S. sexangulare*, *S. dasyphyllum*, *S. Sieboldii*; *Sempervivum acuminatum*, *S. arachnoideum*, *S. arenarium*, *S. avernense*, *S. assimile*, *S. blandum*, *S. Boutignyanum*, *S. Braunii*, *S. californicum*, *S. canescens*, *S. Comollii*, *S. cornutum*, *S. debile*, *S. dolomiticum*, *S. fimbriatum*, *S. Funkii*, *S. glaucum*, *S. globiferum*, *S. grandiflorum*, *S. Hausmanni*, *S. Heuffelii*, *S. hirtum*, *S. hispidulum*, *S. Lageri*, *S. maximum*, *S. Mettenianum*, *S. modestum*, *S. montanum*, *S. patens*, *S. pannicollatum*, *S. piliferum*, *S. Reginae*, *S. Requienii*, *S. rupicolum*, *S. ruthenicum*, *S. Schlehani*, *S. soboliferum*, *S. spinulifolium*, *S. stenopetalum*, *S. tectorum*, *S. tomentosum*, *S. Verloti*, *S. glaucum*, *S. violaceum Blasius*, *S. Wulfeni*, *S. rupicolum*, *S. tortuosum*, *S. holochrysum*, *S. tabulaeforme*, *S. Haworthii*, *S. leucoblepharum*, *S. glutinosum*, *S. chrysanthum*, *S. triste*; *Crassula cymosa*, *C. lycopodium*, *C. perfoliata*, *C. lactea*, *C. portulacacea*, *C. sotaphila*; *Rochea falcata*, *Echeveria retusa*, *E. carunculata*, *E. splendens*, *E. saphyphylla*; *Cotyledon maculata*, *C. farinosa*, *C. gibbiflora*, *C. metallica*, *C. glauca*, *C. Scheidekeri*; *Kalanchoe orenata*, *K. Engleri*, *K. marmorata*, *K. rotundifolia*.

Die Crassulaceen sind in ihrer grössten Mehrzahl ausdauernde Kräuter mit dicken fleichigen Stengeln und Blättern, die nur selten behaart sind. Bei einigen Arten sind die Blätter flach ausgebildet, bei andern nehmen sie zylindrische und nadelförmige Gestalt an. Häufig sind sie rosettenförmig angeordnet wie bei *Sempervivum*-, *Echeveria*- und *Cotyledon*-Arten. Die Crassulaceen sind fast über die ganze Erde verbreitet. Sie lieben trockenen Boden, der von der Sonne stark erwärmt wird. Ihre Blätter sind in der Regel zentrisch gebaut, doch ist bei einigen Arten ein Übergang vom zentrischen zum bifacialen Typus zu erkennen. Ein eigentliches Palissadengewebe ist bei ihnen nicht ausgebildet.

Die Epidermis der Crassulaceen setzt sich aus zartwandigen, kleinen Zellen zusammen, die nur von einer dünnen Kutikula überzogen sind. Starke Kutikularschichten mit Höckern habe ich nur bei *Cotyledon agavifolius* beobachtet. Wachsausscheidungen in Form von kleinen Körnchen, die wie feine Krusten die Epidermis überziehen, konnten bei *Sempervivum tectorum*, *Crassula lactea* und *C. glauca* festgestellt werden. Oxalsaurer Kalk als feiner Krystallsand fand sich in der Epidermis-Membran von *Sempervivum calcareum* vor. Die Spaltöffnungen, umgeben von ihren charakteristisch angeordneten Nebenzellen, finden sich auf beiden Seiten der Blätter, in der Regel zahlreicher auf der Unterseite als auf der Oberseite. Die Schliesszellen liegen in derselben Höhe wie die sie umgebenden Epidermiszellen.

Bei vielen Arten der Crassulaceen, z.B. *Crassula cymosa*, *C. lycopodium*, *C. arborescens*, *C. perfoliata* und *Rochea falcata* kommen ausser den Spaltöffnungen auch Wasserspaltiten vor, welche durch ein darunter liegendes, kleinzelliges Epithemgewebe mit den Gefässbündel-Endigungen in Verbindung stehen.

Haargebilde finden sich bei den Crassulaceen nicht sehr häufig. Meistens ist nur der Rand des Blattes mit einzelligen, spitzen, etwas gebogenen Haaren besetzt. Knöpfchenartige Drüsenhaare mit mehrzelligem Stiel, welche über die Ober- und Unterseite des Blattes sich verteilen, konnten bei *Sempervivum montanum*, *S. hispidulum*, *S. tomentosum*, *S. Lageri*, *S. globiferum*, *S. ruthenicum*, *S. stenopetalum*, *S. avernense*, *S. Schlehani*, *S. Schmittspahni*, *S. fimbriatum*, *S. assimile* und *S. tortuosum* festgestellt werden. *Rochea falcata* hat blasenartig aufgetriebene Epidermiszellen, welche die benachbarten Zellen der Epidermis überdecken. Sie schliessen sich dicht zusammen und werden durch gegenseitigen Druck fast würfelförmig und bilden so für die gesamte Blattfläche einen schützenden Panzer gegen Verdunstung. In den Wänden dieser Epidermisblasen ist dazu noch reichlich Kieselsäure eingelagert. (Abbildung siehe bei KERNER, 52).

Eine besondere Eigentümlichkeit der Crassulaceen-Epidermis sind die von ENGLER (23) entdeckten epidermalen Schlauchzellen, ENGLER fand sie zuerst bei *Saxifraga cymbalaria* und *Sedum spurium*. Es sind 0,5 bis 2 mm lange Schlauchzellen in der Epidermis der Ober- und Unterseite des Blattes, welche auf beiden Seiten von 6 bis 20 normalen Epidermiszellen umgeben sind (Tafel V, Fig. 9). Sie sind nach den Untersuchungen ENGLERs aus mehreren der Länge nach aneinander gereihten Epidermiszellen entstanden, stark turgeszent und führen Gerbstoff. Solche Gerbstoff-

Schlauchzellen fand ich bei *Sempervivum tortuosum* und *S. debile*. Sie befanden sich aber nicht in der Epidermis, sondern in der subepidermalen Schicht des Blattes (Tafel V, Fig. 14). Auf dem Querschnitt sind sie polygonal und auf dem Längsschnitt lang gestreckt, an beiden Enden zugespitzt. Ihr wandständiges Plasma umschliesst den gerbstoffhaltigen Safttraum (Tafel V, Fig. 10, 11, 12).

Ebenso hat WAGNER (93) in der subepidermalen Grundgewebe-Zone der Blätter von *Sempervivum holochrysum*, *S. pulchellum*, *Sedum hybridum*, *S. purpureum*, *S. Ebersii* und SOLEREDER (81) bei *Sempervivum Schmittii* Gerbstoffschläuche gefunden.

Die Gerbstoff-Schlauchzellen finden sich demnach in der Epidermis oder in der subepidermalen Schicht des Blattes.

Das Mesophyll der *Sedum*-Arten zeigt kaum eine Differenzierung in Palissaden- und Schwammgewebe. Es besteht aus rundlichen, sehr wasserreichen Zellen, die alle Chlorophyll führen. Die peripheren Zellen desselben sind mit Chlorophyll stärker versehen als die im innern gelegenen und ausserdem in radiale Reihen angeordnet. Der fast chlorophyllose Teil des Mesophylls besteht aus sehr wasserreichen, rundlichen Zellen, die nicht so regelmässig angeordnet sind wie die peripheren Zellen. Die Gefässbündel bestehen in der Hauptsache aus sehr engen Spiraltracheiden, Phloem ist nur sehr schwach vertreten. Hartbast konnte bei keiner Art festgestellt werden. Die Gefässbündel liegen bei flachen Blättern in der Mitte zwischen Ober- und Unterseite; bei zylindrischen Blättern in einem Kreise geordnet im Mesophyll.

Bei dem Parenchym der *Sempervivum*-Arten fällt besonders die lamellenartige Anordnung der assimilierenden Zellen auf. Die einzelnen Zellen liegen nicht unregelmässig nebeneinander, sondern sind in senkrecht zur Blatt-Oberfläche gerichteten Parenchym-Lamellen angeordnet, welche nur eine Zellschicht dick sind und parallel zur Längsaxe des Blattes verlaufen (35). Die einzelnen Parenchymlamellen sind durch Interzellularspalten voneinander getrennt. Bei *Sempervivum assimile* u. *S. Boutignianum* sind diese Interzellularspalten sehr stark entwickelt. BRENNER (10) urteilt darüber sehr treffend: "Es werden durch diese grossen Interzellularen dampfesättigte, windstille Räume geschaffen, die bei mehr oder weniger geschlossenen Spaltöffnungen die weitere Transpiration verhindern. Zum ändern, wollen die Fettpflanzen mit ihren massigen, dicken Blättern den tiefer liegenden Geweben die Lebensbedingungen nicht entziehen, so sind sie genötigt, die Interzellularen zu erweitern, um damit die äussere Oberflächen-Verminderung durch innere Oberflächen-Vergrösserung zu kompensieren. Dadurch ist aber der Pflanze Gelegenheit gegeben, bei geschlossenen Spaltöffnungen weiter zu assimilieren und zu atmen, da ihr eine verhältnismässig grosse Luftmenge zur Verfügung steht und sie in den Stand gesetzt wird, die durch Respiration oder Säure-Zersetzung ausgeschiedene Kohlensäure gleich wieder auszumitzen. In der Funktion der Interzellularen als Luft-Reservoir und der durch sie bedingten Kompensation des äusseren Oberflächen-Verlustes bei den Crassulaceen dürfte wohl der Hauptgrund dieser Einrichtung zu sehen sein" (BRENNER, 10).

Nun noch einiges über das reiche Vorkommen von Gerbstoff bei den Crassulaceen. Gerbstoff findet sich bei ihnen in den Zellen der Epidermis, den als Gerbstoffschläuchen beschriebenen epidermalen Schlauchzellen, den Leitscheiden der Gefässbündel (WAGNER, 93) und in den einzelnen Zellen, die zerstreut im Mesophyll liegen, aber besonders zahlreich in den subepidermalen Mesophyllschichten angehäuft sind. Man erkennt die Gerbstoff führenden Zellen leicht auf dem Blatt-Querschnitt schon durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen. Auf dem Längsschnitt erreichen sie oft eine beträchtliche Länge, Sie besitzen wandständiges Plasma und innerhalb desselben den gerbstoffhaltigen Safttraum. Die Chlorophyllkörner sind in ihnen spärlicher vorhanden als in den übrigen Zellen und bedeutend kleiner ausgebildet. Der Gerbstoff der Crassulaceen wandert nicht, sondern bleibt in den gebildeten Zellen liegen (WAGNER, 93). Diese Gerbstoffzellen und -Schläuche wirken durch ihre stärkere osmotische Saugkraft Wasser anziehend und verzögern durch ihren Gerbstoff die Transpiration (AUBERT, 4).

PAPILIONACEAE.

DIELS (20) beschreibt als sukkulente Form dieser Familie aus Neuseeland *Swainsonia* mit ansehnlich breitem epidermalem Wassermantel; COEDEL (34) aus Südafrika *Saccophyllum carnosum*. Über den anatomischen Bau der angeführten Arten sind von beiden Autoren keine genauen Angaben gemacht, sodass eine Einordnung in einen bestimmten Typus unterbleiben musste.

LYTHRACEAE.

Nur die der indischen Mangrove-Formation angehörenden *Sonneratia*-Arten besitzen sukkulente Blätter. Die Mitte des Blattes wird bei den isolateral gebauten Blättern von einem dünnwandigen, farblosen Wassergewebe eingenommen, in welchem auch die zahlreichen Gefässbündel verlaufen. Beiderseits ist das Wassergewebe durch grünes Mesophyll begrenzt. Näheres über die Blatt-Anatomie siehe bei SCHIMPER (84).

COMBRETACEAE.

Die isolateralen Blätter der zur Mangrove gehörigen *Lumnitzera*-Arten besitzen ein mächtiges zentrales Wassergewebe, durchsetzt von zahlreichen Gefässbündeln mit Speichertracheiden, umgeben beiderseits von hohen Palissadenzellen. Siehe Fig. 9 und 10 bei SCHIMPER (84), HOLTERMANN (41), SOLEREDER (81).

UMBELLIFERAE.

DIELS (20) beschreibt unter den Geröllpflanzen Neuseelands eine stark sukkulente Umbellifere *Aciphylla carnosula* mit mächtigem zentralem Wassergewebe, das aussen von Palissadenparenchym umhüllt, innen mit dünnen Leitbündeln und Ölgängen durchzogen ist. Dem Gasbedarf dienen kleine Stomata. Die zweischichtige Epidermis mit starken, wachsbedeckten Wänden hemmt die Kutikularverdunstung und dient der Festigung der Pflanze.

Ausserdem erwähnt DIELS (20) unter den Geröllpflanzen Neuseelands die stark sukkulente Staude *Seseli tortuosum*. Über ihre Blattanatomie ist leider nichts gesagt.

Es finden sich unter den Umbelliferen auch halophile Formen mit stark ausgeprägter Sukkulenz, wie z.B. *Crithmum maritimum*. Ihre Blätter besitzen nach CHERMEZON (16) ein zentrales Wassergewebe aus rundlichen bis polygonalen Zellen.

LORANTHACEAE.

Der Blattbau dieser chlorophyllführenden Halbparasiten, welche meist auf Bäumen durch Haustorien befestigt sind, selten in der Erde wachsen, ist bei einigen Arten typisch bifacial, bei anderen dagegen typisch zentrisch.

Die Wasserspeicherung übernehmen einzelne Speichertracheiden, die im grünen Gewebe zerstreut liegen.

Die *Viscum*-Arten besitzen langdauernde, ziemlich dicke, mit stark kutikularisierter Oberhaut versehene Blätter. Das Mesophyll der einjährigen Blätter besteht aus isodiametrischen Zellen; im zweiten Jahre dagegen strecken sich die unter der Epidermis der Blattober- und Unterseite gelegenen Zellschichten palissadenartig in die Länge. Die Nervenenden sind in den Blättern zu erweiterten End-Tracheiden mit stark schleimführendem Inhalt umgebildet, die der Wasserspeicherung dienen.

Die von MARKTANNER-TURNERETSCHER (64) bei den *Viscum*- und *Loranthus*-Arten beschriebenen, in der Nähe der verbreiterten Leitbündel-Endigungen liegenden Schleimzell-Gruppen, die auch der Wasserspeicherung dienen sollten, sind von RAON (81) richtig als Steinzellgruppen mit Krystall-Einlagerungen gedeutet worden.

Die *Loranthus*-Arten haben neben den verbreiterten Endtracheiden der Nervenbündel noch unregelmässig im Mesophyll des Blattes zerstreut liegende Speichertracheiden.

Bei den nicht parasitischen *Galadendron*-Arten begleiten die Speichertracheiden in geschlossenen Zügen die Nervenbündel.

HOLTERMANN (41) fand bei dem häufig auf Mangrove-Gewächsen schmarotzenden *Loranthus capitellatus* unter der Epidermis ein 2-schichtiges Wassergewebe ausgebildet, dazu die Gefässbündelenden stark mit Speichertracheiden umgeben (ENGLER, 24, HOLTERMANN, 41, SOLEREDER, 81).

RHIZOPHORACEAE.

Tropische Bäume oder Sträucher der Mangrove mit bifacialen Blättern, die auf ihrer Oberseite ein ± stark entwickeltes epidermales Wassergewebe besitzen. Nur bei den *Bruguiera*-Arten ist auch auf der Blatt-Unterseite ein deutliches Wassergewebe vorhanden. Ihre Nervenenden sind von Speichertracheiden umgeben.

Über die Blatt-Anatomie der *Rhizophora*, *Bruguiera* -, *Cerops*- und *Kandelta*-Arten siehe HOLTERMANN (41), SOLEREDER (81) und SCHIMPER (84).

MYRSINACEAE.

Die *Aegiceras*-Arten der Mangrove besitzen sukkulente Blätter mit grosszelligem, epidermalem Wassergewebe; oberseits dreischichtig, unterseits einschichtig. Ausserdem sind Speichertracheiden vorhanden. Figur 75 bei HOLTERMANN (41), Fig. 14 - 15 bei SCHIMPER und SOLEREDER (81).

ASCLEPIADACEAE.

Die Asclepiadaceen sind meist ausdauernde Stauden oder Halbsträucher, zuweilen mit "ephedroider" Tracht oder Fettgewächse mit kreuzständigen, seltener spiralig gestellten Blättern (24) Es kommen in dieser Familie sowohl Blattsukkulenten (*Hoya*, *Dischidia*) als auch Stammsukkulenten vor. Die *Ceropegien* vereinigen beide Formen; Arten mit fleischigen Stämmen und sukkulenten Blättern und wieder andere mit nur sukkulenten Blättern (34). Die *Dischidia*-Arten sind meist epiphytische Gewächse mit ziemlich kleinen, eiförmigen, fleischigen Blättern. Es gibt aber auch unter ihnen Arten, bei denen die Blätter zu grossen, fleischigen Taschen umgebildet sind (*D. Rafflesiana*), welche als Wasserbehälter für die Wurzeln dienen (24). Die Asclepiadaceen bewohnen die Tropen beider Hemisphaeren u. erreichen im Kapland, der "Zuchtanstalt für Sukkulente" eine besonders hochgradige Entwicklung.

Untersucht wurden *Dischidia bengalensis*, *Ceropegia radicans*, *C. Woodii* und *G. debile*

Die Blätter der genannten Arten sind sukkulent und von zentrischem Bau. Eine scharfe Differenzierung in Wasser- und Assimilationsgewebe ist allerdings hier nicht vorhanden. Es sind alle Zellen des Mesophylls ± wasserspeichernd.

Die Epidermis setzt sich aus kleinen Zellen mit wenig vorgewölbter, aber ziemlich stark kutikularisierter Aussenwand zusammen, die ausserdem bei den untersuchten Arten noch einen Wachüberzug in Form von kleinen Wachsschollen trägt. Die Spaltöffnungsapparate besitzen Nebenzellen und sind nach dem Rubiaceen-Typus gebaut.

Das Mesophyll der Blätter besteht durchweg aus polygonalen Zellen mit kleinen Interzellularen. Eine Differenzierung in Palissaden- und Schwammparenchym ist nicht vorhanden. Unter der Epidermis ist ein Hypoderm entwickelt, das bei *Dischidia bengalensis* nur aus einer Zellschicht besteht, während es bei den *Ceropegia*-Arten zwei Zellschichten stark ist und Anthocyan führt. Dann folgt der Assimilationsmantel, der sich aus kleineren polygonalen Zellen zusammensetzt, aber allmählich nach dem Innern der Blätter in grössere, fast chlorophyllfreie, wasserspeichernde Zellen übergeht. Oxalsaurer Kalk tritt in Form von Einzelkristallen

und Drusen auf. Mehrere Gefässbündel, die in der Mitte in einer Ebene angeordnet sind, durchziehen die im Querschnitt ovalen Blätter.

COMPOSITAE.

In dieser jungen, zugleich aber grössten Pflanzenfamilie sind nur wenige Arten sukkulent. Untersucht wurden *Senecio canus*, *S. ficoides* und *Kleinia repens* (siehe Tafel II, Fig. 5, 6).

Alle drei zeichnen sich durch dicke, runde, an den Enden zugespitzte, fleischige Blätter aus, die ein zentrales Wassergewebe besitzen, welches aus polygonalen Zellen besteht, das bei *Kleinia repens* in seinen peripheren Lagen, die an das assimilierende Gewebe grenzen, Interzellularen führt, während sein innerer Teil frei von solchen Zwischenräumen ist. Umgeben wird bei allen 3 das zentrale Wassergewebe von einem Mantel aus Palissadenzellen. Auf der Grenze zwischen Wasser- und Assimilationsgewebe verlaufen die zahlreichen Gefässbündel, alle mit ihrem stark reduzierten Xylemteil nach innen zeigend. Bei *Kleinia repens* und *Senecio ficoides* liegt über jedem Gefässbündel nach aussen zu ein Ölgang; ausserdem befinden sich bei beiden Ölgänge im Assimilationsgewebe. Die Epidermis besteht aus kleinen Zellen mit mässig verdickten Aussenwänden, die bei *Kleinia repens* zahlreiche kleine Wachsschollen, bei *Senecio canus* eine dichte Haardecke tragen. Erwähnt seien noch die beiden Compositen, die GOEBEL (34) in seinen biologischen Schilderungen beschreibt: *Othonna crassifolia* und *Senecio macroglossus*, die nach demselben Typus gebaut sind. Unter den Dünenpflanzen Neuseelands findet sich das unzertrennliche Compositenpaar *Olearia insignis* und *Senecio Munroi* mit dickem, braunglänzendem Lack-Überzug und stark wasserpeicherndem Hypoderm; dazu die sukkulente Staude *Chrysanthemum alpinum* (DIELS, 20).

III. ZUSAMMENSTELLUNG.

A. BLÄTTER VON MEIST BIFACIALEM BAU MIT ÄUSSEREM WASSERGEWEBE AUF DER OBERSEITE, SELTEN AUCH AUF DER UNTERSEITE.

a. Wassergewebe nur durch ein- oder mehrschichtige Epidermis gebildet.

<i>Orchidaceae</i> :	<i>Paphiopedilum</i> - und <i>Dendrobium</i> -Arten.
<i>Piperaceae</i> :	<i>Peperomia</i> .
<i>Oxalidaceae</i> :	<i>Oxalis papillosa</i> , <i>O. carnos</i> a, <i>O. rosea</i> .
<i>Chenopodiaceae</i> :	<i>Rhagodia</i> -Arten.
<i>Menispermaceae</i> :	<i>Cocculus Leasba</i> ,

b. Wassergewebe aus Epidermis und Hypoderma, oder nur aus Hypoderma gebildet.

<i>Commelinaceae</i> :	<i>Tradescantia</i> -Arten.
<i>Bromeliaceae</i> :	<i>Hechtia</i> -, <i>Dyckia</i> -, <i>Cryptanthus</i> -, <i>Billbergia</i> - und <i>Pitcairnia</i> -Arten.
<i>Velloziaceae</i> :	<i>Vellozia</i> -Arten.
<i>Orchidaceae</i> :	<i>Pleurothallis</i> -, <i>Restrepia</i> -, <i>Stelis</i> -, <i>Masdevallia</i> -, <i>Laelia</i> -, <i>Brassavola</i> -, <i>Ponera</i> -, <i>Maxillaria</i> -, <i>Epidendrum</i> -, <i>Oncidium</i> -, <i>Eria</i> -Arten.
<i>Meliaceae</i> :	<i>Carapa</i> -Arten.
<i>Rhizophoraceae</i> :	<i>Rhizophora</i> -, <i>Brugiera</i> - und <i>Kandelia</i> -Arten.
<i>Myrsinaceae</i> :	<i>Aegiceras</i> -Arten
<i>Loranthaceae</i> :	<i>Loranthus capitellatus</i> .

B. BLÄTTER VON MEIST ZENTRISCHEM BAU MIT DEUTLICHER DIFFERENZIERUNG IN ZENTRALES WASSERGEWEBE UND PERIPHEREN ASSIMILATIONSMANTEL.

<i>Anthericeae</i> :	<i>Balbina</i> -Arten.
<i>Aloineae</i> :	<i>Aloe</i> -, <i>Casteria</i> -, <i>Apicra</i> - und <i>Haworthia</i> -Arten.
<i>Agaveae</i> :	<i>Agave</i> -Arten.
<i>Orchidaceae</i> :	<i>Vanda</i> -, <i>Aerides</i> - und <i>Mystacidium</i> -Arten.
<i>Chenopodiaceae</i> :	<i>Salsola</i> -, <i>Suaeda</i> - und <i>Salicornia</i> -Arten.
<i>Mesembrianthameae</i> :	<i>Mesembrianthemum</i> -Arten.
<i>Tamaricaceae</i> :	<i>Reaumuria hirtella</i> .
<i>Zygophyllaceae</i> :	<i>Zygophyllum</i> -Arten.
<i>Umbelliferae</i> :	<i>Aciphylla carnulosa</i> , <i>Crithmum maritimum</i> .
<i>Compositae</i> :	<i>Senecio canus</i> , <i>S. flooides</i> und <i>S. macroglossus</i> .

C. BLÄTTER VON MEIST ZENTRISCHEM BAU, OHNE SCHARFE DIFFERENZIERUNG IN ASSIMILATIONS- UND WASSERGEWEBE, ALLE ZELLEN DES MESOPHYLLS MEHR ODER WENIGER WASSERSPEICHERND.

<i>Chenopodiaceae</i> :	<i>Kochia</i> -, <i>Panderia</i> - und <i>Atriplex</i> -Arten.
<i>Portulacaceae</i> :	<i>Talinum</i> -, <i>Anacampseros</i> - und <i>Portulaca</i> -Arten.
<i>Cruciferae</i> :	<i>Crambe maritima</i> , <i>Moricandia clavata</i> .
<i>Crassulaceae</i> :	<i>Sedum</i> -, <i>Sempervivum</i> -, <i>Crassula</i> -, <i>Echeveria</i> -, <i>Rochea</i> - und <i>Kalanchoe</i> -Arten.
<i>Cactaceae</i> :	<i>Opuntia</i> -Arten.
<i>Compositae</i> :	<i>Matricaria</i> - und <i>Artemisia</i> -Arten.
<i>Asclepiadaceae</i> :	<i>Dischidia</i> - und <i>Ceropegia</i> -Arten.

D. EINZELNE WASSERSPEICHERNDE ZELLEN ZERSTREUT IM MESOPHYLL DES BLATTES, DIE SICH ABER IN FORM UND INHALT DEUTLICH VON DEN ASSIMILIERENDEN ZELLEN UNTERSCHIEDEN.

<i>Orchidaceae</i> :	<i>Polystachya</i> -, <i>Bolbophyllum</i> - und <i>Oncidium</i> -Arten.
<i>Velloziaceae</i> :	<i>Barbacenia</i> -Arten.
<i>Chenopodiaceae</i> :	<i>Salicornia</i> -Arten.
<i>Zygophyllaceae</i> :	<i>Nitraria</i> -Arten.
<i>Portulacaceae</i> :	<i>Portulaca hirsutissima</i> .
<i>Loranthaceae</i> :	<i>Loranthus europaeus</i> .

IV. ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE.

Bei einer vergleichenden Betrachtung der Familien mit sukkulenten Blättern finden wir zunächst eine durchaus verschiedene Entwicklung der Epidermis, indem diese entweder eine das Wasser im Blatt zurückhaltende feste Haut bildet oder der Wasserspeicherung dient oder, wie es scheint, keine dieser Funktionen ausübt (*Sedum*).

Als Organ zur Einschränkung der Transpiration hat sie wieder verschiedenen Bau. Bei Agaven und Aloineen ist sie in ihrem physiologisch wichtigsten Teil, der Aussenwand, durch starke Verdickung der Kutikularschichten, Wachsüberzüge, Einlagerungen von oxalsaurem Kalk und Kieselkörnchen ausgezeichnet, um die kutikuläre Transpiration auf ein möglichst geringes Mass herabzusetzen. Denselben Zweck dienen bei der Bromeliaceen-Epidermis die starken Verdickungen der Innen- und Seitenwände mit einem darunter liegenden sklerenchymatischen Hypoderm. Die Aussenwände der Epidermiszellen sind hier nur verhältnismässig schwach verdickt, doch stark kutinisiert. Mässig verdickte Aussenwände besitzen die Epidermen der sukkulenten Orchideen und Compositen. Bei letzteren erfahren die Aussenwände noch eine Unterstützung ihrer Funktion durch starke Wachsüberzüge in Form von Wachsschollen (*Kleinia*) oder dichte Wollhaare (*Senecio*). Wachsüberzüge finden sich zur Verringerung der Transpiration auch bei *Crassula lactea*, *C. glauca*, *Cotyledon aga-*

voides; ferner oxalsaure Kalksand in den Aussenwänden von *Mesembrianthemum Lehmanni* und *Sempervivum calcareum*; Einlagerungen von Kieselsäure in der Epidermis der *Callisia*-Arten, Luftefüllte, anliegende Trichome besetzen bei gewissen *Zygophyllum*-Arten in sehr reicher Masse die Epidermis und helfen auf diese Weise die Transpirationsgrösse herabsetzen.

In den Dienst der Wasserspeicherung, als Wasser-Reservoir, tritt die Epidermis bei gewissen Orchideen, Peperomien, Commelinaceen und Oxalidaceen. In diesem Falle bestehen ihre Elemente aus grossen, dünnwandigen, polygonalen bis säulenförmig gestreckten Zellen, die teils in einer Schicht angeordnet, teils in Mächtigkeit von mehreren Zell-Lagen ausgebildet sind. Hierher gehören auch die grossen Wasserblasen, die aus den vorgestülpten, dünnen Aussenwänden der Epidermis bei gewissen *Mesembrianthemum*-Arten gebildet werden. Die Zellen dieser der Wasserspeicherung dienenden Epidermis führen in den meisten Fällen reichlich Schleim, organische Säuren oder Salze, um das Wasser energischer festhalten zu können.

Als besondere Eigentümlichkeit seien die blasenartig aufgetriebenen, derben Epidermiszellen der *Rochea*-Arten erwähnt, die einestheils mit ihrem wässrigen Inhalt als Wasserspeicher fungieren, andernteils durch die reichliche Einlagerung von Kieselsäure in ihren Aussenwänden der Herabsetzung der Transpiration dienen.

Dünne, zartwandige Epidermen, die weder der Wasserspeicherung noch der Herabsetzung der Transpiration dienen, finden sich bei gewissen *Portulaca*-, *Sedum*- u. *Sempervivum*-Arten. Bei letzteren seien noch die Epithem-Hydathoden und die langgestreckten, gerbstoffreichen Schlauchzellen erwähnt.

Drüsenhaare finden sich nicht sehr häufig bei den Familien mit sukkulenten Blättern. Genannt seien die Blattrend-Trichome und knöpfchenförmigen Drüsenhaare der *Sempervivum*-Arten. Hier schliessen sich an die Wasser aufsaugenden Schuppenhaare der Bromeliaceen.

Die Organe der stomatären Transpiration sind nach DELF bei den sukkulenten Blättern mit starker Reduktion ihrer verdunstenden Blattoberfläche (*Aloe*, *Agave*, *Mesembrianthemum*, Compositen) pro Einheit der Blattoberfläche berechnet in weit geringerer Anzahl vorhanden als bei den breitflächigen Formen der sukkulenten Commelinaceen, Orchideen und Peperomien; dazu sind die Stomata bei Agaven und Aloineen noch tiefer unter das Niveau der übrigen Epidermis-Zellen eingesenkt, haben bei ihrer geringen Grösse nur wenig Spielraum zur Bewegung und sind durch vorspringende Kutikularleisten und Wachshöfe geschützt.

Dagegen erfahren die Spaltöffnungen der breitflächigen sukkulenten Formen (Orchideen, Peperomien, Commelinaceen) und die der zentrisch gebauten Blätter der Crassulaceen keine Einsenkung, sind auch nicht von Wachsringen oder Kutikularleisten umgeben.

Die Stomata finden sich bei den bifacialen Blättern in der Regel auf der Unterseite, niemals aber trägt die Epidermis, die das periphere Wassergewebe begrenzt, Spaltöffnungen.

Das wasserspeichernde Gewebe ist bei den einzelnen Familien verschieden gelagert. Die Familien mit breitflächigen sukkulenten Blättern besitzen ein peripheres Wassergewebe, das fast ausschliesslich auf der Blatt-Oberseite entwickelt ist, in einigen Familien kommt es beiden Blattseiten zu, niemals findet es sich allein auf der Blatt-Unterseite.

Das periphere Wassergewebe kann entweder durch tangentielle Teilungen der einschichtigen Epidermis entstehen (*Peperomia*-Arten) oder aus dem Grundgewebe hervorgehen. Nach der verschiedenen Entstehung dieses peripheren Gewebes lassen sich daher die Pflanzen mit einem äusseren Wassermantel in zwei Gruppen scheiden: solche mit epidermalem und solche mit hypodermalem Wassergewebe. In physiologischer Hinsicht kann man aber diese Trennung nach der Herkunft der beiden Gewebe nicht aufrecht erhalten. Ein mehrschichtiges, epidermales Wassergewebe besitzen die Commelinaceen, Bromeliaceen und Orchideen.

Bei den Familien mit zentrisch gebauten Blättern (*Agave*-, *Aloe*-, *Mesembrianthemum*-Arten und Compositen) ist das wasserspeichernde Gewebe zentral gelagert und stets von einem Mantel chlorophyllführender Palissadenzellen umgeben.

Die Blätter der Sukkulanten unserer gemässigten Gebiete (*Sedum* und *Sempervi* -

um) mit ihrem zentrischen Blattbau zeigen keine scharfe Differenzierung in Assimilations- und Wassergewebe. Es sind alle Zellen des Mesophylls ± wasserspeichernd. Es tritt nur eine Differenzierung insofern ein, als die zentral gelegenen, fast chlorophyllfreien Zellen besonders an der Wasserspeicherung beteiligt sind. Zu diesem Typ gehören ausser den Crassulaceen auch die *Portulaca*-Arten mit zentrischen Blättern und ein Teil der Halophyten (siehe Zusammenstellung).

Einzelne Wasserzellen, die sich durch ihre Grösse, farblosen Inhalt starken Schleimgehalt und Raphidenbündel auszeichnen, finden sich zerstreut oder in Gruppen im Chlorophyllgewebe der Zygophylleen (*Nitraria retusa*), Velloziaceen (*Barbarea*) und einiger parasitischer Lorantheen. Reichlich vertreten sind solche Zellen auch bei den Orchideen, wo sie die charakteristischen spiraligen Verdickungsleisten tragen.

Die Elemente des Wassergewebes sind bei allen Familien im Gegensatz zu den toten Zellen des "trachealen Wassergewebes" lebende Parenchymzellen mit dünnem, wandständigem Plasma und Zellkern. In ihrem farblosen, wässrigen Zellsaft führen sie Schleim, organische Säuren, Gerbstoffe und Salze, die durch ihre starke osmotische Saugfähigkeit das Wasser leichter aufnehmen und sehr lange festhalten können.

Die reichliche Bildung von organischen Säuren im Zellsaft der Wasserspeicherzellen scheint in enger Beziehung zu dem beschränkten Gas-Austausch dieser Gewebe zu stehen. Bei den meisten Blatt-Sukkulanten schliessen die Zellen der wasserspeichernden Gewebe ohne Interzellularen aneinander.

Die Interzellularen, die sich bei Agaven und Aloineen auf dem Blattquerschnitt zeigen, bilden kleine drei- oder viereckige Räume, die sich nicht zu grösseren Luftkanälen zusammenschliessen.

Dagegen finden sich bei den *Sempervivum*-Arten zusammenhängende, dampfgesättigte Interzellular-Spalten zwischen den Parenchymlamellen, die senkrecht zur Blattoberfläche gerichtet sind und parallel zur Längsaxe des Blattes das Mesophyll durchziehen.

Die Zellwände der Wasserspeicher-Zellen sind dünn und kollabieren sehr leicht bei Wassermangel. Zuweilen sind die vertikalen Seitenkanten der Wasserzellen kollenchymatisch verstärkt (*Peperomien*) oder die Wände sind mit spiraligen Verdickungsleisten versehen, wie bei gewissen Orchideen, *Portulaca*-, *Salicornia*- und *Aeschynanthus*-Arten.

Die Form der Zellen variiert bei den einzelnen Familien sehr. Im zentral gelegenen Wassergewebe sind sie meist rundlich oder polygonal, während sie in den epidermalen Wasserspeichern die Form von schmalen Palissadenzellen oder sehr lang gestreckten Prismen annehmen.

Das Wassergewebe liegt bei allen Familien immer in unmittelbarer Nachbarschaft des Assimilations-Gewebes. Die zentralen Wasserspeicher-Komplexe können scharf gegen den peripheren assimilierenden Mantel abgegrenzt (*Mesembrianthemum*, Compositen), manchmal sogar durch ölführende Grenzschichten von ihm getrennt sein (*Aloe*). Vielfach gehen beide Gewebe allmählig ineinander über (Agaven). Die peripheren Wasserspeicher sind in der Mehrzahl der Fälle scharf gegen das assimilierende Gewebe abgegrenzt, gehen aber auch bei einigen Orchideen allmählig ins Mesophyll über. Um grössere Berührungsflächen zwischen beiden Geweben herbeizuführen, springen oft grosse wasserführende Zellen in das Assimilationsgewebe vor.

Das Assimilationsgewebe besteht bei allen Familien mit zentralem Wassergewebe nur aus Palissadenzellen, die den zentralen Wasserspeicher in verschieden starker Mächtigkeit wie einen Mantel umgeben. Da diese assimilierenden Palissaden nur sehr kleine Interzellularen zwischen sich frei lassen, sonst aber dicht geschlossen sind, so tragen sie auch noch wesentlich zur Herabsetzung der Transpiration bei.

Bei allen Blattsukkulanten mit peripherem Wassergewebe ist das Assimilationsgewebe in Palissaden- und Schwammparenchym differenziert.

Auch das Leitungssystem steht ebenfalls mit dem Wassergewebe in unmittelbarem Zusammenhang. Bei den Familien mit zentralem Wassergewebe durchziehen zahlreiche kleine Gefässbündel, die durch Quer-Anastomosen reichlich miteinander in Verbindung stehen, nicht allein im zentralen Wasserspeicher, sondern auch auf der Grenze

von Assimilations- und Wassergewebe in Verbindung steht. Bei den erwähnten Familien wenden die Gefässbündel alle ihren Xylemteil dem Wassergewebe zu.

Die Gefässbündel verlaufen bei den Familien mit peripherem Wassergewebe in der Regel im Assimilationssystem. Sie stehen aber bei einigen Bromeliaceen und Commelinaceen durch ihren Gefässteil mit dem Wassergewebe in enger Verbindung.

Die Gefässteile der Bündel sind in allen Familien stark reduziert und bestehen nur aus einigen wenigen englumigen Gefässen, die spiralg verdickt sind. Die mechanischen Beläge der Gefässbündel, Holz- und Bastfasern, fehlen bei den meisten mit zentralem Wassergewebe und sind bei den meisten mit peripherem Wassergewebe nur sehr schwach entwickelt, mit Ausnahme der Bromeliaceen.

Die Blattsukkulanten sind sowohl unter den Monokotylen als auch unter den Dikotylen zu finden. Man kann nicht sagen, dass sie die eine oder die andere Gruppe bevorzugten.

Die Verteilung der einzelnen sukkulenten Arten auf die Familien zeigt, dass keine Pflanzenfamilie in allen ihren Unterfamilien und Arten durchweg sukkulent ist. Die Blattsukkulanten sind ähnlich wie die Stammsukkulanten und die Rutengewächse, die durch die äusserste Beschränkung in der Ausbildung ihrer Blattflächen, die Transpiration herabsetzen, und ähnlich wie die Mykorrhiza- und Ameisenpflanzen, die pflanzlichen Parasiten und Insektivoren nicht auf bestimmte Sippen des Pflanzenreichs beschränkt, sondern sie kommen in den verschiedensten Familien des Systems vor. Nur von der Familie der Crassulaceen können wir sagen, dass die Sukkulenz zum Familiencharakter gehört, denn die Dickblatt-Gewächse sind in fast allen ihren Arten durch sukkulente Formen ausgezeichnet. In der Gruppe der *Mesembrianthemaceae* ist der grösste Teil der Arten mit sukkulenten Blättern versehen. Bei den Liliifloren sind es die beiden Unterfamilien der Agavoidéen und Aloineen, die in allen ihren Arten sukkulente Formen aufweisen. Reichlich vertreten sind ausserdem sukkulente Arten in der Familien der Orchideen, Bromeliaceen, Chenopodiaceen und bei den Peperomien. Bei der weitaus grössten Anzahl der Familien sind es immer nur einige Arten, die zur Sukkulenz übergegangen sind. Nur sehr wenig sukkulente Formen finden sich in den Familien der Oxalideen, Papilionaceen, Umbelliferen, Compositen und Ranunculaceen.

Was nun die Verteilung der in dieser Arbeit aufgestellten Typen auf die einzelnen Familien angeht, so findet man, dass gewisse Familien geschlossen einem Typus folgen, bei andern dagegen in der Ausbildung ihres sukkulenten Gewebes mehrere Typen vertreten sind. Soweit bekannt, folgen alle Arten in den Unterfamilien der Aloineen und Agavoidéen dem Typus mit zentralem Wassergewebe; verschieden ist bei ihnen die Verteilung der Gefässbündel im Blatt und der Anschluss, den das zentrale Wassergewebe an den peripheren Assimilations-Mantel hat. Die *Sedum*- und *Semprevivum*-Arten scheinen auch nur nach einem Typ gebaut zu sein, denn alle Zellen ihres zentrisch gebauten Mesophylls sind wasserspeichend. Die Peperomien mit ihren bifazialen Blättern besitzen alle ein peripheres Wassergewebe. Bei den Orchideen dagegen kommt es zur Ausbildung verschiedener Formen. Es finden sich Arten mit nur epidermalem, andere mit nur hypodermalem Wassergewebe. Daneben sind auch Arten mit nur zentralem Wassergewebe vorhanden und Arten, bei denen einzelne Wasserzellen zerstreut im Mesophyll des Blattes liegen. Mehrere Typen finden sich auch bei den *Mesembrianthemum*-Arten: zentrales Wassergewebe, epidermales in Form wasserspeichernder Haare und einzelne Wasserzellen eingestreut im Assimilationsgewebe.

Die Blattsukkulanten gehören dem Standort und Nährboden nach den verschiedensten biologischen Gruppen an, den Wüstenpflanzen, Felsenpflanzen, Epiphyten, Halophyten und Parasiten.

Die Wüstenpflanzen unter ihnen zeichnen sich grösstenteils durch zentrische Blätter aus und besitzen ein zentral gelegenes Wassergewebe (Agaven, Aloineen, Zygophyllen, *Mesembrianthemum*-Arten), obwohl sich auch Formen mit bifazialen Blättern und peripherem Wassergewebe unter ihnen finden (Oxalidaceen).

Die Epiphyten-Sukkulanten (gewisse Orchideen, Peperomien, Bromeliaceen) haben in der Hauptsache bifaziale Blätter mit peripherem Wassergewebe; bei ihnen sind aber auch Arten mit zentrischem Blattbau und zentralem Wassergewebe vorhan-

den.

Die Halophyten besitzen in der Mehrzahl zentrische Blätter, bei denen eine scharfe Differenzierung in Palissaden- und Schwammparenchym fehlt und alle Zellen des Mesophylls wasserspeichernd sind. Die Mangrovengewächse dagegen zeichnen sich in ihrer Mehrzahl durch bifaziale Blätter mit peripherem Wassergewebe und Speichertracheiden aus. Vereinzelt kommen auch Formen mit zentralem Wasserspeicher vor.

Die wenigen sukkulenten Formen unter den Parasiten zeigen teils bifaziale Blätter mit peripherem Wassergewebe, teils zentrische Blätter, in deren Mesophyll einzelne Wasserzellen eingestreut sind.

Blattsukkulente Pflanzen finden sich hauptsächlich in dem extremen Klima der heißen Zone, nicht so zahlreich in den gemäßigten Klimaten. Vollständig vermisst werden sie in den kalten Zonen, weil das sukkulente Gewebe gegen Kälte sehr empfindlich ist. Man könnte nun versucht sein, zu glauben, dass die einzelnen Formationen, wie sie z. B. in Wüsten, salzigen Senken, auf trockenen Felsen vorkommen, in der Ausbildung des sukkulenten Gewebes durch einen bestimmten Typus charakterisiert seien. Es findet sich aber der zentrale Typus zusammen mit dem peripheren nicht nur bei den Wüsten- und Salzpflanzen der alten, sondern auch bei denen der neuen Welt. Auf demselben Standort können verschiedene Typen zur Ausbildung gelangen, wie das die sukkulenten Orchideen so deutlich zeigen.

Vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Frankfurt a.M. ausgeführt. Es ist mir ein Bedürfnis, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Reg. Rat Prof. Dr. MÖBIUS für die Anregung zu dieser Arbeit und für die mir bei ihrer Ausführung erteilten Ratschläge meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

LITERATURNACHWEIS.

- (1) AMHAUS, Über die Biologie der Sukkulente, Neumann, Neudamm, 1916. - (2) ARE-SCHOUG, Einfluss des Klimas auf die Blattbildung, in Englers Jahrb. II, 1882. - (3) ARESCHOUG, Untersuchungen über den Blattbau der Mangrove-Pflanzen, in Bibl. bot. LVI, 1902. - (4) AUBERT, Recherches sur la turgescence et la transpiration des plantes grasses, in Ann. Sci. nat. 12. ser, XVI, 1892. - (5) DE BARY, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane, Leipzig 1877. - (6) BERGER, die Agaven, Jena 1915. - (7) BECKER, Vergleichende Anatomie der Portulacaceen. Diss. Erlangen 1895. - (8) BOOSFELD, Vergleichende Anatomie stammsukkulenter Pflanzen, Diss. Frankfurt a.M. 1920. - (9) BREITFELD, Der anatomische Bau der Blätter der Rhododendroideae in Beziehung zu ihrer systematischen Gruppierung, in Englers Jahrb. IX, 1888. - (10) BRENNER, Untersuchungen über einige Fettpflanzen, in Flora 1900. - (11) BRUNNTHALER, Aus dem Sukkulente-Gebiet Südafrikas, in Zeitschr. d. Gärtner u. Gartenfreunde I (1911). - (12) BRUNNTHALER, Vegetationsbilder aus Südafrika, in Karsten und Schenck, Vegetationsbilder IX, 1911. - (13) BURGERSTEIN, Die Transpiration der Pflanzen, Jena, I. 1914, II. 1920. - (14) BUSSE, Vegetationsbilder aus Deutsch-Ostafrika, in Karsten und Schenck, Vegetationsbilder V, 7. - (15) CLAUDITZ, Blattanatomie canarischer Gewächse. Diss. Basel 1902. - (16) CHERMEZON, Recherches sur les plantes littorales, in Ann. Sci. nat. 9. ser. XII, 1910. - (17) DANNEMANN, Anatomie und Entwicklung der Mesembrianthemen. Diss. Halle 1883. - (18) DELF, Transpiration in succulent plants, in Ann. of Bot. XXV, 1911. - (19) DIELS, Stoffwechsel und Struktur der Halophyten, in Pringsh. Jahrb. XXXII, 1898. - (20) DIELS, Vegetations-Biologie von Neuseeland, in Engl. Jahrb. XXII, 1897. - (21) DRUDE, Handb. d. Pflanzengeographie, Stuttgart 1890. - (22) DINTER, Neue und wenig bekannte Pflanzen Deutsch-Südwestafrikas, Okahandja 1914. - (23) ENGLER, Über epidermoidale Schlauchzellen, in Bot. Ztg. 1871. - (24) ENGLER-PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Leipzig 1889 - 1899. - (25) FABER, Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Cypripedilinae, Stuttgart 1904. - (26) FABRICIUS, Laubblattanatomie der Compositen, in Beih. Bot. Zentralbl. XII, 1902. - (27) FRANK, Bedeutung der vegetabilischen Schleime, in Pringsh. Jahrb. 1866. - (28) FEITEL, Vergleichende Anatomie der Laubblätter der Campanulaceen

- des Kapsgebietes, in Bot. Zentralbl. 1900. - (29) FELLNER, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Begoniaceen, Diss. München 1892. - (30) GRAMSE, Physiologische Bedeutung der Speichertracheiden. Diss. Berlin 1907. - (31) GREENMANN, Monographie der nord- und zentralamerikanischen Arten der Gattung Senecio, in Engl. Jahrb. XXXII (1902). - (49) KARSTEN, Die Mangrove-Vegetation im malayischen Archipel, in Bibl. Bot. XXII, 1891. - (50) KARSTEN, Über einige Epiphyten der Molukken, in Ann. Jard. Buitenz. XII, 1895. - (51) KAMERLING, Welche Pflanzen sollen wir Xerophyten nennen? in Flora CVI, 1910. - (52) KERNER-HANSEN, Pflanzenleben, Leipzig 1913. - (53) KOCH, Untersuchungen über die Entwicklung der Crassulaceen, Heidelberg 1897. - (54) KRÜGER, Die oberirdischen Vegetationsorgane der Orchideen in ihrer Beziehung zu Klima und Standort, in Flora LXVI, 1883. - (55) KUNTZE, Schutzmittel der Pflanzen, Leipzig 1877. - (56) LANCE, Systematik der Aloineen. Diss. Göttingen 1910. - (57) LESAGE, Recherches expérimentelle sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes, in Rev. de Botanique 1890. - (58) Linsbauer, Zur physiologischen Anatomie der Epidermis und des Durchlüftungsapparates der Bromeliaceen, in Sitzungsber. Akad. Wien CXK, 1911. - (59) LIPPITSCH, Über das Einreißen der Laubblätter der Musaceen und einiger verwandter Pflanzen, in Österr. bot. Ztschr. 1889. - (60) LUDWIG, Biologie der Pflanzen, Stuttgart 1895. - (61) MARLOTH, Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition 1898 - 99, II, 3. - MEIGEN, Biologische Beobachtungen aus der Flora Santiagos in Chile, in Engl. Jahrb. XVIII, 1904. - (63) MEZ, Physiologische Bromeliaceenstudien, in Pringsh. Jahrb. XXX, 1904. - (64) MARKTANNER-TURNERETSCHER, Anatomie der Loranthaceen, Wiener Akad. XCI, 1885. - (65) MÖBIUS, Über den anatomischen Bau der Orchideenblätter und dessen Bedeutung für das System dieser Familie, in Pringsh. Jahrb. XVIII, 1887. - (66) MÜLLER, Anatomie holziger und sukkulenter Kompositen, Diss. Göttingen 1893. - (67) NEGER, Zur Biologie der Holzgewächse im südlichen Chile, in Engl. Jahrb. XXIII, 1897. - (69) NIEDENZU, Über den anatomischen Bau der Laubblätter der Arbutoideae und Vaccinioideae, in Engl. Jahrb. XI, 1890. - (70) NOLL, Vorlesungsnotiz zur Biologie der Sukkulente, in Flora 1883. - (71) NOBBE, Über die physiologische Form des Chlors in den Pflanzen, in Landw. Vers.-Anst. 1865, VII. - (72) OETTLI, Beiträge zur Oekologie der Felsflora. Diss. Zürich 1903. - (73) PETHYBRIDGE, Einwirkung der anorganischen Salze auf die Entwicklung und den Bau der Pflanzen. Diss. Göttingen 1899. - (74) PFITZER, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen, in Pringsh. Jahrb. VIII, 1872. - (75) PROLIUS, Bau und Inhalt der Aloineenblätter, in Arch. d. Pharmac. XXII, 1884. - (76) PRINGSHEIM, Turgorregulation und Wasserbewegung in welkenden Pflanzen, in Pringsh. Jahrb. XLIII, 1906. - (77) REICHE, Die physiologische Bedeutung des anatomischen Baues der Crassulaceen, in Flora 1921. - (78) REICHE, Zur Kenntnis d. chilenischen Arten der Gattung Oxalis, in Engl. Jahrb. XVIII, 1894. - (79) RENNERT, Beiträge zur Physik der Transpiration, in Flora 1910. - (80) RICHTER, Die Bromeliaceen, vergleichend anatomisch betrachtet. Diss. Berlin 1891. - (81) SOLEREDER, Systematische Anatomie der Dikotylen I, 1899 und Ergänzungsband, 1908. - (82) SCHIMPER, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, Jena 1898. - (83) SCHIMPER, Botanische Mitteilungen aus den Tropen, Heft 2, Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena 1818. - (84) SCHIMPER, Botanische Mitteilungen aus den Tropen, Heft 3, Die indo-malayische Strandflora, 1891. - (85) SCHIMPER, Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration in der Flora Javas, in Sitzungsber. Akad. Berl. 1890. - (86) SCHWENDENER, Das Wassergewebe im Gelenkposter der Marantaceen, Berl. Akad. 1886, I. - (87) TOKINSKI, Die Anatomie des Orchideenblattes in ihrer Abhängigkeit von Klima und Standort. Diss. Berlin 1905. - (88) SPORER, Blattanatomie der südafrikanischen *Crassula pyramidalis*. Diss. Wien 1915, in Österr. Bot. Ztschr. LXV, 1915. - (89) SPRENGER, Anatomie der Bolbophyllinen. Diss. Heidelberg. - (90) VESQUE, Sur les causes et sur les limites des variations de structure des végétaux, in Ann. agronom. IX, 1884; Ref. in Bot. Zentralbl. XVIII, 1884. - (91) VOIKENS, Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, Berlin 1887. - (92) VOLKENS, Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. Berlin 1884. - (93) WAGNER, Gerbstoff bei den Crassulaceen. Diss. Göttingen 1887. - (94) WARBURG, Bedeutung der organischen Säuren für den Lebensprozess der Fettpflanzen,

Leipzig 1886. - (95) WARMING, Lehrbuch der Ökologischen Pflanzengeographie. Berlin 1912. - (96) WARMING, Note sur la biologie et l'anatomie de la feuille des Velloziacées, in Dansk. Vid. Selsk. Overs. 1893. - (97) WARMING, Halofyt-Studier, in Dansk. Vidensk. Selsk. Skr. VIII, 1895-98). - (98) WARMING-MÖBIUS, Handbuch der systematischen Botanik, 3. ed. Berlin 1911. - (99) WESTERMAIER, Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebes, in Pringsh. Jahrb. XIV, 1884. - (100) WETTSTEIN, Handb. d. syst. Botanik I, II, III. Wien 1901 - 08. - (101) WELTZ, Anatomie der monandrischen sympodialen Orchideen. Diss. Heidelberg 1897. - (102) ZÖRNIG, Anatomie der Coelogyinen. Diss. Heidelberg 1903.

TAFELERKLÄRUNG.

Tafel I. - 1. *Aloe angusta*. Zellen des Wassergewebes. 2. *Aloe cymbifolia*. Collabierende Zellen des Wassergewebes. - 3. *Aloe glabra*. Wassergewebezellen in radialer Anordnung anschliessend an die Gefässbündelscheiden. - 4. *Aloe subverrucosa*. Ölführende Grenzschrift zwischen Assimilations- und Wassergewebe. - 5 - 10. Topographische Querschnittsbilder: 5. *Aloe spicata*; 6. *Aloe striata*; 7. *Aloe ferox*; 8. *Aloe spiralis*; 9. *Aloe caesia*; 10. *Aloe scaberrima*; 11. *Aloe retusa* (vom unteren Blatteil).

Tafel II. - Topographische Querschnittsbilder von: 1. *Mesembrianthemum Lehmanni*; 2. *M. coccineum*; 3. *M. bulbosum*; *M. echinatum*. - 5. *Senecio canus*; 6. *S. ficoides*. - 7. *Agave lophantha*; 8. *A. geminiflora*; 9. *A. Victoriae reginae*.

Tafel III. - 1. Topographisches Querschnittsbild: *Tradescantia navicularis*. - 2. Topographisches Querschnittsbild: *Tradescantia gruinensis*. - 3. Querschnitt durch das Wassergewebe mit angrenzendem Assimilationsgewebe: *Tradescantia navicularis*. - 4. Querschnitt von *Tradescantia gruinensis*. - 5. Querschnitt von *Tradescantia discolor*. - 6. Blattquerschnitt: *Dyckia remotiflora*. - 7. *Hechtia Ghiesbreghtii*, topographisches Querschnittsbild.

Tafel IV. - Topographische Querschnittsbilder von: 1. *Stelis Miersii*. - 2. *Ornithidium Sophronitis*. - 3. *Coelogyne flaccida*. - 4. *Mystacidium distichum*. - 5. *Aerides Vandarum*. - Querschnitte durch das Wassergewebe mit angrenzendem Assimilationsgewebe von: 6. *Pleurothallis pulchella*. - 7. *Coelogyne flaccida*. - 8. *Brassavola glauca*. - 9. *Stelis Miersii*. - 10. *Restrepia Falkenbergii*.

Tafel V. - Topographische Querschnittsbilder von: 1. *Peperomia longiflora*. - 2. *Peperomia mahnoliifolia*. - 3. *Peperomia prostrata*. - 4. *Peperomia rubella*. - Querschnitte durch das Wassergewebe: 5. *Peperomia metallica*. - 6. *Peperomia rubella*. - 7. *Peperomia longiflora*. - 8. *Peperomia incana*. (Bei den Figuren 6 und 8 ist nur in einigen Zellen der Inhalt gezeichnet.) - 9. Epidermale Schlauchzelle von *Saxifraga cymbalaria* nach ENGLER. - 10. Epidermale Schlauchzelle von *Sempervivum tortuosum*. - 11. Subepidermale Schlauchzelle von *Sempervivum tortuosum*, Längsschnitt. - 12. Subepidermale Schlauchzelle von *Sempervivum tortuosum*, Querschnitt. - 13. Endblase von *Sempervivum tortuosum*. - 14. Topographisches Querschnittsbild von *Sempervivum tortuosum*.

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: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Metzler Wilhelm

Artikel/Article: [Beiträge zur vergleichenden Anatomie blattsukkulenter Pflanzen 50-83](#)