

Anabasis aretioides Moq. et Coss., eine Polsterpflanze der algerischen Sahara.

(Mit einem Anhang, die Kenntnis der angiospermen Polsterpflanzen
überhaupt betreffend.)

Von

Hans Hauri.

Mit Tafel XII und XIII, 19 Abbildungen und 3 Photographien im Text.

Einleitung.

Es sind drei Gesichtspunkte, unter denen *Anabasis aretioides* betrachtet zu werden verdient, und die Pflanze soll demgemäß auch untersucht werden als Polsterpflanze, als Wüstenpflanze und als Vertreterin der Familie der Chenopodiaceen, die in ihrem anormalen Dickenwachstum u. a. anatomischen Punkten des Studiums wert ist.

Was den ersten Gesichtspunkt anbetrifft, so ist der Polsterwuchs eine noch relativ wenig beachtete Konvergenzerscheinung, obschon er in ziemlich vielen Familien seine typischen Vertreter hat. Das Hauptproblem, das in ihm liegt, ist die Frage, ob er eine ökologische Konvergenzerscheinung darstelle oder nur eine physiologische (vergl. Detto, p. 148). Diese Frage, die für die biologischen Theorien von großem Interesse ist, könnte nur eine speziell auch die Ökologie ins Auge fassende Behandlung der Polsterpflanzen entscheiden, aber eine solche ist noch nicht möglich, weil noch zu wenige Polsterpflanzen verschiedenster Klima- und Standorte näher, besonders auch anatomisch, untersucht sind.

Ternetz hat eine eingehende Studie über *Azorella Selago* Hook. geliefert, über sonstige Polsterpflanzen liegen aber m. W. keine solchen tiefergehenden, auch anatomischen Studien vor. Diese Arbeit will im Hinblick auf die Notwendigkeit weiterer solcher Studien den interessanten Saharavertreter der Polsterpflanzen bearbeiten. Literaturstudien über die Polsterpflanzen im allgemeinen sind im Anhang beigegeben als Vorarbeit für den zukünftigen Monographen der Erscheinung des Polsterwuchses.

Zur Kenntnis der Wüstenpflanzen dürfte jeder Beitrag willkommen sein, besonders wenn er auch einige — über diese Pflanzen noch so seltene — physiologische Notizen bringt.

Was das anormale sekundäre Dickenwachstum anbetrifft, so hat sich gezeigt, daß dasselbe noch recht manchen des Studiums bedürftigen und werten Punkt enthält. Auch sonst bieten die Chenopodiaceen besonders in ihren xerophytischen Vertretern wohl noch manches Interessante an Strukturen, wie das z. B. das Blatt der *Anabasis* zeigt.

Das Material zur Untersuchung verdanke ich Herrn Professor Dr. C. Schröter, der dasselbe zum Teil von einer Exkursion an den Rand der Sahara (Frühling 1910) mitgebracht hatte, teils mir (Januar und April 1911) von Beni Ounif kommen ließ durch die freundliche Vermittlung des Herrn Kapitän Pariel, Chef des „Bureau des affaires indigènes“ in Beni Ounif. Herrn Prof. Trabut in Algier verdanke ich mancherlei Angaben. Die Untersuchungen wurden unter Leitung der Herren Prof. Dr. C. Schröter und Prof. Dr. P. Jaccard in den botanischen Laboratorien (botan. Museum und pflanzenphysiol. Institut) der eidgenössischen technischen Hochschule in Zürich ausgeführt. Meinen verehrten Lehrern erlaube ich mir meinen wärmsten Dank auszusprechen für ihre Unterstützung der Arbeit durch ihren wertvollen Rat und ihre Leitung. Für gütige Überlassung von Literatur und mancherlei Auskunft bin ich ferner verpflichtet Herrn Prof. Dr. M. Rikli und ebenso Herrn Prof. Dr. Hartwich.

Zürich, im Juli 1911.

I. Kapitel.

Systematische Stellung und geographische Verbreitung.

1. Systematische Stellung (vergl. Volkens, 1892. p. 53 und 85 ff.). *Anabasis aretioides* gehört innerhalb der Familie der Chenopodiaceen zur Gruppe der *Spirolobeae*, und zwar speziell zur Unterfamilie der *Salsoleae*, in dieser zur Gruppe der *Anabaseae*. Diese Gruppe wird als die vollkommenste der Chenopodiaceen aufgefaßt (vergl. Bunge, Betrachtungen. p. 2. Anm.).

Innerhalb der *Anabaseae* bildet die Gattung *Anabasis* eine Gruppe mit 3 Sektionen: *Euanabasis* Bunge, *Brachylepis* C. A. Mey. (als Gattung) und *Frediola* Coss. et Dur (als Gattung), die letztere im Gegensatz zu den andern durch nicht papillöse Diskusslappen unterschieden. Die Sektio *Frediola* weist nur eine Art auf, eben die unsrige. Sie nimmt also systematisch eine einigermaßen isolierte Stellung ein, wie auch ihre „Lebensform“ (der Polsterwuchs) in ihrer engeren und weiteren Verwandtschaft m. W. nicht konstatiert wird.

2. Die Art ist auch geographisch isoliert. Nach Bunges geographischen Untersuchungen über die Verbreitung der Chenopodiaceen sind es von den *Anabasis*-arten einzig die *Anabasis articulata* und die *A. aretioides*, die das westliche Mittelmeergebiet erreichen, *A. setifera* erreicht noch Ägypten, die andern Arten sind auf Asien beschränkt.

A. aretioïdes selbst besitzt einen engbegrenzten Verbreitungsbezirk und ist im wesentlichen auf den innern Teil Algiers am Nordrand der Sahara beschränkt, tritt indessen auch in diesem Gebiet nicht allgemein verbreitet, sondern mehr lokal, dann freilich oft assoziationsbildend, auf.

Als Standorte werden angegeben, auf Fels- und Kieswüste: Bis gegen Colomb-Béchar (Rikli), Ben Zireg (Flahault, Brockmann), Beni Ounif (Rikli, Schröter), Aïn-Sefra, Laghouat, zwischen Biskra und Touggourt (Battandier und Trabut, Flora von Algerien 1888—1911).

Die Distanz von Ben Zireg im Westen bis Biskra im Osten beträgt 800 km. — In Marokko fehlt sie nach Ball, in Tripolitanien, der Kyrenaika, Kufra etc. fehlt sie nach Ascherson und Schweinfurth (in Rohlf's „Kufra“, 1881; nach Mitteilung von Prof. Rikli).

Bedeutung des Vorkommens für die ökologische Pflanzengeographie.

Warming in seiner „Ecology of Plants“ berücksichtigt die Polsterpflanzen als eine Lebensform (spezifisch xerophytischer Art) eingehend und erwähnt sie in verschiedenen Klassen der Xerophyten (im weiteren Sinn), so besonders bei den Psychrophyten und bei den Lithophyten. Diese beiden Klassen gehören zu jenen Xerophyten, welche Standorte bewohnen, die nicht wegen Mangel an Feuchtigkeit, an atmosphärischen Niederschlägen als „trocken“ bezeichnet werden, deren Klimata vielmehr durchaus nasse sind, sondern weil sie entweder aus physiologischen Gründen für die Pflanze trocken sind, oder die edaphischen Verhältnisse die Trockenheit bedingen. Die ersteren Standorte werden z. B. von Psychrophyten bewohnt, die letzteren von Lithophyten.

Demgegenüber bewohnen Warming's Eremophyten Standorte, die xerophytische Anpassungen fordern wegen des Mangels an Niederschlägen überhaupt. Es ist die eigentliche klimatische Trockenheit, welche diese Standorte beherrscht und den Bau der Pflanzen wie deren Existenzmöglichkeit beeinflußt. Für diese nun führt Warming Polsterpflanzen nicht an, und in der Tat sind sie auch sehr selten. Daß es aber welche gibt, scheint mir für die Beurteilung der Polsterpflanzen als xerophytischen Typus überhaupt sehr von Interesse. Und zudem ist *Anabasis aretioïdes* bei weitem die typischste der bekannten Polsterpflanzen, die zu den Eremophyten zu rechnen ist. Zwar gibt es auch noch einige andere Trockenwüstenpolsterpflanzen, doch keine, die so gut dem ausgeprägtesten Polsterpflanzentypus der Radialvollkugelpolster entsprechen.

Entsprechend ihrem Vorkommen an den wohl extremst trockenen Standorten aller Polsterpflanzen ist sie denn auch die fast am meisten xerophytisch gebaute Vertreterin dieser Lebensform, und höchstens die wolligen Ballen der Raoulia- und Haastiaarten können mit ihr sich messen, doch ersetzt sie deren Haarschutz durch das wohl ebenso typische xerophytische Merkmal der Sukkulenz.

II. Kapitel.

Lebensbedingungen der Pflanze.

a) Klimatische Verhältnisse.

Die klimatischen Bedingungen von Beni Ounif,¹⁾ dem Ort, von dem das untersuchte Material stammt, sollen zur Illustration der Notwendigkeit der xerophytischen Anpassungen der Pflanzen jener Gegend, sofern sie nicht an besonders günstigen Standorten wachsen, geschildert werden und zwar, da die pflanzengeographische und ökologische Literatur über das Wüstenklima des Saharanordrands noch fast nichts enthält (neuestens allerdings wertvolle Notizen von Fitting), etwas eingehender. (Es standen mir die offiziellen jährlichen Publikationen des französischen meteorologischen Dienstes zur Verfügung, sowie durch die Vermittlung von Herrn Prof. Schröter Auszüge aus den Tabellen der neuesten Jahre durch die Güte des Herrn Prof. Trabut in Algier.)

Es kommen besonders in Betracht 1. Niederschläge, 2. Evaporation, 3. Taubildung, 4. Temperaturen, 5. Relative Feuchtigkeit und 6. Wind, sowie 7. das Lichtklima.

I. Regen gemessen in Millimeter mit dem „Pluviomètre Décuplateur“.

Jahr	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oktbr.	Novbr.	Dezbr.	Total
1905	0,0	0,0	0,0	14,0	9,0	2,0	12,0	0,0	0,0	58,6	15,0	3,5	114,1
1906	0,0	0,0	4,0	10,0	18,0	2,5	1,5	0,0	4,5	8,0	39,0	4,0	91,5
1907	0,0	7,5	39,0	0,0	24,0	0,2	0,0	10,0	83,0	0,0	48,0	2,0	214,2
1908	5,0	5,5	16,0	0,0	5,4	26,0	11,5	4,0	0,0	38,0	6,0	14,0	113,4
1909	0,0	39,0	11,0	21,0	1,5	0,0	0,0	9,0	6,0	0,0	16,0	0,0	95,5
1910	0,0	0,0	0,0	3,0	8,3	0,0	0,0	0,0	0,0	1,6	0,5	0,0	13,4

Mittel der Niederschläge aller beobachteten Jahre 110 mm. Die fettgedruckten Zahlen zeigen die wesentlichen Regenperioden (Monate mit mehr als 5 mm Regen).

II. Evaporation gemessen „en millimètres et en dixièmes observée et mesurée à l'atmismomètre“.

Jahr	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oktbr.	Novbr.	Dezbr.	
1905	310,0	258,7	430,0	492,0	404,0	491,8	695,2	836,0	356,0	255,0	279,5	179,0	4943,2
1906	250,5	283,6	370,0	382,9	493,5	568,2	607,3	556,3	483,6	365,8	242,4	233,1	4637,7
1907	234,0	270,0	321,0	466,0	509,0	679,0	724,8	637,3	478,8	550,0	224,0	251,0	5174,9
1908	266,0	265,0	296,0	438,0	527,0	546,0	586,0	525,0	326,9	550,0	162,0	170,7	4658,6
1909	138,6	129,8	280,8	278,4	391,3	301,4	254,9	378,3	332,9	262,6	154,0	176,5	3139,5
1910	203,6	209,6	267,0										fehlt

Mittel der Evaporation aller beobachteten Jahre 4510,4 mm.

Aus den Zahlen geht hervor bezüglich der Niederschläge:
1. Es können in jedem Monat des Jahres mehr oder weniger er-

¹⁾ Beni Ounif liegt 1° w. L. (v. Greenw.) 32° 15' NB und 804 m ü. M. am Nordrand der algerischen Sahara, östlich der marokkanischen Oase Figuig.

hebliche Niederschläge fallen, am trockensten ist der Januar. 2. Faßt man die Monate mit wenigstens 5 mm Regen als Regen-perioden, die anderen als Trockenperioden auf, so ergibt sich, daß Zahl und Verteilung dieser Perioden in den verschiedenen Jahren variieren, also keine strenge Periodizität in den Regengüssen zu beobachten ist. 3. Die absoluten Zahlen der Niederschläge sind für die einzelnen Jahre stark variierend, die Pflanzen haben gelegentlich monatelange, ja fast jahrelange (1910) Trockenheit zu überstehen. 4. Die Niederschläge waren verteilt auf 1905: 28; 1906: 25; 1907: 38 Tage.

Bezüglich der Evaporation gilt: 1. daß sie in den warmen Sommermonaten (vgl. die Temperatur-Tabelle) größer ist als im Winter. 2. Daß sie im Verhältnis zu den Niederschlägen sehr groß ist. Der Quotient, gebildet aus Niederschlägen und Evaporation, ist für die einzelnen Jahre 1905: 43,3; 1906: 50,6; 1907: 24,1; 1908: 41,0; 1909: 32,8 (vgl. dazu die Angaben über Stationen der nordamerikanischen Wüsten, die nirgends solche Zahlen erreichen mit Ausnahme einer Station: Fort Yuma 35,2 (geschätzte Evaporation) bei Macdougall p. 95).

III. Was die Taubildung betrifft, so kommt sie als Wasserquelle für *Anabasis aretioides* kaum in Frage, deren anatomischem Bau nach wenigstens. Ob die Taubildung der algerischen Sahara überhaupt so stark ist, daß sie für das Pflanzenleben eine Bedeutung haben könnte, ist nicht wahrscheinlich. Das macht Fitting (p. 211 ff.) neuestens gegenüber den Angaben von Volkens (1887. p. 12) geltend, die nicht verallgemeinert werden dürfen. Bei Fitting siehe auch die Angaben der übrigen Literatur über den Tau dieser Gegenden. Immerhin gibt Rolland in Choisys großem Werk über die algerische Sahara bei einer von Biskra aus ins Innere der Wüste und zurück führenden Tour während der Zeit vom 17. Januar bis 17. April siebenmal starken bis sehr starken Tau an und bemerkt, daß er schwächeren Tau nicht registrierte (Bd. 3. p. 347 ff.). Dies wäre also wesentlich reichere Taubildung, als sie z. B. Foureau (zit. bei Fitting, p. 211) angibt, immerhin ist auch sie nicht so bedeutend, wie man nach Volkens Angaben zu glauben geneigt war.

IV. Temperaturen in Celsius.

Jahresmittel	1905 19,6	1906 19,2	1907 18,4	1908 —	1909 —	1910 —
Absol. Max.	43,0	43,0	45,0	43,0	44,8	44,6
Mittl. Max. des wärmsten	* 39,7°	40,5	41,6	40,0	41,7	41,9
Mittl. Min. Monats Juli	* 23,4	24,5	23,4	22,0	21,1	23,7
Absol. Min. (oder * August)	* 18,3	21,5	20,0	17,0	15,0	16,8
Monatsmittel	* 32,0	32,4	—	—	—	—
Absol. Max.	* 21,0	* 23,5	20,0	20,0	17,0	20,6
Mittl. Max. des kältesten	* 16,3	* 16,0	14,4	15,3	13,5	16,3
Mittl. Min. Monats Januar	* +1,2	* +3,0	* +1,9	* +3,7	- 0,8	+ 2,2
Absol. Min. (oder * Febr.)	- 5,5	* -2,0	* +0,1	+ 1,0	- 5,0	* -4,0
Monatsmittl.	7,9	* 19,0	—	—	—	—
Frosttage Dez.—Febr.	27	10	0	0	—	—
Schneetage Dez.—März	1	2	0	0	—	—

328 Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

An mit — bezeichneten Stellen fehlen den mir zur Verfügung gestellten schriftlichen Auszügen aus den noch nicht publizierten Daten die Werte und sind wohl noch nicht ausgerechnet.

Aus dieser Temperaturtabelle geht hervor:

1. daß Fröste in einzelnen Jahren ziemlich oft vorkommen.

2. Auch in diesen Frosttagen sind stets ziemlich hohe Maximal-Tagestemperaturen erreicht worden, im Mittel stets 13,5° bis 16,3°, die Vegetationstätigkeit dürfte also nicht ganz beschränkt sein aus Gründen der Temperatur. 3. Die Maxima der heißen Monate liegen gegen 45°, doch sind die Minima dieser Monate im Mittel nie unter 20°, absolut nie unter 15°, die Schwankungen also nicht zu extrem.

Für die Bedeutung dieser Zahlen für das Pflanzenleben ist zu beachten, daß sie Stationszahlen sind, gewonnen in freier Luft über dem Boden. Am Boden und in dessen Nähe dürften die Extreme erheblich höher, die Gegensätze schärfer und gesteigert werden. Eine absolute Winterruheperiode längerer Dauer scheint aber durch die Temperaturen nicht bedingt zu sein.

V. Wind. Mittlere Windstärke der Skala von 0—10
bei dreimaliger täglicher Beobachtung.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
1905	5	4	4	6	6	5	2	3	5	5	3	3
1906	5	4	5	5	5	5	5	3	5	4	2	2
1907	3	3	3	3	3	3	4	2	3	3	3	2
1908	2	2	2	3	2	3	2	3	2	2	2	3
1909	2	3	3	2	2	3	2	2	3	2	3	3

In der Richtung wiegen N. und SW. vor. Während der Jahre 1905 und 1906 herrschte bei dreimaliger täglicher Beobachtung nie Windstille, 1907 zweimal. Diese Angaben und die obigen über die Stärke des Windes, dessen Bedeutung für die Erhöhung der Transpiration hier in Betracht kommt, zeigen, daß sozusagen immer ein schwacher bis mittelstarker Wind herrscht, der selten (1905 fünfmal, 1906 keinmal, 1907 viermal) zum Orkan wird.

Für die Erhöhung der Transpiration ist auch die relat. Feuchtigkeit von Bedeutung, für die mir leider nur Mittelwerte einiger Jahre zur Verfügung stehen. Immerhin ersieht man daraus, daß ziemlich tiefe Minima vorkommen müssen und die Feuchtigkeit im allgemeinen nicht groß ist.

VI. Relative Feuchtigkeit in %.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr
1905	40	29	25	31	40	26	22	30	24	50	53	60	35,8
1906	51	38	34	34	25	20	17	15	26	35	57	50	33,5
1907	59	55	53	45	37	35	35	46	63	64	75	69	53

Ganz besonders gefährlich für die Vegetation sind auch die Kombinationen von verschiedenen Extremen, welche gelegentlich vorkommen, so besonders die Samumstürme, welche größte Gewalt des Windes mit hoher Temperatur und exzessiver Trockenheit verbinden. (Vergl. besonders die schöne, auch zahlenmäßige Schilderung dieses Windes bei Massart, p. 270 ff.).

VII. Über das Lichtklima von Algerien, speziell die Kies- und Sandwüsten von Ain Sefra und Colomb Béchar (ca. 1000 m hoch, Beni Ounif liegt 800 m hoch!) hat E. Rübel Messungen publiziert auf die hier verwiesen sei. Es sei nur erwähnt, daß die Lichtintensitäten meist stark beeinträchtigt sind durch den Staub in der Atmosphäre, der durch die ständige Luftbewegung emporgewirbelt wird. (Maximale Intensitäten werden daher nach Regen gemessen.) Das Licht der Wüstenstriche am Nordrand der Sahara erreicht deshalb auch in entsprechenden Höhen das alpine Licht an Intensität bei weitem nicht. Das Licht dürfte deshalb durch seine Intensitäten der Pflanze kaum gefährlich werden. Förderlich dürfte dagegen m. E. die jedenfalls der relativen Trockenheit und der relativ zahlreichen heißen Tage wegen große Jahressumme der Lichtintensitäten für die Pflanzen sein, insofern diesen gegenüber zwar mangelnde Feuchtigkeit und seltener mangelnde Wärme, nie aber mangelndes Licht eine hemmende Rolle spielen dürften.

b) Edaphische Standortsverhältnisse.

Betreffend den äußeren Aspekt der Standorte von *Anabasis aretioides* und deren Bestandbildung vergl. Brockmann und Heims Bilder (l. c. Taf. 19) von den Standorten der Pflanze bei Ben Zireg und die dieser Arbeit beigegebene Photographie von Beni Ounif. Ebenda finden sich allgemeine Angaben über die Geologie der Wüste am Nordrand der Sahara, sowie die hauptsächliche Literatur verzeichnet.

Die Pflanze bewohnt die Felswüste und Kieswüste (Hammada und Serir), das sind die zwei Formationen der Abtragungswüste. Von diesen Gebieten werden die durch Verwitterung der Gesteine entstandenen feinen und feinsten Sandpartikel abgetragen durch den Wind. So entsteht das Windsandgebläse, über dessen Wirkungen am besten die in geologischen Sammlungen stets zu treffenden fein polierten und ziselierten Gesteine der Wüste Auskunft geben.

Die Wirkung dieses Gebläses ist also eine eminente und darf bei einer ökologischen Erwägung nicht übersehen werden.

Über die Wasserverhältnisse der Standorte ist nichts genaues bekannt. Da sich aber Erde oder Humus nicht bildet in der Wüste und der Boden zum Teil auch eben deshalb zwar Wasser leicht aufnimmt, aber auch leicht wieder abgibt, indem es kapillar in die Höhe steigt, so kann zum mindesten für die oberen Schichten des Bodens große Trockenheit angenommen werden. In wieweit aber Adhäsion und Kapillarität in tiefen Schichten, Spalten u. s. w.

330 *Hauri, Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

Wasser festhalten, dafür liegen von diesen wenig erforschten Gegenden keinerlei Angaben vor. (Vergl. morphol. Teil. S. 343).

Es ist indessen doch von Interesse zu wissen, daß in amerikanischen Gegenden mit Wüstencharakter, wo exakte Untersuchungen vorgenommen wurden und der Wassergehalt der verschiedenen Bodentiefen bestimmt wurde, dieser gar nicht so klein ausgefallen ist, — schon in relativ geringen Tiefen —, als man a priori annehmen möchte. Vergleicht man die Angaben der amerikanischen Forscher mit denen, die bezüglich der Aufnahmefähigkeit von Wasser aus dem Boden neuerdings von Fitting (s. u.) gemacht worden sind, so ist wenigstens im allgemeinen die Existenz der Wüstenflora (zum mindesten der zudem auf wenig Wasser angewiesenen xerophytisch extrem angepaßten Flora) durchaus nicht mehr unverständlich, wenn auch die speziellen Verhältnisse der algerischen resp. afrikanischen Wüsten überhaupt noch nicht bekannt sind (vergl. bez. Amerika Livingston, Spalding, Mac Dougal u. a.).

III. Kapitel. Morphologie.

Es sollen in diesem Kapitel die Morphologie und einige mit derselben zusammenhängende, speziell durch den Polsterwuchs bedingte ökologische Punkte dargestellt werden, insbesondere das Verhalten der Polster den atmosphärischen Niederschlägen gegenüber ein Punkt, der für die Wasserbilanz der Pflanze von Bedeutung ist.

A. Morphologie der oberirdischen Teile.

Was einmal die Größe der Polster anbetrifft, so variiert dieselbe mit dem Alter stark; Brockmann nennt Exemplare von 1,20 m Durchmesser und einer Höhe von 50—60 cm nicht selten und vermutet, daß es bedeutend größere Exemplare gebe.

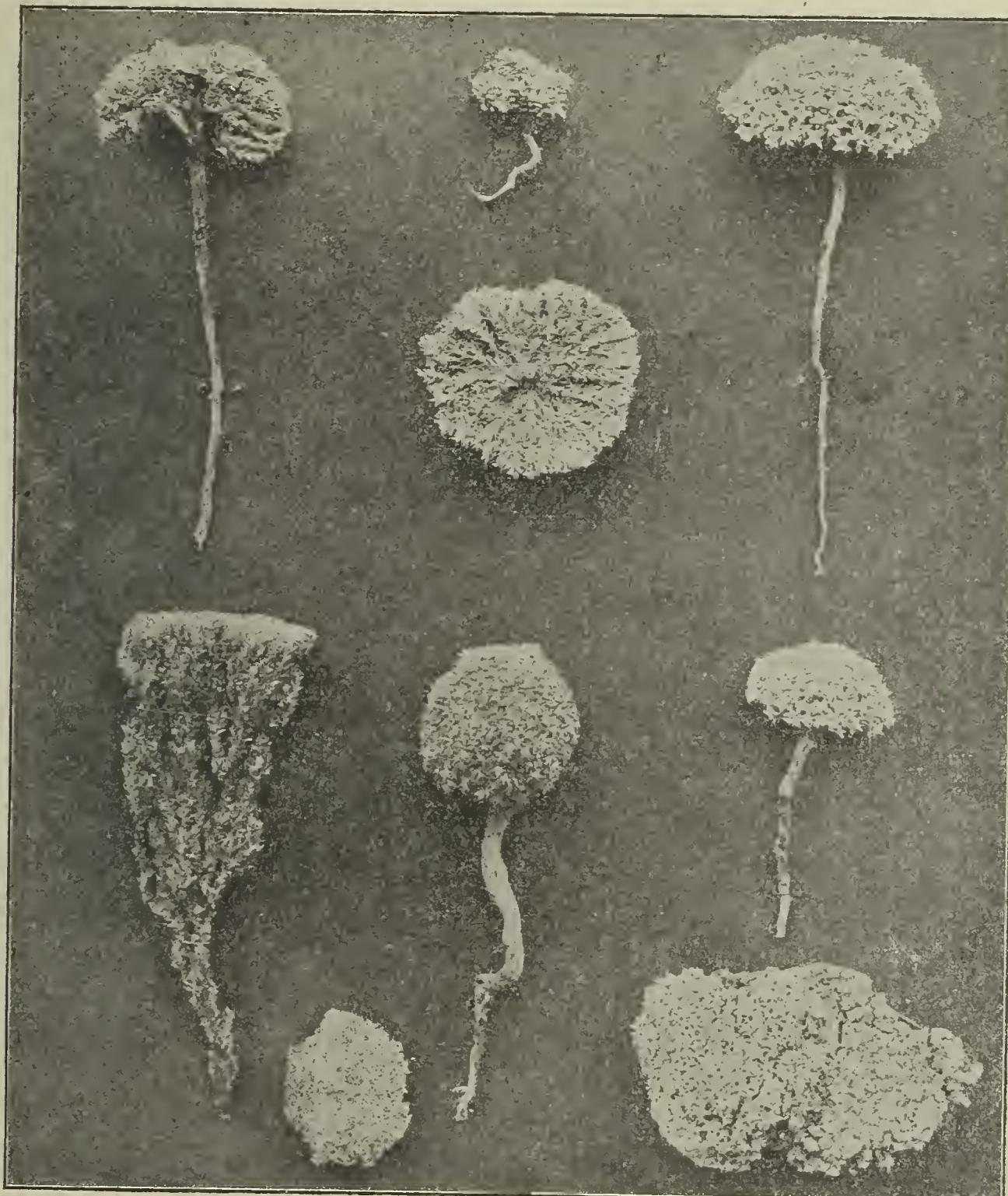
Die Farbe der Polster ist grünlich-grau, frisch benetzt erscheinen sie ziemlich schön grün, tot erscheinen sie hellbraun-grau, die alten Blätter nehmen nämlich eine holzfarbene hellbräunliche Farbe an, ohne übrigens verholzt zu sein.

Leider ist das Alter der Polster auch nur einigermaßen sicher nicht zu bestimmen. Die großen Exemplare sind bei dem langsamen Wachstum sicher viele Dezennien alt. Genauere Bestimmungen sind auch auf Grund des anatomischen Baues, wie aus Kapitel VI hervorgeht, nicht möglich.

Über den Habitus der Pflanze orientieren verschiedene schon publizierte Photographien (vergl. Schröter, p. 573 u. 574; ferner Brockmann und Heim, Taf. 19), denen hier einige andere beigefügt sein sollen, welche sowohl ein größeres Exemplar als auch besonders verschiedene junge Formen der Pflanze darstellen (Photos S. 331—333).

Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc. 331

Es geht aus diesen Bildern hervor, daß kleinere jüngere Exemplare stets relativ genau kugelig oder besonders halbkugelig geformt sind. Sie sitzen dem Boden sehr dicht auf, mit feinem zusammengebackenen Sand ist jede kleine Ritze zwischen Polster und Boden vollgeblasen, die Pflanze ist ganz unbeweglich. In der Verzweigung ist das kleine Polster meist recht gut radial gebaut.



Junge Pflanzen von *Anabasis aretioides* in versch. Lagen.

1. Von der Seite (durchschnitten).
2. Ganz junge Pflanze.
3. Von der Seite.
4. Von unten, den radialen Bau zeigend.
5. Bruchstück eines sehr großen Polsters, die Erhaltung der Beblätterung zeigend. (Sand ist entfernt.)
6. Kugelpolster von der Seite.
7. Von der Seite.
8. Kleines Polster von oben.
9. Bruchstück eines sehr großen Polsters von oben.

Mit zunehmendem Alter geht dann in der Regel der Kugelwuchs verloren, die Gestalt wird unregelmäßig höckerig. Es kommt nun häufig vor, daß einzelne Partien des Polsters durch die äußeren Einflusse zerstört werden. Dies geschieht entweder so, daß das Polster partienweise radikal zerstört wird, zerreißt und

332 *Hauri, Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

zerfällt, was seinen Tod bedeutet, oder aber sehr häufig so, daß nur bei einzelnen Partien desselben die Oberfläche, die lebende Schicht, zerstört wird. Die betreffenden Partien werden dann gelegentlich überwallt. Dieser Vorgang bedarf noch einer kurzen Besprechung, da er für diese wie für andere Polsterpflanzen sehr charakteristisch und für deren Erhaltung von Be-



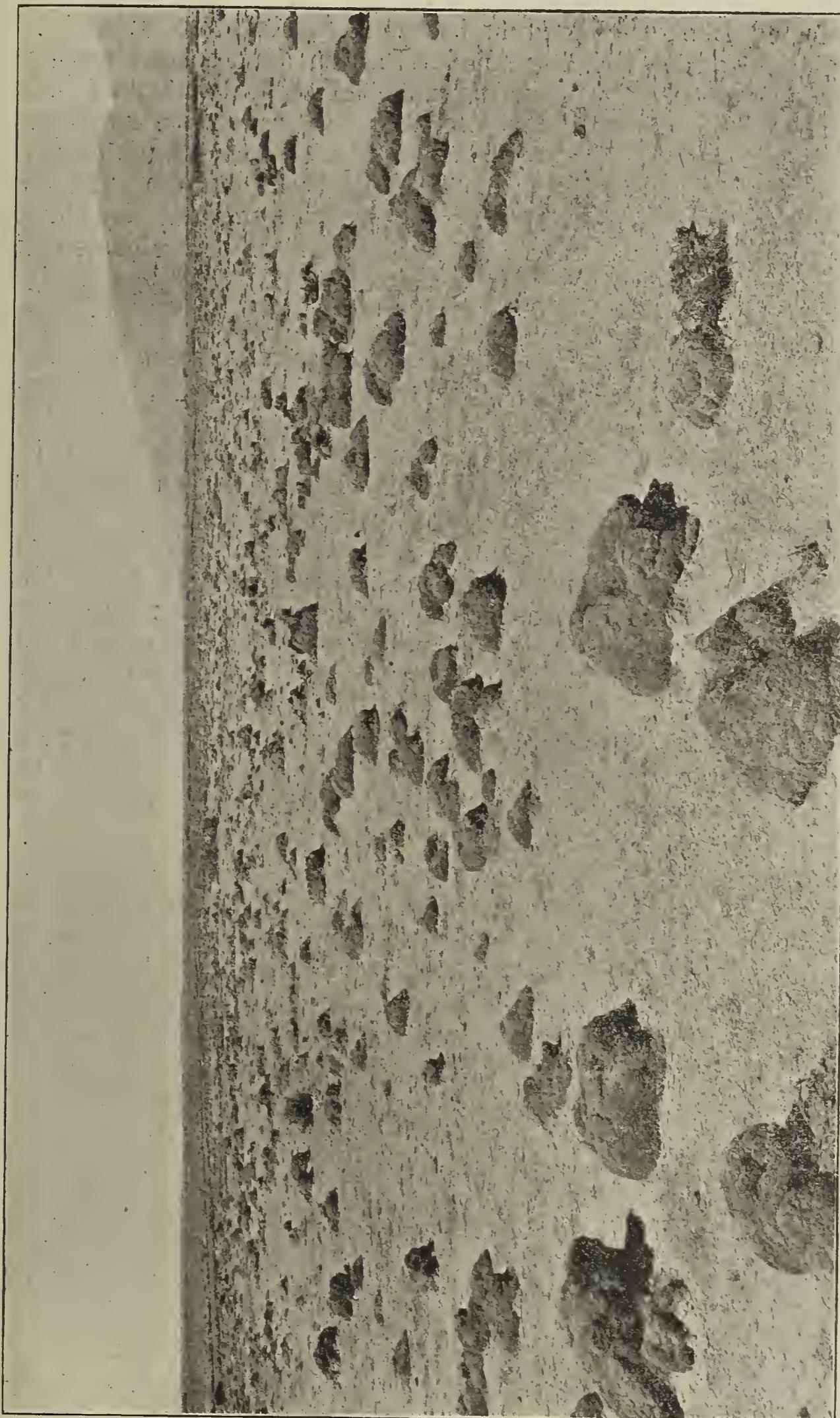
Polster von *Anabasis aretioides* von Beni Ounif.

Von links her überwallen hellere lebende Partien die toten. (Risse im Polster beim Transport entstanden.) (Sammlungen des bot. Museums der eidg. techn. Hochschule.)

deutung ist. — Lebendig ist am Polster von den Blättern nämlich nur eine relativ dünne, oberflächliche Schicht von 1 bis höchstens 2 cm Tiefe, und diese Schicht enthält nun auch alle „Knospen“ und Vegetationspunkte, die tätig sind oder tätig werden können. Dies hängt mit dem ganzen anatomischen Bau des Sprosses zusammen, besonders mit dem frühen Auftreten des Korks, der seitliche „Ausschläge“ vom Stengel verhindert (siehe unten!). Wird

Hauri, *Anabasis arctioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc. 333

nun diese Schicht zerstört, was durch das Windsandgebläse, Frost, eventuell Hufschlag u. dergl. Eingriffe geschehen kann, so ist eine



Assoziation der *Anabasis arctioides* auf der Kieswüste bei Beni Ounif (Nordrand der alger. Sahara).
(Aufnahme von Dr. Pritzel, Berlin.)

Regeneration von innen her nicht möglich und wird auch nicht beobachtet. Solche zerstörte Stellen sind aber selbst vielfach

auch wieder schön gerundet, hart und dicht geschlossen, was damit zusammenhängt, daß die tieferen Partien des Polsters, zwischen deren dichtgedrängten Blättern der Sand vom Wind in die feinsten Lücken eingepreßt ist, dem Sandgebläse widerstehen. Von diesem werden die betreffenden Partien dann schön abgerundet und im einzelnen sehr eigenartig zugerichtet. Da nämlich besonders die harten Epidermen widerstehen, so ragen sie rippenartig etwas hervor, während zwischen ihnen alles fein ausgeblasen ist: so entsteht eine fein ziselierte Fläche, auf der die rundlichen oder halbbogenförmigen Epidermisreste und eventuell als Punkte darin auch die etwas weniger widerstandsfähigen Zentralbaststränge Figuren bilden (vergl. die Photographie S. 332).

Nicht immer aber werden solche Schliffflächen gebildet. Ist das Polster auch im Innern nicht sehr kompakt gewesen und seine Zweige mit den alten Blättern nicht überall dicht besetzt, so kommen weniger widerstandsfähige Flächen oder eventuell Löcher und gefährliche Angriffsstellen für die Verwitterung zustande. Bilden sich nun aber die eben beschriebenen Flächen, so entwickeln die anliegenden Partien des Polsters, die noch leben und wachsen gegen diese Stellen hin Überwallungen, indem sie nicht etwa in der bisherigen Richtung weiterwachsen, sondern die betr. Randzweige dicht an die Rasionsflächen anlegen und schön abgerundet sich an diese anschließen, ganz analog wie das gesamte Polster sich dem Boden dicht anschließt, wobei dann beim Weiterwachsen sich auf diese Weise Einsenkungen und Höcker bilden, das Polster also uneben wird, überall aber seinen geschlossenen Wuchs wahrt. Sind die zerstörten Stellen nicht umfangreich, so können sie eventuell ganz überwachsen werden, andernfalls stoßen die Überwallungen von verschiedenen Seiten her nicht zusammen.

An dem größeren photographierten Exemplar auf Seite 12 reicht die Überwallung an manchen Stellen schon bis 12 cm über die zerstörte Fläche. — Es wird durch diese Umwallung zweierlei erreicht: Einmal die Erhaltung der Dichtigkeit und Abgerundetheit dem Wind gegenüber und zweitens auch eine Wiedervergrößerung der lebenden, assimilierenden Fläche des Polsters.

Die ganz jungen Pflanzen — eigentliche Keimpflanzen konnte ich nicht untersuchen — zeigen, wie aus einigen Abbildungen hervorgeht, nicht immer schon von Anfang an den Polsterhabitus, vielmehr können sie locker gebaut sein und mehr oder weniger frei sich erhebende Einzelzweige bilden (Taf. XIII, Fig. 4). Man kann fast von einer Art Jugendform sprechen, denn es scheint ein solches Stadium ziemlich oft vorzukommen, wenigstens lagen mir keine ganz kleinen schon Polsterform zeigenden Exemplare vor. Auch Bau und Beblätterung des Sprosses dieser Jugendformen zeigt Unterschiede den Sprossen und Blättern älterer Zweige gegenüber (s. u.). Es ist leicht möglich, daß solche freistehenden einzelnen Äste, wie sie Taf. XII, Fig. 4a zeigt, später zugrunde gehen. Etwas ältere Formen, die nicht halbkugelig wären, habe ich nie zur Untersuchung bekommen.

Ihrem ganzen späteren Bau nach aber ist die Pflanze als eines der schönsten Beispiele der Radialvollkugelpolster zu betrachten. Die abweichende Jugendform ist nicht nur ihr, sondern auch andern Polsterpflanzen eigen, so habe ich sie an *Androsace helvetica* beobachtet.

Es ist sehr eigenartig wie fest sich die Zweige der Pflanze an den Überwallungsstellen den Zerstörungsflächen anlegen und ebenso wie dicht sie sich am Polsterrand an den Boden anschließen. Sie mit den Fingern an solchen Stellen zu lösen ist ganz unmöglich. Die gewöhnlichen Tropismen reichen zur Erklärung dieser Erscheinung kaum aus. Äste, die ganz in normaler Weise in bestimmter Richtung sich entwickeln, verändern ihre Richtung, wenn neben ihnen zerstörte Partien entstehen, völlig und pressen sich dicht an eine senkrecht zu ihrer bisherigen Wachstumsrichtung stehende Fläche an. Es scheint eine gewisse allseitige Berührung mit andern Teilen der Pflanzen ihnen notwendig zu sein.

Die Erscheinung läßt sich übrigens an vielen andern typischen Polsterpflanzen beobachten. Nicht minder eigenartig ist bei denselben der Umstand, daß alle Zweige so genau gleich lang sind und die schön gerundete Gestalt bilden. Man darf nun allerdings dabei nicht vergessen, daß ja auch viele unserer Bäume eine relativ konstante, typische Gestalt ausbilden, bei der Polsterpflanze aber wird die Frage nach der Entstehung derselben deshalb dringender, weil sie auch zweckmäßig ist.

Für eine Erklärung des Problems liegen weder für die Anabasispolster, noch für die übrigen Polsterpflanzen mehr als vage Vermutungen vor (vergl. Kap. 2 des Anhangs).

Morphologie des Blattes.

Von außen sind am Polster nur Blätter wahrzunehmen. Diese sind klein, zugespitzt und enden mit einem mehr oder weniger gut ausgebildeten Stachel. Sie sind oben dicklich, drehrund und gegen den Stachel zu sich verjüngend, auf dem Querschnitt mehr oder weniger kreisrund, nach unten breiter, schmäler und auf dem Querschnitt halbmondförmig. Je zwei gegenständige Blätter sind zu einem stengelumfassenden Blattpaar verschmolzen, indem sich in den unteren Partien die Spitzen der halbmondförmig gebogenen Querschnitte berühren und zu einem Ring werden. Diese stengelumfassende Basis verschmilzt mit dem Sproß nach unten. Die Stelle, wo die Blattbasen sich vereinigen, ist häutig und äußerlich etwas heller in der Farbe, was von dem dort ausgebildeten Kollenchym herrührt (s. u.). Ein Blatt „stiel“ kommt somit nicht zur Ausbildung, es ist eine Eigentümlichkeit der meisten Polsterpflanzen, unbewegliche, festsitzende Blätter auszubilden. Die Zwischenräume zwischen den unteren Partien des Blatts und dem Stengel sind von Haaren dicht erfüllt, die büschelförmig an diesen geschützten Stellen entspringen. Diese Haare sind von außen am Sproß oder Blatt kaum sichtbar. Sie enden da, wo der obere Teil

336 *Hauri, Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

des Blattes sich vom Stengel wegneigt. Oft sind sie von oben her gesehen sichtbar (Taf. XIII, Fig. 6), manchmal aber legt sich der obere Teil des Blattes so dicht an den Stengel an, daß sie ganz im Hohlraum des unteren Blatteils verschwunden sind. Zerreissen der Blätter ist das beste Mittel, sich von dem Reichtum der Pflanze an Haaren zu überzeugen. Das Blatt kann keinem der beiden von Diels (1897) aufgestellten Polsterpflanzenblatttypen zugeordnet werden, sondern stellt eine Mittelform zwischen dem Aretia- und Azorellatypus dar. — Sichtbar werden die Haare überall dort, wo die Sproßspitzen mit einem oder mehreren Blattpaaren durch irgendwelche Umstände abgebrochen sind. Dies geschieht sehr leicht, besonders wenn die Pflanze trocken und spröde ist, und mag durch Tiere, die vorbeistreifen, sehr oft geschehen — wenigstens findet man häufig Haare in den Polstern und stets viele Sproßspitzen abgebrochen. Dann kommen die Haare zum Vorschein, spreiten sich auseinander und füllen die entstandene Lücke durch einen dichten Haarfilz aus, der ein Verdunstungsschutz sein mag für die Wundstelle, event. auch das Eindringen von Sand oder Pilzen etwas hindert (Taf. XII, Fig. 2). (Über die kapillare Festhaltung von Wasser durch diese Haare vergl. u.)

Was die Stacheln anbetrifft, so variiert deren Ausbildung stark. Im allgemeinen kann gesagt werden, daß die älteren größeren Polster keine so guten Stacheln haben wie viele — nicht alle — kleinen Pölsterchen. Auch die letzteren sind in sehr verschiedenem Maß mit Stacheln ausgerüstet. Vielfach aber kommen ganz stumpfe und kurze Stacheln vor: vielleicht hängt diese Variation irgendwie mit lokalen Standortsverhältnissen zusammen. Manchmal variiert der Ausbildungsgrad der Stacheln auch auf ein und demselben Polster, nie jedoch so, daß eine gewisse Gesetzmäßigkeit erkannt werden könnte.

Die Stacheln sind meist etwas, oft stark rückwärts gebogen. Das letztere ist nicht gerade nützlich, wenn sie als Schutz gegen das Gefressenwerden der Pflanze dienen sollen, kommt aber oft vor. — Die maximale Länge der Stacheln ist etwa 3 mm. (Vergl. über sie Fig. 1, 2 u. 5, Taf. XII.) Da die Blätter verschiedener Sprosse alle ineinandergreifen, entsteht ein ganzes Gewirr dieser Stacheln, sie sind dann kenntlich an ihrer helleren Farbe. Meist sind sie etwas knorpelig-elastisch ausgebildet, an der Stelle wo sie ins Blatt eintreten, leicht abbrechend.

Was den ökologischen Wert dieser Stacheln anbetrifft, so ist es nicht ganz leicht, denselben einzusehen: Schutz gegen Fraß durch höhere Tiere mag die plausibelste Annahme sein, doch darf der Nutzen in dieser Hinsicht wohl nicht überschätzt werden, einmal weil eigentlich nur die kürzeren geraden Stacheln beim Erfassen der Polster verletzten, dann weil diese, wenn trocken, hart und durch den Wuchs geschützt genug sein dürften und endlich, weil die Stacheln zu oft nicht ausgebildet sind.

Beblätterung des Sprosses.

Die Blätter sind gegenständig, die einzelnen stengelumfassenden Paare ineinander geschoben, säulchenbildend, der Sproß also imbricatlaubig. Die Dictheit der Beblätterung, reciproc der Internodiumlänge, variiert ziemlich stark. Extreme Fälle sind die, wo einerseits von den internodialen Teilen gar nichts mehr sichtbar ist, die Blattpaare ganz eng zusammengezogen sind (Fig. 1, Taf. XII, ist darin gar kein Extrem), anderseits die, wo (wie Fig. 5, Taf. XII zeigt) die Internodien gestreckt, die Blattpaare auseinander gezogen sind. Im allgemeinen entsprechen der letztgenannten Art der Beblätterung die Jugendformen. Aber auch an den alten typischen Polstern findet man meist stellenweise etwas locker beblätterte Zweige; so dem Unterrand nach da und dort, vorzüglich wohl an etwas schwach belichteten Stellen. Gelegentlich sind auch sonst einzelne Zweige des Polsters in dieser Weise etwas lockerer gebaut, doch sind sie als gefährdete Stellen zu betrachten, da sie leicht dem Windsandgebläse Zugang und Angriffsstelle verschaffen. — Hier mag auch das leichte Zerbrechen der einzelnen Zweigteile erwähnt werden. Durch leichtes Streifen des Polsters schon werden viele Blattpaare mit dem eingeschlossenen Sproßstück abgebrochen, sofern die Pflanze wenigstens trocken und damit spröder ist. Dieses leichte Abbrechen hängt damit zusammen, daß der junge Sproß kein eigenes mechanisches Gewebe hat, das vielmehr in die Blätter verlagert ist (vergl. S. 360). Die Dictheit des Wuchses schützt die Pflanze ja im allgemeinen und von den etwa abbrechenden Sproßspitzen der Oberfläche müßten so wie so viele zu Grunde gehen.

„Offene Knospen“. Es ist eine Eigentümlichkeit vieler Polsterpflanzen, daß sie offene Knospen besitzen. Warming (1909, S. 16) nimmt dieses Charakteristikum („buds open“) direkt unter die Merkmale der Polsterpflanzen auf. Es werden nicht Knospen mit Schutzhüllen von Knospenschuppen gebildet, in denen eine größere Anzahl von Blättern (resp. auch schon Blütenständen) vorgebildet sind, die dann in relativ kurzer Zeit plötzlich entfaltet werden. Die Verhältnisse gestalten sich vielmehr einfacher. Figur 4, Tafel II gibt eine schematische Darstellung davon: sie stellt die hintere Hälfte eines median längsgeschnittenen Sproßzipfels dar. Von den Blattpaaren *b* und *d* sind die beiden Blätter längsgeschnitten, von *a* und *c* je das hintere Blatt erhalten, das vordere weggefallen. Wir sehen wie das Blatt *c* in seinem Hohlraum der untern Partie, der dicht von Haaren erfüllt ist, das noch etwas kleine Blattpaar *b* enthält. Das gezeichnete und das weggefallene Blatt des Paares *c* schließen aber dicht zusammen, sodaß nur etwas Haare und die Stacheln der Blätter *b* hervorragen (vergl. auch Fig. 6, Taf. XIII). Das Blattpaar *b* das etwa die halbe Größe eines ausgewachsenen Blattpaars hat, schließt seinerseits in seinem von Haaren erfüllten Hohlraum der untern Teile seiner Blätter das ganz kleine Blattpaar *a* ein, das in diesem Stadium etwa 1 mm groß ist. Zwischen diesen kleinsten Blättchen sitzt der sehr kleine

Vegetations „kegel“. Es sind also stets nur etwa 2 junge Blätter vorhanden, die in verschiedenen Entwicklungsstadien angetroffen werden. Sie sind eingebettet in den dichten Haarfilz der Blattkissen älterer Blätter, und in diesem oft nur schwierig zu finden, dafür aber vorzüglich geschützt. Dasselbe ist mit dem Vegetationspunkt der Fall, er produziert ein Blattpaar ums andere, langsam wachsen sie heran, schieben sich eventuell mit den Stacheln voran, zwischen den älteren durch und gewinnen die Spitze.

Diese Art des Sproßzuwachses kennt also nicht eine plötzliche rasche Öffnung von Knospen die zahlreiche gleichzeitig sich entwickelnde Blätter entfalten, nicht ein periodisch stoßweises Entfalten derselben, sondern es wird sukzessive ein Blattpaar nach dem andern vorgeschoben, wenn nur die Lebensbedingungen Wachstum gestatten. Diese Art des Wachstums hängt mit dem Klima zusammen, dem Mangel einer Periodizität, der sich ja auch im anatomischen Bau der Pflanze ausdrückt (siehe unten). — Für die Bestimmung des jährlichen Längenzuwachses ergeben sich freilich in diesem Fall Schwierigkeiten (vergl. auch Kap. IV, Anhang).

Verzweigung.

Die Verzweigung der Sprosse ist eine häufige und dichte, ein wiederum allen Polsterpflanzen eigenständiges Merkmal. Auf einer reichen und dichten Verzweigung beruht ja die Geschlossenheit und Kompaktheit des Polsters. Die Verzweigung geschieht bei unserer *Anabasis* in der Weise, daß in den Achseln der vorderen, relativ noch jungen und lebensfähigen Blätter neue Vegetationspunkte gebildet werden, von denen aus neue Zweige ihren Ursprung nehmen. Die maximale beobachtete Verzweigung ist folgende: In den beiden Achseln eines Blattpaares, speziell im mit Haaren erfüllten Zwischenraum zwischen diesem und dem Sproß, entwickeln sich zwei neue Zweige, während auch der alte weiterwächst. Diese Zweige stehen in einer Ebene. Jeder bildet einige Blattpaare und dann entwickeln sich aus diesen wiederum je zwei seitliche Zweige mit ihren Ursprungszweigen in einer senkrecht zur ersten liegenden Ebene, und an diesen sechs neuen und drei alten Zweigen bilden sich wieder Seitenzweige, diese wieder in die Ebene der ersten gelegt u. s. w. Alle diese Sprosse sind dicht zusammengedrängt, und je rascher sich die Verzweigungen wiederholen (sie sind jeweilen schon nach der Bildung von 3—4 neuen Blattpaaren am jungen Zweig möglich), desto dichter wird die Oberfläche des Polsters. — Nicht immer freilich ist die Verzweigung so dicht, häufig ist die Verzweigung einseitig, häufig geht der mittlere Sproß zwischen zwei Verzweigungen zugrunde.

Charakteristisch aber ist, daß stets mehr Verzweigungen angelegt werden, als nachher zur Entwicklung kommen können und zu holzigen Ästen werden. Ein sehr großer Teil der Zweige bringt es zu keinem weiteren Wachstum, bleibt zurück, wird überwachsen, hilft aber doch in hohem Maß mit an der Festigung und Verdichtung der Oberfläche und der inneren Partien

des Polsters. Die Dichtigkeit der Oberfläche des Polsters wird dadurch ganz besonders erreicht und ebenso die Herstellung des „Schwammes“ alter Blätter im Innern des Polsters.

Verzweigungen werden stets nur in den jungen Spitzenteilen der Sprosse angelegt; das ist der Grund, warum keine Regeneration der Oberfläche erfolgen kann, wenn die lebende Partie zerstört ist. Verzweigungsanlagen, die als schlafende Augen in tieferen Partien des Polsters persistieren, kommen nicht vor.

Die Erhaltung der Blätter an den Ästchen und Ästen im Innern des Polsters geht sehr verschieden weit in die Polster hinein. An größeren Polstern sind partienweise die Blätter sehr weit hinein erhalten, an dem auf Seite 12 photographierten Exemplar teilweise bis über 25 cm tief, an einzelnen Stellen freilich viel weniger tief hinein. Gelegentlich sind sie schon 2 cm unter der Oberfläche fast ganz zerstört, dürften aber bei großen alten Polstern noch viel tiefer im Innern zu konstatieren sein als in dem genannten Fall. Die toten Blätter widerstehen der Zerstörung also in ganz verschiedenem Maße; wahrscheinlich hängt das von der Dichtigkeit der Oberfläche und der Zutrittsmöglichkeit des Sandgebläses ab, doch müssen auch noch unbekannte Faktoren ins Spiel kommen.

Für die Erhaltung der Blätter ist besonders die Epidermis wichtig als der resistenteste Teil des Blattes, der sogar besser widersteht als der Bast des Blattes. Die Blätter werden oft vom Sandgebläse ganz ausgehöhlt, widerstehen sonst aber im allgemeinen als Ganzes und bleiben im Zusammenhang miteinander, da die stengelumfassenden Blattbasen mit der primären Rinde des Sprosses, unter der der Kork entsteht, verwachsen und so unter sich verbunden sind, und das ganze primäre Rinden- und Blattgewebe als mehr oder weniger kontinuierliche, von dem sich entwickelnden Ast sich lösende Schicht „abgeworfen“ wird. Von einem eigentlichen Abwerfen kann nicht die Rede sein, weil die Zweige so dicht stehen, daß alle Borke an den sich entwickelnden Ast angepreßt bleibt.

In den Blättern, dies mag aus deren Anatomie vorweggenommen sein, bleiben besonders das Wassergewebe und der mechanische Zentralstrang erhalten. Chlorophyll und Assimilationsgewebe gehen mehr oder weniger bald zugrunde. In dem zusammenhängenden Komplex primären Rinden- und Blattgewebes entstehen durch das Dickenwachstum des Stengels Risse, und die Feuchtigkeit bekommt Zutritt in die kapillaren Hohlräume der alten Wassergewebe, der alten Blätter überhaupt (physikalische Wirkung und ökologische Bedeutung dieses Schwammes vergl. unten).

Das Ineinandergreifen der Blattsäulchen.

Durch die imbricate Belaubung der Sprosse und die längere Erhaltung auch der alten Blätter bilden die Zweige der äußeren Schichten der Polster aller Größen Blattsäulchen, die von oben gesehen einen vierkantigen Stern bilden (Fig. 6, Taf. XIII). In die einzelnen Rinnen der Säulchen greifen nun die Kanten der

benachbarten Säulchen hinein, und so alle gegenseitig, und da alle Zweige dicht gepreßt sind, kommt, von oben gesehen, ein dichtes Mosaik von Blattsternen zustande. Dieses Ineinandergreifen der Blattsäulchen (in Fig. 1, Taf. XII sind die zwei benachbarten Säulchen, um das Zeichnen zu erleichtern, ein wenig auseinandergezogen; man hat sie sich im Polster selbst dicht ineinandergepreßt zu denken) ist einer der Faktoren, die die Festigkeit der Polster bedingen, denn es läßt keinerlei Hin- und Herbewegung der einzelnen Sprosse zu. Die langen gebogenen Dornen verstärken, das Ineinandergreifen der Blätter verschiedener Zweige verbessernd, ihrerseits diese Festigkeit häufig noch. Härte und Starrheit der Blätter machen die Verzahnung ebenfalls noch wirksamer.

Die Verholzung der Zweige, Ast- und Stammbildung. Die Bildung des „Holzes“ der Äste wird im anatomischen Kapitel besprochen, hier mögen nur einige morphologische Notizen noch Platz finden. Eine harte, holzige Struktur bekommen die einzelnen jungen Äste schon sehr früh, und in einer Tiefe von 1—2 cm trifft man in dem Polster, wenn gerade eine Stelle mit schlechter Erhaltung der Blätter vorliegt, schon mit Borke bedeckte, holzige Äste an. Sie sind gedrungen gebaut und vereinigen sich ganz unregelmäßig zu größeren Ästen. Ihre Verzweigung stellt nicht die ursprüngliche Zweigbildung dar, sondern den Überrest jener in der Überzahl gebildeten jungen Sprosse. Am Grund des Polsters vereinigen sich die Äste zu einem kurzen gedrungenen Stamm, der in die Wurzel übergeht, ohne daß morphologisch der Übergang zu erkennen wäre. Was als „Stamm“ zu bezeichnen ist, ist ein kurzes Gebilde, bei Exemplaren von 10—20 cm Höhe kaum 2—3 cm lang. Passive Zerreißungen von Spannungen, die vom Zuwachs der abgehenden Hauptäste herrühren, zerteilen ihn oft noch mehr.

Die Verzweigung im Polster ist bei älteren Exemplaren sehr unregelmäßig aus schon erwähnten Gründen, bei jungen Polstern aber oft recht symmetrisch und regelmäßig ausgebildet; vergl. die von unten photographierten Exemplare (S. 331). Stämme und Äste zeigen meist exzentrisches Dickenwachstum (vergl. Kap. IV, S. 366).

Füllmaterial im Polster. Das Füllmaterial in den Polsterpflanzen kann verschiedener Herkunft und auf verschiedene Art und Weise ins Polster hineingelangt sein (siehe S. 395 f.).

Bei unserem Beispiel besteht es nicht, wie so oft z. B. bei Polsterpflanzen alpiner oder andiner Herkunft aus einer humösen Masse. Humus wird in der Wüste nicht gebildet. Wohl aber findet sich in allen Polstern eine große Menge feinen Sandes von der Art des sehr feinen Flugsandes der Wüste. Dieser Sand ist oft zusammengebacken und knollig geworden und haftet teilweise ziemlich solide und fest an Rinde und Blättern der Sprosse im Inneren der Pflanzen. Bei größeren Polstern ist er durch Beimischung von Pflanzenresten oft etwas humös-bräunlich gefärbt.

Dieser Sand ist vom Wind in das Polster hineingetrieben worden. Schon die ganz kleinen Pölsterchen sind dicht von ihm erfüllt. Die Anabasispolster wachsen ja im Deflationsgebiet der

Wüste, und der Wind bewegt diesen Sand mit sehr großer Kraft. Bei Regen wird der Sand vollends ins Innere des Polsters geschwemmt und erfüllt alle Lücken. Dieses Zusammenwirken von Einblasen und Zusammenschwemmen bringt die oft so kompakte Sandfüllung zustande. Sie kann so hart und starr werden, daß beim Zertrümmern der harten Stücke der Bruch oft, der Härte des Füllmaterials folgend, quer durch den Lauf der Äste erfolgt.

Die oberste, lebende Schicht des Polsters ist sandfrei, dadurch, daß der Wind hier den Sand wegführt, wenn er nicht vom Regen ins Innere des Polsters geschwemmt wird.

Im Polster selbst funktioniert der Sand den atmosphärischen Niederschlägen gegenüber ganz ähnlich wie der Schwamm aus alten Blättern (vergl. S. 342).

Die alten Blätter selbst funktionieren auch als Füllmaterial und können diesem zugezählt werden; Steinchen oder dergleichen habe ich dagegen nie in diesen Polstern gefunden, das anorgane Material scheint rein nur durch Wind eingeführt zu sein.

Härte und Festigkeit der Polster der *Anabasis* sind ziemlich verschieden, je nachdem man es mit trockenen oder durchfeuchteten Exemplaren zu tun hat. Im letzteren Fall sind die Blätter ziemlich weich, und es ist der Anteil dieses Faktors an den die Härte zustandbringenden Umständen ziemlich klein. Die feuchte Epidermis ist nämlich lederig weich, die trockene hart und spröd.

Am trockenen Polster ist die Härte so bedeutend, daß ein Eindringen mit einem feineren Instrument (Messer, Nadel) nicht möglich ist und stärkere Hilfsmittel verwendet werden müssen. Immerhin erreichen die Polster nicht die Härte und Festigkeit, wie sie Reiche von südamerikanischen Polstern berichtet (S. 395).

Von den Härte und Festigkeit der Polster veranlassenden Faktoren kommen also für die *Anabasis* in Betracht: Härte der Blattepidermis und Festigkeit des Blattbaues überhaupt (mechanisches System stark entwickelt), also Härte der Pflanze selbst; Kompaktheit der Blatt- resp. Sproßanordnung; Unverschiebbarkeit der Blattsäulchen; Füllmaterial (feiner Sand, der alles ausfüllt). — Nicht in Betracht kommen Harze, die gelegentlich bei Polsterpflanzen eine große Rolle spielen.

Wirkung des Füllmaterials (Sand und alte Blätter), sowie der Kompaktheit des Wuchses der Pflanze äußeren Einflüssen gegenüber.

Kleine Polster oder Sektoren größerer Polster, mit Wasser durchtränkt, halten eine große Menge desselben fest, und zwar saugen sie sich ziemlich langsam voll. Ob sie 2 oder 24 Stunden im Wasser liegen, macht einen erheblichen Unterschied aus bezüglich des festgehaltenen Wassers. Werden kleine Sektoren größerer Polster einen Tag in Wasser eingelegt, so nehmen sie rund 50—70% des Eigengewichts an Wasser auf, das sie nun nicht mehr tropfenweise abgeben, sondern nur noch durch allmähliche Verdunstung. Es handelt sich dabei um einen physi-

kalischen Vorgang. Haare, Sand und Schwamm alter Blätter halten kapillar Wasser zurück.

Man kann sich nur fragen, ob für den Zweck der Festhaltung von Wasser — ganz abgesehen noch von dessen Zweckmäßigkeit — es besser ist, wenn ein Schwamm alter Blätter vorhanden ist, oder wenn diese meist zugrunde gegangen und nur Sand Füllmaterial ist. Folgende Zahlen sind Resultate eines einfachen Experimentes in dieser Hinsicht. Sie orientieren über Aufnahmefähigkeit von Wasser und Abgabegeschwindigkeit desselben, indem ein reichbeblätterter Sektor eines Polsters, dessen alte Blätter gut erhalten sind (I.), verglichen ist mit einem solchen, wo das nicht der Fall ist, sondern Sand das fast ausschließliche Füllmaterial bildet (II). Das Resultat ist ein nicht a priori zu erwartendes:

Typus	Nach 24 Stdn. Eintauchen von diesem aufgenommen % des Eigengewichts (Sättigung)	Von diesem Wasser abgegeben nach Stdn. — Proz.							
		1×48	2×48	3×48	5×48	6×48	8×48	9×48	10×48
I.	71,0 %	41,3	56,6	67,3	79,1	89,1	96,2	98,1	Alles
II.	51,5 %	48,3	67,7	79,6	90,9	98,1	Alles		

Sand hält somit das Wasser weniger gut zurück als die beblätterte Pflanze und nimmt auch weniger Wasser auf. (Kontrollversuche bestätigten die obigen Zahlen, doch ist es nicht nötig, sie mitzuteilen. Der Versuch wurde so ausgeführt, daß die Sektoren locker mit Watte in einem Becherglas befestigt wurden, dessen Boden stets etwas feucht war, damit nur durch die natürliche Oberfläche der Pflanzen Wasser verdunste.)

Es fragt sich nun, inwieweit das aufgenommene Wasser imstande ist, die Reaktion des Polsters auf äußere Einflüsse, zumal Temperatureinflüsse, zu verändern. Es seien einige diesbezügliche Versuche angeführt. Kleine, tote Polster werden, zumteil in Sand steckend, zumteil einem Becherglas aufsitzend, den verschiedenen Temperaturen verschiedener Tageszeiten ausgesetzt.

1. Experiment. Polster I lufttrocken, Polster II 10 Minuten lang stark durchnäßt und dann abgetropft. Die beiden Polster werden von 12—2½ der direkten Besonnung ausgesetzt¹⁾ (3. Mai). Temperaturen der Polster gemessen durch ein ca. 1 cm tief eingestecktes feines Thermometer = I. 30,6° C. II. 24,7° C. Differenz zwischen nassem und trockenem Polster bei 2½ stündiger Besonnung 5,7° C.

¹⁾ Natürlich wurde nach der Benetzung der Polster stets gewartet, bis das nasse die Temperatur des trockenen angenommen hatte, bevor man sie der Sonne resp. der Nacht aussetzte.

2. Experiment (4. Mai). $11\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{2}$ Uhr der Sonne ausgesetzt, die aber zeitweise hinter Wolken verschwindet: Polster I, II wie oben; Polster III fast trocken, vor zwei Tagen kurz benetzt worden. Temperaturen: I. 28° C, II. 25° C, III. $27,2^{\circ}$ C, sowie zugleich noch zwei weitere Pflanzen IV (trocken), V (stark naß), welche $29,1^{\circ}$ resp. $24,9^{\circ}$ erreichen.

3. Experiment: Zwei Polster, I und II, das erstere trocken, das zweite naß, werden am Abend der frischen Luft ausgesetzt und über Nacht belassen (3.—4. Mai). Die Morgentemperaturen der Polster waren dann: I 12° , II 10° . Das zweite hatte sich also stärker abgekühlt, das Wasser hatte nicht ausgleichend gewirkt, weil die Nacht ziemlich trocken und klar, aber nicht sehr kalt war, so daß die Abkühlung durch Wasserverdunstung stark war. Nur wenn die Temperatur der Nacht rasch und stark abgenommen hätte, wäre das Wasser im Polster II zu seiner ausgleichenden Wirkung gelangt, wie sie in der Natur vorkommen dürfte.

Sodann ist ein weiterer Punkt von ökologischer Bedeutung: es ist der Einfluß eines dichten Polsters und besonders eines feuchten Polsters auf den Untergrund, den Boden, in dem die Pflanze wurzelt.

Die Evaporationskraft in der Wüste ist groß. Der Boden gibt leicht die oberflächliche Feuchtigkeit an die Luft ab. Zwischen den Kräften, die zur Verdunstung führen und denen, die das Wasser kapillar und durch Adhäsion im Boden festhalten, tritt in gewissen Tiefen desselben ein Gleichgewichtszustand ein; bis dorthin reicht die „lufttrockene Schicht“ des Bodens (vergl. z. B. Mac dougal, p. 90). Tiefer wird viel Wasser durch kapillare Kräfte und Adhäsion festgehalten. Dieses scheint vielen Wüstenpflanzen doch zugänglicher zu sein, als man im allgemeinen anzunehmen geneigt ist (vergl. besonders Fittings Arbeit). Das über dem Boden lagernde Polster hat nun, so lange es feucht ist und Wasser abzugeben imstande ist sowie auch nachher, insofern es die direkte Insolation des Bodens und die direkte Verdunstung aus demselben hemmt, eine stark verzögernde Wirkung auf die Bildung der genannten lufttrockenen Schicht. Es hält den Boden feucht, feucht nicht sowohl für unsere unmittelbare Wahrnehmung, aber für die Pflanze mit ihren starken Absorptionskräften; der Boden bleibt länger „physiologisch feucht“.

Es ist zur Zeit nicht, und vielleicht nie möglich, diesen Einfluß der Polster auf den unterliegenden Boden zu messen. Man wird ihn nicht überschätzen dürfen. Es handelt sich, wie bei dem eben besprochenen Punkt, um eine Verbesserung der Lebensbedingungen, die bei weitem nicht für sich den Wert einer existenzermöglichen Bedingung hat.

B. Morphologie der Wurzel.

Die Morphologie der Wurzel festzustellen ist mir nur sehr unvollständig möglich gewesen. Nicht bekannt ist mir die Ausbreitung und Verzweigung der Wurzeln in der Tiefe, wohl aber ist der Haupttypus der Wurzeln zu erkennen: Es ist der in mehr oder weniger größere Tiefe senkrecht vermittelst einer Pfahlwurzel absteigende Typus (vergl. die instruktiven Exemplare

344 Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

jüngerer Pflanzen [photographiert b. S. 331], sowie die ganz jungen Pflanzen (Taf. XII, Fig. 4). Eigentümlich ist allenfalls auch der Mangel einer äußerlichen Scheidung von Stamm und Wurzel.

Die Exzentrizität des Stamms im Alter findet sich auch bei der Wurzel, wenigstens deren oberen Partien, die zugänglich waren, stets.

An einem Exemplar, das ca. 15 cm Durchmesser hatte, wurde übrigens beobachtet, daß sich die Wurzel schon in 1 dm Tiefe unter der Erdoberfläche in zwei Teile spaltete. Es ist also bei diesem Exemplar nicht anzunehmen gewesen, daß es sehr tiefe Schichten erreicht habe, denn durch diese Teilung verjüngten sich die Wurzeln rasch.

(Anmerkung zum morphologischen Teil.)

Blüte und Frucht der Pflanze zu untersuchen, lag nicht im Plan der Untersuchung; frisches Blütenmaterial stand mir auch nicht zur Verfügung. Es sei mit Bezug auf Blüte und Frucht auf die systematischen Werke verwiesen, besonders auf Bunges Revisio, wo eine ausführliche Diagnose diese Teile der Pflanze bespricht. Einzig eine biologische Bemerkung sei zur Ergänzung beigefügt. Die Samen, die nur auf größeren Polstern gefunden werden (nach meinen freilich spärlichen Erfahrungen müssen sie 23—30 cm Durchmesser erreicht haben), sitzen sehr fest in den Achseln der Blätter oder scheinbar an den Spitzen endständiger Triebe, ganz in den Haarfilz eingesenkt und beim Herausziehen die runde Höhlung der Frucht hinterlassend. Sie lassen sich nur schwer herausziehen, und es ist völlig rätselhaft, wie sie verbreitet werden. An ein Freiwerden durch Wind ist doch nicht gut zu denken bei diesem Wuchs und der geschützten Lage der Samen (vergl. den analogen Fall der *Alsine sedoides* bei Schröter, p. 578). Es wäre möglich, daß bei der leichten Brechbarkeit der Sproßspitzen die Samen mit solchen Bruchstücken durch streifende Tiere verbreitet würden. Die Sache könnte nur durch Beobachtungen an Ort und Stelle geklärt werden.

Auf dem Polster findet man die Früchte unregelmäßig auf der ganzen Oberfläche verteilt, eine bestimmte Anordnung der Blüten tritt also nicht auf (im Gegensatz zu manchen Azorellapolstern), die Blüten selbst erheben sich nicht über die Oberfläche des Polsters, sie sitzen in den Achseln der Blätter und an der Spitze der Zweige scheinbar endständig.

IV. Kapitel.

Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

A. Der oberirdischen Organe.

I. Blattanatomie.

Auf dem Querschnitt durch das Blatt im obren rundlichen Teil desselben (Fig. 1 u. 5, Taf. XIII) lassen sich von außen nach innen

folgende 7 Schichten von Geweben unterscheiden: 1. die mehrschichtige Epidermis, 2. unter derselben eine Schicht farbloser, dünnwandiger, äußerer Wassergewebezellen, 3. eine Schicht von Palissadenzellen und darunter, 4. eine Sammelzellschicht, an welche sich 5. eine nicht ganz kontinuierliche Schicht von Gefäßbündeln anlegt. Hierauf folgt 6. das innere Wassergewebe und das Zentrum bildet 7. ein zentraler Bastfaserstrang mit Gefäßbündeln.

Der Querschnitt durch die tieferen Partien des Blattes, dem den Stengel umfassenden Blattgrund genähert, ist schematisch dargestellt in Figur 1. Er zeigt die veränderte Topographie der Gewebe in den unteren Teilen des Blattes, die bei der folgenden Besprechung der einzelnen Gewebe berücksichtigt werden soll.

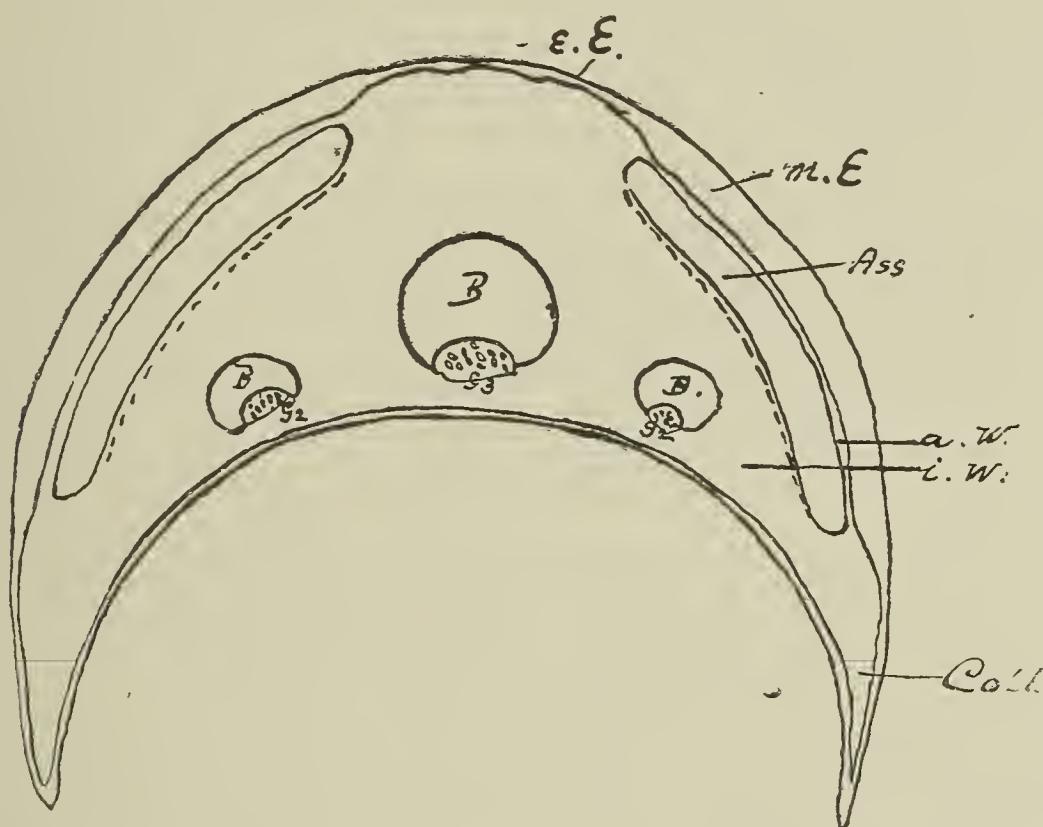


Fig. 1.

Querschnitt durch den unteren Teil des Blattes.

e. E. einschichtige Epidermis; m. E. mehrschichtige Epidermis; a. W. äußeres, i. W. inneres Wassergewebe; Coll. Collenchym; B Bast; G₂ G₃ Gefäßbündel. Vergr. 60 mal.

1. Die Epidermis. Die Epidermis des Blattes zeichnet sich vor allem dadurch vor derjenigen der meisten übrigen Chenopodiaceen aus, daß sie, stellenweise wenigstens, mehrschichtig ist. Volkens (1892, S. 39) und Solereder geben Einschichtigkeit als Regel an, immerhin kennt Volkens bereits Internodien gewisser *Salsoleae* mit mehrschichtiger Epidermis (1887. Taf. XI, Fig. 6). Die Radialreihung der Epidermiszellschichten ist, sofern nicht besonders große Kristalldrusen sie stören, eine genaue, es zeigt ferner die Entwicklungsgeschichte des Blattes, daß die Zellen einer Radialreihe durch Teilungen auseinander hervorgehen und die äußersten Zellen die ältesten, nach außen geschobenen sind, so daß man von einer mehrschichtigen Epidermis sprechen darf. Im Mittel ist die Epidermis etwa fünf- bis sechsschichtig, doch kann sie gelegentlich nur vier oder bis acht Zellschichten bilden. Im

allgemeinen ist die Blattoberseite im vorderen Teil des Blattes am mächtigsten entwickelt, was die Zahl der Epidermiszellenschichten anbetrifft. Es ist das die dem direkten Licht am meisten ausgesetzte Partie des Blattes. Mehrschichtig ist die Epidermis überall da, jedoch auch nur da, wo unter ihr das Blatt Assimilationsgewebe aufweist, zugleich sind das im allgemeinen alle diejenigen Partien des Blattes, wo Licht zutreten kann; dazu kommen freilich auch noch solche, wo, wenn die Beblätterung dicht und gedrängt ist, Licht kaum mehr zutrifft. An den Stellen, wo im Innern des Blattes das Assimilationsgewebe aufhört, endet oberflächlich auch die mehrschichtige Epidermis ziemlich scharf und macht einer einfachen, einschichtigen Platz (vergl. Fig. 1 und 2).

Überall ist die Epidermis von einer gut entwickelten Kutikula überzogen, die indessen — wie es der allgemeinen Regel für die Chenopodiaceen entspricht (Volkens 1892. S. 39) — nicht besonders mächtig wird. Sie erreicht nach meinen Messungen eine Dicke von 3μ nie, variiert in der Mächtigkeit übrigens auch etwas, am besten ist sie über den mehrschichtigen Partien der Epidermis ausgebildet. Dasselbe gilt auch für die Zelluloseverdickungen der Epidermiszellen. Dieselben erreichen bei den äußersten Zellen der mehrschichtigen Epidermis eine bedeutende Entwicklung, so daß die Lumina der Epidermiszellen ziemlich klein werden. (Fig. 5, Taf. XIII, stellt in dieser Hinsicht noch nicht das Maximum dar).

Behandelt man die Epidermis mit konzentrierter Schwefelsäure, so kann man erkennen, daß die Kutikularisierung nicht nur zapfenartig zwischen die einzelnen obersten Epidermiszellen hineinragt, sondern sich überhaupt auf die gesamte Wanderung der äußersten und oft auch noch auf die nächstinnere Zellschicht mehr oder weniger kontinuierlich erstreckt, welcher besondere Umstand einigermaßen die sonst relativ schwache Ausbildung der Kutikula ergänzen mag. In Fig. 5, Taf. XIII, ist diese Kutikularisierung angedeutet.

Die Epidermiszellen enthalten häufig Drusen von oxalsaurer Kalk. Darüber vergleiche die Angaben über das Kalziumoxalat (S. 352).

Überall wo die Epidermis mehrschichtig ist, also auch überall wo unter ihr Assimilationsgewebe ist, finden sich in ihr tiefe Gruben, die am Grunde je eine Spaltöffnung enthalten. Diese Spaltöffnungsgruben sind also streng auf die Partien über dem Assimilationsgewebe lokalisiert, mit ihnen auch die Spaltöffnungen. Nie finden sich Spaltöffnungen in der einschichtigen Partie der Epidermis.

Was die Gruben selbst anbetrifft, so orientiert über deren Anordnung ein schematischer Längsschnitt, welcher zeigt, daß die Gruben fast alle etwas bis stark schräg zur Längsachse des Blattes orientiert sind. Sie werden deshalb auf Querschnitten meist nicht in ihrem ganzen Verlauf getroffen (Fig. 1, Taf. XIII). Die um den Ausgang der Gruben gelagerten Zellen der obersten Epidermis-

schicht bilden deutliche Vor- und Emporwölbungen, so daß die Öffnungen der Gruben verengt werden und ihre Tiefe erhöht wird. Nach unten erweitern sich die Gruben, am Grunde sitzt die Spaltöffnung. Einige Zahlen mögen die Form der Gruben veranschaulichen, sie sind gut entwickelten Beispielen entnommen und stellen Maximalwerte dar: Tiefe der Gruben: 95—120 μ (zugleich etwa die Dicke der Epidermis), Breite des Eingangs: 12—20 μ , des Grundes: 40—60 μ . Die Anordnung der Gruben ist eine ziemlich regelmäßig-reihige, was sich auf Präparaten der Epidermis, die durch kurze Behandlung mit Schulzeschem Mazerationsgemisch abgezogen worden ist, gut erkennen läßt. Die ganze Grube (inkl. die ihr zugekehrte Wand der Schließzellen) ist von der kontinuierlichen Kutikula überzogen, die hier stets ihre maximale Ausbildung erreicht. Nach Behandlung mit Schwefelsäure erhält man daher als Überrest der Epidermis eine Reihe von Kutikularsäcken, verbunden durch die Kutikularreste der übrigen oberflächlichen Epidermiszellen.

Die Spaltöffnungen sind sehr einfach gebaut. Nebenzellen von besonderer Differenzierung sind wie bei den Chenopodiaceen meistens nicht ausgebildet. Bemerkenswert ist nur die Anordnung der Schließzellen: Sie sind wie bei vielen anderen Chenopodiaceen alle quer zur Längsrichtung des Blattes orientiert. Die Einsenkung der Spaltöffnungen kommt durch die sukzessiven Teilungen der umliegenden Epidermiszellen mit der Bildung der mehrschichtigen Epidermis zustande.

Die Bedeutung dieser Einrichtung für die Herabsetzung der Transpiration ist nach der eingehenden, neueren Untersuchung von O. Renner klar. Das Beispiel der *Anabasis* ist wohl eines der besten für den Fall der Einsenkung der Spaltöffnungen. Die starke Kutikularisierung der Gruben erhöht deren Wirkung, und die starke Verengung der Gruben am Ausgang setzt zwar, wie wir jetzt wissen, nicht die Transpiration direkt herab, ist aber bei Wind — und solchem ist die *Anabasis* immer ausgesetzt — insofern vorteilhaft, als die gesättigte Luft in den Gruben weniger leicht entfernt werden kann. Die Wirkung der Gruben ist besonders groß bei relativ offenen Spaltöffnungen (vgl. die Kurven bei Renner, p. 526), was ganz besonders von Wert ist, da diese doch der Aufnahme von CO_2 wegen oft geöffnet sein müssen. Der zur Längsachse des Blattes schiefe Verlauf der Gruben gegen die Spitze des Blattes zu ermöglicht eine relative Verlängerung derselben an den exponiertesten Teilen des Blattes.

Die maximale Dicke der Epidermis ist 100—120 μ .

Anhänge der Epidermis sind die Haare der Pflanze. Sie finden sich nur an Stellen, wo die Epidermis einschichtig ist, entspringen also an Stellen, die dem Licht nicht ausgesetzt sind, und sind deshalb am Sproß nicht ohne weiteres wahrnehmbar. Es sind einfache, einzellreihige Haare, die sich am Grunde zwischen die Epidermiszellen einkeilen, ohne durch irgend eine Differenzierung sich anatomisch etwa als wasserabsorbierende Haare zu dokumentieren. Mit den von Volkens besonders beschriebenen wasser-

aufnehmenden Haaren mancher Wüstenpflanzen haben sie nichts gemein (vergl. Volkens, 1887. p. 33).

Die Bedeutung dieser Haare liegt einzig in der Schutzwirkung für die jungen, sich entwickelnden Blätter und für die Stellen der Verwachsung von Stengel und Blatt, Schutzwirkung besonders gegen die Verdunstung von Wasser, bewirkt durch Trockenheit der Luft und den Wind.

Eine Aufnahme von Wasser durch diese Haare konnte weder durch Wägungen noch durch Versuche mit Farblösungen irgendwie konstatiert werden, auch ließ ja der anatomische Bau diese Funktion in keiner Weise erwarten.

2. Die unmittelbar auf die Epidermis folgende Schicht farbloser Zellen hat den Charakter eines peripheren Wassergewebes, nur sind die Zellen eher etwas zarter gebaut als beim zentralen. Ihre Zahl stimmt nicht mit den Epidermiszellreihen überein. Volkens in seiner Bearbeitung der Chenopodiaceen (1892. p. 42 und Fig. 19, D) erwähnt ähnliche Bildungen von anderen Salsolaceen. Indessen ist der Unterschied in der Größe zwischen den in Frage stehenden Zellen und dem eigentlichen Wassergewebe nicht ein so bedeutender und durchgreifender bei *Anabasis aretioides* wie bei der erwähnten Figur von Volkens (von *Salsola longifolia* Forsk.). Volkens hat, in Erwägung, daß er stets viel Oxalatkristalle in den betreffenden Zellen fand, dieselben als Schutzmittel gegen Schneckenfraß aufgefaßt, welche Erklärung auch Solereeder übernimmt. Demgegenüber möchte ich folgendes zu erwägen geben von der Betrachtung der *Anabasis* aus: Bei *Anabasis* enthalten Epidermis und zentrales Wassergewebe relativ und absolut mehr Kalziumoxalatkristalldrusen als die in Frage stehende Schicht. Nur wenn diese ausschließlich die Kristalle enthielte, dürfte man sie als besonderes Schutzmittel in Betracht ziehen, was bei *Anabasis* nicht der Fall ist und auch bei den von Volkens untersuchten Pflanzen nicht (p. 42). Ich möchte deshalb für diese Zellen andere Funktionen in Anspruch nehmen: Die Zellschicht steht an allen den Stellen, wo das Assimilationsgewebe endet, in direkter Beziehung mit dem zentralen Wassergewebe, sie ist eine Fortsetzung desselben, die sich zwischen die sehr zarten Palisaden und die relativ starre und feste Epidermis einschaltet, so daß das ganze zarte Assimilationsgewebe allseitig von Wassergewebe gegen Vertrocknung und besonders auch gegen zu starke direkte Beleuchtung und damit Erwärmung geschützt ist. Die Epidermis wird nämlich bei Trockenheit relativ hart und trocken, und es ermöglicht die in Frage stehende Zellschicht dann ein direkteres Zutreten des Wassers des Zentralwassergewebes zu den zarten Palisaden und der Epidermis, besonders den Schließzellen, als wenn dieses nur durch die relativ dickwandigen Sammelzellen hindurch dorthin gelangen würde; denn es führen keine Gefäße zwischen den Sammelzellen durch zu den Palisaden. Die betreffende Schicht läßt auch die Palisaden nicht direkt an die Spaltöffnungen angrenzen, sondern sie bildet eine an Interzellularen reiche Zwischenschicht, so daß nicht alles Wasser,

das überhaupt abgegeben wird, durch das Assimilationsgewebe fließen muß.

3. und 4. Das Assimilationsgewebe zerfällt in zwei Schichten, eine Schicht langgestreckter, schmaler Palisadenzellen und eine Schicht breiterer, stärker gebauter Sammelzellen. Diese beiden Schichten, sowie auch die Schließzellen der Spaltöffnungen enthalten Chlorophyll.

Die Palisadenschicht speziell besteht aus sehr zartwandigen, schmalen und langgestreckten Zellen, die bis zehnmal so lang wie breit werden. Sie sind dicht gestellt, fast interzellularenlos, am Ende gegen das äußere Wassergewebe zu oft ungleich lang ausgebildet. Ihre Länge variiert auch sonst etwas, weil die Sammelzellenschicht oft kleine Vorwölbungen gegen die Epidermis zu bildet, so daß der Raum für die Palisaden etwas enger wird. Dann und wann zeigen sich Interzellularen besonderer Art durch kleine Ein- und Ausbuchtungen der Zellwände (vergl. Fig. 5, Taf. XIII).

Die innere Schicht des Assimilationsgewebes hat den Charakter der bei den *Salsoleae* häufigen „Sammelzellen“. Die Sammelzellen sind zwei- bis dreimal so breit wie die Palisaden, etwa halb so lang und solider und stärker gebaut. Von den etwas verdickten Wänden ist die nach den Palisaden gerichtete Wand, auf der die letzteren stehen, ausgezeichnet dadurch, daß sich in ihr, der Anzahl der daraufstehenden Palisaden entsprechend, viele tüpfelartige Stellen schwächerer Verdickung zeigen.

Länge der Palisadenzellen bis 55μ , der Sammelzellen bis 32μ .

5. An die Sammelzellen schließt sich an eine Schicht von Gefäßbündelendigungen. Diese ist nicht ganz kontinuierlich, da und dort tritt das Wassergewebe in direkten Kontakt mit den Sammelzellen. Diese Gefäßbündelendigungen bestehen aus einer Hadrom- und einer Leptomkomponente; es sind Tracheidenzüge und langgestreckte Leitparenchymzellenstränge (Fig. 5, Taf. XIII). In ihrem Verlauf verfolgen sie hauptsächlich die Längsrichtung des Blattes, doch trifft sie der Querschnitt gelegentlich auch in ihrer Längsrichtung. Es ist eine Eigentümlichkeit der *Salsoleae* überhaupt, die sich bei dieser *Anabasis* wiederholt, daß sich die Gefäßbündelendigungen immer in der Weise an das Assimilationsgewebe anlegen, daß die Hadromteile (Tracheiden) direkt an dasselbe (also auch nach außen) gewendet sind. Die Endigungen der Tracheiden sind in selteneren Fällen speicher-tracheidenartig entwickelt; ziemlich oft keilen sie sich noch ein wenig zwischen die Sammelzellen ein, dringen jedoch nie zum Palisadengewebe durch. Ebensowenig habe ich je frei im Wassergewebe endigende Bündel gefunden. Die Endigungen des Leptomteiles sind zartwandig, unverholzt, die Tracheiden spiraling verdickt und verholzt.

Über den Verlauf der Bündel, deren Vereinigung und Eintritt in den Stengel vergl. Seite 356 f.

6. Das Wassergewebe nimmt den gesamten Raum des Blattes zwischen Assimilationsgewebe und zentralem Bastfaserstrang ein. Es ist als ein inneres zu bezeichnen (Haberlandt, p. 367)

350 Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

und gehört zum letzten der drei von Volkens (1892. p. 42) unterschiedenen Typen des Speichersystems für Wasser.

Die Zellen dieses Gewebes sind farblos. Die Dicke der Zellwandungen ist etwas ungleich bei einzelnen Blättern wie an verschiedenen Stellen innerhalb des Blattes, gelegentlich ist Neigung zur Kollenchymbildung zu beobachten; in typisches Kollenchym geht das Wassergewebe über an den Stellen, wo die gegenständigen Blätter, nach unten breiter werdend, den Stengel umfassen und sich vereinigen, die betreffende Stelle hat ein etwas häutiges Aussehen und besteht aus typischem Kollenchym, das dort eine festigende Rolle zu spielen hat gegen das Zerreissen der Verwachsungsstelle der Blätter. Die Verdickung der Zellwände besteht aus Zellulose. Wo auch die als Wasserspeicher wohl mehr denn als Stütze dienenden Zellen dieses Gewebes etwas verdickt sind, zeigen sie einfache, große, ovale Tüpfel.

Was die Gestalt dieser Zellen anbetrifft, so ist ihre Größe sehr verschieden, sie sind isodiametrisch oder ziemlich häufig in der Längsrichtung des Blattes etwas gestreckt. Die für manche Wassergewebe charakteristische Fältelung der Zellwände bei Wassermangel wird selten beobachtet, da aus noch zu erörternden Gründen ein Zusammensinken dieses Gewebes im allgemeinen nicht stattfindet.

7. Der zentrale Bast „strang“ des Blattes, im untern Teil desselben von zwei Seitensträngen begleitet, die sich mit ihm nach unten vereinigen, seine Mächtigkeit jedoch nicht erreichen, besteht wie jene aus prosenchymatischen, stark verdickten, schwach einfach getüpfelten Bastfasern. Diese Zellen haben ausschließlich Stützfunktion und sind stark verholzt.

Entwicklungsgeschichtlich ist die sehr frühzeitige Entwicklung des Bastes im Blatt bemerkenswert. Sie eilt der Differenzierung der übrigen Gewebe voraus, mit Ausnahme einzig der Epidermis, die sich ebenfalls frühzeitig differenziert.

Der Stachel des Blattes ist die direkte Fortsetzung des Blattbaststrangs, und in seinen inneren Partien lässt er die einzelnen Fasern oft noch erkennen. Er ist in den äußeren Schichten freilich ziemlich hyalin und kutikularisiert und gibt keine Holzreaktion mehr.

Zu diesem zentralen „Baststrang“ kommen im unteren Teil des Blattes noch zwei seitliche Stränge; die tieferen Partien des Blattes enthalten deren drei, wie Figur 1 zeigt. Diese vereinigen sich nach unten mit dem zentralen Strang und enden nach oben frei in den den Stengel umfassenden Flanken des Blattes. Sie sind wie der zentrale Strang von Gefäßbündeln begleitet.

Hier mag der Verlauf der Gefäßbündel im Blatt kurz dargestellt werden. Es ist schon gesagt, daß überall an das im oberen Teil des Blattes kuppenförmig ausgebildete Assimilationsgewebe an der Innenseite desselben sich ein Netz von Gefäßbündelverzweigungen anlegt. Diese Verzweigungen sammeln sich und suchen nun an verschiedenen Stellen die Verbindung mit dem zentralen Bastfaserstrang. Wie Fig. 4, Taf. XIII, zeigt, geschieht das in der Weise,

Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc. 351

daß die Bündelstränge durch Wassergewebe hindurch der Oberseite des Blattastes zustreben; die vom Assimilationsgewebe der Oberseite des Blattes kommenden erreichen ihn direkt, die andern, indem sie auf irgend einer Seite um den Strang herum zu den ersteren stoßen, alle vereinigen sich zu dem den Strang begleitenden Bündel (Querschnitte Fig. 2 und Taf. XIII, Fig. 1). Das Assimilations-

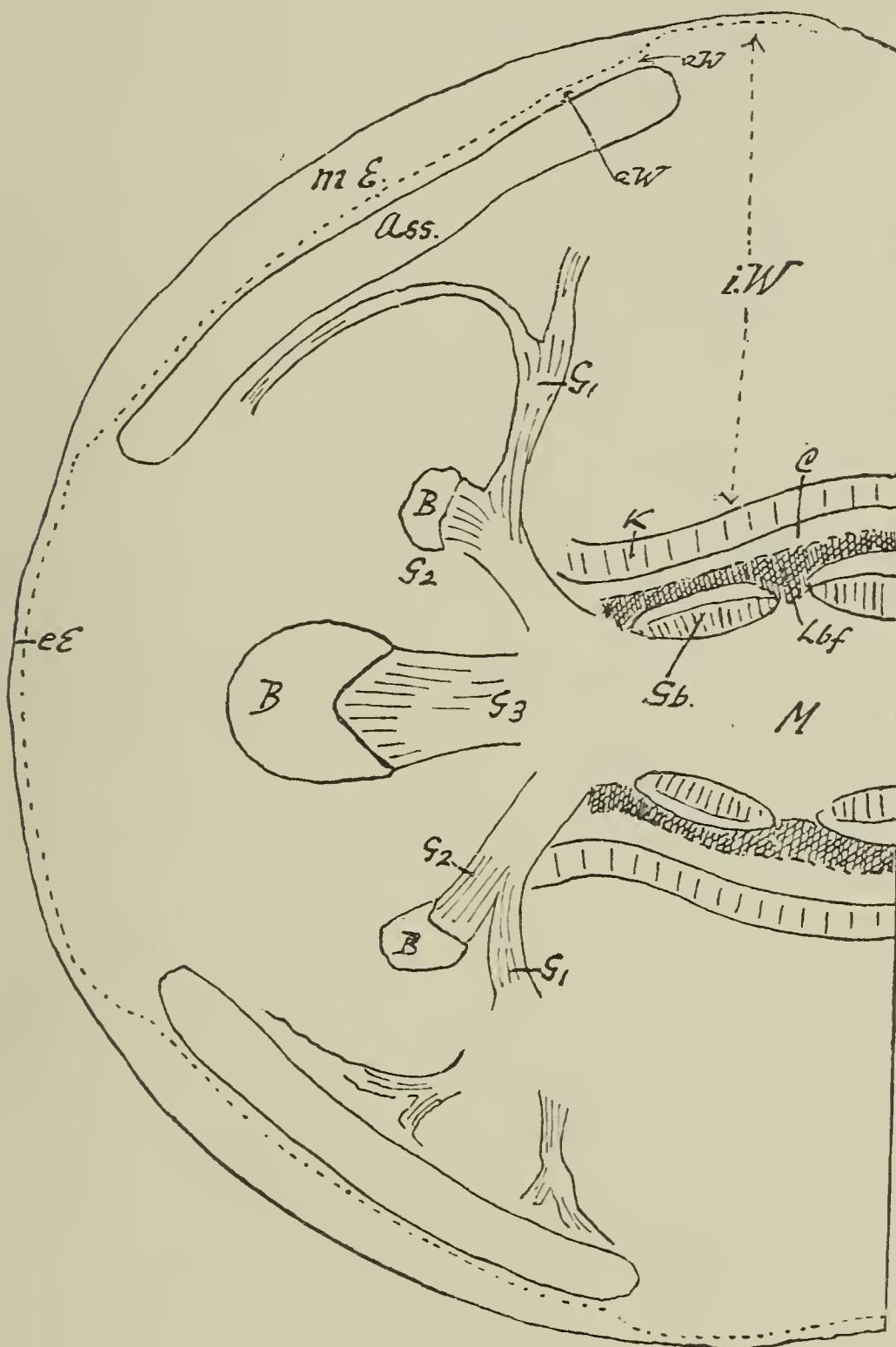


Fig. 2.
Querschnitt durch den Sproß.

m. E. mehrschichtige Epidermis; *e. E.* einschichtige Epidermis; *Lbf* Libriform und sklerifizierter Pericykel; *C* Cambium und sek. Parenchym; *K* Kork; *B* Bast; *G₁—G₃* Gefäßbündel; *G₁* zum Assimilationsgewebe des Stengels führend, *G₂* zu den seitl. Strängen von Bastfasern, *G₃* zu dem zentralen Bastfaserstrang führend.
Vergr. ca. 90 mal.

gewebe des unteren Teiles des Blattes ist innerviert durch Bündel, die sich den seitlichen Bastfaserzügen des Blattes anschließen, und das des Stengels wiederum durch besondere Bündel (vergl. Fig. 2).

Die Innervation des Assimilationsgewebes¹⁾ an der Spitze des Blattes, besonders im oberen Teil, geschieht also so, daß ein Teil des Bündels den Blattbaststrang bis zur Spitze des Blattes begleitet und von dort an das Assimilationsgewebe herantretend demselben entlang sein Netz von Verzweigungen nach rückwärts (abwärts, das Blatt aufrecht gedacht) ausbreitet. Es kommt so, da auch die tiefer schon abzweigenden Äste des Bündels sich in ähnlicher Weise an das Assimilationsgewebe anlegen und verzweigen, auch eine Art Kuppe oder Glocke des Bündelsystems des Blattes zustande, über die die Glocke des Assimilationssystems gestülpt ist. (Kombination der Figuren 4, Taf. XIII, und 1, Taf. XIII.)

Unmittelbar vor der Stelle, wo das Blatt mit dem Stengel verwächst, treffen die Bündelstränge des Blattes (ein zentraler, dem zentralen Bast folgender, zwei seitliche, aus den seitlichen Bündeln sich sammelnde Stränge) zusammen und treten vereinigt mit den vom Assimilationsgewebe des Stengels kommenden Bündeln (Fig. 2) in den Stengel ein (vergl. weiter S. 356).

Im Anschluß an diese Besprechung der einzelnen Gewebe mag noch ein besonders starkes Vorkommen von Kalkoxalatdrusen in denselben erwähnt werden. Drusen von Kristallen, meist morgensternförmig durch gröbere, gelegentlich feiner gebaut durch kleinere Kristalle, sind sehr häufig in den primären Geweben der *Anabasis* zu finden. Gelegentlich sind innere Partien der Drusen mehr radialgestreift, während außen stets eine Schicht mehr oder weniger größerer scharfkantiger Kristalle sitzen. Auch unregelmäßig gebaute Aggregate von Kristallen finden sich, seltener Einzelkristalle, nie habe ich Sphaerite beobachtet, nie mit Sicherheit Kristallsand, wenn auch gelegentlich Conglomerate feinkörniger Kristalle.

Bemerkenswert ist die Menge des Oxalats und besonders auch die Größe einzelner Drusen. Was die letztere anbetrifft, so war das von mir gemessene Maximum des Durchmessers der Drusen fast $200\ \mu$ (= mehr als die Dicke der Epidermus plus das gesammte Assimilationsgewebe).

Die größten Drusen finden sich im zentralen Wassergewebe. In der Epidermis erreichen sie etwa $36\ \mu$ Durchmesser (= zirka 45 % der Epidermisdicke). Die Hauptmenge der Oxalatkristalle findet sich im zentralen Wassergewebe, ziemlich viele auch in der Epidermis, weniger (oft allerdings in einzelnen Fällen auch sehr viele) in dem peripheren Wassergewebe. Keine Drusen, und nur selten Einzelkristalle, finden sich im Assimilationsgewebe, keinerlei kristallisiertes Oxalat in den Tracheiden und dem Leitparenchym der Gefäßbündelendigungen. Was die absolute Menge anbetrifft, so wird dieselbe vielleicht am besten verständlich, wenn man sagt, daß bis fast die Hälfte der Wassergewebezellen der unteren Hälfte des Blattes mit Kristallen erfüllt sein können. Im oberen Teil des

¹⁾ Dieser Ausdruck scheint mir, da man ja auch von Blatt „nerven“ spricht, durchaus geeignet, besonders für solche Fälle, wo ein so intimer direkter Zusammenhang des Gefäßbündelsystems mit dem Assimilationssystem auftritt wie hier.

Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc. 353

Blätter sind gewöhnlich etwas weniger Kristalle vorhanden, doch sind dort die größten Drusen ausgebildet. Der Besprechung des Stengelbaues mag vorweg genommen werden, daß besonders das Mark enorm viel Kalziumoxalat aufweist. Weit mehr als die Hälfte der Zellen sind dort von einer Fülle von Drusen erfüllt, so daß das Mark stellenweise einem einzigen Kristallschlauch gleichsieht.

Dieses Kalziumoxalat ist nach der Terminologie von Kohl und Schimper (Kohl. p. 417) primäres. Es findet sich schon in ganz jungen Blättern und Sproßspitzen, und selbst die größten Drusen müssen sich noch zur Zeit des Wachstums des Blattes entwickelt haben, denn nirgends wird beobachtet, daß die benachbarten Zellen durch die Entwicklung der großen Drusen in einer Zelle etwa zusammengepreßt wären. Am ehesten scheint dies etwa noch in der Epidermis selten der Fall zu sein. Ob sekundärer oxalsaurer Kalk gelegentlich im Assimilationsgewebe zu bestimmten Vegetationszeiten in nennenswerter Menge sich findet, kann ich nicht sagen, in meinen im Frühling gesammelten Exemplaren fand ich selten Einzelkristalle im Assimilationsgewebe, nie aber Drusen. Das von Kohl als tertiäres Kalkoxalat bezeichnete Vorkommen derselben in der Nähe der Bastfasern, im Kollenchym etc. (Kohl p. 43) habe ich nicht konstatiert bei *Anabasis*.

Zusammenfassung der Topographie der Gewebe im Blatt.

Charakteristisch am Blatt der *Anabasis aretioides* ist ganz besonders der Bau des oberen Teiles des Blattes, der einen eigentümlichen glockenförmigen Typus zeigt. An einem starken, zentralen Baststrang, der als Pfeiler des Ganzen fungiert, ist eine glockenförmige Kuppe aus starker, mehrschichtiger Epidermis angehängt, die sich starr an den Pfeiler anschließt. Ein Schrumpfen des Blattes ist so nur in relativ geringem Maß möglich, auch die alten, toten Blätter behalten ihre Form ziemlich bei; zudem ist die trockene Epidermis sehr hart und widerstandsfähig gegen äußere Einflüsse. An diese Schutzschicht der Glocke schließen sich nun drei Schichten von Geweben an, die ebenfalls den glockenförmigen Bau zeigen: äußeres Wassergewebe, Assimilationsgewebe und Netz der innervierenden Bündelverzweigungen.

Dann erst folgt das den Rest des Hohlraums ausfüllende innere Wassergewebe.

Dieser Bau ist nur dem oberen, eigentlich vom Stengel sich abhebenden Teil des Blattes eigen. Der untere, stengelumfassende Teil zeigt auf der Außen- oder Unterseite die Stellen mehrschichtiger Epidermis noch soweit das Assimilationsgewebe reicht, das sich dann in zwei Streifen spaltet, die sich ins Internodium fortsetzen (Fig. 1). Auch am Internodium ist die Epidermis mehrschichtig über dem Assimilationsgewebe (durch die punktierte Linie der Figuren 1 und 2 angedeutet).

Das gegenseitige Miteinanderauftreten des Assimilationsgewebes und der mehrschichtigen Epidermis ist bemerkenswert.

354 Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

Bezüglich des Zusammenhangs von äußerem und innerem Wassergewebe sei noch bemerkt, daß das erstere nur an den Stellen mit dem letzteren in Verbindung ist, wo das Assimilationsgewebe endet, also an den (Unter)rändern der Kuppe dieses Gewebes, so daß das Assimilationsgewebe also nicht vom Wassergewebe durchbrochen wird. Übrigens reicht auf der Unterseite des Blattes, wie auch Fig. 4, Taf. XIII schematisch zeigt, die Kuppe etwas tiefer hinab. Es ist das die Stelle, wo sich die zwei Streifen Assimilationsgewebe in den Stengel hinab fortsetzen. So kann auch ein Bild zustande kommen mit einem Streifen Assimilationsgewebe auf der Unterseite.

II. Anatomie des jungen Sprosses (exkl. Blatt und sekundäres Dickenwachstum).

Rinde und Zentralzylinder sind nicht durch einen nach außen durch eine Stärkescheide scharf begrenzten Pericykel getrennt. Nach Fischers Untersuchungen ist das bei etwa 32% der Dikotyledonen der Fall. *Anabasis aretioides* gehört nicht zu diesen. Auch am jungen Sproß, ganz in der Nähe des Vegetationskegels ist eine Stärkescheide nicht nachweisbar. Immerhin ist die Grenze zwischen Rinde und Zentralzylinder insofern auf ein bis zwei Zellschichten genau bestimmbar, als Größe, Form und Lage der Zellen des Zentralzylinders sich von denen der Rinde, die Wassergewebestruktur haben, recht gut unterscheiden (Fig. 2, Taf. XIII); die Zellen des Pericykels, der äußersten zum Zentralzylinder zu rechnenden Schicht, sind kleiner, zarter und in der Größe unter sich viel gleichartiger gebaut als die der Rinde. Zur Festlegung der Grenze dient an manchen Stellen auch der primäre Bast, wie zu erwähnen sein wird.

1. Die primäre Rinde besteht aus einem Wassergewebe, das vom Zentralzylinder bis zur Epidermis reicht (Fig. 2). Dieses Gewebe stimmt vollständig mit dem Wassergewebe des Blattes überein, dessen kontinuierliche Fortsetzung nach unten es ja auch bildet. Diese ganze Rinde kann aufgefaßt werden als gebildet von den den Stengel umfassenden und an ihm herablaufenden Blattbasen, aus denen die Gefäßbündel in den Zentralzylinder übergetreten sind. Das Assimilationsgewebe des Blattes zieht sich demgemäß auch in den zwei schon erwähnten Streifen in die „Stengelrinde“ hinab (Fig. 2); freilich enden diese Streifen vor dem Eintreten der aus dem nächstunteren Blattpaar eintretenden (also vor dem Knoten, im Internodium), so daß auch Querschnitte durch den Stengel möglich sind, deren primäre Rinde kein Assimilationsgewebe mehr enthält.

Die primäre Rinde enthält gegen ihre innere Grenze zu stets eine Anzahl typisch ausgebildeter Bastfasern, die in ihrer Entwicklung sehr frühzeitig auftreten, längst vor den zu erwähnenden Vorgängen im Pericykel, im Zentralzylinder. Es sind dies einfach die unteren Enden der Blattbastfaserzüge (Fig. 12, Taf. XIII; Blattbastfasern, die schon oben besprochen sind), die sich mit dem Austritt aus dem Blatt in den Stengel mit den sie begleitenden Ge-

Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc. 355

fäßen vereinigen. Wie das Assimilationsgewebe enden sie im Internodium, nachdem sie sich auch gegenüber dem Blatt, wo sie keulenförmig entwickelt sind, ziemlich verjüngt haben. Sie legen sich direkt an den Pericykel resp. den aus diesem entspringenden Kork (s. u.) an und repräsentieren an ihrer Innenseite die innere Grenze der Rinde. Dieser primäre Blatt- resp. Rindenbast ist also nirgends in Kontakt mit dem mechanischen Gewebe des Zentralzylinders. Er endet in der Rinde, und wie er trotzdem Festigung und Stützung des jungen Sprosses in Verbindung mit der Epidermis vollzieht, soll unten gezeigt werden.

Neben dem zu Strängen vereinigten Bast treten einzelne zerstreute Bastfasern oder kleine Gruppen von solchen in der inneren Partie der Rinde, ebenso wie einzelne mehr isodiametrische, aber stark sklerifizierte Steinzellen, gelegentlich auf.

2. Was nun den Zentralzylinder anbetrifft, so kann ich auf die Streitfrage, inwieweit die mit dem Ausdruck „Pericykel“ bezeichneten Gewebe des Stengels homolog sind mit den gleich oder Perikambium genannten Geweben der Wurzel, natürlich nicht eingehen. Den Gebrauch des Ausdrucks Pericykel für dem Perikambium im Stengel homologe Gewebe haben die Franzosen (besonders durch Morot) eingeführt. Er ist von wenigen deutschen Forschern aufgenommen worden, andere haben die Homologisierung der betr. Gewebe bekämpft, so besonders Fischer, der den sehr akzeptierbaren Vorschlag gemacht hat, den Ausdruck Perikambium auf die betreffenden Gewebe der Wurzel, den Ausdruck Pericykel auf die des Stengels anzuwenden, die Homologisierung der Gewebe durch Morot u. a. aber nicht anerkennen will. Dabei lässt er aber doch einen bedeutenden, für diese sprechenden Grund außer acht: nämlich den Ursprung des ersten extrafaszikulären Kambiums vieler Pflanzen mit sog. anormalem Dickenwachstum aus dem Pericykel des Stengels und dem darin mit diesem homologen Perikambium der Wurzel. Dies scheint mir aber immerhin für viele Dikotyledonen in verschiedenen Familien ein beachtenswerter Punkt zu sein, so daß vielleicht die beiden in Frage stehenden Gewebe doch in mehr als nur ihrer Lage einander entsprechen.

Fig. 2, Taf. XIII stellt einen Teil des Zentralzylinders im Querschnitt durch ein junges Stadium desselben dar. Es folgen sich dort auf die äußere primäre Rinde eine Schicht von Zellen, von denen nicht immer ohne weiteres klar ist, ob sie noch zur Rinde oder zum Pericykel gehören, dann ein extrafaszikuläres Kambium, dann der innere Teil des Pericyclus, der eben in einzelnen Zellen sich zu sklerifizieren beginnt, und darauf ein einfaches Bündel: zartwandiges Leptom, Kambium, zu innerst Gefäße (Hadromteil des Bündels); endlich das Mark, das die Struktur der äußeren primären Rinde hat.

Ein noch jüngeres Stadium würde die ganze Schicht zwischen Rinde und Bündel einheitlich und noch undifferenziert zeigen, die Verbindungsstrahlen zwischen diesem Pericykel und dem Mark zwischen den Bündeln durch (das interfazikuläre Gewebe) ist

356 *Hauri, Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

histologisch dem Pericykel ganz ähnlich und unterliegt wie dieser später der Sklerifizierung.

Die primären Gefäßbündel zeigen ein nicht sehr bedeutendes Dickenwachstum durch kambiale Tätigkeit. Die Gefäße sind meist streng radial geordnet und zwischen ihnen parenchymatische Zellen, meist auch gereiht eingeschoben. Die Gefäße sind verholzt und spiralig verdickt. Spiralgefäße kommen nur hier, im sekundären Zuwachs gar nicht vor. Sie sind alle von etwa gleicher Weite, im Gegensatz wieder zum sekundären Zuwachs. — Das Leptom ist zartwandig, wenig differenziert, Siebröhren keine nachweisbar. Die Zellen sind durch ihre Form und Lage dem Pericykel gegenüber schon im jungen Zustand zu unterscheiden, später sklerifiziert sich ja das Gewebe rings um das Leptom herum. Bastfasern treten nicht auf, man spricht deshalb am besten von Leptom, nicht von Phloem (mit Haberlandt). Mechanisches Gewebe in vom Kambium nach außen abgeschiedenen Partien kommt nirgends vor. Aller bisher genannte Bast ist Rinden- oder Blattbast (Bastfasern!).

Zur Charakterisierung der primären Gewebe des Stengels gehören noch ein paar Worte zu der schon angedeuteten Differenzierung des Pericykels. Die inneren Zellschichten desselben (er umfaßt 4–5) werden zu Sklerenchymfasern wie das Interfaszikulargewebe, die zweitäußerste Schicht ist der Bildungsort des ersten extrafaszikulären Kambiums, des Ursprungsortes alles sekundären anormalen Dickenwachstums, und die äußerste Schicht, nicht immer gut von der Rinde zu trennen, wird zum primären Phellogen des primären Korks. Die genannte Sklerifizierung beginnt an verschiedenen Stellen zugleich, und zwar gleich, nachdem in den äußeren Schichten des Pericykels die Teilungen, die zur Bildung des extrafaszikulären Kambiums führen, sich vollzogen haben. Dieses Kambium stellt einen kontinuierlichen Ring dar, das einzige kontinuierliche Kambium, das um den ganzen Stengelumfang sich erstreckt. Ob an Stellen, wie sie in Figur 7 vorkommen, wo das Parenchym der ersten Zuwachszone mit dem Leptom des primären Bündels in Verbindung tritt durch eine schmale (meist eine Zellschicht breite) parenchymatische Verbindung, das Kambium ursprünglich vorhanden war oder nicht, läßt sich mit Sicherheit nicht entscheiden, das erstere ist mir wahrscheinlicher. Es handelt sich also um einzelne nicht sklerifizierte Pericykelzellen, deren anstoßendes extrafaszikuläres Kambium auch kein Holz produziert hat. Die Stellen sind vereinzelt und nicht regelmäßig auftretend. Etwas später erst, nachdem das neue Kambium schon seine Tätigkeit beginnt, bildet sich und tritt in Funktion das Phellogen, das primären Kork liefert. (Darüber s. u.)

Das Mark endlich hat die Struktur des Wassergewebes und ist sehr reich an Oxalat. Selten wurden gelegentlich im Mark auftretende isodiametrische Steinzellen beobachtet.

Verlauf der Gefäßbündel im jungen Stengel. An den Stellen, wo sich die Blattpaare mit dem Stengel verschmelzen, treten verschiedene Bündelstränge aus dem Blatt und

Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc. 357

der primären Rinde zusammen und gehen in den Zentralzylinder über. Figur 2 stellt durch einen etwas schräg geführten Querschnitt diese Verhältnisse dar. Vom Assimilationsgewebe der primären Rinde, den unteren Enden der zwei vom Blatt sich herabziehenden Assimilationsgewebestreifen kommen je ein Bündelstrang (G_1), die zum Unterschied von den anderen nicht von Blattbastzügen begleitet sind. Sie vereinigen sich mit den von den Flanken der breiten Blattbasis herkommenden Bündelsträngen (G_2), die das

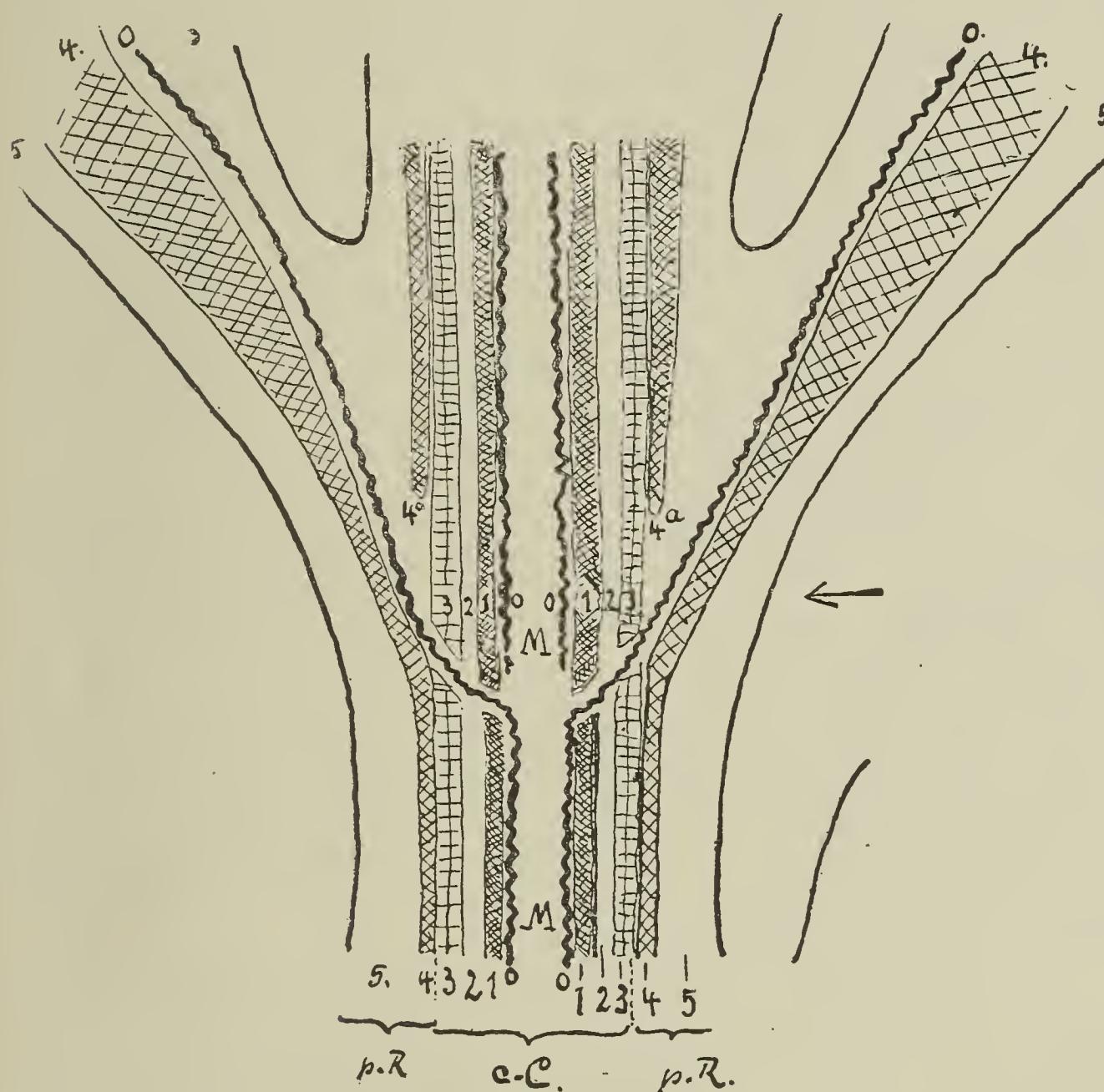


Fig. 3.
Längsschnitt durch den Stengel, schemat.

Stelle des Eintritts der Blattbündel in den Zentralzylinder (c.C.). M Mark; O prim. Gefäßbündel; 1 sklerifiz. Pericykel und Libriform; 2 Kambium und sek. Parenchym; 3 Kork (prim.); 4 Bastfasern des Blattes; 4a Auslaufen derselben; 5 prim. Rinde = äußeres Wassergew. u. Epidermis. 1, 2 u. 3 sind hervorgegangen aus dem Pericykel resp. dem aus diesem entstandenen extrafaszikulären Kambium (E.C. vergl. Taf. XIII, Fig. 2).

Der Pfeil gibt ungefähr die Schnittstelle von Figur 2.

in der unteren Partie des Blattes ja auch schon getrennte Assimilationsgewebe innerviert haben und von den zwei seitlichen Baststrängen (B) des Blattes begleitet sind. Diese vereinigten Bündel verbinden sich unmittelbar darauf mit dem vom Zentralbaststrang begleiteten Bündel (G_3), welches den oberen

rundlichen Teil des Blattes innerviert hat, und treten nunmehr in den Stengel ein; das Blatt selbst verwächst mit diesem. Sie sind also in ein Bündel vereinigt und begleitet von Bastfasern; diese stellen einen gegen das Blatt zu wie geschildert sich verzweigenden Strang dar. Es handelt sich also um Bastfasern des Blatt- und Rindengewebes, und es zeigt sich das jetzt auch beim Eintritt der Bündel in den Zentralzylinder: der Bast bleibt Rindenbestandteil, setzt sich noch etwas weiter nach unten im Internodium fort, während die Gefäßbündel ihn jetzt verlassen haben (Fig. 3), und durch den Kork und die Gewebe des beginnenden sekundären Zuwachses, resp. wenigstens den Pericykel des ganz jungen Internodiums hindurch, in den Zentralstrang eintreten und sich dem übrigen Bündelsystem anschließen, das folgendermaßen gebaut ist (Fig. 4): Im Stengel verläuft das eintretende Bündel ein Internodium weiter für sich, wird im nächsten Knoten von den durch die Teilung des Bündels, das aus dem nächstoberen Blattpaar eingetreten war, entstandenen Bündelteilen verstärkt und durchläuft, verstärkt, das nächste Internodium, um sich an dessen Grund zu teilen und in die Bündel des nächstuntersten Blattpaares (von dem als Ausgangspunkt genommenen Blattpaar aus) einzumünden. Auf dem einfachsten Stengelquerschnitt treffen wir sonach vier Bündel, von denen ein paar stärkere aus dem zweitoberen, ein paar schwächere aus dem nächstoberen Blattpaar stammen (von der Schnittfläche aus gerechnet). In der Lage alternieren die stärkeren Bündel in den aufeinander folgenden Internodien. Die Querschnitte der Figur 4 orientieren darüber.

Die scharfe Trennung der Bündel, wie sie das Schema ausdrückt, findet sich aber keineswegs immer so präcis in der Pflanze wieder. Die Verzweigungs- und Gabelungsstellen der beiden sich entsprechenden Bündel eines Blattpaares liegen oft recht ungleich hoch, und die Lösung der Abzweigungen ist eine unregelmäßige in Bezug auf den Winkel des Abgangs, so daß die Querschnittsbilder meist unregelmäßig ausfallen.

3. Korkbildung des jungen Stengels. Korkbildung tritt bei den Chenopodiaceen entweder in oberflächlichen Schichten der Rinde, dicht unter der Epidermis auf, oder aber in tieferen Lagen des Stengels. Leisering (1899a) untersuchte eine Reihe von Fällen speziell der letzteren Art und fand dabei, daß der Kork, der innerhalb der primären Bastfasern (also bereits im Gebiet des Zentralzylinders) entsteht, zweierlei Ursprung haben kann: entweder aus der ersten Zellschicht, die vom extrafaszikulären Kambium nach außen (zentripetal) abgeschieden wird, d. i. sekundäres Rindenparenchym, oder aus einer bestimmten Schicht des Pericykels, die schon vor dem Auftreten des extrafaszikulären Kambiums vorhanden war, d. i. primäres Gewebe. Es ist dann gewöhnlich die äußerste Schicht des Pericykels, die dem Kork den Ursprung gibt, die somit m. E. zum Zentralzylinder gehört. Diese beiden Fälle sind scharf zu scheiden. Im ersten Fall ist der Kork erst aus dem sekundären Gewebe des Zuwachses hervorgegangen, im letzteren Fall aus primärem Gewebe. Leisering beschreibt Chenopodiaceen-

Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc. 359

vertreter für beide Arten der Korkbildung, doch hat er bei einer Spezies stets nur eine Art Korkbildung konstatiert. Bei *Anabasis aretioides* habe ich konstatiert, daß zuerst mehrere Schichten primären Korks, später aber dann (die Hauptmasse) sekundärer Kork gebildet werden. Der primäre Kork geht hervor aus einem nur kurze Zeit tätigen Phellogen, das aus der äußersten Schicht des Pericykels entspringt, der ersten nach innen folgenden Schicht, die

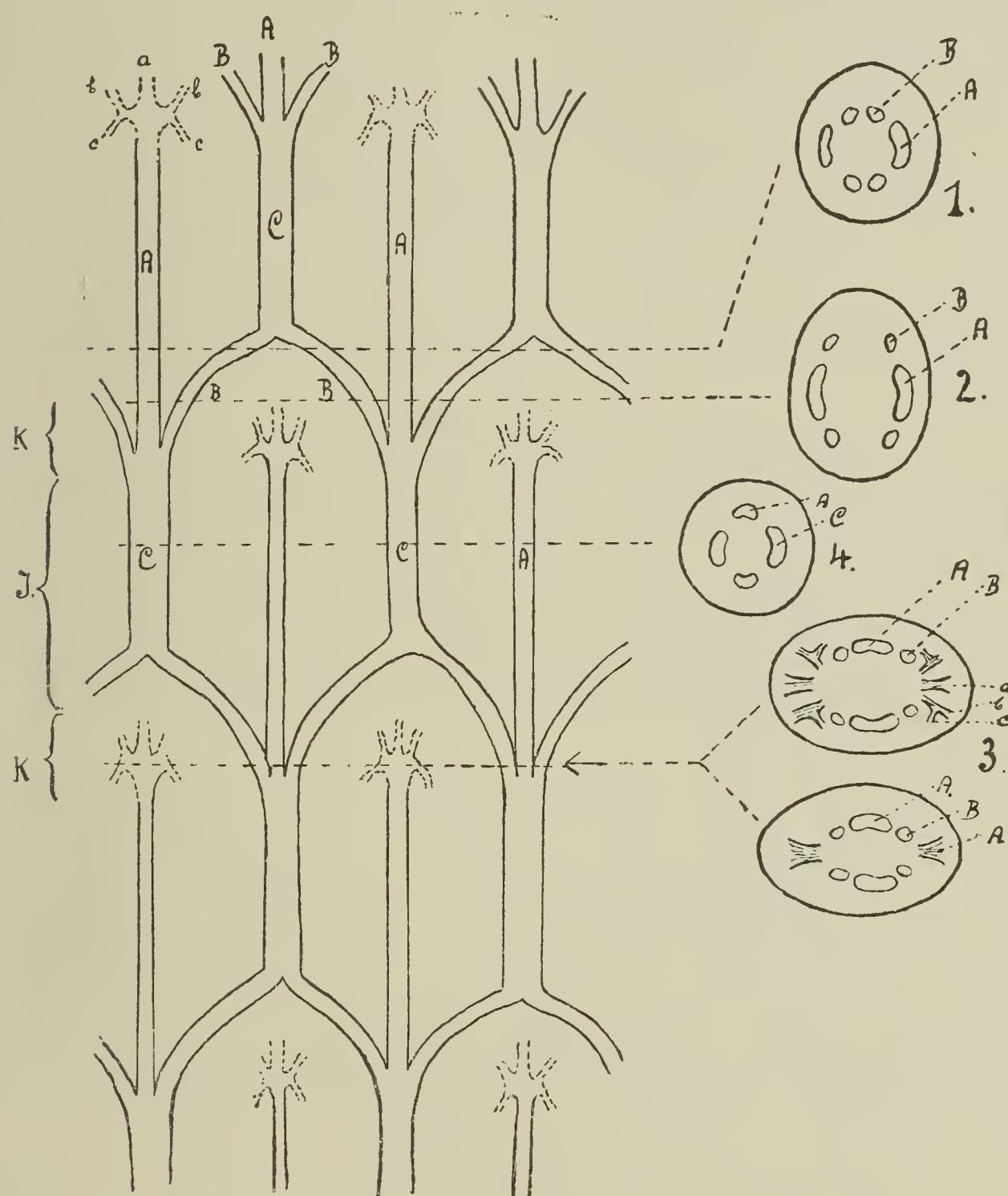


Fig. 4.
Bündelverlauf im jungen Sproß; schemat.

K Knoten. *J* Internodium. *a b c* = $G_1 G_2 G_3$ der übrigen Figuren. *A B C* entsprach. Teile auf den versch. Schnitten rechts. 1—4 Querschnitte. 3 sind zwei ganz nah über-einander geführte Schnitte.

auf die zur Rinde zu rechnenden Bastfasern des Blattes resp. der primären Rinde des Stengels folgt. An Stellen, wo kein Bast ausgebildet ist, ist es freilich oft stellenweise schwierig, diese Schicht scharf von der Rinde zu unterscheiden, da der Pericykel eben

nicht scharf begrenzt ist, auf jeden Fall aber, auch wenn man die betreffende Schicht noch der Rinde zuweisen wollte, wäre primäres Gewebe der Ursprungsort. Dieser Kork ist gegenüber dem später gebildeten meist relativ großzellig. Er stimmt in Quer- und Längsschnitt mit seinen Wänden nicht überein mit dem sekundären Rindenparenchym (Fig. 12, Taf. XIII). Nachdem dieses Phellogen einige Schichten dieses Korks gebildet hat, verkorkt es selbst, und in der äußersten Schicht des mittlerweile vom extrafaszikulären Kambium gebildeten sekundären Parenchyms bildet sich ein neues Phellogen, dessen Kork nun in Quer- und Längsschnitten mit den Reihen der Zellwände des sekundären Parenchyms und des dieses erzeugenden Kambiums übereinstimmt. Das ist sekundärer Kork, der sich direkt an den primären anschließt, und der von diesem meist nicht gut zu unterscheiden ist, da dieser im Innern des Stengels sich entwickelnde Kork verbogene Zellwände aufweist, was die Reihen nicht gut verfolgen läßt. Ist die primäre Rinde einmal abgesprengt, so entwickelt sich der Kork meist besser gereiht, man kann dann leicht 20—30 Zellen in einer Radialreihung verfolgen.

Der primäre Kork ist relativ großzellig, besonders seine erstgebildete Schicht fällt in dieser Hinsicht auf. Die verkorkten Wände sind aber nicht besonders dick und gleichartig ausgebildet. (Über die Struktur des sekundären Korks s. u. S. 382.)

Das zeitliche Auftreten des Korks ist noch bemerkenswert. Dasselbe ist ein außerordentlich frühes. Schon 2—3 mm unter dem Vegetationspunkt beginnt die Korkbildung in dem ganz jungen Sproß, bald nachdem die Differenzierungsvorgänge im Pericykel begonnen haben (s. o.).

Durch das tiefe Entstehen des Korks¹⁾ werden das gesamte Rindengewebe und die Blätter vom Zentralzylinder des Stengels abgeschnitten und allmählich abgeworfen. Immerhin bleiben jene äußeren Gewebe auch nach dem Beginn der Korkbildung einige Zeit noch durch die den Kork durchbrechenden Gefäßbündel mit dem Zentralzylinder in Verbindung, bis der mächtiger werdende Kork diese zerreißt. Das geschieht aber erst in einem Zeitpunkt, wo die betreffenden Teile des Sprosses schon nicht mehr an der Spitze desselben sind und so wie so absterben können, da nur die äußerste Schicht des Polsters assimiliert.

4. Eigenartige Lagerung des Stützgewebes im jungen Sproß. Wie die voraufgehenden Ausführungen gezeigt haben, besitzt der junge Sproß, bevor sein sekundäres Dickenwachstum beginnt, kein mechanisches, kein Stützgewebe. Trotzdem ist

¹⁾ Herr Prof. Jaccard machte mich aufmerksam auf eine Arbeit von J. Beauverie (Compt. rend. Paris. T. 132. 1901), wo experimentell ein tiefliegender pericyklischer Kork an *Phaseolus* durch Erhöhung des osmotischen Druckes der Nährlösung herbeigeführt wurde (1,5% NaCl). Wenn man bedenkt, daß pericyklischer Kork und direkt subepidermaler bei relativ verwandten Pflanzen ein und derselben Familie abwechselnd auftritt, so könnte man vielleicht untersuchen, ob die Arten mit Kork ersterer Lage auch allgemein höhere osmotische Drücke aufweisen.

gerade auch die aus den jüngsten Trieben gebildete Oberfläche des Polsters sehr fest, stark und solid gebaut (vergl. morphologischen Teil.). Dies hängt mit der eigenartigen Verlegung des mechanischen Systems des jungen Sprosses in die Blätter und seinem Zusammenhang mit der Epidermis, sowie der gegenseitigen Stellung der Blätter zusammen, die noch kurz geschildert seien.

Die Erscheinung der Verlegung des mechanischen Gewebes des Sprosses in die Blätter und die Erreichung einer erheblichen Festigkeit dieser Sprosse durch die dichtgedrängte, imbricate Anordnung der mechanisch gut gestärkten Blätter ist auch schon bei anderen Polsterpflanzen konstatiert worden und bietet somit ein Beispiel einer auch anatomischen Konvergenz mancher (wie vieler läßt sich noch nicht sagen) Polsterpflanzen. So macht Diels (1887. p. 269) auf diese Erscheinung bei neuseeländischen Polsterpflanzen aufmerksam, speziell bei *Raoulia grandiflora*. Aus den Untersuchungen von Ternetz und Schenk über die Anatomie der antarktischen *Azorella Selago* Hook. geht ferner auch für diese Pflanze ein ähnliches Verhalten hervor; bei dieser Pflanze entwickelt sich übrigens auch im sekundären Zuwachs kein mechanisches Gewebe, so daß der erwähnte Umstand von besonderer Bedeutung ist.

Für *Anabasis* gestaltet sich die Anordnung der Festigungsgewebe so, daß den vier Blattzeilen am Sproß vier Festigkeitslinien entsprechen, indem sich die festen Blätter dichtgestellt aufeinander legen. Dabei wirken die starken Epidermis-kuppen, aus mehrschichtiger Epidermis gebildet und sich starr an den Baststrang des Blattes anschließend, in hervorragender Weise mit, wie dies Fig. 6, Taf. XII zeigt, wo die als Festigungsgewebe wirkenden Epidermen und Baststränge schraffiert sind. Die Festigkeit wird auf diese Weise nicht durch ein kontinuierliches mechanisches Gewebe erreicht, sondern durch Kombination von einzelnen Komponenten (der Epidermen, welche ihrerseits unbeweglich sind, weil sie an den Baststrängen starr befestigt sind). Dieser Modus der Festigung erweist sich als ein durchaus zweckmäßiger.

Wie dann die so zustande kommenden, festen Blattsäulchen der Sprosse ineinander greifend die Festigkeit des Polsters erhöhen, ist schon geschildert.

Zusammenfassung der Ökologismen in der anatomischen Struktur des Blattes und des Sprosses.

Der anatomische Bau des Blattes läßt verschiedene Strukturen erkennen, die als xerophytische Anpassungen aufgefaßt werden können:

1. Lokal verstärkte Ausbildung der Kutikula.
2. Mehrschichtige Ausbildung der Epidermis, in der Familie der Chenopodiaceen sehr selten.

3. Einsenkung der Spaltöffnungen in tiefe auskutikularisierte Gruben mit verengtem Ausgang.
4. Ausbildung der langen schmalen Palisadenzellen und gänzlicher Mangel eines Schwammparenchymassimilationsgewebes.
5. Die Ausbildung eines peripheren und zentralen Wassergewebes, welches das Blatt zum Sukkulantenblatt macht.¹⁾

Der Bau des Blattes ist ferner zweckmäßig:

A. dem Windsandgebläse gegenüber:

- a. Durch Entwicklung der starken, harten Epidermis.
- b. Durch seine Unbeweglichkeit, die mit seiner engen Verbindung mit dem Stengel zusammenhängt.

B. Zur Erreichung der dem Polsterwuchs eigenen Festigkeit und Kompaktheit (deren ökologische Bedeutung im morphologischen Teil berührt ist): durch die Ausbildung und Kombination der mechanisch wirksamen Gewebe.

C. Gegenüber Tieren:

- a. Durch massenhafte Kalkoxalatdrusen.
- b. Durch Stacheln.

Eine besondere Bedeutung als Lichtschutz oder Wärmeschutz hat vielleicht der dem Assimilationsgewebe vorgelagerte periphere Wasserspeicher.

Ohne besondere ökologische Bedeutung scheint die den Salsoleen überhaupt eigentümliche Anlegung der Gefäßbündelenden an das Assimilationsgewebe zu sein. Stachelbildung und starke Entwicklung von Holz- (mechanischen) Bestandteilen ist, ohne stets als Anpassung erkennbar zu sein, ein allgemeines Charakteristikum der Xerophyten.

Der Stengel enthält, wie die Stempel vieler xerophytischer Pflanzen, Assimilationsgewebe. Insoweit wiederholen sich die Anpassungen des Blattes. Als eine xerophytische Anpassung kann man es betrachten, daß der Kork so frühzeitig auftritt. Er schützt die äußeren Partien des Zentralzylinders, speziell den Pericykel, aus dem das sekundäre Dickenwachstum seinen Ursprung nimmt, wenn die primäre Rinde vertrocknet und abgestoßen ist.

Als besondere physiologische Anpassung mag erwähnt sein der etwas salzig schmeckende Zellsaft des Wassergewebes, der wohl imstande ist, das Wasser ziemlich festzuhalten. Besondere Schleimbildung wurde dagegen nicht beobachtet. Über sonstige physiologische Eigentümlichkeiten des Blattes resp. des Sprosses, die aber nicht ohne weiteres als Anpassungen aufgefaßt werden können, vergl. Kap. V.

¹⁾ Die Vereinigung der beiden Konvergenzmerkmale Sukkulenzismus und Polsterwuchs scheint auch sonst nicht ganz ausgeschlossen: Vergl. Marloth, p. 213 und Taf. IX, Fig. 102 und 114 bez. Euphorbien, die als Stammsukkulente mit den zahlreichen Ästen kleine Polster bilden; ferner Goebel, betr. *Opuntia Ovallei* Gay, einer Kaktacee. Also Euphorbien und Kaktaceen, die im Sukkulenzismus zusammenneigen, tun es zugleich im Polsterwuchs. Freilich handelt es sich wohl nur um Luftpolster (vergl. Anhang S. 389).

III. Das sekundäre Dickenwachstum.

Anatomie des Holzes.

I. Topographische Beschreibung der Gewebe. Querschnitte durch den Stamm oder die Äste zeigen eine Reihe von mehr oder weniger konzentrischen Zuwachszenen von abwechselnd verholzten und unverholzten parenchymatischen Geweben, eine Struktur, wie sie vielen Pflanzen mit anormalem Dickenwachstum zukommt und schon in vielen Variationen bekannt ist. Immerhin ist mir kein der *Anabasis* sehr ähnlicher Fall bekannt geworden, was eine etwas genauere Beschreibung rechtfertigen mag.

Die für eine Beschreibung wichtigen, zu unterscheidenden Gewebe sind das mechanische stark verholzte Sklerenchym (Libriform),

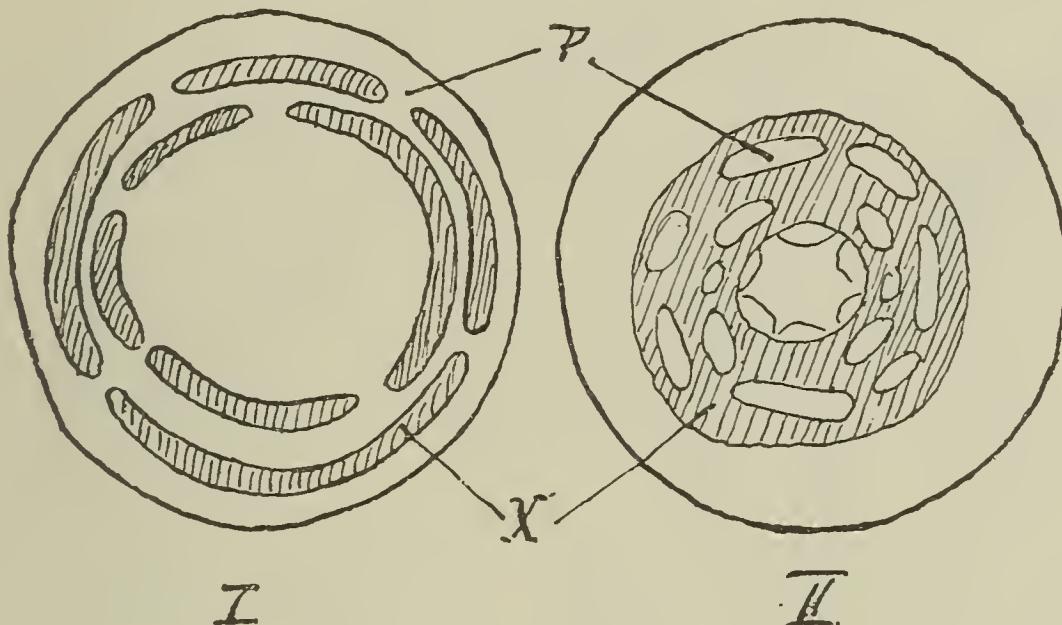


Fig. 5.

Verhältnis der unverholzten zu den verholzten Geweben; schematisiert.
P parenchymat. und unverholztes Gewebe. *X* verholztes Gewebe (Librif. und Gefäße).
 Im übrigen vergleiche den Text.

die Gefäßteile, die dem Libriform eingelagert oder aufgesetzt sind, das zwischen den einzelnen Libriform-Gefäßzonen (Xylemteil) auftretende Parenchym (Leptomteil), in dem gewöhnlich ein Teil obliteriert ist¹⁾ und sich von dem übrigen Gewebe unterscheidet durch stärkere Absorption von Farbstoffen: der leitende Teil des Leptoms. Eine vorläufige Übersicht über deren Beschaffenheit gibt Fig. 3, Taf. XII, und Fig. 6 des Textes.

Was nun das Verhältnis der Xylem- und Leptomteile zueinander betrifft, so kann man auf dem Querschnitt folgende Fälle unterscheiden:

1. Die Xylemzonen sind als längere oder kürzere Teile von konzentrischen Kreisbändern in das Parenchym eingelegt, so daß dieses ebensolche Bänder bildet, die aber durch

¹⁾ So in den älteren Zuwachszenen, in den jüngeren zeichnet sich dieser Teil auf dem Querschnitt nur durch Kleinzelligkeit aus.

364 Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

schmalere und breitere Verbindungsstreifen zwischen den Xylemteilen durch verbunden sind. Die Xylemzonen berühren sich nicht. Bandstruktur. (Fig. 5, I.)

2. Die Xylemteile der einzelnen Zuwachszenen stehen miteinander in Verbindung, sie sind als kontinuierlich zusammenhängendes Maschenwerk mit engeren oder weiteren Maschen ausgebildet, in dessen Maschen die in radialer Richtung

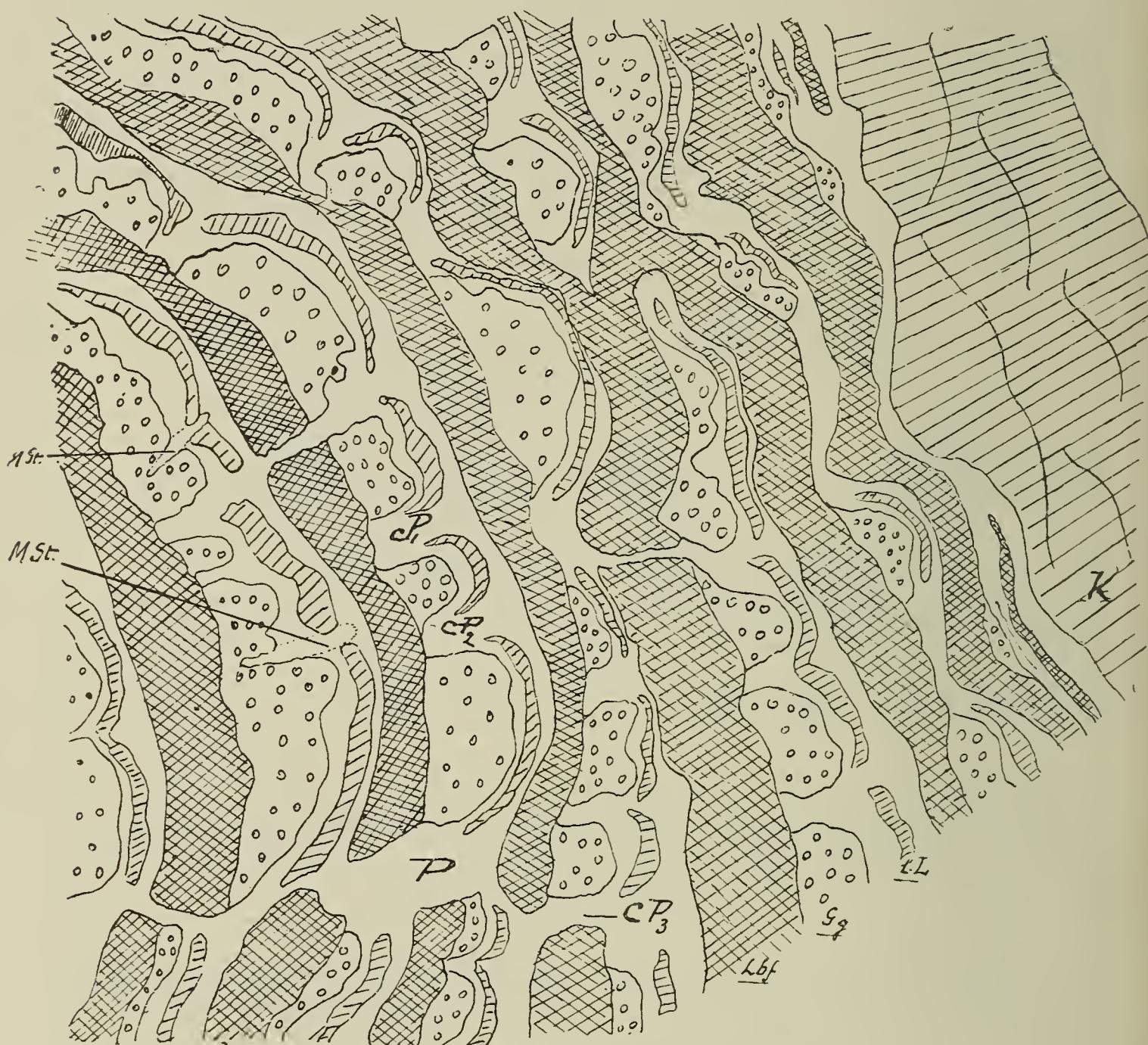


Fig. 6.

Äußere Partie eines Stammes (Holzquerschnitt).

Doppelschraffiert: Libriform; mit Tüpfeln bezeichnet: Gefäßteile; einfach schraffiert: leitendes Leptom; K Kork; MSt „Markstrahlen“; cP₁ — cP₃ Stellen mit konjugiertem Parenchym; P Parenchymverbindungen breiter Art zwischen zwei Zonen.
Weiß: Parenchym. Vergr. 45 mal.

nicht miteinander verbundenen Parenchymzuwachse liegen. Maschenstruktur. (Fig. 5, II.)

3. Zwischenstufen zwischen 1 und 2. Die einzelnen Xylemzonen berühren sich teilweise nicht. Auf ein und demselben Querschnitt durch einen Stamm oder mächtigeren Ast der Pflanze sind nun in der Regel alle drei Fälle zu konstatieren und zwar in

Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc. 365

der Weise, daß in den jüngsten, äußeren Partien der erste und eventuell der dritte, in den inneren ältesten Partien ums Mark herum stets der zweite Modus realisiert ist.

Diese Verhältnisse zeigen die Figuren 7 und 6. Erstere stellt den Querschnitt durch einen jungen Ast dar. Die Parenchymzonen sind eingebettet ins Xylem. Letztere stellt eine Randpartie eines dicken Stammes dar; die konzentrisch angeordneten Xylemzonen

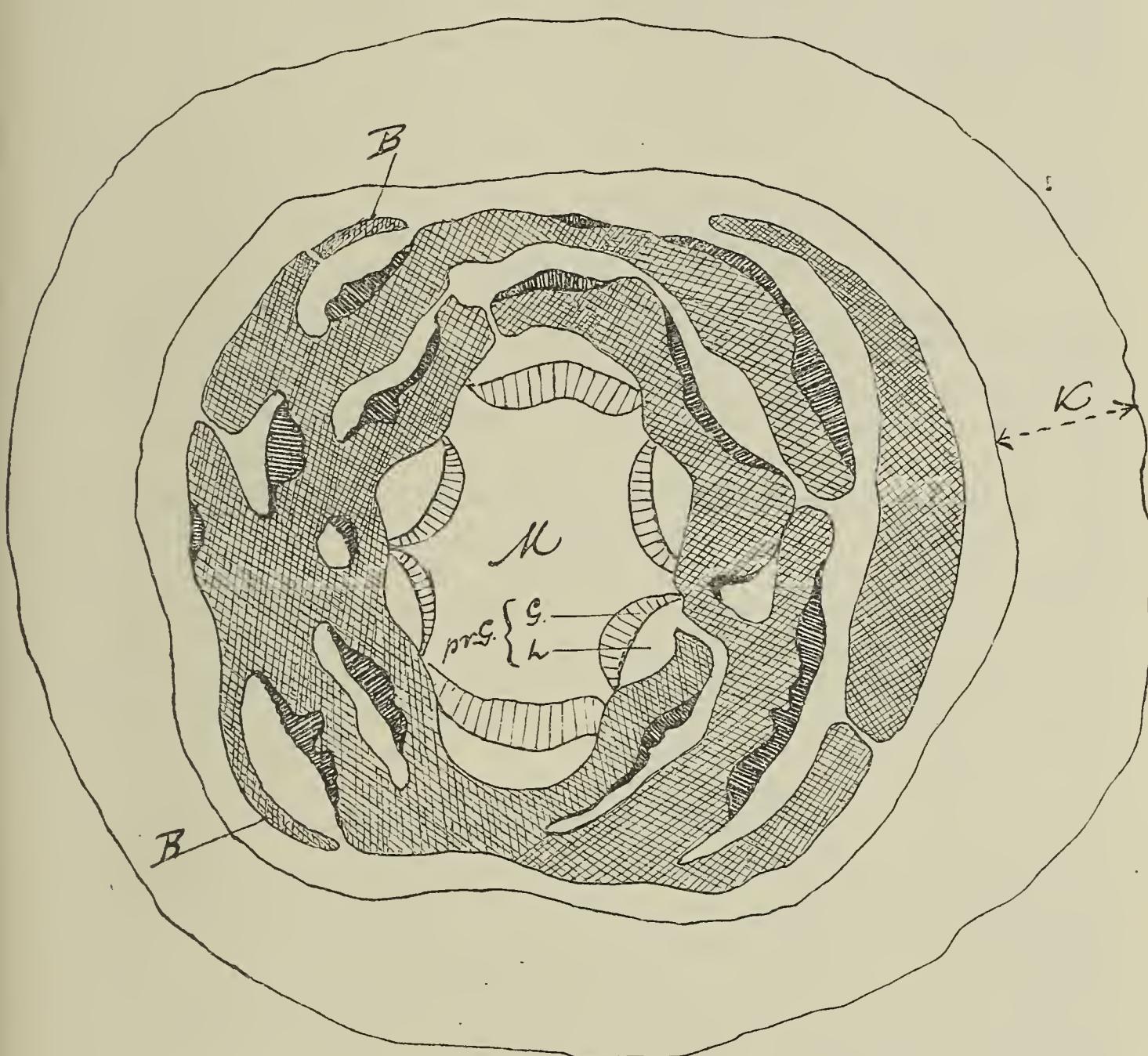


Fig. 7.
Querschnitt durch einen jungen Ast.

Doppeltschraffiert: Libriform; einfach schraffiert: Gefäßteile; unschraffiert: Kambien und Leptomteile (meist Parenchym). pr. Gb. prim. Gefäßbündel (G Gefäße, L Leptom); B Libriformbögen von Kambiumbogen gebildet. Vergr. 75 mal.

berühren sich nicht (mit Ausnahme einer Stelle, die für den unter 3 charakterisierten Fall ein Beispiel liefert). Der dritte Fall ist aber ganz besonders im Hypokotyl gut ausgebildet (s. u.)

Was das Verhältnis der Gefäßgruppen zu den Libriformkomplexen anbetrifft, so müssen auch hier verschiedene Ausbildungen unterschieden werden: 1. Die Gefäße sitzen in Gruppen

dem Libriform auf (Fig. 6). 2. Die Gefäße sind in langgestreckten Bändern dem Libriform halb auf-, halb eingelagert. 3. Die Gefäße sind in kleinen Gruppen in das Libriform tief eingesenkt (Fig. 12; Wurzel). Der letztere Fall ist typisch für die junge Wurzel, kommt aber auch da und dort im Stamm vor, der erste und zweite Fall sind das gewöhnliche für Stamm und Äste und zwar in ziemlich regelloser Variation, beide sich oft an ein und demselben Zuwachsstreifen zeigend.

Ebenso variabel ist nun die Mächtigkeit der einzelnen Gewebe; das Libriform dominiert zwar vielfach, aber auch die Gefäßgruppen können wie das Parenchym ziemlich stark entwickelt sein. Reduziert wird besonders stark oft das letztere. Eine Periodizität oder Gesetzmäßigkeit gibt sich in diesen Variationen aber nirgends zu erkennen, sie sind ganz lokal auftretend, oft nahe beieinander an derselben Zone und müssen durch lokale innere Bedingungen beim Wachstum veranlaßt sein.

Der äußere Abschluß ist stets durch Kork gebildet, der bei jungen Organen relativ mächtig, bei alten dagegen, da seine Mächtigkeit absolut nicht viel zunimmt, relativ schwach entwickelt ist. Unter dem Kork folgt stets Parenchym, außen von einem Phellogen, innen von einem Kambium, das die letzte Xylemzone bildete, begrenzt.

Das Hauptcharakteristikum des Holzes ist sein anormaler Bau: sukzessive abwechselnde Holz- und Bastzonen (Xylem- und Leptomteile) von begrenztem Wachstum, statt eines Holz- und eines Bastteiles, die ständig zuwachsen. Immerhin wird auch bei diesem Holz eine innere Partie zum „Kernholz“, sie erfüllt sich mit braunen, in Terpentin, Benzol, Alkohol und Xylol nicht löslichen Stoffen, die das Holz verhärten. Es wird sehr hart und zähe, sowie braunschwarz in der Farbe. Bei einem Stamm mit 37 Zuwachszenen waren 20 Kernholz (Xylem und Leptom derselben wird braun, doch läßt sich an der etwas helleren Farbe der Leptomteile die Zählung der Zuwüchse noch durchführen), an einem anderen Exemplar von 26 Zonen deren 14 (vergl. übrigens die Tabelle S. 387). Das Kernholz nimmt sukzessive mit dem Wachstum zu; wo das Wachstum an gewissen Stellen zurückbleibt und sich auf vorspringende Rippen beschränkt, da kann die Kernholzbildung bis an die Borke vordringen (vergl. auch die Fig. 7 und 8, Taf. XII).

Hier mag nun auch noch die Exzentrizität der Äste und des Stammes und zugleich auch der Wurzeln zur Besprechung kommen. Sekundäre Zuwachszenen, die konzentrisch den ganzen Querschnitt umfassen, finden wir nur bei jungen Organen, später werden sie durch verschieden starken Zuwachs an verschiedenen Stellen in mannigfacher Weise exzentrisch, indem sich längere oder kürzere, vorspringende Rippen bilden, wie schon bei der Morphologie angedeutet wurde.

Die Frage der Verursachung dieser Bildungen soll weiter unten gestreift werden, hier sollen nur einige Stamm- und Wurzelquerschnitte besprochen werden. Ein schönes Beispiel der Exzentrizität der Wurzel bietet Fig. 7, Taf. XII. Innere Spannungen

haben zu Zerreißungen geführt, doch ist das ursprüngliche Zentrum noch erhalten, die einzelnen Teile werden in der Folge immer selbständiger vortretende Rippen bilden. Fig. 8, I u. II, Taf. XII sind Querschnitte aus einem sehr alten Stamm eines großen Polsters, das ziemlich zerrissen war. In Figur I ist das Zentrum noch erhalten; es liegt im Kernholz, das auf einer Seite bloßliegt, auf einer Seite bis zum Kork reicht, im übrigen an Weichholz anstößt. Wenige Zentimeter tiefer war der Stamm so stark zerstört, daß der Querschnitt II zustande kommt. Die (lebenden) Weichholzstränge haben sich gelöst und fast ringsum mit Kork umgeben, das Kernholz ist fast ganz zerstört. Für das Leben der Pflanze ist das nicht verhängnisvoll, da nur im Weichholz Leitung stattfindet. Natürlich ist die Festigkeit des ohnedies angegriffenen Polsters nicht mehr so groß.

Die aufeinanderfolgenden Querschnitte durch die Organe wechseln stark. Die exzentrischen Rippen verlaufen oft nicht weit, werden flach und bilden sich an andern Stellen wieder. Der Verlauf der Bündel ist daher kein gerader, sondern ein vielfach gebogener.

Nicht selten sind die Fälle, wo bei Ästen, Stämmen und Wurzeln das Zentrum (Mark resp. zentrale Gefäßplatte) ganz an der Peripherie liegt und an jener Seite nur ein bis zwei Zuwachszenen gebildet wurden, an der gegenüberliegenden zwanzig und mehr.

II. Nach dieser topographischen Beschreibung der Hauptgewebe mag eine eingehendere Untersuchung der einzelnen Gewebe folgen. Es mögen zunächst die verholzten: das Libriform und die Gefäß- resp. Tracheidenpartien besprochen werden, nachher die unverholzten: das Parenchym in seinen verschiedenen Differenzierungen und die wenigen Vorkommnisse von prosenchymatischem unverholztem Gewebe.

A. Die verholzten Gewebe.

1. Das mechanische Gewebe kann, wie die Genesis (s. u.) zeigt, einfach als Libriform bezeichnet werden: es ist vom Kambium nach innen, zum Holzteil, abgeschiedenes Gewebe mit wesentlich mechanischer Bedeutung. Es besteht aus ziemlich stark bis sehr stark verdickten Fasern. Die reihige Anordnung derselben ist gewöhnlich nicht erhalten, die vom Kambium abgegebenen Zellen wachsen nämlich bedeutend in die Länge, indem sie sich stark prosenchymatisch zuspitzen und zwischeneinander durchdrängen, wobei die Reihung verloren geht; seltener beobachtet man ein spiralisches Sichumschlingen mehrerer Fasern. Ihre Länge ist die zwei- bis dreifache der Länge der Parenchymzellen oder der Tracheiden resp. Gefäßteilzellen. Die Fasern bedingen, sich drängend, gegenseitig ihre Gestalt; es entstehen dabei verschiedene Formen, wie die Fig. 7, Taf. XII abgebildeten. Die normale Faser, wie sie meist vorkommt, ist von einfacherem Bau, beidseitig prosenchymatisch zugespitzt, von mehr oder weniger rundlichem Querschnitt, mit einfachen, in der Ansicht schief nach links unten neigenden Tüpfeln. Mehr Interesse verdienen die Übergänge zu

parenchymatischen Formen und diese selbst, die man eigentlich nicht mehr Fasern nennen dürfte. Fig. 7, Taf. XIII, stellt solche dar. Doch nehmen sie niemals eine so stark modifizierte Gestalt an, wie die von Gheorghieff (XXX. p. 360) beschriebenen Vorkommnisse von *Eurotia*, finden sich auch keineswegs regelmäßig an den Stellen, wo Libriform mit Parenchym zusammentrifft, und zeigen nicht die für Gheorghieffs Gewebe charakteristische Bildung der Interzellularen, die vielmehr bei einem rein parenchymatischen und unverdickten Gewebe der *Anabasis* vorkommt (vergl. unten: Konjugiertes Parenchym); dagegen zeigen sie gelegentlich unregelmäßige Verdickung der Wände. Ob sie sich, wenn sie vorkommen, ausschließlich an Stellen, die ans Parenchym anstoßen, finden, also der Genesis nach erstgebildete der Libriformelemente eines neuen Kambiums sind, läßt sich nicht entscheiden, da genügend dünne Schnitte, um das Libriform auf Einzelzellen hin zu untersuchen, anzufertigen nicht möglich ist. Das Auftreten dieser durch ihren Bau, ihre Lage und ihre Genesis unzweifelhaft zum Hadromteil der Zuwachszenen gehörenden Zellen hängt jedenfalls zum Teil mit den Raumverhältnissen, die die auswachsende Faser vorfindet, zusammen. Eine besondere Funktion dieser Zellen läßt sich nicht nachweisen und ist unwahrscheinlich. Es sind m. E. lediglich mechanisch zu verstehende, nicht teleologisch zu deutende Vorkommnisse von Formvariationen. Dafür spricht besonders das Vorkommen der vielen Übergänge von Libriformfasern zu diesen Gebilden über die nur einseitig abgestumpften Fasern (z. B. Fig. 7, Taf. XIII, a, b).

Es sei nochmals bemerkt, daß Baststränge, überhaupt mechanische Elemente, die ihrer Genesis nach zentripetal aus einem Kambium entsprungen wären, weder im primären noch sekundären Zuwachs vorkommen.

2. Die Gefäße und Tracheiden. Bei deren Untersuchung fällt in erster Linie in die Augen deren Gleichartigkeit in allen Teilen der Pflanze, mit Ausnahme der primären Bündel, die Spezialgefäß aufweisen. Die Tracheiden und Gefäße aller sekundären Holzes zeigen treppenförmige Tüpfelung, die gelegentlich der ovalen Tüpfelung sich etwas nähert bei schmalen Elementen. Nirgends finden sich behöfte Tüpfel (übereinstimmend mit Solereider). Nicht immer ist es leicht, Tracheiden und Gefäße zu unterscheiden, da die engen Gefäße mit den ersteren sehr viel habituelle Ähnlichkeit haben. An den Gefäßen sind stets die Stellen der Querwände noch zu beobachten. Sie haben regelmäßig die Länge der Kambium- und Parenchymzellen, zeigen also kein Längenwachstum und alle dieselbe Höhe. Sie brechen sehr leicht an den betreffenden Stellen (Fig. 3, Taf. XIII), was die Brüchigkeit des Holzes erklärt, das seine Festigkeit nur den langen Fasern des Libriforms verdankt. Die Perforation der Gefäße ist stets einfach, meist sind die Querwände ganz gelöst, seltener bleibt ein ringförmiger Vorsprung erhalten.

In der Mischung von Tracheiden und Gefäßen ist ebensowenig wie in der Mischung von engen und weitlumigen

Hauri, Anabasis aretioides Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc. 369

Gefäßen irgend welche Gesetzmäßigkeit zu beobachten, also auch keine Periodizität zu finden und verschiedenes Holz verschiedener Jahreszeiten zu unterscheiden.

Daß die Mächtigkeit der Gefäßgruppen stark variiert, ist schon ausgeführt, ebenso variiert die Weite der Gefäße, wovon die Fig. 2, Taf. XII, spricht. Maximale Gefäße sind 66 auf 48 μ und 49 auf 49 μ weit. Die sämtlichen Gefäße sind ziemlich stark verdickt.

Erwähnenswert sind noch gelegentlich an der Grenze zum Parenchym hin auftretende Tracheidenformen, die Fig. 10, Taf. XIII, dargestellt sind und durch ihre Kürze und Breite auffallen.

B. Die nicht verholzten Gewebe.

Diese zeigen größere Mannigfaltigkeit der Verteilung wie auch der Differenzierung und müssen etwas eingehender betrachtet werden zum Teil ihrer besonderen Ausbildung, zum Teil der Frage wegen, wie weit sie unter den Begriff der Markstrahlen fallen.

a. Wir betrachten zunächst die unverholzten Gewebe, die auf den Radiallängsschnitten durch eine Zuwachszone das Fig. 3, Taf. XIII, dargestellte Bild ergeben (auf dem Querschnitt durch Fig. 3, Taf. XII u. a. repräsentiert). Diesen Längsschnitt erhalten wir bei Radialschnitten sowohl durch eine in Libriform eingeschlossene, wie auch durch äußere Zuwachszenen, wenn wir bei letzteren nicht gerade Stellen treffen, wo verschiedene Zuwachszenen durch radiale Parenchymstreifen verbunden sind. Auf die Gefäße folgen sich in diesen Schnitten drei verschiedene unverholzte Gewebe, die als ganzes, als Leptom, dem schon beschriebenen Hadrom gegenübergestellt werden können:

1. Unmittelbar auf die Gefäße ein bald mehr parenchymatisches, bald mehr prosenchymatisches Gewebe, das die Stelle des früher hier tätigen Kambiums einnimmt, mit dessen Zellen gelegentlich auch noch etwas Ähnlichkeit hat in seinen prosenchymatischen Zellen, öfter aber auch dem unter 3 zu nennenden Rindenparenchym ähnlich ist.

2. Der leitende Teil des nicht verholzten Gewebes, schmalzellig ausgebildetes Parenchym, das die Siebröhren vertritt, und

3. ein einfaches parenchymatisches Gewebe: Rindenparenchym, das an das Libriform des nächsten Zuwachses anstößt, der in ihm seinen Ursprung genommen hat (s. u.).

Das unter 1. genannte Gewebe ist schwierig zu klassifizieren, da eine besondere Funktion für dasselbe nicht erkannt wurde. Es ist bald zartwandiger, bald etwas derbwandiger und dann getüpfelt mit einfachen rundlichen Tüpfeln. Inwieweit es etwa mit den für unsere einheimischen normalen Hölzer geschaffenen Namen Kambiform oder Leitparenchym in Beziehung gebracht werden kann, ist unsicher, da zuerst vergleichende Untersuchungen über verschiedene Chenopodiaceenvertreter mit ähnlichem Bau in anatomischer und physiologischer Hinsicht vorliegen müßten, was gar nicht der Fall ist.

Das unter 2. genannte Gewebe ist nie getüpfelt, zartwandig und es hat wohl den Hauptteil des Transports der gebildeten Eiweißstoffe zu übernehmen. Wenigstens ließen sich einzig in ihm die Eiweißreaktionen erhalten. Es dürfte die Funktion der dem Leptom der *Anabasis* wie manchen andern Chenopodiaceen fehlenden Siebröhren haben (vergl. Gheorghieff, XXXI. p. 215).

Die Zellen fügen sich auch auf dem Längsschnitt zu lückenlosen Strängen zusammen, sind kenntlich an ihrer Schmalheit, nie aber länger als die andern Parenchymzellen der Rinde (vergl. Fig. 3, Taf. XIII) und den meist etwas stärker verdickten, sich besser färbenden Enden. Auf dem Querschnitt sind sie in älteren Zuwachsen kenntlich dadurch, daß sie obliteriert sind und dunklere Gruppen im Leptom bilden; in jüngeren Zuwachszonen sind sie kenntlich dadurch, daß sie die Reihung der andern Leptomzellen unterbrechen, weil sie weitere Teilungen durch Bildung von Längswänden eingegangen sind, wodurch sie eben, da keine Querwände gebildet werden, schmäler werden als das übrige Parenchym. Sie bilden keine Interzellularen, wie meist auch das unter 1. genannte Gewebe nicht, im Gegensatz zu dem jetzt zu nennenden Rindenparenchym.

3. Dieses ist locker gebaut, mit oft ziemlich großen Interzellularen, wohl der Durchlüftung in der Längsrichtung besonders dienend. Seine Zellen sind stets gut gereiht, wie sie vom Kambium zentripetal abgegeben wurden; ziemlich solid gebaut im Gegensatz zu dem benachbarten, leitenden Leptom und oft getüpfelt durch einfache, runde Tüpfel. Für die Genesis des neuen Zuwachses und des Korks spielt dieses Gewebe eine bedeutende Rolle (s. u.).

b. Es bleiben nun noch verschiedene andere unverholzte Gewebe zu besprechen, deren Bedeutung und Funktion mehr oder weniger zweifelhaft ist und deren Ausbildung eben mit der besonderen Struktur dieses anormalen Dickenwachstums zusammenhängt, über dessen spezielleren histologischen Aufbau noch relativ wenig bekannt ist, wenigstens was die unter eigenartigen klimatischen Bedingungen lebenden ausländischen Vertreter anbetrifft. Wir können diese meist parenchymatischen Gewebe etwa so gliedern für die Besprechung:

1. Radial verlaufende Parenchymzüge.

a. Gruppen von Parenchym, die vom Leptom her mehr oder weniger tief zwischen die Gefäßpartien hineinreichen, ohne das Libriform zu durchsetzen. Sie können verschieden ausgebildet sein: entweder reichen sie an Stellen der Zuwachszonen, wo Gefäße fehlen, von Libriform zu Libriform als gewöhnliches oder mehr oder weniger modifiziertes Rindenparenchym (so z. B. Fig. 13, Taf. XIII, das konjugierte Parenchym s. u.), oder sie setzen sich als interzellularenreiches Parenchym nur vom leitenden Leptomteil an mehr oder weniger tief in die Gefäßgruppen hinein fort und haben dann den Charakter kurzer „Markstrahlen“ (Fig. 6, M.St.) von verschiedener Breite.

b. Gruppen von Parenchym, die die Libriformteile der Zuwachszenen durchsetzen: entweder als schmale ein- bis zweischichtige Parenchymsschichten, die die Leptomechteile zweier Zonen verbinden (Fig. 3, Taf. XII), oder als breitere Parenchymbänder drei- und mehrschichtig an Stellen, wo Unregelmäßigkeiten in der Zuwachszenenbildung eingetreten sind: meist ein großzelliges Parenchym mit mehr oder weniger modifizierten Zellen (Fig. 9, b.P., Taf. XII).

2. Seltener sind auch kleinere Gruppen von Parenchym, die sich tangential ausdehnen, zwischen den Gefäßen oder öfter auch zwischen Libriform- und Gefäßteil (Fig. 9, t. P., Taf. XII).

3. müssen erwähnt werden: parenchymatische Zellen, vereinzelt oder in ganz kleinen Gruppen zwischen den Gefäßen und Tracheiden auftretend, oft mehr von prosenchymatischer Gestalt (Fig. 8, 9, Taf. XIII).

Diese Gliederung ist keine natürliche, es soll in der nun folgenden spezielleren Beschreibung, soweit dies überhaupt möglich ist, eine natürlichere Gruppierung nicht nach topographischen, sondern nach morphologisch-physiologischen Gesichtspunkten folgen.

a. Das konjugierte Parenchym. Dasselbe ist eine schon gelegentlich erwähnte eigentümliche Bildung im Parenchym der *Anabasis*, auf die näher eingetreten sein soll, da schon in einigen anderen Pflanzen diese seltenen Bildungen oder Analoga dazu beobachtet wurden und weiterhin wohl gefunden werden, wobei es vielleicht allmählich gelingen wird, sie zu verstehen. Die Figuren 11 und 13, Taf. XIII, illustrieren das in Frage stehende Gewebe.

Zunächst sei hingewiesen auf Sanios „konjugiertes Holzparenchym“, dem der Ausdruck „konjugiert“ entnommen ist (Sanio, 1863. p. 94—96; Figuren 1, 8, 18 usw. der zugehörigen Tafel). Es handelt sich dort um Holzparenchym, dessen Zellen eigentümliche, mehr oder weniger lange, röhrchenartige, in einen Tüpfel endigende Auswüchse zeigen, die zum Teil blind endigen, zum Teil mit den diesbezüglichen Bildungen anderer Zellen zwischen den sich dazwischendrängenden Gefäßen hindurch kommunizieren. So bei *Avicennia* spez., *Tectona grandis* u. a. exotischen Hölzern (nicht Chenopodiaceen!) beobachtet. Sanio teilt für seine Bildungen eine Entstehungshypothese mit, die aber für das in gewissen Punkten ähnliche Gewebe unserer Pflanze nicht in Betracht kommen kann.

Gheorghieff (Bd. XXX. p. 360) beschreibt eine der unsrer ähnliche Bildung, die er aber an verdickten und nach ihrer Funktion und Genesis nach meiner Beurteilung seiner Beschreibung zum mechanischen („Libriform“) Gewebe gehörenden Zellkomplexen beobachtet hat, ohne leider eingehendere Abbildungen zu geben. Die betreffende Stelle mag kurz zitiert sein: „Bei der Gattung *Eurotia* schließt sich statt direkt Libriform „eine eigentümliche derbwandige Gewebeform“ als Übergang zum Libriform an das Parenchym an, anfangs kurze, fast rundliche Zellformen aufweisend, die allmählich zu den typischen Libriformfasern überführen. Von dem gewöhnlichen Parenchym unterscheiden

sie sich dadurch, daß die Wände stark verdickt und daß die Tüpfelungen einfach und schief gestellt sind. Dieses Gewebe bekommt, je näher es dem dünnwandigen Parenchym liegt, desto mehr eine unregelmäßige Gestalt, seine Zellen sind locker mit einander verbunden. Wenn die Zellen desselben voneinander entfernt sind, so sind sie nur an wenigen Stellen fixiert und zeigen dabei eine besondere Ausbildung ihrer Wände; sie stoßen nämlich durch gegenüberstehende Auswüchse, die an den Enden mit Tüpfeln versehen sind, aneinander“ (von mir gesperrt). Es folgt dann ein Hinweis auf Sanios oben zitierte Stelle.

Beschreiben wir kurz das in Frage stehende Gewebe der *Anabasis*: Es handelt sich um ein dünnwandiges unverholztes Parenchym, der Genesis nach sek. Rindenparenchym. Fig. 13, Taf. XIII, stellt einen Radiallängsschnitt durch eine Stelle mit solchem Gewebe, Fig. 11, Taf. XIII, einen Querschnitt dar, Fig. 8 einige Zellen etwas schematisiert. Das Gewebe ist reich an großen Interzellularräumen, die dadurch gebildet sind, daß die Zellen sich meist nur durch Ausstülpungen direkt berühren. Diese Ausstülpungen sind an den Enden getüpfelt, indem sie ringsum ringförmig etwas verdickt sind, die Endstellen aber dünnwandig bleiben und der entsprechenden Stelle eines gleichen Gebildes einer anderen Zelle anliegen, wenn sie nicht blind in den Interzellularen enden.¹⁾ Die Ausstülpungen finden sich besonders in radialer Richtung zahlreich (vergl. auch Fig. 8). Die Zellen haben eine gewisse Ähnlichkeit mit „konjugierenden“ Algenfäden, woher die Bezeichnung Sanios stammen mag.

Es sind übrigens Übergänge vom gewöhnlichen, getüpfelten zum konjugierten Parenchym zu konstatieren; ferner zeigt das stark radial gestreckte Parenchym der breiteren Verbindungsbänder der einzelnen Zonen (s. oben und unten) oft nur einzelne konjugierende Stellen (Fig. 8); jedoch gibt es häufig radial gestrecktes Parenchym ohne diese Bildung, das dann freilich auch nicht einfach, gewöhnlich getüpfelt zu sein pflegt, sondern zartwandig und ungetüpfelt ist.

Zu betonen ist, daß es sich beim konjugierten Parenchym nicht um ein besonders scharf begrenztes Gewebe handelt, das in kontinuierlichem Zusammenhang die Pflanze durchzieht, oder das wenigstens ganz scharf in bestimmter Weise lokalisiert wäre, sondern um eine mehr oder weniger stark erfolgende Modifikation eines Gewebes (des Rindenparenchyms), die an verschiedenen Stellen getroffen wird, vorzüglich da, wo zwischen Libriform und Libriform nur Rindenparenchym, keine Gefäße, kein leitendes Leptom auftritt (erster Fall von 1. a, oben S. 370), und an den Stellen, wo breite Parenchymstreifen das Parenchym verschiedener Zuwachsringe ver-

¹⁾ Es wäre von Interesse gewesen zu versuchen, Plasmodesmen in diesen Tüpfeln nachzuweisen, doch waren die technischen Schwierigkeiten einer Behandlung des zwischen so zähem Libriform liegenden Parenchyms zu groß.

Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc. 373

binden (zweiter Fall von 1. b, oben S. 371). Die in Betracht kommenden Stellen sind Fig. 6 mit c. P. 1—3 bezeichnet. Eine Tendenz zur Bildung konjugierter Zellen macht sich manchmal auch in breiteren Markstrahlen geltend.

Eine Vermutung über die Genesis dieses Gewebes ist unten geäußert. Es ist schwer, über die Funktion des Gewebes sich eine plausible Hypothese zu machen, da Reservestoffe (Speicherung) oder Transportstoffe in demselben nicht nachweisbar waren bei meinen Pflanzen, ferner die betreffenden Stellen vor der Behandlung mit Laugen nur schwierig zu finden sind, da genügend dünne Schnitte bei der Härte des Libriforms selten gelingen. Man möchte fast vermuten, daß Luft- oder Gasspeicherung in den großen In-

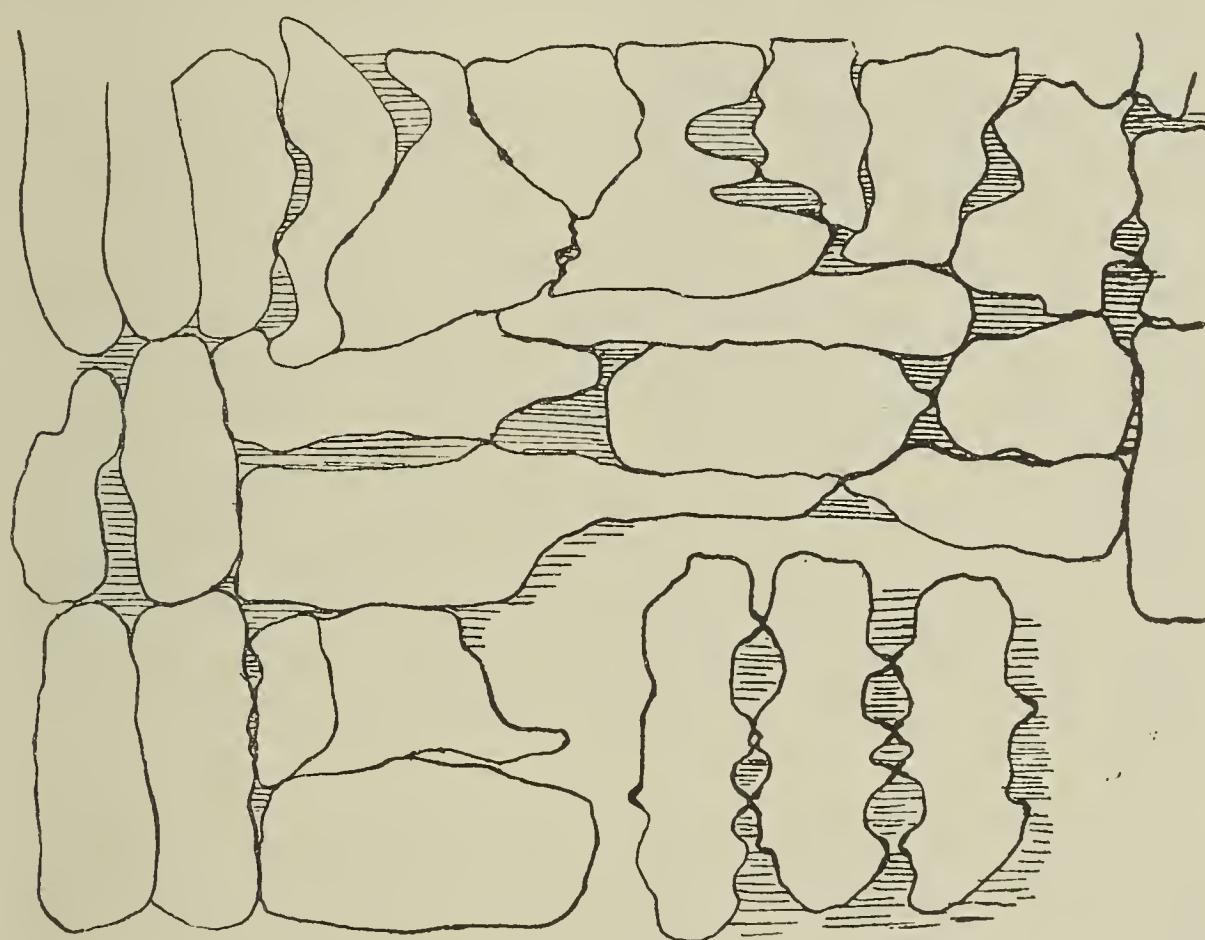


Fig. 8.

Längsschnitt durch Holz, aus der Stelle c P₃ von Fig. 6. p. 44.
Radiale Streckung des Parenchyms. Rechts unten einzelne konjugierte Parenchymzellen.
Vergr. 340.

terzellularen, die mit dem typischen sekundären stets interzellularen-führenden Rindengewebe immer in Kommunikation sind, seine Aufgabe wäre, wenn die Physiologie auch sonst ähnliche Organe kennen würde. Vorläufig muß die Frage nach der Bedeutung dieser Bildung offen gelassen werden.

b. Parenchymatisches Gewebe von verschiedenartiger Ausbildung in den Gefäßteilen (vergl. die topogr. Übersicht S. 371, No. 3). Es handelt sich um Vorkommnisse unverholzter Zellen in kleineren Gruppen zwischen den Gefäß-Tracheidenzügen ohne bestimmte Lagerung, von wechselnder Größe, oft mehr prosenchymatisch ausgebildet, oft etwas verdickt und schwach ein-

fach getüpfelt, allerdings oft auch zumteil verholzt, ohne daß das in allen Fällen sicher entschieden werden könnte (vergl. Fig. 8 und 9, Taf. XIII). Ob und inwieweit solche Vorkommnisse als Holzparenchym resp. Prosenchym bezeichnet werden dürfen, ist wohl nicht leicht zu sagen. Gelegentlich werden sie klein (vergl. Fig. 8, Taf. XIII) und vereinzelt angetroffen, oder in radialer Richtung zwei bis drei gereiht. Radial gestreckt sind sie nicht. Sie machen dann den Eindruck ganz kleiner reduzierter Markstrahlen, wie sie beispielsweise Jaccard (Fig. 21. u. p. 80) beschrieben hat von Astansatzstellen, die dem Druck wachsender Äste ausgesetzt sind. Möglicherweise verdanken sie ihr Auftreten analogen, abnormalen inneren Spannungen in den Geweben, wie sie bei dem eigenartig unregelmäßigen Dickenwachstum der abnormalen Hölzer ja oft vorkommen dürften (vergl. auch unten bei Besprechung der Genesis des konjugierten Parenchyms).

Speicherungsprodukte ließen sich in den in Frage stehenden Zellen nicht nachweisen. Sie mögen nur als Material für anatomische Studien verwandter Erscheinungen hier verzeichnet sein.

Fig. 9, Taf. XII (*t. P.*) enthält auch noch Parenchymgruppen, die durch ihre Genesis und Lagerung eine Erwähnung verdienen, es sind in tangentialem Streifen zwischen Gefäße und Libriform, sowie Libriform und Libriform eingelagerte, ziemlich gut gereihte Parenchymzellen. Sie dürften, da nur selten und unregelmäßig vorkommend — stets an Stellen auch sonst etwas unregelmäßigerer Gestaltungen der Zuwüchse — keine besondere Bedeutung haben, sondern bedingt sein durch lokal gestörte innere Bedingungen des Kambiums zu gewissen Zeiten, die dasselbe veranlaßten, statt verdickter Faserzellen ein undifferenziertes Parenchym kurze Zeit zu produzieren.

c. Markstrahlartiges Gewebe.¹⁾ Solereder gibt für die *Chenopodiaceen* zwei Typen des abnormalen Stengelbaues an, von denen unsere *Anabasis* einen Mitteltypus bildet, in den zentralen Partien vorwiegend dem zweiten, in den äußeren Partien dem ersten entsprechend. Für den zweiten gibt er das Fehlen der Markstrahlen als Charakteristikum an, für den ersten das zuweilen zu konstatierende Vorkommen von verholzten, dünnwandigen Markstrahlen. Eingehendere Untersuchungen über die Markstrahlen der *Chenopodiaceen* liegen nirgends vor; es sollen deshalb, da ohne Zweifel diesen Gebilden bei den Fällen abnormalen Dickenwachstums

¹⁾ Ich habe diese vorsichtige Bezeichnung vorgezogen und in der Beschreibung der Parenchyme auch sonst eine solche walten lassen, da doch eigentlich über die physiologische Bedeutung dieser Gewebe wenig oder nichts bekannt ist. Wenn z. B. Gheorghieff bei Besprechung von *Haloxylon Ammodendron* C. A. M. u. a. Pflanzen von Markstrahlen redet, die ihrer Entwicklungsgeschichte, ihren Strukturverhältnissen und ihrer physiologischen Aufgabe nach . . . „vollständig“ mit Markstrahlen übereinstimmen sollen, so ist mir aus seiner rein beschreibenden, nicht Entwicklungsgeschichtlichen und nicht physiologischen Arbeit die Berechtigung dieser Behauptung Gernet (p. 174) gegenüber durchaus nicht klar. Eine eingehende Untersuchung über diese anomalen Strukturen wäre auch in Hinsicht auf die Markstrahlfrage sehr wünschenswert.

Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc. 375

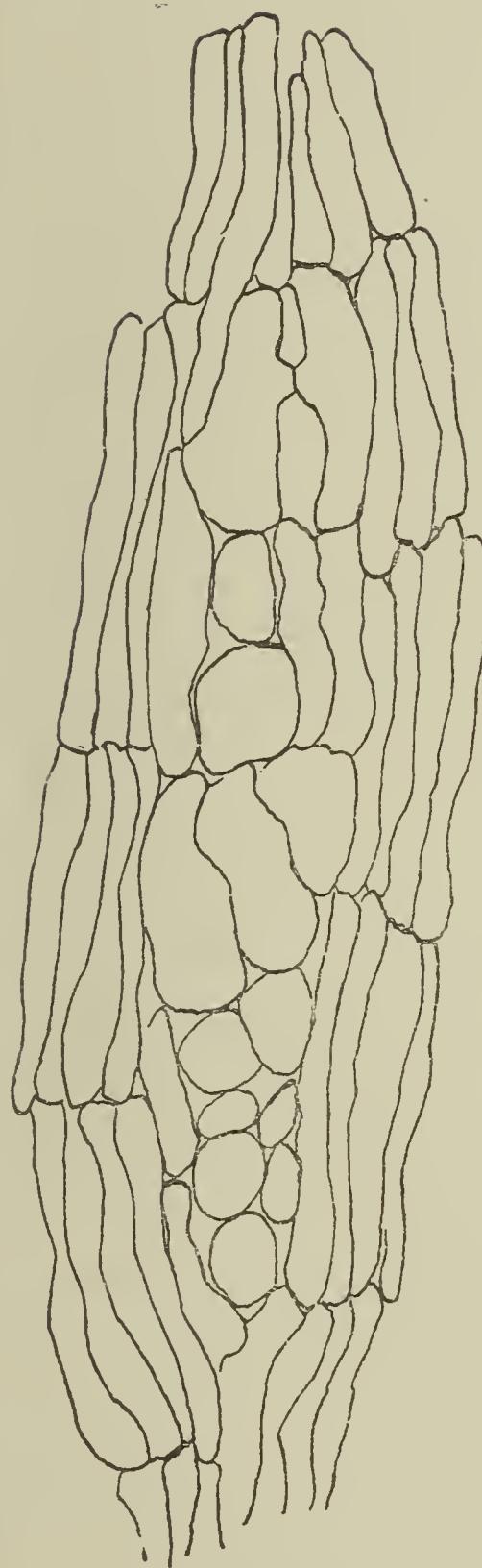


Fig. 9.

Tangentialquerschnitt durch Holz.
„Markstrahl“ in leitendem Leptom
getroffen.

Vergr. 450 mal.

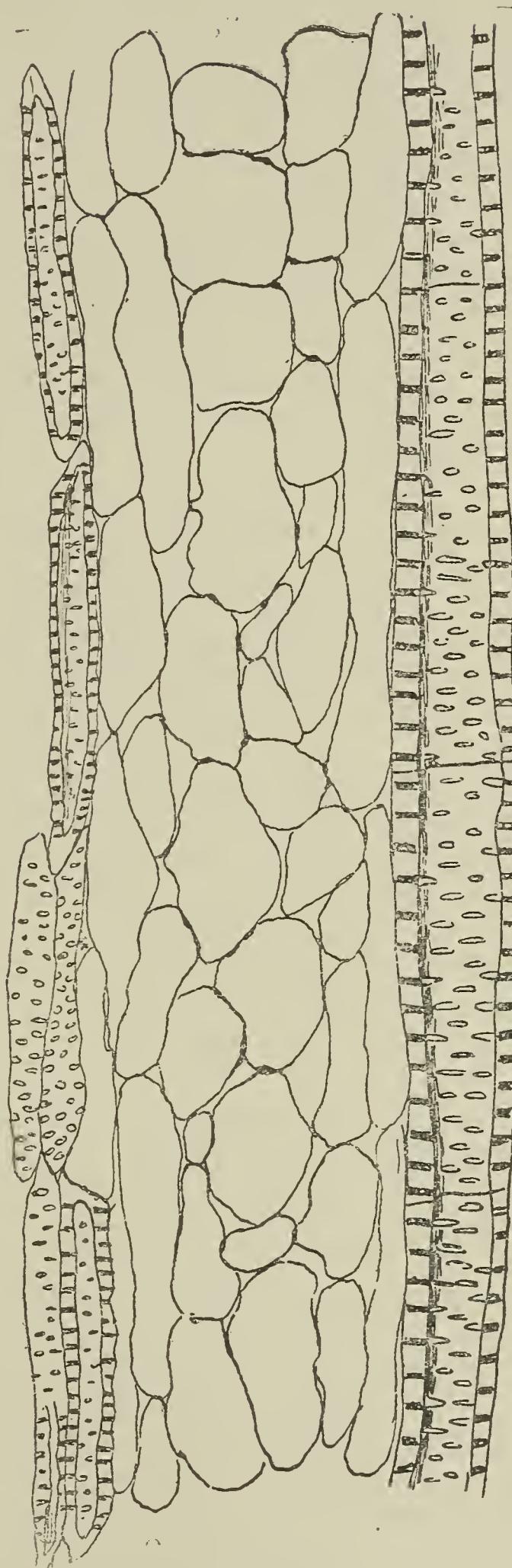


Fig. 10.

Tangentiallängsschnitt durch Holz.
„Markstrahl“ in der Gefäßzone getroffen
Stelle MStr. von Fig. 3. Taf. XII.

Vergr. 450 mal.

noch allgemeinere Aufmerksamkeit wird geschenkt werden müssen, Gewebekomplexe, die bei *Anabasis* eine Art Markstrahlen zu sein scheinen, besonders dargestellt werden. Es handelt sich dabei um Gewebekomplexe, die beidseitig der Kambiumlinie entstanden sind, im Gegensatz zum besprochenen konjugierten Parenchym oder noch zu erwähnenden Vorkommnissen. Es sind zweierlei „Markstrahlen“ zu unterscheiden:

1. Solche, welche als schmale, gewöhnlich zwei Zellen breite, radiale Parenchymstreifen auch die Libriformzonen durchsetzen. Im Gefäß- und besonders im Leptomteil verbreitern sie sich oft in der Art der unter 2. zu nennenden „Markstrahlen“.

2. Solche, welche nur mehr oder weniger tief vom Leptom aus als zwei bis mehrere Zellen breite Komplexe in die Gefäßteile hineingreifen.

Diese zweitgenannten sind es besonders, die durch ihre Struktur ein gewisses markstrahlähnliches Aussehen haben. Im Leptomteil sind sie auf Querschnitten nicht immer leicht zu umgrenzen, auf dem Längsschnitt (tangential) dagegen geben sie Bilder wie Figur 9, die einen kurzen solchen Markstrahl darstellt, während Figur 10 einen Tangentialschnitt durch den mittleren Teil eines mächtigeren „Markstrahles“ im Holzteil, zwischen den Gefäßen, darstellt. Die Höhe dieser Markstrahlen kann bis zehnmal die Länge der begleitenden normalen Parenchymzellen, Tracheiden oder Gefäßteile erreichen. In ihrer Struktur zeigen sie stets eine zentrale Partie aus mehr oder weniger isodiametrischen Zellen, rundlich oder mehr kubisch bis etwas radial gestreckt, die radiale Streckung jedoch selten bedeutend. Die innere Partie ist umgeben von mehr oder weniger dem gewöhnlichen Parenchym sich nähernden, aufrecht stehenden Zellen. Diese Partie der „Markstrahlen“ ist mit großen Interzellularen ausgestattet; die Verdickung der Zellen variiert, ebenso die Tüpfelung. An vereinzelten Stellen kann man gelegentlich Tendenz zur Bildung konjugierter Zellen konstatieren. Im übrigen ist noch bemerkenswert, daß, wenn die Zellen der inneren Partie etwas eckig ausgebildet sind, sie gewöhnlich an den Ecken getüpfelt sind. Ein Vorwiegen der Tüpfel in radialer Richtung ist nicht zu konstatieren. Sind die Zellen zart gebaut, so sind Tüpfel gar nicht ausgebildet.

Die erstgenannten „Markstrahlen“ sind in ihrer Höhe etwa gleich den oben besprochenen. Ihre Untersuchung ist sehr erschwert, da dünne Längsschnitte durch das eminent harte und zähe Libriformgewebe nicht leicht zu gewinnen sind. Tüpfelung habe ich an den Zellen dieser Gebilde nicht beobachtet. Interzellularen sind nicht in dem Maße wie bei den eben besprochenen ausgebildet und besonders im Libriformteil beschränkt.

Was die Häufigkeit der „Markstrahlen“ anbetrifft, so ist dieselbe sehr verschieden. Im allgemeinen enthalten die inneren älteren Partien der in Betracht kommenden Organe weniger solche Durchbrechungen des Libriforms, nie aber fehlen sie völlig.

Dies sind morphologisch-anatomische Befunde. Inwieweit die Funktion dieser Gebilde die Rechtfertigung für die Bezeichnung

„Markstrahlen“ gibt, kann ich nicht sagen. Ich vermochte keine Speicherung und Leitung in denselben zu konstatieren. (S. u.)

d. Breitere Parenchymstreifen, die einzelne Zuwachszenen miteinander verbinden (vergl. Fig. 9, bP, Taf. XII und Fig. 6, cP₃ und P, Text).

Diese Parenchymzonen befinden sich insbesondere an solchen Stellen, wo, auf denselben Raum bezogen, die Zahl der Zuwachszenen eine verschiedene wird in zwei nebeneinanderliegenden Partien, sodann auch an Stellen veränderter Lagerung und unregelmäßiger Ausbildung der Zonen (Figuren wie oben).

Die Zellen dieser Stellen zeichnen sich aus durch lockere Anordnung, sehr variable Größe, besonders Radialverlängerung, gelegentliches Vorkommen konjugierter Zellen, Fehlen reihiger Anordnung. Sie zeigen oft sehr unregelmäßige Gestalt, insbesondere auf dem Radialschnitt tritt diese hervor (vergl. Fig. 8).

Diese Parenchymgruppen sind nicht sehr häufig. Sie machen, durch ihre gelegentlich überaus lockere Ausbildung und verzerrten Zellformen, den Eindruck eines passiv geformten Gewebes (vergl. darüber S. 381). Man kann sie allenfalls auch mit Markstrahlen vergleichen, ihrer Genesis wegen jedoch noch weniger gut als die unter „Markstrahlen“ beschriebenen Gewebe:

3. Genetisches über die sekundären Gewebe.

Das Wesentliche des anomalen sekundären Dickenwachstums der Art, wie es bei *Anabasis* auftritt, ist das stets erneute Auftreten und Wiedererlöschen von neuen Kambiumzonen in den äußeren Zellschichten der vom jeweilen vorausgegangenen Kambium gebildeten sekundären Rinde. Auf diese Weise kommen in radialer Richtung abwechselnd Holz und Bastteile zur Ausbildung.

Fig. 14, Taf. XII, stellt ein Stück eines zirka einen Zentimeter dicken Stämmchens dar, an welchem das Auftreten eines neuen Kambiums eben zu beobachten ist. Das alte Kambium hat bereits Libriflora und etwas Gefäße gebildet, nach außen einen ziemlich breiten Streifen Rinde, in der ein Phellogen Kork bildet. Es tritt nun in diesem der Reihung der Zellen nach mit dem alten Kambium ziemlich genau übereinstimmenden sekundären Rindenparenchym ein neues Kambium auf, indem sich eine Schicht von Parenchymzellen tangential teilt. Das geschieht zu einem Zeitpunkt, wo sich in den dem alten Kambium genäherten, nach außen abgeschiedenen Leptompartien die Teilungen, die zur Bildung des schmalzelligen leitenden Leptomteils führen, noch nicht oder erst in einzelnen Zellen vollzogen haben, und wo das alte Kambium noch durchaus in Tätigkeit ist; es hat noch relativ wenige Gefäße gebildet und setzt normalerweise seine Produktion zentripetal und zentrifugal noch fort. Das neue Kambium beginnt mit der Bildung von Libriflora nach innen und Parenchym nach außen, nach einiger Zeit bildet es an bestimmten Stellen Gefäße, an diesen hört die Libriflorausbildung auf, an den andern benachbarten kann sie weitergehen.

Durch diese Verschiedenheit kommen die Varietäten 1 und 3 des Verhältnisses von Gefäßgruppen zu Libriform zustande (vgl. S. 365f.). Alles Libriform wird vom Kambium nach innen (zentrifugal) erzeugt, was auch zu der angenommenen Bezeichnung berechtigt. Vom Kambium zentripetal abgegebene Zellen nehmen nie Stereidencharakter an. In dieser Weise entstehen die Zuwachszonen. Die früher (S. 365f.) beschriebenen Variationen in der Ausbildung der Stammquerschnitte bezügl. des mechanischen Systems hängen zusammen mit dem verschiedenen Auftreten der neuen Kambien. Legen sich diese nämlich als an den Enden frei im Parenchym endigende Zonen an, deren Krümmungsradius mehr oder weniger dem des Stammrandes oder der exzentrischen Zuwachsteile entspricht, so kommt die unter 1. beschriebene Variation zur Ausbildung. Entsteht das neue Kambium aber als bogenförmig mit dem alten verbundenes, sich diesem anschließendes Kambium, so entsteht die unter 2. beschriebene Variation: die Leptomteile werden eingeschlossen in Holzpartien.

Durch die grundlegenden Arbeiten von Morot und Héral hat sich eine Diskussion entsponnen darüber, wie sich die neuen Kambien entwickeln. Der erstere meinte, der neue Kambiumbogen entstehe frei über dem resp. im Leptom und breite sich nach beiden Seiten aus, um event. in Berührung mit dem alten Kambium zu kommen; letzterer glaubte, daß der neue Kambiumbogen einseitig seitlich im alten Kambium entstehe und sich von dort bogenförmig ausbreite, um zuletzt eventuell wieder das alte Kambium an anderer Stelle zu treffen.

Beide Autoren führen für ihre Fälle Beispiele an. Neuerdings machte Leisering (1899. p. 292) darauf aufmerksam, daß bei manchen Chenopodiaceen die sukzessiven neuen Kambien der Zuwachszonen nicht auseinander entsprungen sein können, da sie gar nie miteinander in Beziehungen treten, wie ja auch die von ihnen gebildeten Holzteile sich nicht berühren, und somit schon deshalb Hérails Ansicht nicht allgemein gelten könne. Mit dem Hinweis auf diese Bemerkung referiert auch Haberlandt über diese Frage.

Anabasis aretioides, bei der ich diesen Punkt verfolgte, liefert ein Beispiel — das übrigens wohl auch bei anderen Chenopodiaceen zu finden sein dürfte — dafür, daß die beiden Modalitäten der Kambiumbildung in ein und derselben Pflanze realisiert sind. Es darf diesem Unterschied in den beiden Modalitäten sonach jedenfalls keine zu große Bedeutung zugeschrieben werden. Daß nämlich in vielen Fällen das neue Kambium sich unabhängig von dem alten im sekundären Rindenparenchym entwickelt, für einen und denselben Bogen auf dem Querschnitt oft an verschiedenen Stellen zugleich erscheinend, beweisen direkte Beobachtungen des Auftretens desselben, und sodann auch die Bildung von Holzzuwachszonen, die mit den alten nicht in Berührung sind (vergl. oben). Ferner auch der schon erwähnte Umstand, daß das erste extrafaszikuläre Kambium sich im Pericykel ebenfalls ganz unabhängig von dem alten (der primären Bündel) entwickelt, was schon deshalb notwendig ist, weil ein interfaszikuläres Kambium,

von dem aus nach Hérails Fällen bei gewissen Chenopodiaceen die Entwicklung des ersten extrafaszikulären (einseitig bogenförmig) ausging, gar nicht gebildet wird, das Interfaszikulargewebe sklerifiziert sich ja. — Daß aber in andern Fällen auch das neue Kambium sich im Anschluß an das alte einseitig bogenförmig entwickelt, wenn es auch schwer ist, das Kambium selbst sicher zu verfolgen (da nämlich dieser Modus mehr in jüngeren Organen auftritt, wo die Scheidung des kleinzelligen sekundären Parenchys vom Kambium nicht leicht ist), zeigt doch das Auftreten und die Form der dem Kambium parallel sich entwickelnden, einseitig entstehenden Holz- (resp. Kambium-) Bogen, die auf einer Seite mit dem alten Holzbogen (resp. Kambium) in Berührung, sich nun allmählich bogig ausdehnen und dann, das Leptom einschließend, wieder mit dem alten Holz (resp. Kambium) vereinigen (vergl. Fig. 7, B).

Eine weitere Frage wäre nun, ob auch frei angelegte Kambien, nicht einseitig vom alten Kambium entspringend, sich mit den alten Zonen durch beidseitiges Sichsenken in Verbindung setzen, was dann effektiv denselben Erfolg hätte wie das einseitige Entspringen und Wachsen nach Héral — es würden Leptominseleinseln eingeschlossen —, dies kann ich für die oberirdischen Organe nicht behaupten, da ich es nicht beobachten konnte, halte es aber doch für wahrscheinlich, da es in den Wurzeln der Fall ist. In diesen kann die Entstehung der Holzbogen ganz unabhängig von den alten geschehen oder einseitig unabhängig, oder die ursprünglich unabhängigen Kambien treten in Beziehung zu den alten: die Holzbogen legen sich, von der Mitte ausgebildet, an die alten an. Die Wurzeln neigen nämlich mehr dazu, auch bei größeren Dicke noch Maschenstruktur des Libriforms zu bilden, während die oberirdischen Organe häufiger zur Bandstruktur übergehen.

Das Resultat der Untersuchung ist die Erkenntnis, daß es sich auch bei ein und derselben Pflanze nicht um die Alternative zwischen der Morotschen oder der Hérailschen Ansicht handelt bezügl. der Genesis und Entwicklung der Kambiumbogen, sondern daß beide nebeneinander vorkommen.

Die neuen Kambien sind von sehr verschiedener Ausdehnung, bald umfassen sie und die aus ihnen gebildeten Holzbogen oder Maschen den halben Kreisumfang oder mehr, oder doch die ganze Länge der Peripherie des exzentrischen Stammteils, bald werden enge Maschen oder kurze Bänder ausgebildet oder Zwischenformen zwischen beiden. Das variiert, ohne daß man Ursachen dafür angeben könnte.

Einzig das läßt sich sagen, daß eine ziemlich enge Maschenstruktur im hypokotylen Teil Regel ist.

Was die Kambien anbetrifft, so erscheinen sie auf dem Querschnitt für längere Bogen oft an verschiedenen Stellen zugleich und verbinden sich erst allmählich. Wie sie sich auf dem Längsschnitt verhalten, insbesondere ob eventuell in verschiedener Höhe ein und desselben Stammes Maschen und Bandstruktur für dieselbe Zuwachszone vorkommen, ist eine Frage, die sich nur an einem

380 Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

geeigneten Objekt untersuchen ließe, m. W. aber auch noch zu lösen wäre.

Nur partielle Auftreten von neuen Kambien führt zur Exzentrizität der Organe. Warum sie nur an gewissen Punkten partiell auftreten, ist vorläufig für *Anabasis* weder kausal noch teleologisch verständlich.

De Bary hat (§ 192) eine Gruppierung der verschiedenen Arten der Genesis anomalen und sekundären Zuwachses der Chenopodiaceen und anderer Familien versucht, wobei er besonders zwei Haupttypen unterscheidet. Unser Fall würde zum ersten Haupttypus gehören. Die Einteilung de Barys ist übrigens, worauf schon Morot hingewiesen hat, dadurch hinfällig, daß die Existenz seines zweiten Haupttypus (extrafaszikulärer Kambiumring, der dauernd tätig bleibt und an seiner Innenseite abwechselnd kollaterale Bündel und Zwischengewebe bildet) bestritten wird (vergl. Leissering 1899). Volkens diesbezügliche Ausführungen über die Chenopodiaceen gelten somit auch nicht mehr.

Betont werden mag noch, daß bei *Anabasis* das erste extrafaszikuläre Kambium, wie schon gesagt, aus dem Pericykel, nicht im Leptom der primären Bündel entspringt, wohl aber alle folgenden sekundären Kambien im sekundären Leptom (Rindenparenchym).

4. Spezielles zur Genesis einzelner Gewebe.

Zur Erklärung der Entstehung des konjugierten Parenchyms und des radialgestreckten Parenchyms überhaupt. Dafür soll wenigstens ein Gesichtspunkt gegeben werden, der sich bei der Untersuchung der Verbreitung der betreffenden Bildung und der übrigen Gewebe ergeben hat. Ich glaube, daß innergewebliche Spannungen, und zwar besonders Zugspannungen, bei der Entstehung des Gewebes von Bedeutung sein dürften. Es ist schon Seite 52 das Vorkommen des Gewebes in bester Ausbildung an Stellen, wo zwischen Gefäßgruppen lokal zwischen dem Libriform zweier Zuwachszenen nur Parenchym gebildet wird (vergl. dazu Fig. 9, Taf. XII, und Fig. 6, Stelle cP_1 und 2). Versuchen wir uns den Gang des Wachstums an diesen Stellen schematisch zurecht zu legen. Die beifolgende Skizze (S. 381) möge den Vorgang erläutern:

Ein Kambium hat einen gewissen Komplex Libriform erzeugt, der bandartig von überall ziemlich gleicher Breite ist. In einem gegebenen Moment beginnt nun lokal die Bildung von Gefäßen, in der schematischen Figur von $a-a$. Diese Bildung ist zentrifugal, das Kambium wird nach außen geschoben. Neben dieser Stelle von $b-b$ stellt das Kambium zwar auch die Libriformbildung ein, produziert aber nicht Gefäße, sondern stets in schwachem Maß weiterhin Parenchym, zentripetal. Es wird also $b-b$ relativ gegen $a-a$ verschoben, und an der Stelle $a-b$ erleidet das Kambium eine Verbiegung. Dasselbe wiederholt sich zwischen den Stellen $b-c$ und $c-c$. Die Gewebeabscheidung ist bei $a-a$ und $c-c$ in der

Richtung eine andere als bei $b-b$. Auf das Gewebe von $a-c$ wird, je mehr die Kambien von $a-a$ und $c-c$ nach außen rücken, $a-b$ und $b-c$ verbogen werden und $b-b$ zurückbleiben, infolge ihres relativen Zurückbleibens ein Zug ausgeübt, oder doch zum mindesten müssen die innern GeWEBESPANNUNGEN veränderte, anormale sein. Man erkennt auch (Fig. 9, Taf. XIII, und besonders Fig. 11, Taf. XIII), das Hinausschieben des leitenden Leptomeils als dort am stärksten, wo der Gefäßzuwachs am größten ist, und ein relatives Zurückbleiben desselben an den Stellen, die den Orten $a-b$ und $b-c$ im Schema entsprechen.

Die radiale Streckung der Zellen wird so verständlich; sind sie nun getüpfelt, so werden sie an den durch Tüpfel verbundenen Stellen zum Teil wenigstens besser zusammenhalten, so daß bei Zugsspannungen solche Röhrchen und damit Interzellularen geschaffen werden. Das erklärt auch das Blindendigen mancher Ausstülpung: bei der fortschreitenden Streckung haben sich die Zellen dort doch noch gelöst.

Ist das Gewebe der betreffenden Stellen aber zartwandig und ungetüpfelt, so entstehen einfach radial verzogene Zellen mit Interzellularen, die größer sind als sonst üblich, wie man solche auch beobachten kann. Das ist insbesondere der Fall an jenen Stellen breiterer Parenchymverbindungen verschiedener Zuwachszonen (zweiter Fall von 1. b. S. 371). Es handelt sich hier um ein Gewebe, das seiner Genesis nach meist vom Kambium nach außen abgegeben ist, um Rindenparenchym also, das aber zufolge seiner topographischen Lage in der Nähe unregelmäßiger Bildung von Zuwachszonen (siehe oben), passiv modifiziert wird. Die Zahl und Lagerung der Zuwachszonen an den betreffenden Stellen würde, wenn man sich ihre Genesis analog dem vorhin gezeichneten Schema schematisieren würde, ähnliche Wachstumsrichtungs- und damit Spannungsdifferenzen ergeben.

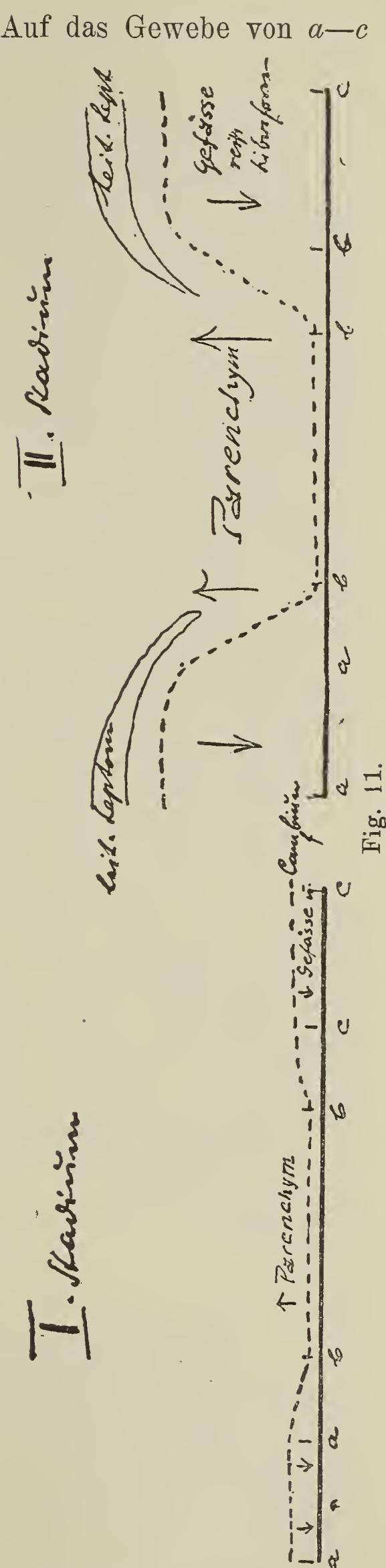


Fig. 11.

Kork und Korkbildung.

(Bez. der primären vergl. S. 360.)

Die Ausbildung des Korkgewebes ist eine einfache. Es werden mehr oder weniger regelmäßig abwechselnde Schichten von Korkzellen gebildet, einerseits mit stark verdickten und verkorkten Tangentialwänden und von mehr oder weniger abgeplatteter Gestalt und anderseits mit schwach verdickten, verkorkten, mehr oder weniger isodiametrischen und oft verbogenen oder zusammengefalteten Wänden und von mehr isodiametrischer Form. Trennungs-Phelloide werden nicht beobachtet. Das Zerreißen der Schichten, das zum Abschülfen der Borke führt, geschieht sowohl in den dünnen Radialwänden der sonst stark verdickten Zellen als auch in den schwach verdickten Korkzellenkomplexen.

Anfangs werden Zonen schwacher Korkzellen in die gewöhnlichen in mehr oder weniger bestimmter Art und Weise eingelagert. Später ist die Ausbildung der beiden Arten von Kork in ihrer gegenseitigen Lagerung ganz unregelmäßig und allmähliche Übergänge sind häufiger.

Schleimkorke, wie sie Jönsson bei einigen Chenopodiaceen nachgewiesen hat, kommen bei dieser Anabasispezies nicht vor; Lenticellen im Kork habe ich nie beobachtet. Risse im Kork, gelegentlich bis nahe an das Phellogen hin, ermöglichen wohl zum Teil den Gaszutritt.

Die Tätigkeit der Phellogene dauert verschieden lang und ist, wenn nicht ein starkes Dickenwachstum deren Erneuerung öfter notwendig macht, nicht leicht bezüglich ihrer Dauer zu verfolgen, da, wenn ein neues Phellogen in der Rinde auftritt, die zwischen diesem und dem alten liegenden Zellen in der Regel verkorken. (Neue Phellogene treten außer den normalen auch bei Verletzungen auf, und zwar dann in den sekundären Parenchymen innerer Zonen. Neue Kambien treten in solchen nie auf.) Wundphellogene können auch durch Teilungen der Rindenparenchymzellen in anderer als tangentialer Richtung entstehen.

Kork und Korkbildung der *Anabasis aretioides* weisen in dem älteren Stadium somit keine Besonderheiten auf. Die Mächtigkeit des Korks ist anfangs relativ groß, später nicht mehr, da sie gewöhnlich nur 1 bis höchstens 2 mm umfaßt.

Anmerkungen.

1. Der Begriff des Zwischengewebes spielt bei der Begründung der anomalen Chenopodiaceen-Stammstrukturen besonders in der älteren Literatur eine Rolle. Genetisch ist das Zwischengewebe nichts einheitliches, es ist ein vorwiegend topographisch begründeter Begriff, der mehr nur der Beschreibung dient. Es kann aus Sklerenchym oder aus unverdicktem parenchymatischem Gewebe bestehen oder auch aus beiderlei. Für die Beschreibung der Anabasisstammstruktur habe ich den Begriff nicht verwendet, weil die Umgrenzung des als „Zwischengewebe“ allenfalls zu bezeichnenden Komplexes hier nicht so leicht und einfach sich ge-

staltet wie bei anderen Chenopodiaceen mit mehr oder weniger deutlicher umschriebenen Bündeln. Einfach würde sich die Sache gestalten beim jungen Dickenwachstum, wenn man einfach alles Sklerenchym, das die Maschen, in denen die nicht sklerenchymatischen Partien sitzen, bildet, als Zwischengewebe ansprechen wollte. Aber mit welchem Rechte dieses (als Libriform) vom Gefäßbündel getrennt werden sollte, während man die parenchymatische sekundäre Rinde zu diesem rechnet, ist nicht ersichtlich. Und wie wollte man in älteren Dickenwachstumsstadien dieses Gewebe umgrenzen? Der Begriff des Zwischengewebes wird in Fällen wie bei *Anabasis*, wo dieses sich nicht als histologisch einheitliches Gewebe ganz natürlich zusammenfassen läßt, und wo die genetische Betrachtung durchgeführt wird, unnötig und am besten nicht verwendet.

Demgemäß verzichte ich auch auf eine Einordnung des mechanischen Systems der *Anabasis aretioïdes* in die Übersicht über die mechanischen Systeme, die Gheorghieff in seiner vergleichend anatomischen, aber nicht genetischen Studie gegeben hat (XXXI. p. 152), da sich die Pflanze ohnedies nicht einem seiner Typen restlos einordnen lassen würde.

2. Gheorghieff hat eine Reihe von Strukturen holziger Chenopodiaceen abgebildet; *Anabasis aretioïdes* zeigt mit keiner eine größere Ähnlichkeit, am ehesten wäre sie etwa *Eurotia ceraoides* zu vergleichen, die Unterschiede besonders des etwas älteren Stammes resp. Asts sind aber doch so bedeutend, daß unser Beispiel eine Bereicherung der bekannten Typen darstellt.

B. Anatomie der Wurzel.

Das eigenartigste an der Anatomie der Wurzel ist die sehr weitgehende Übereinstimmung von deren Bau mit dem der oberirdischen Organe. Diese Übereinstimmung geht soweit, daß es nicht möglich ist, einzelne Schnitte, in denen nicht das Zentrum des Bogens erhalten ist, mit Sicherheit der Wurzel oder dem Stamm zuzuweisen.

Immerhin gibt es einige Punkte, in denen sich der anatomische Bau der Wurzeln von den oberirdischen Organen unterscheidet. Sie sind kurz zusammengestellt folgende:

a. Topographie der Gewebe.

1. Das Zentrum der Wurzel ist nicht von einem Mark eingenommen, sondern von einem zentralen Gefäßstrang, der auf dem Querschnitt als „Gefäßplatte“ erscheint, (Fig. 12. 13).

2. Die von Fron (1897. p. 366) vielfach bei Chenopodiaceen konstatierte spirale Anordnung der Zuwachszenen — im Gegensatz zur konzentrischen im Stamm und in den Ästen — ist mehr oder weniger in den inneren Partien der Wurzeln der Pflanze auch zu konstatieren (über die Variationen vgl. unten).

3. Relativ stärkere Entwicklung von sekundärem Rindenparenchym in der jeweilen äußersten Zuwachszone,

384 Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

direkt unter dem Kork. Dieses ist relativ kleinzelliger und mehrschichtiger als bei den oberirdischen Organen.

4. Längere Beibehaltung der Maschenstruktur des mechanischen Gewebes.

5. Häufigere Ausbildung der ganz ins Libriform eingesenkten Gefäßteile; letztere oft — dies nur in der Wurzel — in Form von in radialer Richtung im Libriform steckenden Keilen ausgebildet (vergl. einzelne Gefäßgruppen der Figuren 12 und 13).

6. Gelegentliche sehr starke Ausbildung von Libriform, die den Charakter des abnormalen annimmt (Fig. 12).

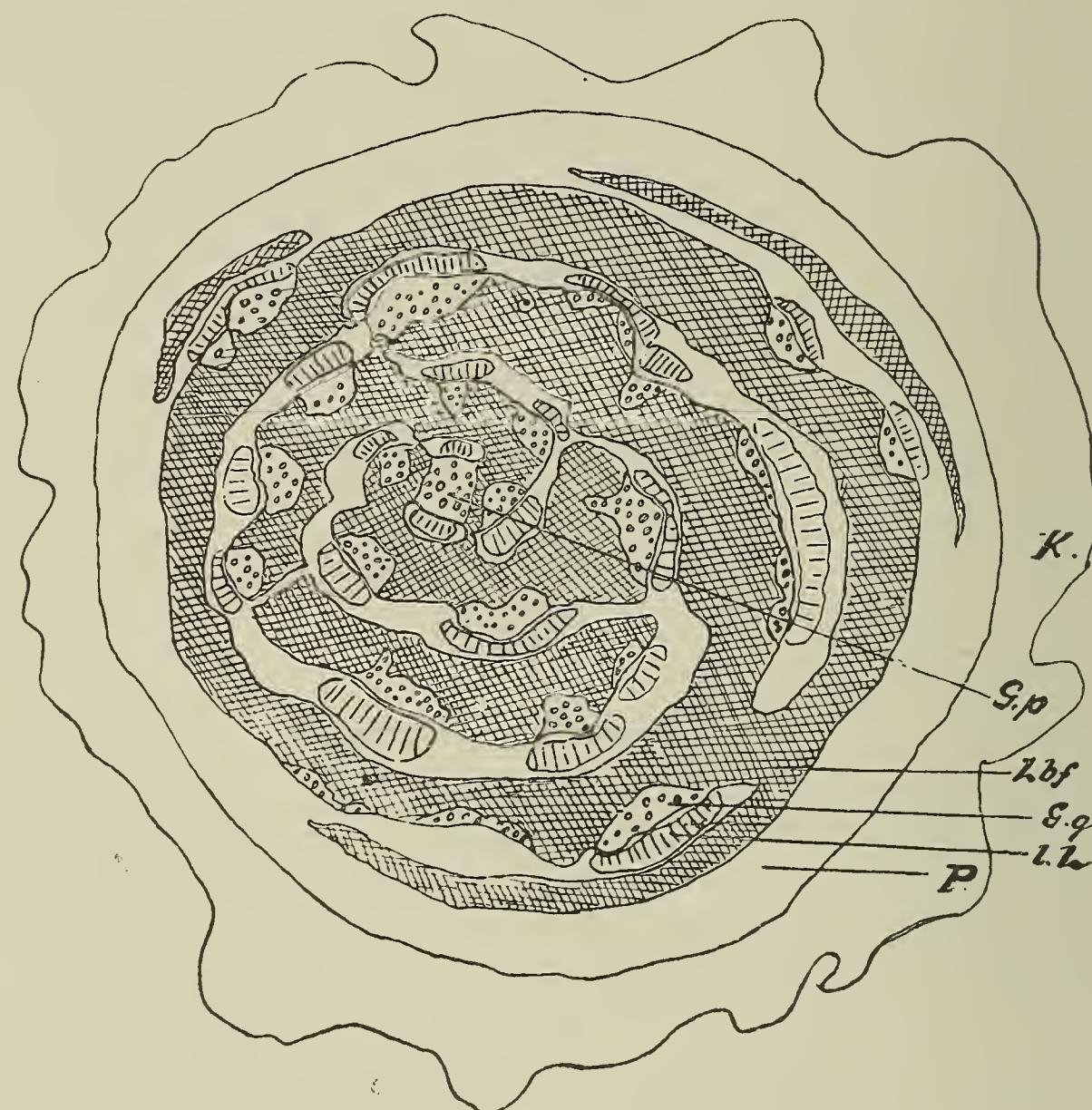


Fig. 12.

Wurzel; Querschnitt.

K Kork; G.p. Gefäßplatte im Zentrum; G.g. Gefäßgruppen der Zuwachszenen.

l.L. leit. Teil des Leptoms; P. Parenchym. Vergr. 45 mal.

b. Histologisches.

Die Verholzung der Gefäße ist offenbar in der Wurzel eine etwas andere als im Stengel, sie sind nicht immer so leicht färbar mit Saffranin und geben oft die Phloroglucin-Holzreaktion nicht typisch. Andern Holzreaktionen und Färbungsmitteln gegenüber dagegen verhalten sie sich typisch. Ferner erscheint das Libriform, ohne daß sich eine schwächere Verdickung oder schwächere Verholzung nachweisen ließ, dem Schneiden gegenüber eher etwas weicher als der Stamm und die Äste.

Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc. 385

c. Betreffend die Genesis der sekundären Zuwachszenen ist den obigen Ausführungen nichts beizufügen. Die primäre Struktur der Wurzel war mir mangels Material nicht zugänglich und ein Studium der ersten Entwicklung nicht möglich. (1 mm dicke Wurzeln zeigen schon ganz sekundäre Struktur.)

Die Genesis des sekundären Korks ist dieselbe wie bei den oberirdischen Organen.

d. **Physiologische Unterschiede.** Relativ langsamere Ausbildung der Verdickung der Libriformkomplexe. Zwischen

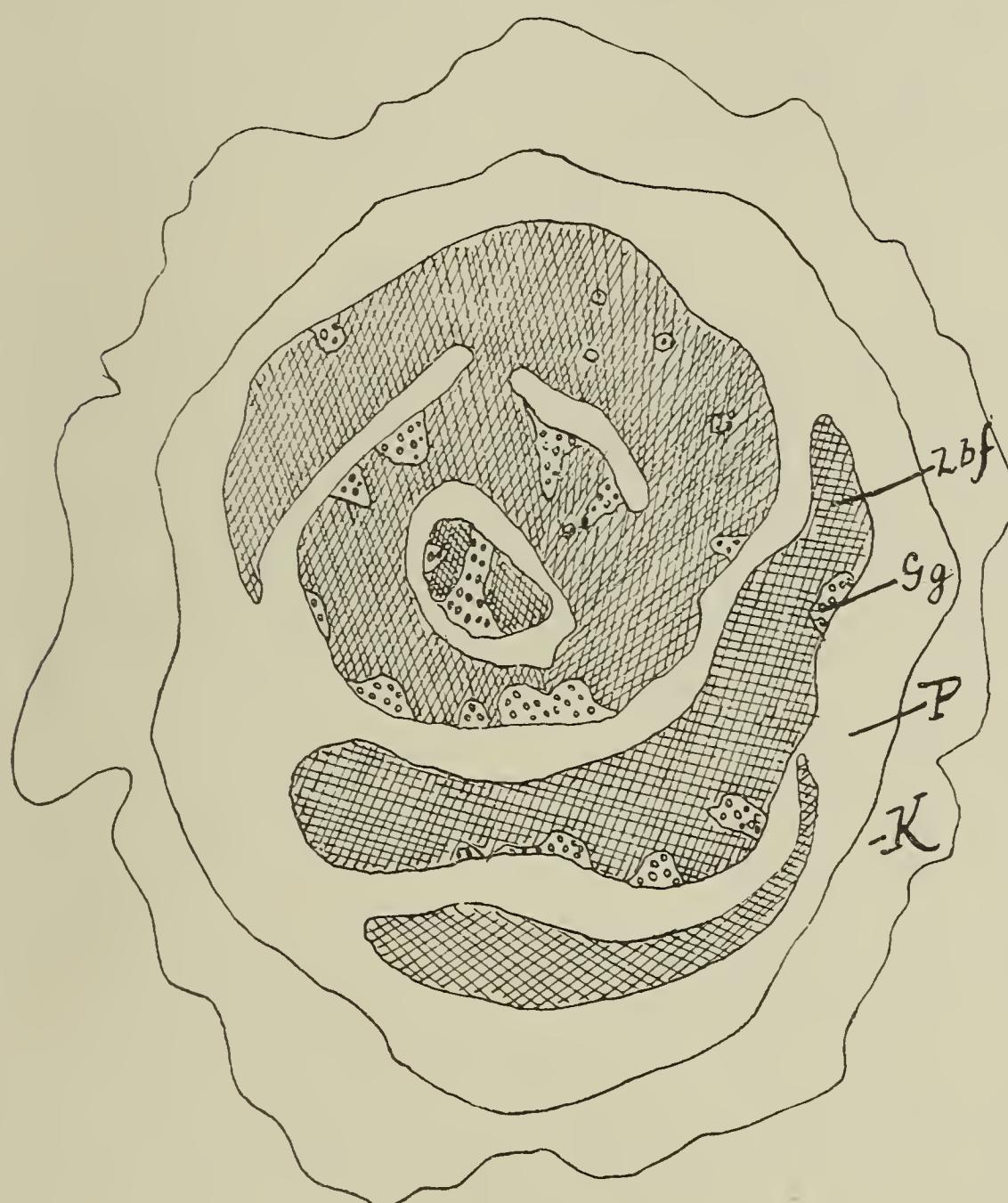


Fig. 13.

Wurzelquerschnitt wie Fig. 12. Abnorm stark sklerifiziert.
Vergr. 45 mal.

erzeugendem Kambium und völlig ausgebildetem Libriform zwei bis drei sich in sukzessiven Stadien der Sklerifikation befindende Zellschichten. Langsamer Transport der Baumaterialien mag in den von den Assimilationsstellen relativ entfernten Geweben das langsamere Sichverdicken bedingen.

Etwas späteres Auftreten der Kernholzbildung in der Wurzel mag erwähnt sein.

Es mögen noch einzelne der unter A genannten Punkte kurz näher besprochen werden: Die Punkte 1 und 2 ermöglichen stets die sichere Bestimmung eines Holzstückes als zur Wurzel gehörig. — Was die Variationen im spiralen Bau anbetrifft (vergl. Punkt 2), so kann gesagt werden, daß etwa folgende Fälle beobachtet werden können:

1. Es sind wie nach Fron (1897, 1898) normal zwei Spiralen, die ineinanderlaufend sich an die zentrale Gefäßplatte ansetzen; oder 2. es ist nur eine Spire einigermaßen erkennbar ausgebildet; oder 3. der spirale Bau ist kaum erkennbar, die Zuwachszenen sind unregelmäßig angeordnet, nur Bruchstücke von Spiralen erkennbar, oder mehr Maschenstruktur des Libriforms ausgebildet. Die Variationen des zentralen Wurzelbaues sind also ziemlich groß. Er ist unregelmäßiger als der zentrale Ast- oder Stammbau, wo stets eine ziemlich symmetrisch ausgebildete Maschenstruktur im Innern vorhanden ist.

Zu Punkt A. 6. Extreme Ausbildung von Libriform habe ich besonders in einer Wurzel einer ganz jungen Pflanze beobachtet und einen diesbezüglichen Querschnitt in Figur 13 dargestellt. Übrigens zeigt auch Figur 12 reichliche Entwicklung von Libriform im Gegensatz zu der Mächtigkeit der Gefäße. Die Figuren sind als Extreme mechanischen Gewebes in Wurzeln von Interesse. Ich fasse sie einfach als durch besondere lokale Verhältnisse bedingte extreme Variationen des anatomischen Baues auf. Die in Fig. 13 dargestellte Wurzel gehörte einer kleinen Pflanze an, die möglicherweise später zugrunde gegangen ist, immerhin zeigen auch ältere, mehrere Zentimeter große Polster oft im Zentrum eine starke Libriformentwicklung, relativ stärker als im späteren Zuwachs, so daß Fig. 12 wenigstens keine anormale Struktur darstellt. (Über die ökologische Bedeutung der Wurzelstruktur vergl. unten).

Hier mag nun auch noch das hauptsächlich — nicht absolut ausschließlich — in den Wurzeln beobachtete Auftreten einer Art von „verholzten Markstrahlen“ erwähnt und besprochen werden.

Es hat Gheorghieff in seinen Angaben über den Bau verschiedener holziger Chenopodiaceen, so auch bei *Haloxylon Ammodendron*, eine Art sklerenchymatischer Markstrahlen besprochen. Ist es nun schon bei den parenchymatischen Geweben fraglich, wie weit dieselben als Markstrahlen bezeichnet werden dürfen (siehe oben S. 374), so ist es das noch mehr bei diesen Gebilden.

Bei *Anabasis aretioides* habe ich etwas ähnliches beobachtet: In radialer Richtung angeordnete, oft sehr radial gestreckte, schwach verdickte Zellschichten, die markstrahlenartig in der Topographie in das Libriform eingelagert sind, oft als direkte Fortsetzung parenchymatischer markstrahlenartiger Leptomkomplexe. In der Breite umfassen sie ein bis zwei Zellschichten; ihre Höhe ist nicht so hoch, wie die der parenchymatischen libriformdurchsetzenden Gewebekomplexe. Die Zellen haben das Aussehen von mehr oder weniger

verdickten und dito verholzten Parenchymzellen. Übergänge zum Libriform von der Art parenchymatischen, aber stark verdickten Libriforms (der „derbwandigen“ Zellen Gheorghieffs) habe ich dabei nicht beobachtet, jedenfalls würden sie durchaus nicht die Regel bilden. Das ganze Auftreten und die Ausbildung der Zellen machen es mir wahrscheinlich, daß es sich einfach um mehr oder weniger verdickte parenchymatische „Markstrahlen“ handelt, wie sie oben beschrieben wurden, die aus lokalen innern Ursachen ganz oder teilweise — auch das läßt sich gelegentlich konstatieren — verdickt und verholzt sind. In letzterem Fall besonders sieht man dann verschiedene Stufen der Verdickung und Verholzung an ein und demselben „Strahl“. Physiologisches gelang mir an diesen selteneren Vorkommnissen nichts zu eruieren. Ihre Lagerung im schwer zu behandelnden Libriform erlaubte bei ihrer schmalen Ausbildung keine nähere Untersuchung.

Anhang zum IV. Kapitel.

Versuch der approximativen Altersbestimmung der Polster.

No.	Polster			Maximaldurchmesser d. Stämmchens am Boden Max..Radius d. Stämmchens am Boden	Maximum der Zuwachszonenzahl	Total	Maximale Astlänge	Bei Zuwachs von mm pro Jahr	Alter in Jahren	und dabei Zuwachszonen pro Jahr rund	Bei Zuwachs v. 3Zonen ist nötig Längenzuwachs v. mm pro Jahr		
	Länge cm	Breite cm	Höhe cm										
1.	19	17	11	mm . mm	27 17	28 24	52	10	{ 2 5 10 2 5 10	50,0 25,0 12,5 50,0 25,0 12,5	1,0 2,0 4,0 0,6 1,5 3,0	6	
2.	14	12	11,5	25	12	20	17	37	c. 10	2 5 10 2 5 10	17,5 7,0 3,5 7,5 1,5 1,0	4	8
3.	6,5	4	4	7	6	14	12	26	3,5	2 5 10 2 5 10	20,5 8,0 4,0 8,0 3,5 5,0	1,0 2,5 5,0 3,5 7,5 4	4
4.	6,5	4	3,5	8	6,5	10	10	20	4	2 5 10 2 5 10	20,0 8,0 4,0 20,0 8,0 4,0	0,6 1,5 3,0 0,6 1,5 10	5,8
5.	8	6,5	3,5	7	4	5	8	13	4	2 5 10 2 5 10	17,5 8,0 4,0 17,5 8,0 4,0	0,5 1,5 3,0 0,5 1,5 10	10
6.	6,5	5	2	4	3	6	4	10	3,5	2 5 10 2 5 10	7,0 3,5 7,0 17,5 8,0 4,0	1,5 3,0 1,5 0,5 2,0 4,0	10
7.	3,5	3	3,5	8	4,5	12	5	17	4	2 5 10	20,0 8,0 4,0	0,8 2,0 4,0	6,4

Die Altersbestimmung der Polster von *Anabasis* könnte exakt nur durch jahrelanges Beobachten verschiedener Pflanzen an Ort und Stelle geschehen. Auf Grund der vorliegenden Untersuchung jüngerer Polster kann jene Bestimmung mit irgend

welcher Sicherheit nicht geschehen, da die Zahl der jährlichen Zuwachszenen ebensowenig festzustellen ist wie der jährliche Längszuwachs der Sprosse; diese wachsen völlig kontinuierlich. Die in der vorstehenden Tabelle enthaltenen Zahlen besitzen aber doch ein gewisses Interesse, insofern sie wahrscheinlich machen, daß das Wachstum der einzelnen Individuen ein sehr verschiedenes ist (vergl. z. B. No. 5 und No. 4 der Tabelle; oder dazu No. 7, ein Polster von sehr kleinen Dimensionen, und doch der Zuwachszonenzahl nach älter als 5 und 6).

V. Kapitel.

Physiologische und ökologische Notizen. Zusammenfassung der Ökologie.

Leider kann ich über die physiologische Rolle der Gewebe, über Stoffwechsel und Wasserbilanz nur folgende spärliche Notizen meist negativer Natur geben.

Die Rolle der verschiedenen Parenchymkomplexe nachzuweisen ist nicht gelungen. Namentlich war es auch in frisch aus Beni Ounif Anfang Februar und Anfang Mai erhaltenen Pflanzen nicht möglich, in irgend einem Teile derselben Speicherung nachzuweisen. Nur im leitenden Leptomteil konnte Eiweiß nachgewiesen werden. Eine endgültige Entscheidung der Frage, was oder ob überhaupt gespeichert wird, ist nur durch kontinuierliche Beobachtung während der ganzen Vegetationszeit möglich. Vielleicht ist durch die kontinuierliche und langsame Art des Wachstums Speicherung ausgeschlossen; auch die geringe Differenzierung des Leptoms (keine Siebröhren!) hängt wohl damit zusammen.

Herr Dr. Stieger ist am agrikultur-chemischen Laboratorium der eidgenössischen technischen Hochschule mit einer eingehenden chemischen Untersuchung der Pflanze beschäftigt. Er teilt mir aus seinen bisherigen Resultaten folgendes mit:

„Die *Anabasis* enthält sehr reichlich Hemizellulose¹⁾, die bei der Hydrolyse Galactose und Arabinose lieferte. Eine Untersuchung des wässerigen Extraktes der oberirdischen Pflanzenteile auf Eiweißabbauprodukte ergab weder Asparagin, Glutamin noch Arginin, dagegen konnte Allantoïn isoliert werden.“

Eine eingehende Darstellung der chemischen Zusammensetzung dieser Pflanze wird sich in der Arbeit des Herrn Stieger finden.

Herr Dr. C. Fehlmann in Zürich hatte die Güte, eine Aschenanalyse der Pflanze (zirka 1—2 cm lange Sproßspitzenstücke von verschiedenen Polstern mittlerer Größe wurden benutzt) auszuführen. Sie ergab folgendes:

¹⁾ Sie ist nach freundlicher Mitteilung von Herrn Prof. Schellenberg, der auf unsere Bitte die Pflanze daraufhin untersuchte, sowohl in der verdickten Epidermis wie im Libriflora enthält; ob sie als Reservestoff oder als mechanische Verstärkung figuriert, konnte nicht entschieden werden.

Rohasche	18,58 %
Kohle, Sand, Ton etc.	4,9
K ₂ O	3,6
Na ₂ O	0,8
CaO	49,7
MgO	2,4
Fe ₂ O ₃	6,1
P ₂ O ₅	3,6
SO ₃	5,2
SiO ₂	1,4
Cl	0,2
Rest-CO ₂	22,1
	100,0 %

Inbezug auf die Wasserbilanz ist festgestellt, daß eine nennenswerte oberirdische Aufnahme von Wasser nicht stattfindet, weder durch die Epidermis noch durch die Haare (vergl. S. 348). Nach den neuen schönen Untersuchungen Fittings scheint hoher osmotischer Druck bei der Wasserversorgung der Wüstenpflanzen eine wichtige Rolle zu spielen; leider gelang es an dem nicht mehr ganz frischen Material nicht, durch Plasmolyse den osmotischen Druck zu bestimmen und ebensowenig war es möglich, eine genügende Menge Saft zur kryoskopischen Untersuchung zu gewinnen. Immerhin spricht der etwas salzige Geschmack des Zellsaftes für hohen osmotischen Druck.

Den wahrscheinlich beträchtlichen Tiefgang der Wurzeln festzustellen, wäre nur durch umfangreiche Grabungen und Sprengungen möglich gewesen, wozu beim Einsammeln des Materials die Gelegenheit fehlte. Da auch die Tiefe der lufttrockenen Schicht des Bodens nicht bekannt ist, sind wir über die Wasserbilanz der *Anabasis* sehr ungenügend orientiert. Immerhin ist nach den vorhandenen Wurzelstücken deutlich zu erkennen, daß eine direkt senkrecht absteigende Pfahlwurzel vorkommt (vergl. die Photographie S. 331), so daß die Pflanze bald von den oberflächlichen Bodenschichten in ihrer Wasserversorgung unabhängig ist. Ob sie allerdings das Grundwasser erreicht, ist unsicher und nicht wahrscheinlich, für junge Pflanzen ausgeschlossen.

Die starke Verholzung von Stamm und Wurzel erhöht die Härte und Festigkeit des Gesamtpolsters, sie steht wohl in Zusammenhang mit dem warm-trockenen Klima (s. Warming, 1909, p. 129). Die reiche Ausbildung weitlumiger Gefäße dient vielleicht nicht nur der Leitung, sondern auch der Speicherung von Wasser.

Ökologische Zusammenfassungen

speziell den Wasserhaushalt betreffend und den Wüstenstandort mit seinen Besonderheiten berücksichtigend.

A. Oberirdische, Wasser nicht aufnehmende Teile.

1. Charakteristisch ist, daß die oberirdischen Organe kein Wasser aufnehmen. Dies im Gegensatz zu anderen Polster-

390 Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

pflanzen, die oberirdische, ins Innere des Polsters gehende Saugwürzelchen entwickeln (siehe Anhang S. 394), im Gegensatz ferner zu anderen Wüstenpflanzen, die, wie besonders Volkens gezeigt hat, oberirdisches Wasser: Tau und hygroskopisch angezogenes Wasser aufnehmen.

2. Vielmehr sind die oberirdischen Teile zwar alle ausdauernd (im Gegensatz zu manchen nicht seltenen annuellen und perennierenden Wüstenpflanzen), aber durchaus nach den Prinzipien möglichster Erleichterung der Wasserleitung (gute Gefäßentwicklung) und der möglichsten Festhaltung des Wassers gebaut (durch Abschluß und Schutz vor Wasser-verlust und Verdunstung nach außen) und zudem ermöglicht

3. der Bau der assimilierenden jungen Sprosse mit ihren Blättern eine erhebliche Speicherung von Wasser.

In dieser Hinsicht kann das Blatt ganz gut als Sukkulентenblatt bezeichnet werden, das freilich zugleich eine den Sukkulanten sonst nicht eigene Härte und starke Verholzung (Bast!) mit der Sukkulenz vereinigt, auch in dieser Hinsicht wie in seinem topographisch-anatomischen Bau ein sehr eigenartiges Blatt. Demselben Zweck der Wasserspeicherung dienen eventuell auch die weitlumigen Gefäße in Wurzel, Stamm und Ästen.

Diese drei Punkte resümieren die Prinzipien des Wasserhaushalts der oberirdischen Teile der Pflanze. — Den eigenartigen sonstigen Lebensbedingungen, insbesondere dem Sandgebläse gegenüber, gelten folgende ökologische Bemerkungen:

1. Der Polsterwuchs der Pflanze und was mit ihm zusammenhängt: imbricate Belaubung, dichtgedrängte Sprosse, Füllmaterial etc. ist für *Anabasis aretioides*, wie schon Brockmann betont, in erster Linie als Schutz und Anpassung gegenüber dem Windsandgebläse aufzufassen und wohl erst in zweiter Linie als ein weiterer xerophytischer Faktor.

2. Inwieweit auch der anatomische Bau der oberirdischen Organe (in Betracht kommen nur die jungen Sprosse) eine Anpassung dem erwähnten Faktor gegenüber bedeutet, darüber vergl. S. 362.

Mit dem Punkt 1 ist zugleich die ökologische Deutung der im III. Kapitel beschriebenen Morphologie der Pflanze gegeben. Die dort noch erwähnten Punkte: 1. Zeitweise Regulation der Temperatur der Pflanze durch zeitweises Feuchthalten derselben; 2. längere Feuchthaltung des Untergrundes der Pflanze direkt unter derselben sind für das Leben der Pflanze kaum von einer erheblichen Bedeutung, jedenfalls nicht Extremen der Lebensverhältnisse gegenüber.

Es deutet so der ganze morphologisch-anatomische Bau einerseits auf das Bestreben, das Wasser zusammenzuhalten und sparsam auszugeben hin, andererseits auf möglichste Festigung und Oberflächenreduktion dem austrocknenden und ein Sandgebläse repräsentierenden Wind gegenüber.

Anhang.

Über phanerogame Polsterpflanzen.

Im Folgenden sollen verschiedene allgemeinere Punkte betr. die Morphologie und Ökologie der Polsterpflanzen zusammenfassend dargestellt werden, wie sie sich mir durch das Studium der betreffenden Literatur und Beobachtungen an Herbar- und alpinem lebenden Material ergeben haben. Diese Ausführungen sollen nur eine zusammenfassende Vorarbeit für den sich weiterhin mit der betreffenden Lebensform beschäftigenden Biologen sein, und eine nähere Kennzeichnung dieser interessanten Lebensform versuchen.

Die Hauptpunkte, auf die im folgenden Wert gelegt wird, sind: Umgrenzung der als Polsterpflanzen im engeren und weiteren Sinne zu bezeichnenden Pflanzen, Definition des Begriffs der Polsterpflanzen und Übersicht und Einteilung der verschiedenen Qualitäten von Polstern, endlich die Hauptpunkte der Morphologie, Hauptmöglichkeiten der ökologischen Deutungen und deren Verschiedenheit an verschiedenen Standorten.

Prof. Schröter und der Verfasser werden demnächst ein Verzeichnis der siphonogamen Polsterpflanzen publizieren, welches auch über den großen Umfang dieser Konvergenzerscheinung Aufschluß geben wird.

1. Kapitel.

Hauptmerkmale der Polsterpflanzen in morphologischer Hinsicht.

Charakterisierung der Mannigfaltigkeit derselben und Versuch einer Klassifikation und Begriffsbestimmung.

Dies sind die Aufgaben dieses ersten allgemeinen Abschnitts. Sie sind insofern eingeschränkt, als es sich nicht um eine ökologische Klassifikation handelt, sondern nur um eine vorwiegend beschreibend-morphologische, um die zukünftige Beschreibung der Polsterpflanzen zu erleichtern und eine rasche Charakterisierung des Polstertypus zu ermöglichen. Diese Einteilung berücksichtigt also nur einzelne, nicht alle wesentlicheren Merkmale der Polsterpflanzen.

Es haben bisher erst Reiche (1893) und Schröter (1908) versucht, eine gewisse Gliederung in die Mannigfaltigkeit der Polsterpflanzen zu bringen. Ersterer insbesondere hat darauf hingewiesen, daß es notwendig ist, begrifflich die Grenzen der Deckenpflanzen (gleich etwa den Flachpolsterpflanzen) festzusetzen gegenüber Grasrasen und den „Horsten“ bei manchen Cyperaceen und Juncaceen. Es ist in der Tat zwar leicht, die typischen und auffallenden Kugelpolsterpflanzen zu charakterisieren und zu um-

schreiben, man kann aber, sobald man versucht ein Verzeichnis von Polsterpflanzen anzulegen, bemerken, daß es eine Reihe von Formen gibt, wo man unschlüssig ist, ob sie zu den Polsterpflanzen zu rechnen seien oder nicht: dieser Begriff muß also feste, bestimmte Merkmale erhalten, damit er sich von anderen Wuchsformbegriffen möglichst scharf unterscheidet. Die Festsetzung dieser Merkmale ist mehr oder weniger willkürlich, doch soll sie im folgenden einigermaßen zu begründen gesucht werden.

Die von uns zur Charakterisierung verwerteten Eigenschaften der Polsterpflanzen sind folgende:

1. Gesamtform,
2. Verzweigung,
3. Bewurzelung,
4. Härte, Festigkeit und Geschlossenheit,
5. Füllmaterial.

Dazu noch die akzessorischen Merkmale S. 404.

1. Gesamtform.

Die Gestalt der Polsterpflanzen ist eine rundliche bis flache und dabei zugleich mehr oder weniger geschlossene, kompakte und kommt zustande dadurch, daß die zusammengedrängten und kurzgliedrigen Zweige alle an der Oberfläche des Polsters in einer mehr oder weniger kugelig, relativ regelmäßig gewölbten Fläche endigen. So entsteht eine Form, die in ihren typischen Vertretern ohne weiteres von jeder andern Lebensform zu unterscheiden ist, und die sich deshalb auch ihre selbständige Stellung in den Systemen der Lebensformen errungen hat (vergl. Raunkiaers und Warmings Systeme). Wie weit darf dabei die Form variieren, wenn die Pflanze eine Polsterpflanze bleiben soll? Erforderlich scheint mir, daß eine gewisse Geschlossenheit der in einer Fläche endigenden Zweige vorhanden sei, so daß gleichsam eine Decke mit lebenden Blättern über dem kompakten Innern aus lebenden Zweigen und toten Resten entsteht; dagegen kommt es auf die Rundung des ganzen nicht so sehr an: Es gibt somit kugelige wie flache und auch unregelmäßig geformte Polster. Ein Flachpolster aber unterscheidet sich von einem flachen Horst, wie er von Gräsern u. dergl. gebildet wird, durch die Form nicht mehr stark, somit müssen hier andere Merkmale beigezogen werden zur Charakterisierung. Es ist das Fehlen einer geschlossenen Decke oder einer darunterliegenden kompakten Masse aus verwitterten Teile der Pflanze oder von beidem, was diese Gebilde von den Polstern trennt.

Bei der Besprechung der Form mag erwähnt sein die Größe der Polster. Diese variiert stark beim Einzelindividuum mit dem Alter, für die Art dagegen ist eine gewisse Maximalgröße charakteristisch; so wird von den alpinen Polstern eine *Androsace helvetica* oder *glacialis* nie so groß wie ein Silenopolster, und diese ihrerseits erreichen nie die Größe gewisser andiner und antarktischer Azorellaarten: *Azorella compacta* (Reiche 1903) bis 1 m hoch und

2 m Durchmesser; *Azorella madreporicia* bis 2 m hohe Polster (Goebel); *A. glebaria* Gray (*Bolax glebaria* Comm.) 1,45 m breit bis 1 m hoch (Schenk¹⁾), welche wohl zu den größten Polsterpflanzen gehören (auch Schimper erwähnt bis zu 2 m hoch werdende Raoulia- und Azorellaarten). Der Zusammenhang von Alter und Größe der Polster ist genauer meist nicht bestimmt, wohl auch nicht immer bestimmbar (vergl. vorn bez. *Anabasis aretioïdes*), doch werden manche große Polster auf ein Alter von über 100 Jahren wohl mit Recht taxiert.

2. Verzweigung.

Ein Hauptcharakteristikum ist für die Polsterpflanzen die Art der Verzweigung: sie ist dicht, oft sehr dicht, gerade bei den charakteristischen Kugelpolstern. Die häufige Verzweigung ist jedenfalls oft dem Einfluß des Windes zu verdanken, der Vegetationsspitzen abtötet und so Seitenknospen zum Austreiben bringt. Doch ist dies nur ein Faktor, welcher nicht genügt zur Erklärung der Erscheinung, die noch sehr wenig studiert ist (vergl. S. 407 ff.). Reiche machte auch darauf aufmerksam, daß manche Polsterpflanzen endständige Blüten besitzen, so daß das Längenwachstum vieler Zweige beschränkt ist und Seitenzweige schon dadurch zum Austreiben veranlaßt werden. Aber zur Häufigkeit kommt auch die Kürze der Sprosse als Charakteristikum hinzu: so erst entsteht die Dichtigkeit. Was die Wachstumshemmung, die die Ursache der Kürze des Längenzuwachses ist, betrifft, so ist unten gezeigt (S. 87 ff.), daß sie jedenfalls von sehr verschiedenen Faktoren bei den einzelnen Pflanzen bedingt ist.

Die Art der Verzweigung ist für die Polsterpflanzen eines jener Hauptmerkmale, die für eine Einteilung derselben, eine morphologische Klassifikation, gebraucht werden können. Denn die Anordnung der Zweige wie ihre Ausbildung ist für die Form, die Zustandekommt, sowohl von Bedeutung, wie besonders für die Festigkeit und Geschlossenheit des Polsterganzen. Indessen können doch die letzteren Eigenschaften bei einem lockeren gebauten Polster durch reichliches Vorhandensein von Füllmaterial einigermaßen ersetzt sein, denn wesentlich am Polster ist doch auch sein geschlossen-polsterförmiger Bau, seine kompakte Gestalt, einerlei, ob nun diese Eigenschaften mehr durch dichte Zweige oder mehr durch ein günstiges Füllmaterial bedingt seien.

Vor allem kommt es darauf an, ob die einzelnen Äste des meist sehr stark reduzierten Stämmchens, das rasch in die Wurzel übergeht, von diesem streng radialstrahlig wie die Radien einer Halbkugel abgehen, oder ob sie mehr oder weniger in beliebiger Weise verlaufen, etwa wie in jedem kleinen knorrigen Strauch, oder endlich zuerst horizontal über den Boden und dann sich auf-

¹⁾ Domin, K., l. c. p. 69 spricht bei Azorellaarten von „im Durchmesser über 6 m (!)“ großen Polstern. Dies wäre die maximale Größe, höhere Angaben oder ähnlich hohe habe ich nie gefunden. Liegt am Ende ein Druckfehler vor?

richtend etc. Radialkugelpolster, radialgebaute Flachpolster kommen im ersten Fall zustande, in letzterem dagegen, wo vielfach auch die Verzweigung nicht so dicht ist oder das Füllmaterial teilweise fehlt, kommen schopf- oder horstartige Gebilde zustande, resp. rasenähnliche Flächen; Polster, die den Beginn von Übergängen zu anderen niedrig wachsenden, ausdauernden Pflanzen zeigen: zu Zergsträuchern, Spalieren, Horsten und Rasen. Von diesen allen lassen sich die Polsterpflanzen nur unter Zuhilfenahme noch anderer Merkmale als des Wuchses allein einigermaßen unterscheiden.

3. Bewurzelung.

Auch das ist ein wichtiger Punkt für die Morphologie der Polsterpflanzen, leider aber noch wenig bekannt.

Für unsren Zweck handelt es sich hauptsächlich um die oberflächliche Bewurzelung, darum, ob die oberflächlichen, dem Boden anliegenden Äste des Polsters ihrerseits im Boden auch wurzeln, oder ob nur eine gemeinsame alleinige Hauptwurzel oder ein von einem Punkt aus ausgehendes Wurzelbündel vorhanden sei. Diese Frage ist für die Einheit des Polsters von Bedeutung, da im ersten Fall die Möglichkeit vorhanden ist, daß die Hauptwurzel verloren geht und das Polster in eine Anzahl mehr oder weniger selbständige Teile, Tochterindividuen zerfällt. Da nun aber die Eigentümlichkeit der Polsterpflanzen darauf beruht, daß der Wuchs einer Pflanze ein Polster bilde, nicht bloß eine Anhäufung von zahlreichen niedrigen Individuen, so stellt ein mit seinen Ästen wurzelndes Polster ein Polster niedrigerer Ordnung dar, das sich weiter vom Typus entfernt als ein anderes, dessen Äste nicht wurzeln.

Mit der Bewurzelung hängt also die Geschlossenheit des Individuums zusammen, und da diese für eigentliche Polster notwendig ist, also auch die Qualität des Polsters (beurteilt vom morphologischen Idealtypus, dem Radialkugelpolster [resp. Radialpolster] aus). Mit der Geschlossenheit parallel geht aber auch vielfach die Wirksamkeit der dem Polsterwuchs eigenen ökologischen Vorteile (siehe unten). Freilich nicht in allen Fällen muß mit der Bewurzelung der Seitenäste auch eine Lockerung des Polsters Hand in Hand gehen, sehr oft ist das aber der Fall. Als Beispiele können namentlich solche Pflanzen gelten, welche an den einen Standorten als Polster-, an anderen aber als lose und locker gebaute Schutt-pflanzen auftreten („fakultative Polster“).

Die ökologische Bedeutung der Art der Bewurzelung ist natürlich auch sehr groß, doch liegt dies darzustellen nicht im Plan dieser Arbeit, bemerkt sei nur, daß eine mit den übrigen Eigenschaften der Polster zusammenhängende Art der Bewurzelung bei vielen Polsterpflanzen charakteristisch ist: die der Ausbildung kleiner Saugwurzeln, die aus den Ästen entspringend ins Innere des Polsters eindringen und das Füllmaterial durchsetzen. Diese Würzelchen sind wiederholt konstatiert worden bei *Azorella Selago* (von Ternetz), bei *Androsace helvetica* und *Saxifraga caesia* (von Ottli), bei *Raoulia* (von Cockayne), auch bei *Eritrichium nanum*,

Androsace glacialis usw., und wären wohl noch verschiedentlich zu finden. Diese Würzelchen sind bei der morphologischen Klassifikation nicht berücksichtigt, ob sie fehlen oder vorhanden sind, ist nur allenfalls von ökologischer Bedeutung, dagegen für die Gestaltung des Habitus der Pflanze spielen sie keine Rolle.

4. Eine gewisse Härte, Festigkeit und Geschlossenheit

gehört mit zu den charakteristischen Merkmalen einer Polsterpflanze, so variabel auch diese Eigenschaften sein können. Das Maximum an Härte dürften gewisse andine Azorellapolster erreichen (z. B. *A. madreporea*), von denen Reiche (1893, p. 310) berichtet, daß eine aus unmittelbarer Nähe abgeschossene Revolverkugel wirkungslos abprallt an ihnen, oder *Oxalis compacta*- und *bryoides*-Polster, die mit Hammerschlägen zertrümmert werden müssen. — Manche Polster sind sehr fest gebaut, aber nicht gerade hart, dann nämlich, wenn zwar der Wuchs kompakt ist, aber das Füllmaterial und die Pflanze selbst weich sind. (Hierher die alpinen Polster mit Ausnahme etwa der *Saxifraga caesia*, die recht hart sein kann.)

Folgende Faktoren bedingen Härte und Festigkeit der Polster (meist sind nicht alle an ein und demselben Polster beteiligt).

1. Die sehr reiche Verzweigung, die Überproduktion an Zweigen, die einen sehr dichten kompakten Wuchs zustande kommen läßt (z. B. bei *Anabasis aretioides*).

2. Das gegenseitige Ineinandergreifen der Blattsäulchen besonders bei den imbrikatlaubigen Polstern (vergl. S. 339 über *Anabasis aretioides*, die ein vorzügliches Beispiel darstellt).

3. Die Härte der Pflanze selbst, harte Epidermen, sklerenchymreiche Blätter und Sprosse usw. — Auch ohne diesen Faktor kann doch eine große Härte zustandekommen, wenn die weichen und unverholzten Blätter und Zweige durch

4. Harz verbunden sind, wie dies bei einigen Polsterpflanzen der Fall ist, so z. B. bei *Azorella madreporea* (nach Goebel) und bei *Azorella compacta* (Reiche).

5. spielt eine erhebliche Rolle oft noch das Füllmaterial.

5. Das Füllmaterial.

Seiner Art nach kann das Füllmaterial organischer oder anorganischer Art sein, von der Pflanze selbst abstammen oder auf irgend eine Weise in sie hineingekommen sein. Der Herkunft nach könnte man also unterscheiden: 1) organische Reste der Pflanze selbst: alte Blätter und alte Zweige mehr oder weniger vermodert, Humus liefernd, und 2) anorganische Materialien, die von außen gekommen sind und zwar a) durch den Wind ins Polster geblasene, oder b) durch Schuttfälle, Erdrutschungen, Schmelz- und Regenwasserströme u. dergl. ins Polster gelangte; erstere sind feinkörniger, sandiger Art, letztere oft grobkörnig, größere Steine enthaltend. Beispiele sind leicht zu geben,

sie zeigen, daß die verschiedenen Arten der Füllmaterialien kombiniert sein können in einem Polster, oder daß bald die eine, bald die andere vorwiegt.

Anabasis aretioides: Sand (von außen, durch Wind) in großer Menge, alte Blätter und Stengelteile, die nicht mehr leben, sondern nur noch als Füllmaterial dienen. Keine Humusbildung.

Silene acaulis: Dichter Humus mit allen Verwitterungsstadien von Blättern und deren Resten (Stacheln von Hauptnerven des Blattes gebildet), aber (an günstigen Standorten) keinerlei von außen hineingetragenes Material.

Androsace helvetica: Verwitterte Blätter- und Humusbildung; dazu feiner Flugsand von den Kalkfelsen durch den Wind zusammengeblasen; ferner Steine und größere Erdpartikel, 1—2 cm groß, von Schuttfällen herrührend, dicht umwachsen.

Eritrichium nanum, *Androsace glacialis* neben humösem Material auch Erde, Steinchen von allen Größen, die durch Schmelz- und Regenwasser oder auch durch Erdrutschungen in das Innere der nicht Felsspalten wie *Androsace helvetica* bewohnenden, sondern Schuttbänder, Felsstufen usw. besiedelnden Pflanze. (Bei diesen das unorganische Füllmaterial oft ziemlich erheblich überwiegend über Blatt- und Stengelreste.)

So herrscht eine große Variabilität in Art, Herkunft und Menge des Füllmaterials bei den verschiedenen Polsterpflanzen, was deren Individualität charakterisieren und, von deren Standorten abhängend, diese mehr oder weniger erraten läßt (vergl. auch die Tabelle S. 401).

Das Füllmaterial in seiner Gesamtheit verbunden mit den lebenden Teilen des Polsters bildet dem Wasser gegenüber eine Art Schwamm, wobei in dieser Schwammwirkung das organische und das anorganische Material ganz verschieden beteiligt sein kann, ohne daß sich von vornherein sagen ließe, welches wertvoller sei für die Pflanze (vergl. oben S. 342).

Erwähnt werden mag, daß bei den Polstern arktischer und antarktischer Gegenden oder in Gebirgen auch das festgesaugte und gefrorene Wasser zeitweise als Füllmaterial besonders für die Festigung in Betracht kommt, was winterlichen Schneestürmen gegenüber für exponierte Felspflanzen wohl von Bedeutung ist.

Die An- oder Abwesenheit von Füllmaterial kann auch entscheiden darüber, ob ein bestimmtes Individuum einer sonst stets als Polster vorkommenden Art einmal nicht als solches auftritt. Bei lockerer gebauten Polstern entscheidet ja, wie gesagt, nur noch das Vorhandensein von Füllmaterial darüber, ob die für ein Polster nötige Kompaktheit zustande kommen kann oder nicht. Ich habe besonders Saxifragapolster in den Alpen beobachtet, die ausnahmsweise an wind- und erdrutschgesicherten Orten wachsend, ihr Füllmaterial nicht bekommen konnten. Sie stellten dann einfach einen lockeren Schopf dar. Ökologisch betrachtet haben sie die Kompaktheit an diesen geschützten Orten auch nicht nötig. Ähnliche Verhältnisse sind unten noch zu erwähnen.

Erwähnt sei auch noch die Beteiligung der Bodenfauna an der Modifizierung des Füllmaterials, wie dies besonders von Öttli (II. Kap. § 1. A. 2) hervorgehoben wurde. Nähere Studien liegen noch nicht vor.

Es fragt sich nunmehr, welche polsterartigen Gebilde wir zu den Polsterpflanzen rechnen wollen, resp. welche von den jetzt besprochenen Merkmalen als notwendig gelten sollen für die Aufnahme einer Pflanze unter die Polsterpflanzen. Damit ist nun freilich eine doppelte Möglichkeit gegeben: diese Merkmale können rein morphologisch gewählt werden, oder sie können zugleich mit Rücksicht auf die Ökologie bestimmt werden. Ich möchte den folgenden Weg einschlagen, der durch die gegenwärtigen Kenntnisse und die Zwecke der Einteilung sich empfehlen dürfte: Ökologische Gesichtspunkte werden mit berücksichtigt bei einer im übrigen morphologischen Betrachtungsweise. (Solche doppelte Betrachtungsweise begründet ja auch die übrigen Lebensformen der Pflanzen vielfach.)

Hierzu kommt nun noch eine Überlegung: Die schönsten Polster, die den Typus dieser Lebensform darstellen, sind ohne Zweifel die Radial-Kugelpolster. Von diesen aus gibt es nun aber eine ganz allmäßliche Abstufung zu andern Formen, die auch noch als Polsterpflanzen bezeichnet werden können. Somit darf zum Beispiel das Merkmal der Radialstrahligkeit der Äste, das den Kugelwuchs jener ausgezeichneten Polster bedingt, nicht als ausschlaggebend aufgenommen werden, da sonst eine zu enge Definition entstünde. Dieses Merkmal begründet also nur eine spezielle Abteilung der Polster. Ähnlich ist es auch mit andern: Wir sehen die Hauptmerkmale, die oben eingehender besprochen wurden, nochmals durch und merken die für alle Polsterpflanzen notwendigen Punkte an, um dann eine Definition zu versuchen.

1. Form und Gestalt: Kugelig resp. halbkugelig oder flach bis deckenförmig. Im Wuchs ist also ziemliche Variation gestattet.

2. Verzweigung: Größere Variation ist gestattet, doch muß, wenn nicht die Zweige an sich sehr dicht und kompakt gestellt sind, Füllmaterial vorhanden sein.

3. Bewurzelung: Solange die Einheit des Individuums gewahrt bleibt, ist beliebige Bewurzelung möglich.

4. Härte, Festigkeit und Geschlossenheit: Die beiden letzten Punkte sind unbedingt als Merkmale zu fordern, sie können aber zustande kommen durch verschiedene Mittel (dichte Zweigbildung oder Füllmaterial oder beides).

5. Füllmaterial: ist nicht absolut notwendig, wenn Kompaktheit sonst zustande kommt.

Auf jeden Fall ist ausgeschlossen bei einem Polster im engern Sinn, wie wir den Begriff umgrenzen wollen, Eindringen von Licht ganz ins Innere und leichtes Durchstreifen des Windes, der ein Umspülen der einzelnen Blätter und Stengel mit frischer Luft bewirken würde, was wiederum das Auftreten von assimiliierenden Organen im Innern der Polster ermöglichen würde. Im eigentlichen Polster ist das ausgeschlossen, und es

kommt durch die Kompaktheit des Wuchses oder durch Füllmaterial eine gewisse Geschlossenheit der Pflanze zustande, die das Wesentliche an ihr ist, weil sie deren Ökologie hauptsächlich bestimmt. Und diese Ökologie ist von der eines Strauchs, mag er noch so schön gerundet sein, vollkommen verschieden (gegenüber Licht, Wind, Wasser usw.). Eine Reihe von Pflanzen also, die nur durch kugeligen Wuchs ausgezeichnet, im übrigen aber locker bestellt und nicht mit Füllmaterial versehen sind, rechnen wir nicht zu den Polsterpflanzen im engeren Sinn, sondern trennen sie als Luftkugelpolster oder Kugelsträucher von jenen ab. Beispiele und Übergänge zu den gewöhnlichen Sträuchern und Zergsträuchern sind nicht selten; es seien nur zur Illustrierung einige genannt: Astragalusarten (z. B. *A. Poterium* Vahl), Acantholimonpolster (z. B. *abataricum* Bge), *Teucrium subspinosa*; Euphorbia „polster“: (das sind polsterähnliche Gebilde von Stammsukkulanten-Sträuchern gebildet) *E. hystrix*, *esculenta*, *multiceps* (Südafrika nach Marloth), *Bupleurum spinosum* usw. Übergänge zu den eigentlichen Polstern, besonders zu den Schopfpolstern sind nicht selten, indem nämlich der Wuchs allmählig so dicht wird, daß zuerst kein Licht mehr eindringt und innere Blätter zugrunde gehen, dann auch dem Wind der Zutritt erschwert wird:

Durch starke Windwirkung können Kleinsträucher vollkommen polsterartige Kronen erhalten (siehe Abbildung von *Empetrum rubrum* bei Birger (06). p. 288). „Auf windgepeitschten Fjelden auf Inseln und Kaps der Außenküste Westgrönlands nehmen sehr viele Arten Polsterwuchs an und es fällt dann oft schwer, eine Grenze zwischen Spalier- und Polsterwuchs zu ziehen, so z. B. bei *Loiseleuria procumbens*, *Potentilla Vahliana*, *Cerastium alpinum*, *Dryas integrifolia*, *Empetrum nigrum*, *Cassiope tetragona*, ja selbst bei *Rhododendron lapponicum*“ (Prof. Rikli, schriftl. Mitteilung).

Wir haben damit freilich für die Begrenzung der Polsterpflanzen im engeren Sinn, auch ökologische Gesichtspunkte beigezogen, aber es ist dies unbedingt notwendig, wenn wir eine Lebensform und nicht bloß einfach eine morphologische Form, die durch alle möglichen Zufälligkeiten entsteht, charakterisieren wollen. Müssten wir doch runde Formen, die durch Tierfraß entstehen, ebenso ausschließen, obschon auch ihnen Polsterform eigen ist! Durch diese Begrenzung erlangen wir aber eine bestimmte Gruppe von Polsterpflanzen in einem engeren Sinn, die einen ökologischen Wert hat, der wenigstens teilweise bei allen derselbe sein kann: Wir fassen die Lebensform schlechthin als xerophytisch angepaßt auf.¹⁾ Im einzelnen dürften sich ja einer genaueren Untersuchung Differenzen in der Ökologie ergeben, wie das im 3. Kapitel an verschiedenen Stellen angedeutet ist, im großen und ganzen aber ist Einheitlichkeit vorhanden. Diese gibt auch wenigstens die Möglichkeit, daß die angenommene ökologische Konvergenz, neben der physiologischen vorhanden sei (vergl. darüber unten S. 410 f.).

¹⁾ Über die Berechtigung dieses Vorgehens vergl. Einleitung zu Kap. 3 des Anhangs.

Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc. 399

Bevor wir nunmehr auf Grund unserer Merkmale und deren Variation eine Einteilung der Polsterpflanzen im engeren und weiteren Sinn versuchen, wollen wir eine Definition der ersteren geben und können dies etwa so tun:

Polsterpflanzen im engeren Sinne sind perennierende, krautige oder verholzende, meist immergrüne Chamaephyten von kugeligem, halbkugeligem oder flach-deckenförmigem, kompaktem Wuchs.

Die Zweige sind zahlreich, kurzgliedrig, bis weit herab dicht von kleinen, mehr oder weniger unbeweglichen, sitzenden, in mannigfaltiger Weise verwitternden Blättern bedeckt; sie endigen in einer Fläche und sind entweder dicht aneinandergepreßt oder bei lockerer Stellung durch Füllmaterial verbunden. So entsteht eine gewisse Festigkeit, Kompaktheit und Geschlossenheit des ganzen Individuums, das aus einer lebenden Decke über einer selbstgebildeten, verwitternden Füllmasse mit Schwammwirkung besteht; gegenüber den Faktoren der Außenwelt zeigen die Polsterpflanzen eine einheitliche Ökologie.

In Warmings (09) System der Lebensformen gehören die Polsterpflanzen zu den pollakanthen autonomen Landpflanzen mit gestreckten langlebigen Sprossen. — Raunkiaer stellt sie als Untergruppe zu seinen „Chamaephyten“, Pflanzen mit erdnahen Knospen (allerdings oft mehr als 30 cm hoch). — Phylogenetisch stellen sie meist abgeleitete Formen dar, wohl durch mannigfache Reduktion und Hemmung entstanden.

In unserer Definition ist noch ein Punkt enthalten, der nachträglicher Erläuterung bedarf. Es ist von dem Individuum die Rede. Die hier in Betracht kommenden Polster sind also aus einem Individuum gebildet. Nun gibt es freilich auch vegetative Bildungen in der Natur, wo eine Art „Polster“ aus zahlreichen Individuen gebildet wird, aber es handelt sich dann offenbar nicht mehr um eine Lebensform oder um eine charakteristische Wuchsform einer Pflanze, sondern um eine Form der Vergesellschaftung, also um etwas wesentlich anderes, wenn auch die ökologischen Resultate dieser Vergesellschaftung denen der Polsterpflanzen recht ähnlich sein können. Ich möchte für diese Polsterbildung den Namen Gesellschaftspolster vorschlagen, ohne sie weiterhin in die Betrachtung hineinziehen zu wollen, nur einige Beispiele seien genannt. Vergl. bez. heterogener Formen: Rikli, 1909, p. 165 ff. mit speziellen Angaben. Als homogene Beispiele seien genannt neben Moosen und Gramineen, die besonders dazu neigen: rosettenbildende Pflanzen, die zahlreiche Tochterrosetten neben sich erzeugen: *Saxifraga Aizoon*, Androsacearten gelegentlich, *Sempervivum arachnoideum* (Phot. bei Schröter, p. 597!), sowie überhaupt Rasenbildner zum größeren Teil. Eine Ökologie der Polsterpflanzen müßte sie näher berücksichtigen. Es dürften unterschieden werden homogene und heterogene solche Polster, je nachdem sie aus einer oder mehreren Spezies zusammen gesetzt sind.

400 Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

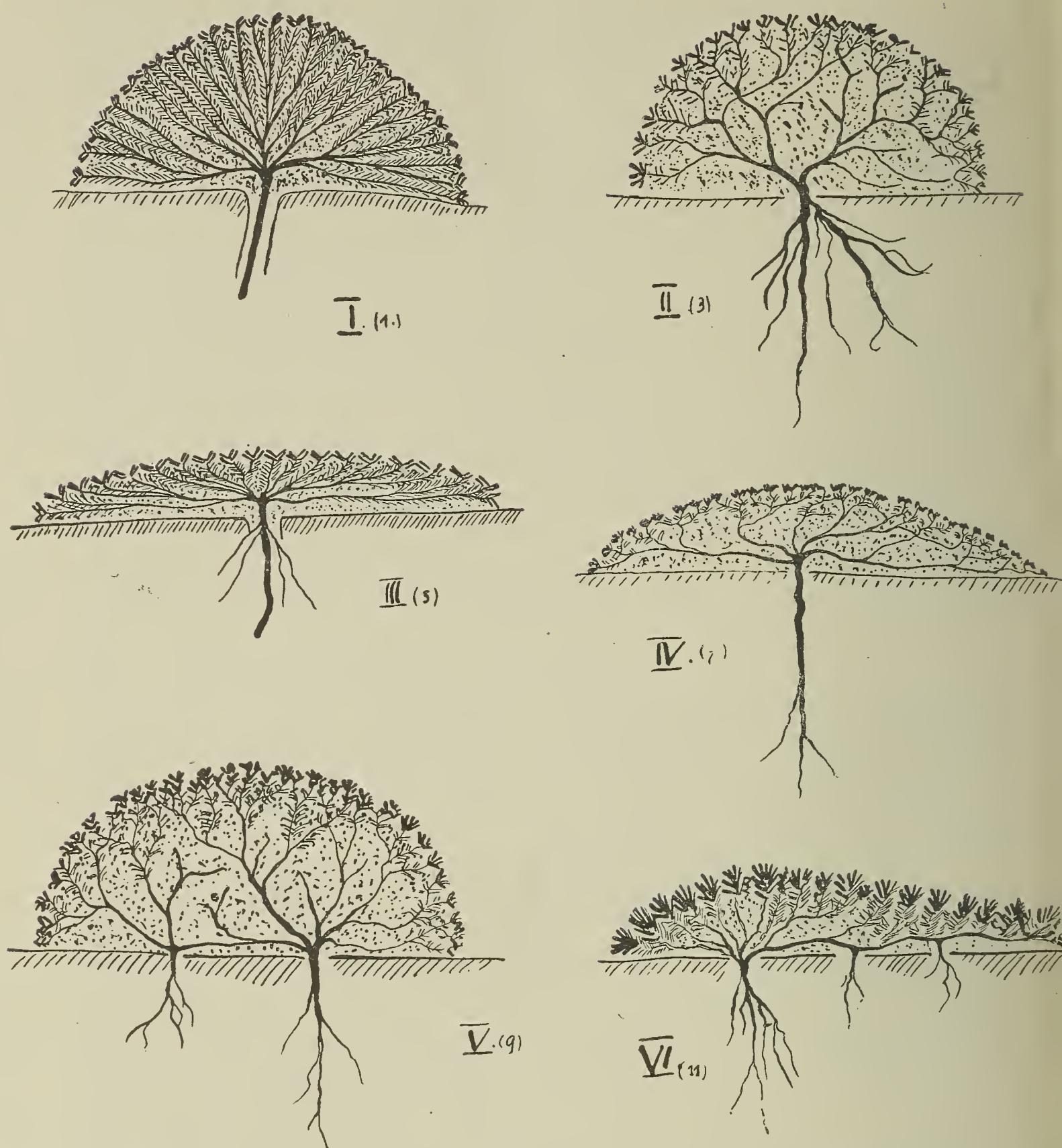


Fig. 14—19. Schemata der verschiedenen Polsterformen (Längsschnitte).

Erklärung der schematischen Figuren (I—VI).

- I. Imbrikatlaubiges Radialvollkugelpolster (Form 1 der Tabelle) nach Schröter (p. 570, Fig. 226); ohne Füllmaterial mit dichteren Zweigen: Radialkugelpolster (Form 2 der Tab.). Beispiele für das Schema: *Androsace helvetica*, *Saxifraga caesia*.
- II. Vollschoßpolster (Form 3 der Tabelle; ohne Füllmaterial Form 4). Beispiele: *Eritrichium nanum*. *Alsine sedoides*, div. *Saxifraga spez.*
- III. Radialvollflachpolster (imbrikat belaubt, Form 5 resp. 6 der Tabelle). Beispiel: *Silene acaulis* (bes. jung).
- IV. Vollflachschoßpolster (Form 7 resp. 8 der Tabelle). Beispiele: Silenopolster (im Alter), flache Exemplare von *Eritrichium*, *Saxifraga spez.*
- V. Vollhorstkugelpolster (Form 9 resp. 10 der Tabelle). Beispiel: *Androsace alpina*.
- VI. Vollhorstflachpolster (Form 11 und 12 der Tabelle). Beispiel: *Carex firma* (jung).

Beider Beblätterung sind lebende und tote Blätter dadurch unterschieden, daß erstere kräftiger und dicker angedeutet sind, letztere nur durch feinere Striche.

Die Bewurzelung ist im Anschluß an das Beispiel, das bei der Schematisierung im Auge gehalten wurde, gezeichnet, kann aber im Einzelnen auch wechseln. Charakteristisch für den Typus ist nur, ob eine oder mehrere Pfahlwurzeln resp. Faserwurzelbündel ausgebildet sind.

Es sind stets die mit Füllmaterial versehenen Formen zur Zeichnung gewählt. (Als Beispiele sind alpine, mir in größerer Menge zur Verfügung stehende Pflanzen gewählt.)

- I. Die „Polster“ sind gebildet aus einer größeren Zahl von 1. Verschiedene Spezies bilden das Polster 2. Nur Individuen einer Art bilden das Polster
- II. Die „Polster“ sind gebildet von einem Individuum durch dessen Wuchs 2 Hauptarten: 1) Luft und Licht ein- und durchlassende, locker gebaute, nur in der Form an kugelige Polsterpflanzen erinnernde Gebilde, von keinem Füllmaterial, sondern mit Luft erfüllt und nicht kompakt 2) Mehr oder weniger kompakte Polsterpflanzen, kompakt durch dichten Wuchs oder durch vorhandenes Füllmaterial. Gestalt im übrigen ziemlich variabel. Die spezielle Einteilung dieser Gruppe, die als **Polsterpflanzen in engerem Sinn** bezeichnet werden, gründet sich in erster Linie auf die Bewurzelung, dann 2) auf die Wuchsform, 3) auf die Verzweigung und endlich 4) auf das Füllmaterial.
- A.
- | | | | | | |
|---|----|--|---|--|--|
| Form + ganz bis halbkugelig,
nicht flach.
(Kugelpolster
I. Art). | a) | Trieben wenigstens in nicht zu alten Stadien kugelförmig angeordnet und in großer Zahl vorhanden (bes. bei $\beta\beta$); bez. Füllmaterial 2 Gruppen | aa) mit F. meist in großer Menge
$\beta\beta$ ohne F., dafür sehr komp. Verzw.
Füllmaterial 2 Gruppen | Vollschopfpolster
sehr komp. Verzw.
Von hier aus durch Locker- und ungleich Langwerden der Sprosse alle Übergänge zu den Sträuchern, Schöpfen und Stauden. | 1. Radialvollkugelpolster
II. Radalkugelpolster |
| | b) | Trieben unregelmäßig, oft auf kleinere Distanz sich ausbreitend und erst dann sich aufrichtend; bez. Füllmaterial 2 Gruppen | | | |
- B.
- | | | | | |
|---|----|--|--|---|
| Einfach wurzelnde Polsterpflanzen
(I. Art) morphologisch und physiologisch eine Einheit bildend und nie zerfallend in mehrere Individuen | a) | Nach Typus A α gebaut, aber flach in der Gestalt; bez. Füllmaterial 2 Gruppen | mit F.
dichtgewachs.
mit F.
Von hier aus durch Mangel an Füllmaterial und lockeren Wuchs alle Übergänge zu Zwergsträuchern und Spalieren. | 5. Radialvollflachpolster
III. Radialflachpolster
IV. Flachschoßpolster |
| | b) | Nach Typus A β gebaut, aber flach; bez. Füllmaterial 2 Gruppen | | |
- C.
- | | | | | |
|--|----|--|--|--|
| Vielfach reichlich an den Ästen wurzelnde Polsterpfl. II. Art, die leicht zerfallen in 26 unabh. Teile (Übergang zu d. homogenen Gesellschaftspolstern | A. | Trieben zusammengehalten und die Form kugelig. Radialstrahligkeit im Bau kommt nicht vor; wohl aber mit Bezug auf Füllmaterial 2 Gruppen | mit F.
ohne F.
mit F.
ohne F. | 9. Vollhorstkugelpolster
10. Horstkugelpolster
Alle Übergänge bes. durch Auswachsen und Lockern der Zweige zu den Horsten. |
| | B. | Trieben ausgebreitet und die Form flach. Radialstrahligkeit kommt nicht vor, wohl aber 2 Untergruppen mit Bezug auf das Füllmaterial | | |
- Alle Übergänge durch Lockerung des Wuchses und Aufgabe der Form zu Rasen, Schuttpflanzen usw.

Gerade an dieser Stelle mag nun auch noch ein weiterer Begriff eingeführt werden, der des Polstergastes oder Polster-Epiphyten. Man findet nämlich sehr oft auf den Polstern verschiedenster Art Pflanzen, die auf denselben leben, ohne einen so wesentlichen Bestandteil des Polsters zu bilden, daß von einem Gesellschaftspolster gesprochen werden müßte, vielmehr ist der Polsterhabitus durchaus nur der einen Polsterpflanze zu verdanken, auf der die anderen Pflanzen leben. Es handelt sich dabei meist nicht um Parasitismus oder Saprophytismus, allerdings auch nicht um eine Symbiose, denn das Polster hat keinen Nutzen von der Sache. Vielmehr ist es einseitig der Gast, der einen geschützten, feuchten Standort gewinnt auf diese Weise, eine Art Epiphytismus. Beispiele für solche Polstergäste trifft man in der Literatur nicht selten.¹⁾ Bei *Anabasis aretioides* habe ich sie nie beobachtet, wohl aber an alpinen Polstern, besonders an *Silene* (also Pflanzen mit humösem Füllmaterial).

Wichtig ist ferner noch der Umstand, daß einzelne Polsterpflanzen zwar stets und normaler Weise nur in Polsterform vorkommen, manche andere aber nur „fakultative“ Polsterpflanzen darstellen, die nur in gewissen Fällen und unter bestimmten Bedingungen als Polster vorkommen. Vergleicht man aber die Formen aller verschiedenen Standorte einer solchen Pflanze, so findet man, daß die Polsterform nur ein Typus ist, den sie ausbilden kann, daß sie aber vielleicht zugleich eine ausgebreitete Schuttpflanze sein kann; als Beispiel könnte man verschiedene Saxifragen nennen, von denen als bestes Beispiel *Saxifraga caesia* verzeichnet sein soll, da sie einerseits ganz radial-kugelartige Polster bilden kann — so in Felsspalten und schmalen horizontalen Felsschuttböändern ohne Bewegung, vergesellschaftet hier mit der nur polsterig auftretenden *Androsace helvetica* Gaudin — anderseits aber auch als kriechende Schuttpflanze lang ausgreifende Zweige bildet und durchaus nicht mehr einer Polsterpflanze gleichsieht — so auf beweglichen Schutthalden neben den Felsen, auf denen sie Kugelpolster bildet.²⁾ Dem gegenüber muß aber doch betont werden, daß es viele „obligatorische“ Polsterpflanzen gibt, die, vielleicht etwas mehr oder weniger kompakt, sich doch stets in den Grenzen der Polsterform halten mit ihren Variationen.

Ebenso kann ein und dieselbe Polsterpflanze in verschiedenen speziellen Polsterformen ausgebildet werden. Das Schema auf S. 401 soll deshalb in seinen 12 Formen nicht eine Tabelle sein, wo man jede Spezies nur in ein bestimmtes Fach einreihen kann, sondern man soll zum Beispiel, nach ihr eine Pflanze charakterisierend, sagen:

¹⁾ Vergl. namentlich Schenk (05); Birger (06); Cockayne (11. p. 121); letzterer fand bis 7 verschiedene Arten auf demselben Polster von *Raoulia Haastii*, das allmählich unter dem Einfluß der Polstergäste in Humus zerfällt und so als Pionier der Vegetation auf Flußkies wirkt.

²⁾ Sogar so typische Polsterpflanzen wie *Azorella Selago* der Kerguelen verlieren unter gewissen Bedingungen ihre Polsterform: in seichten Bächen fand sie Schimper zu flachen, lockeren Scheiben umgebildet! (Schenk, 05. p. 47.)

Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc. 403

Saxifraga caesia bildet besonders die Formen 1, 3, 7 und Übergänge zu den Schuttpflanzen;

oder:

Anabasis aretioides bildet nur die Form 1, höchstens im Alter in die Form 3 übergehend;

oder:

Silene acaulis bildet sehr selten die Form 3; öfter aber die Formen 9 und 11, die letztere am meisten.

Was die Namen der einzelnen Polsterformen betrifft, so sind dieselben in Anlehnung an die bisherigen Versuche der Charakterisierung verschiedener Polstertypen gegeben, insbesondere im Anschluß an Schröter (l. c. p. 569 ff), der bereits von „Vollkugelpolstern“, „Kugelpolstern“ und „Flachpolstern“ spricht. Es kommt meinerseits nur noch die schärfere Unterscheidung von „Voll“-Polstern, d. h. mit Füllmaterial versehenen und von Polstern ohne Füllmaterial hinzu, sowie die Unterscheidung von Radial-, Schopf- und Horstpolstern, je nach Verzweigungsbau und Bewurzelung. Diese letztere Unterscheidung ist in Anlehnung an Heß gemacht. Was unter Radialverzweigung zu verstehen ist, ist ohne weiteres klar, zwischen Schopf und Horst ist der Unterschied der, daß Schopftriebe, auch wenn sie mehr oder weniger ausgebreitet sind, nicht wurzeln, wohl aber die Horsttriebe, diese bilden also schon eine Art Übergang von den Schopftrieben zu den Rasentrieben. Immerhin habe ich den Begriff des Horsttriebes nicht so eng gefaßt wie Heß (l. c.) es tut, er umfaßt auch die Rasentriebe der Pflanzen, die doch durch die Dichtigkeit des Wuchses ein „Polster“ entstehen lassen. Es ist für mich eben nur wichtig, daß diese Triebe wurzeln, im Gegensatz zu den Schopftrieben.

Speziellere Untergruppen nach der Art des Füllmaterials oder den noch zu erwähnenden akzessorischen Merkmale können in dieser Tabelle beliebige gemacht werden. Ich verfüge noch nicht über genügende Kenntnisse, um sagen zu können, ob und wie gut das sich praktisch machen läßt. Jedenfalls kann man sagen, daß z. B. imbrikate Belaubung vorwiegend bei Radialpolstern verschiedener Arten vorkommt, dann überhaupt bei Polsterpflanzen relativ häufig ist, sich also kaum gut eignet für die Klassifikation. Ob sich allgemein gültigere und zugleich morphologisch oder ökologisch wertvollere Bestimmungen ergeben, mußte also die weitere Untersuchung eines reichhaltigen Materials lehren.

Was die Gruppen 1—12, die zwölf verschiedenen Formen anbetrifft, so stellen diese eine Art Skala der Qualität des Polsterwuchses dar, wenn man wenigstens den Kugeltypus (ob Halb- oder Ganzkugel ist lediglich zufällig, stets kommen neben allfälligen Exemplaren letzterer solche ersterer Art vor) als den Idealtypus und Gipfel annimmt. Die morphologische Betrachtung gestattet das, kaum aber allgemein die ökologische (da für manche Pflanzen eine mehr flache dem Boden anliegende Form mindestens dieselben Vorteile hat wie eine kugelige). Denn die Einheit und Geschlossenheit, Kompaktheit und Festigkeit, der gegen-

404. Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

seitige Schluß der beblätterten Zweige usw. ist beim Kugeltypus und seinen verwandten Formen unter a am besten gewahrt, während bei den Polstern unter b, No. 9—12, immer weniger von einer geschlossenen Form und einem einzigen Individuum die Rede sein kann. Immerhin gibt es auch schon von den typischen Polstern Übergänge zu verwandten morphologischen Pflanzenformen.

Es sind in der Tabelle also unterschieden: Zwei Hauptformen: Kugel- und Flachpolster nach der Form; drei Typen des Baues: Radial-, Schopf-, Horstpolster nach der Art der Verzweigung und Bewurzelung; zwei Formen der Festigung: mit und ohne Füllmaterial. Die Kombination dieser sieben Gesichtspunkte ergibt eine Reihe von Polsterarten, deren wesentliche oben ausgewählt und möglichst einfach benannt sind. —

Neben den bisher berücksichtigten Merkmalen, denen wir eine größere Rolle in unserm Zusammenhang zuweisen mußten, gibt es nun aber noch eine Reihe akzessorischer. Diese sollen jetzt auch noch kurz berücksichtigt werden. Sie sind zwar nicht allgemein vertreten bei den Polsterpflanzen, aber doch oft und in vielen charakteristischen Variationen vorkommend und spielen für die spezielle Ökologie der Pflanze gelegentlich eine Rolle.

Diese noch zu betrachtenden Punkte sind: Art der Beblätterung, Art der Erhaltung der Beblätterung resp. der Blattreste. Bau der Blätter überhaupt in morphologischer und anatomischer Hinsicht. Knospenbau.

Was den Bau der Blätter anbetrifft, so sind es besonders die Behaarung und der anatomische Bau, die in Betracht kommen. In wieweit im anatomischen Bau dieselben Typen sich unterscheiden oder eine Konvergenz sich nachweisen ließe, wäre nur durch eine spezielle Untersuchung festzustellen, die Literatur enthält zu wenig Angaben darüber. Immerhin verweise ich auf den schon von Diels erwähnten Punkt der Verlegung des mechanischen Gewebes ins Blatt (Seite 361). Es wäre namentlich von Interesse, zu wissen, ob und inwieweit es sich im Blatt aller Polsterpflanzen um progressive Paravarianten handelt (Dettö), was für die allgemeine Auffassung des Polsterwuchses als xerophytische Anpassung sehr sprechen würde. Was die Behaarung anbetrifft, so hat schon Diels zwei Typen unterschieden: Azorellatypus mit kahlen und Aretiatypus mit behaarten Blättern (letzterer nach *Androsace [Aretia] helvetica*). Aber gerade unsere *Anabasis aretioides* zeigt, daß es eben auch hier Mittelformen gibt, die zu keinem Typus passen. Ob der eine oder andere Typus in bestimmten Verhältnissen vorgezogen wird, läßt sich mit Sicherheit ohne eingehende Untersuchung nicht sagen.

Das Ausmaß der Blätter ist stets relativ gering, sie sind meist schmal länglich oder breit schuppenförmig, so daß sie sich leicht dicht zusammenschließen oder an den Stengel anlegen können. Dies ist durchaus ein allgemein gültiges Merkmal und für alle Polsterpflanzen zu fordern, kommt aber auch bei andern Lebensformen vor.

Was die Blattanordnung anbetrifft, so zeigen manche, besonders gut gebaute Radialkugelpolster eine besonders dichte und enganliegende Beblätterung, die Diels als imbrikatlaubige bezeichnet hat.¹⁾ Ist die Beblätterung lockerer, so kann sie ganz verschiedenartig sein, gegenständig, wechselständig, spiralig usw., ohne etwas besonderes zu zeigen. Imbrikatlaubige Beblätterung haben beispielsweise folgende Polsterpflanzen: Androsacearten (*helvetica*, *imbricata* u. a.), zahlreiche Azorellaarten, ebenso Raoulia- und Haastiaarten, *Anabasis aretioides*, sehr viele Saxifragaarten, *Colobanthus Lechleri*, Arenariaarten, *Thylacospermum rupifragum*, Pycnophyllumarten u. a.

Besondere Typen von Polstern auf Grund der Beblätterung aufzustellen, wäre des Versuchs wert, Diels hat dann den Grund gelegt.²⁾

Ob die Blätter sommergrün sind, d. h. nur während einer Vegetationsperiode funktionieren, oder immergrün, ist nicht leicht zu entscheiden, da die Blätter erst spät abgeworfen werden. Darüber liegen keine näheren Untersuchungen vor. Es kann wohl beides vorkommen, immergrünes Verhalten ist sicher häufiger.

Was die Erhaltung der alten Blätter anbetrifft, so ist diese ziemlich verschieden:

a) Die alten Blätter erhalten sich als ganzes mehr oder weniger lang im Innern des Polsters; bestes Beispiel der Radialkugelpolster *Anabasis aretioides*, wo sich die ganze Beblätterung bis weit hinein erhält; aber auch viele andere Polsterpflanzen ließen sich hier nennen; schön schwarz werdend erhalten sich lange die behaarten Blätter von *Eritrichium nanum* Vill., die vieler Saxifragen als braune, trockene Gebilde, überhaupt auch die vieler Polsterpflanzen mit wenig Füllmaterial usw.

b) Die alten Blätter erhalten sich nur teilweise: Hier kommen einige Modi vor, welche erwähnenswert sind: Raouliaarten erhalten hauptsächlich den dichten Wollfilz, während das übrige Blatt zu nichts zusammenschrumpft, *Silene acaulis*-Polster enthalten eine Menge borstiger Reste von Blättern, es sind hauptsächlich die Mittelnerven der Blätter, die so erhalten bleiben,³⁾ bei *Anabasis aretioides* sind die Epidermen besonders resistent neben dem zen-

¹⁾ Häufig stellen die Blätter gegenüber verwandten Formen eine auf die Scheide reduzierte Hemmungsbildung dar, so bei manchen Azorellen, bei *Distichia*. Bei den pulvinaten Potentillen fällt die gestielte Spreite ab und es bleiben nur die imbrikaten Scheiden.

²⁾ Nur auf einen Fall soll aufmerksam gemacht werden: es kann vorkommen, daß die imbricate Beblätterung relativ rasch nach innen verschwindet, die Blätter zudem ziemlich breit und sehr gedrängt sind. Es entstehen dann rosettenartige Bildungen an den Enden der Zweige — aber doch etwas wesentlich anderes als Rosettenpflanzengesellschaftspolster. — Beispiele für den besprochenen Fall sind: manche Raoulien, *Colobanthus kerguelensis*, *Saxifraga androsacea*, *Gentiana pumila*, Pflanzen also, die eine Verbindung von Polsterpflanzen und zugleich Rosettenpflanzen sind. („Rosettenpolster“ bei *Draba*, *Androsace*, *Saxifraga*.)

³⁾ Analog verhält sich *Draba ossetica* Som. et Lev. var. *columnaris* S. et L., während beim Typus der Art das ganze Blatt erhalten bleibt. (Sommier et Levier, Enum. plant. in Cauc. lect. 1900. p. 51.)

406 Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

tralen Bast. In andern Fällen zerfallen die Blätter, nachdem sie sich einige Zeit erhalten haben, allmählich und gleichmäßig. Hierher die Hauptmenge der Fälle.

c) Die alten Blätter erhalten sich überhaupt nicht lange, so teilweise in *Anabasis aretioides*, dann besonders in vielen Pflanzen mit sehr viel Füllmaterial und wenig dichter Verzweigung.

Dieser Punkt ist für die Schwammbildung im Polster, sowie vielfach für die Humusbildung von großer Bedeutung (vergl. die Ökologie, 3. Kap.). Die Kombinationen von erhaltenen und verwitternden Blättern mit anorganischem Füllmaterial sind oben bei der Besprechung des letzteren angedeutet.

Der Knospenbau ist nach Warming allgemein ein offener; vergl. darüber das oben bei *Anabasis* (S. 337) Gesagte. Jedenfalls gibt es noch viele andere bodennahe Pflanzen, die offene Knospen besitzen, so daß dieses Merkmal zur Charakterisierung nicht benutzt werden kann. Ob es bei den Polsterpflanzen wirklich ganz allgemein ist?

Einige Punkte, die noch wenig untersucht sind, seien hier der Vervollständigung der Gesichtspunkte halber noch kurz berührt. Wenig bekannt sind noch Lebensdauer, Sproßfolge, Überwinterung und Verjüngung und Wanderung, welche Merkmale eine Einordnung der Polsterpflanzen in Warmings „biologische Gruppen“ ermöglichen würde (S. Kirchner, Löw und Schröter, Lebensgeschichte. Bd. 1, p. 14). Ohne eingehendere Untersuchungen kann aber doch gesagt werden, daß die Polsterpflanzen unter Gruppe B (perennierende Pflanzen) einzureihen sind, innerhalb dieser Gruppe lösen sie sich dann aber in verschiedene Abteilungen auf und bilden in dieser biologischen Gruppe keine einheitliche Untergruppe. Meist gehören sie zwar zu den Pflanzen ohne Wanderungsvermögen. Ausnahmen machen aber doch etwa die Horstpolster.

Die Art der Überwinterung ist vielfach nicht näher bekannt. Verholzung kommt oft vor; besonders stark ist vielfach die Peridermbildung, dies scheint besonders auch bei den alpinen Polstern der Fall zu sein, ohne daß bei diesen eine starke Verholzung stattfände; wahrscheinlich dient das Periderm auch als Festigungsgewebe. Dieser Punkt ist noch näher zu verfolgen.

Sehr variabel ist der Blütenstand, sowie die Stellung der Blüten bei den verschiedenen Polsterpflanzen. Hier herrscht große Mannigfaltigkeit.

Sitzende Blüten, sitzend in den Achseln der Blätter (dann meist terminal gehäuft) oder terminal sitzend, oder gestielte Blüten und hochgestielte Blütenstände treten auch in ein und derselben Gattung auf. Schon bemerkt wurde, daß wohl vielfach die starke Verzweigung (Austreiben der Axillarknospen) durch die terminale Stellung der Blüten bedingt sein dürfte.

2. Kapitel.

Die Versuche kausal-mechanischer Erklärung des Polsterwuchses in der Literatur.

In den Ausführungen der Literatur über die Polsterpflanzen herrscht sehr oft eine Ausdrucksweise, die den Leser in Zweifel lässt, ob mit der „Ursache“ oder dem „Grund“ des Polsterwuchses eine kausal-mechanische Ursache oder ein teleologischer Grund gemeint sei. Oft spielt auch die teleologische Erklärungsweise in die kausale hinein. Diese beiden Betrachtungsarten müssen scharf getrennt sein, und wenn sie scharf unterschieden werden, sind sie m. E. beide durchaus berechtigt.

Welche Faktoren bedingen den Polsterwuchs? Diese Frage kann bedeuten: Entweder: Welche Faktoren der Außen- oder Innenwelt der Pflanze kommen als Ursachen im physikalischen Sinn in Betracht, die bei der Genesis der Pflanze — Onto- oder Phylogenie — deren bestimmten Wuchs veranlassen, die, wenn sie fehlen würden, möglicherweise, nämlich wenn die Pflanze ihr Fehlen ertragen würde, einen andern Wuchs entstehen lassen würden? Oder aber sie kann bedeuten: Welche Faktoren sind Gründe für das Auftreten des Polsterwuchses als einer Anpassung an diese Faktoren, m. a. W. unter was für Bedingungen tritt — gleichgültig auf welche kausale Art und Weise — Polsterwuchs überhaupt auf? — Im ersten Fall haben wir es mit einem physiologischen (experimentell-morphologischen), im zweiten mit einem ökologischen (ökologisch-geographischen) Problem zu tun, beide Probleme anknüpfend an dasselbe Objekt. Die für die Erklärung benutzten Faktoren brauchen durchaus nicht zusammen zu fallen in beiden Erklärungen (was aus jeder einfachen kausalen Erklärung der Entstehung eines Ökologismus hervorgeht und hier nicht weiter auszuführen ist).

Was nun die kausale Erklärung der Entstehung des Polsterwuchses betrifft, so kann es sich zur Zeit natürlich nur um einen Versuch handeln, einzelne Faktoren, die bei der Ontogenese der Polsterpflanzen von Bedeutung sind, festzustellen, indem man besonders auch experimentell versucht bei deren Fehlen andere Wuchsformen zu erhalten. Die Literatur enthält in dieser letzteren Hinsicht noch fast nichts, sondern nur einzelne Bemerkungen der Autoren über die vermutlichen Haupteinflüsse die in Betracht kommen. Sie sollen kurz kritisch zusammengestellt werden:

Zunächst mag bemerkt werden, daß es wohl kaum angeht, für alle Polsterpflanzen gemeinsame äußere Bedingungen festzustellen die den Polsterwuchs veranlassen könnten, wenn daher eine Vermutung über die Bedeutung eines klimatischen oder edaphischen Faktors für bestimmte Polsterpflanzen geäußert wird, so darf sie nicht verallgemeinert werden.

Meigen (1894, p. 458) stellt als Bedingung für die Entwicklung von Polstern feuchten und gleichzeitig kalten

Boden auf, der mit der kurzen Vegetationszeit vereinigt, ein langsames Wachstum bewirkt, sodaß die Polsterpflanzen wesentlich als Hemmungsbildungen verstanden werden müssen. Trockenheit, besonders durch Wind, hemmt das Wachstum an den Spitzen und bedingt Austreiben von Seitenknospen nach Reiche (1893, p. 313). Endlich kann man auch die hemmende Wirkung des Lichts für die in sehr intensivem Licht wachsenden Polsterpflanzen in Anspruch nehmen -- ich habe beispielsweise beobachtet, daß ein typisches Polster der *Androsace helvetica* in den Alpen, das von einem flachen in dasselbe gefallenen Stein teilweise beschattet war, aber nicht des Lichts überhaupt beraubt, an jener Partie den Polsterwuchs aufgab und so locker wurde, daß man kaum mehr an eine Polsterpflanze gedacht hätte, wäre nicht die andere Hälfte derselben Pflanze typisch als Radialvollkugelpolster entwickelt gewesen. Beide Hälften der Pflanze waren übrigens grün und gut entwickelt, nur hatte der einen die direkte Beleuchtung, ein hemmender Faktor, gefehlt und somit ihr Polsterwuchs sich aufgelöst.

Die Bedingungen, unter denen Polsterpflanzen auftreten, sind für das Pflanzenleben im allgemeinen ungünstige, sodaß der Polsterwuchs wohl mit Recht u. a. auch als Hemmungsbildung betrachtet werden darf, d. h. er geht verloren, wenn gewisse hemmende Faktoren fehlen. Nur dürfen diese Faktoren nicht für alle Polsterpflanzen als notwendig aufgefaßt werden: Es kann ohne weiteres behauptet werden, daß feuchter und kalter Boden für *Anabasis aretioides* keine Rolle spielt und Licht für *Azorella Selago* nicht dieselbe wie für *Androsace helvetica*. Die kausale Erklärung muß für die verschiedenen Polsterpflanzen natürlich eine individuelle sein, entsprechend auch den mit äußeren Einflüssen sich kombinierenden inneren Bedingungen und spezifischen Strukturen. Alle Versuche der Vereinheitlichung der Kausal-Ursachen des Polsterwuchses scheitern an diesem Punkt und an dem Umstand, daß in so sehr verschiedenen Klimaten Polsterpflanzen auftreten und die gemeinsamen Faktoren (Trockenheit irgend welcher Art, Licht und Wind) allein nicht ausreichen zur Kausal-Erklärung.

Von verschiedenen Autoren die weiterhin mehr oder weniger bestimmte Ansichten über die den Polsterwuchs kausal bedingenden Faktoren äußern, legt Adamović (Botanische Jahrbücher, 33, p. 555 ff.) hauptsächlich auf Licht und Wärme einen großen Wert und lehnt den Wind als mechanisch wirkenden Faktor für die kausale Erklärung des Wuchses gänzlich ab. Er betrachtet den Polsterwuchs freilich auch ganz besonders als Anpassung gegen Licht und Wärme (als Transpiration hervorrufende Faktoren) und es ist nicht immer klar, ob er kausal oder teleologisch reflektiert. Dem Licht schreibt ferner Bedeutung zu Dusén (Rezension von Negers zu erwähnender Arbeit. Engler, Bd. 24). — Viele Autoren halten den Wind für ein Agens, das den dichten polsterartigen Wuchs direkt zu bewirken vermag, so Reiche (Botanische Jahrbücher. Bd. 21. p. 35), der als Folge der austrocknenden Wirkung des Windes verminderter Spitzenwachstum, dadurch Austreiben

vieler Seitenknospen und dadurch Entstehung des dichten Wuchses annimmt, eine sehr zu beachtende Überlegung. (Dieselbe Ansicht geäußert 1893. p. 313.)¹⁾ Neger endlich (Bot. Jahrb. 23. p. 399) betrachtet die direkte mechanische Wirkung des Windes als Bedingung der Entstehung des polsterartigen Wuchses (ohne über eine ökologische Deutung schlüssig zu werden), doch bemerkt schon Adamović (l. c. o. p. 565), daß durch direkte Windwirkung nicht kugelig runde, sondern mehr einseitig entwickelte Gebilde zustande kommen, da kaum irgendwo der Wind allseitig gleichmäßig weht. Schimper in Schenk (1905. p. 43) macht besonders Kälte — allgemein gefaßt natürlich mit Unrecht — als formbildenden Faktor, der bei Polsterwuchs eine Rolle spielt, geltend..

Viele Autoren äußern sich nur ökologisch über die Polsterpflanzen. Die vorstehende Zusammenstellung hatte den Zweck, die Verschiedenheit der geltend gemachten Gesichtspunkte zusammen zu stellen und dürfte die Notwendigkeit einer speziellen Erklärung für die einzelnen Pflanzen nahe gelegt haben. Diese ist noch ganz Aufgabe experimentell-morphologischer und vergleichend-morphologischer Arbeit.

Immerhin legen die wenigen Experimente und Beobachtungen über den direkten Einfluß äußerer Faktoren die Anschauung nahe, daß wenigstens die Kurzgliedrigkeit der Polstersprosse vorwiegend eine induzierte, individuelle Eigenschaft ist: vergl. die Beobachtungen über Aufgabe des Polsterwuchses bei Beschattung (*Androsace helvetica*, Seite 408), bei Überstauung mit Wasser (*Azorella Selago*, Seite 402, Anm.) und in feuchter Luft (*Phyllane clavigera* nach Cockayne, 09).

3. Kapitel.

Die ökologischen Deutungen des Polsterwuchses. Skizze der Ökologie des Polsterwuchses.

Eine allgemeine Ökologie der Polsterpflanzen müßte die genauere Kenntnis der Lebensverhältnisse der einzelnen Gewächse und auch ihres anatomischen Baues zur Verfügung haben. Es müßten die Hauptvertreter der Polsterpflanzen verschiedener Klimate und Standorte in der Art, wie es hier mit *Anabasis aretioides* versucht ist, eingehend morphologisch-anatomisch und ökologisch untersucht sein. Denn der Polsterwuchs ist nur ein Merkmal dieser Pflanzen, die daneben große Verschiedenheiten zeigen, besonders auch in ihrem anatomischen Bau und der Morphologie und Anatomie ihrer Wurzeln, die auf ganz verschiedene „Haushalte“ der Pflanzen sofort schließen lassen. Diese allgemeine Ökologie müßte

¹⁾ Ganz ähnlich schreibt auch Warming (1909) der austrocknenden Wirkung des Windes eine Wirkung zu: Durch die Tötung vieler Vegetations spitzen ruft er einem vermehrten Austreiben von Seitenknospen und so der charakteristischen dichten Verzweigung der Polster.

410 Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

auch die Formmannigfaltigkeit ein und derselben Pflanze berücksichtigen, ihre Epharmose kennen. Sie ist die Aufgabe eines Monographen der Polsterpflanzen.

Das Hauptproblem einer solchen Untersuchung wäre die Frage, ob die Polsterpflanzen wirklich, analog z. B. den Sukkulanten eine ökologische Konvergenzerscheinung bedeuten oder nur eine physiologische (in der Terminologie Dettos, vergl. p. 148) und ob wir es, wenn das erstere wirklich der Fall ist, mit einer Konvergenz in der Richtung der Xerophilie zu tun haben, was dadurch wahrscheinlich würde, wenn sich allgemein in der Anatomie, wie im Wuchs eine Konvergenz nachweisen ließe (progressive Paravarianten mit ökologischem Wert!). Das später zu publizierende Verzeichnis wird zeigen, in wie vielen Familien des Pflanzenreichs Polsterwuchs zustande gekommen ist, und wenn wir besonders die Radialkugelpolster einiger verschiedener Familien nebeneinander halten, so ist darüber, daß wir es mit einer wenigstens physiologischen Konvergenz von derselben Bedeutung und Anschaulichkeit, wie die der extremen Stammsukkulanten (Euphorbien und Kakteen z. B.) zu tun haben, kein Zweifel.

Es wäre also nur noch zu untersuchen, ob wirklich gleichartige äußere Ursachen so stark die phyletischen, als „innere“ sich äußernden Faktoren bezwungen haben, daß die Konvergenzerscheinung zustande kam; ein Problem, das durch vergleichend ökologische Studien freilich eigentlich nicht befriedigend gelöst werden kann, solange nicht auch die experimentelle Vererbungslehre den Einfluß äußerer Bedingungen auf die innere Struktur der Pflanze geklärt hat.

Natürlich kann das Resultat einer solchen Untersuchung auch das sein, daß nur eine gewisse Anzahl von Polsterpflanzen heute noch in Verhältnissen leben, die ihren Bau als Anpassung an äußere Bedingungen verstehen lassen, während die Verbreitung anderer historisch erklärt werden muß. (So wohl manche in Sümpfen und Hochmooren wohnenden Polsterpflanzen, wenn man nicht allzu ausgiebige Verwendung von dem doch noch etwas wenig fundierten Begriff der „physiologischen“ Trockenheit machen will.) Ferner kann ein Teil der Polsterpflanzen nur physiologisch, d. h. der zufälligen Formähnlichkeit nach konvergieren mit den übrigen. In dieser Beziehung ist zu bemerken, daß namentlich die Moose, die ja vielfach auch polsterförmigen Wuchs erkennen lassen, jedenfalls nur teilweise diesen als Trockenheitsanpassung auffassen lassen (etwa felsbewohnende Moose hauptsächlich); zum Teil ist es einfach die Üppigkeit, mit der sich diese an gewissen, besonders feuchten Standorten entwickeln, was den dichtgedrängten, polstergigen Wuchs veranlaßt. Ich berücksichtige sie deshalb nicht.

Im Folgenden soll nun unter steter Berücksichtigung der eben aufgezählten Punkte, denen gegenüber Polsterwuchs als eine Anpassung geltend gemacht wurde, eine Skizze der Ökologie des Polsterwuchses versucht werden, indem versucht wird, die Bedeutung des Wuchses den betreffenden Faktoren: Temperatur, Feuchtigkeit, Wind etc. gegenüber etwas in ihrer gegenseitigen Be-

deutung abzuschätzen und die individuelle Ökologie der Polsterpflanzen verschiedener Klimata etwas zu sondern.

Mit dem Polsterwuchs hängen zusammen und werden betrachtet in ihren Wirkungen: Schwammwirkung der Polster, Häufung und dichte Stellung der Blätter, Sammlung von Füllmaterial im Polster, Kompaktheit und Festigkeit des Ganzen.

Allgemein ist dabei angenommen, daß die Polsterpflanzen eine mehr oder weniger xerophytische Wasserbilanz aufweisen. Die Trockenheit ihrer Standorte kann aus verschiedenen Gründen zu stande kommen und physikalischer oder physiologischer Art sein. Allerdings müßte eine Monographie der Ökologie der Polsterpflanzen diesen Punkt eingehend begründen. Ich folge der allgemeinen Auffassung.

1. Die ökologischen Deutungen des Polsterwuchses in der Literatur.

Die Vielheit der geltend gemachten Gesichtspunkte ist auch hier groß, ja erheblich größer als bei den kausalen Erklärungsversuchen, da dem Pflanzengeographen, der über die Polsterpflanzen berichtet, die ökologische Betrachtung näher liegt.

Es sollen im Folgenden die verschiedenen ökologischen Gesichtspunkte, die in der Literatur hervortreten, zusammengestellt werden ohne Rücksicht auf allfällig sich ergebende Widersprüche und dann verbunden mit bei *Anabasis aretioides* gemachten Beobachtungen zu einer vorläufigen allgemeinen Ökologie des Polsterwuchses zusammengefaßt werden. Erst bei der letzteren sollen Autornachweise gegeben werden.

Polsterwuchs wird aufgefaßt als Anpassung an und gegen:

A. Temperaturverhältnisse. a) des Bodens: 1) Die Polsterpflanzen fallen unter die am Boden wärmesuchenden Pflanzen (für kalte Klimate). 2) Sie halten den Boden unter sich warm (günstig für Wurzeltätigkeit in kaltem Boden).

b) der Luft: 1. Sie beschränken sich auf die Wärmeschichten der Atmosphäre dem Boden nach (luftwärmesuchend). 2. Sie bieten nicht ihre ganze Oberfläche der kalten resp. heißen Luft dar (Transpirationsschutz gegen trockene Luft durch Kälte oder Wärme).

c) 1. Sie gleichen die Extreme der Luft- und Bodentemperaturen in sich aus vermöge des gespeicherten Wassers, leiden also weniger unter Extremen (Lebensschutz, Transpirationsschutz). 2. Sie speichern in sich Wärme und geben sie weniger rasch ab als die Umgebung (längere Beibehaltung des Wärmeoptimums in kalten Klimate, allgemeine Erhöhung der Lebensfähigkeit).

B. Feuchtigkeits- resp. Trockenheitsverhältnisse der Luft und des Bodens an sich. a) des Bodens: 1. Sie speichern in sich Wasser, was auch den Untergrund feucht erhält. 2. Sie halten direkt die Verdunstung des Bodens auf (Erhaltung der Feuchtigkeit in physikalisch trockenen Böden).

b) der Luft: 1. Sie hemmen infolge eigenen Wasserbesitzes die Wirkung der Trockenheit der umgebenden Atmosphäre (Transpirationsschutz, Vertrocknungsschutz).

c) Sie sind zu diesen Funktionen befähigt durch die Fähigkeit, bei Niederschlägen rasch viel Wasser aufzusaugen und mehr oder weniger lang festzuhalten.

C. Windverhältnisse. a) Gegenüber dem Wind als mechanisch wirkendem Faktor. 1. Gegen die schüttelnde Wirkung. 2. Gegen die Zerstörung durch Brechen, Zerreissen, Entwurzeln durch Wind. 3. Gegenüber der mechanischen Wirkung des Windes mit Schleifmaterial: Sand, Schnee und Eiskristalle.

b) Gegenüber dem Wind als austrocknendem Agens. 1. Sie bieten nicht die ganze Oberfläche demselben zur Bestreichung dar, sondern schützen die gefährdeten Organe gegenseitig durch Bedeckung. 2. Sie schaffen zahlreiche windstille Räume in sich. 3. Sie geben zuerst langsam das nur kapillar festgehaltene Wasser preis, was alles die Transpiration herabsetzt.

D. Lichtverhältnisse (Bestrahlung). Sie bieten nur partielle Teile dem Licht, der Bestrahlung direkt dar, die übrigen schützen sich gegenseitig durch Bedeckung. (Von Bedeutung bei extrem belichteten Pflanzen; im Zusammenhang besonders mit der Erwärmung stehend.)

E. Natur-Ereignisse verschiedener Art in der Umgebung. 1. Erdbewegungen, Schuttfälle, welche der kompakten Pflanze weniger schaden als der leicht beweglichen und weichen gewöhnlichen Pflanze. 2. Brände, die rasch über die Pflanzendecke hingehen und bei der dichten Anordnung der Pflanzenteile im Polster nicht alle versengen.

F. Ernährungsverhältnisse. Sie bilden in sich aus ihren alten verwitternden Blättern nur einen humösen Nährboden; Regen schwemmt die eigenen Verwitterungsbestandteile (bes. mineralische) nicht weg, sondern an den Grund des Polsters oder in den Boden unter demselben, wo in vielen Fällen bes. Würzelchen sich dieselben mit dem gespeicherten Wasser zunutze machen. (Eine Art Autosaprophytismus; siehe auch Schröter, 1908, p. 325, wo Humus sammelnde Epiphyten zum Vergleich herangezogen sind.)

G. Beschädigungen durch weidende Tiere, durch die Kompaktheit des Wuchses wohl mehr als durch Stacheln der Haare.

2. Skizze der Ökologie des Polsterwuchses.

Es soll hier in großen Zügen eine Zusammenstellung der Hauptpunkte der Ökologie des Polsterwuchses gegeben werden, wie sie in der Literatur noch nicht zusammenfassend gegeben ist.

Es handelt sich insbesondere um die Ökologie der „guten“ Polster, d. h. der ± gerundeten, kompakten und ± mit Füllmaterial versehenen Pflanzen. Für die Übergänge zu Rasen-, Spalier-, Rosetten- und anderen Pflanzen sind die den Polsterpflanzen eigenen Vorteile natürlich weniger oder von keiner Bedeutung, außer wenn es allen diesen Pflanzen gemeinsame sind. Dagegen

sind die ökologischen Unterschiede zwischen den verschiedenen Polsterarten nicht sehr erheblich und nur quantitativer Art.

Die Anordnung geschieht hier in etwas anderer Weise als oben.

Ausgangspunkt für die Darstellung sei die Fähigkeit der Polsterpflanzen, Wasser festzuhalten. Dieses Wasser übt nun einen Einfluß aus auf die Gestaltung der Temperaturverhältnisse der Pflanze, damit aber auch auf die Lebenstätigkeit und besonders die Transpiration derselben. Diese Verhältnisse sollen zuerst berücksichtigt werden:

1. Das Festhalten von Wasser in den Polstern und seine ökologische Bedeutung (Schwammwirkung). Mehr oder weniger halten alle Polster Wasser fest. Zahlen über die Menge sind wenige bekannt. Oettli (1904, p. 293f.) gibt für *Androsace helvetica* eine Aufnahmefähigkeit von 157% des Eigentrockengewichts an. Die Anabasis-Polster habe ich bis über 70% Wasser aufnehmen sehen. -- Die Aufnahmefähigkeit allein entscheidet nicht, es ist vielmehr wichtig, daß das Polster einen Teil dieses Wassers längere Zeit (mindestens mehrere Tage lang) festhalten kann.

Es fragt sich, in welcher Hinsicht das Wasser für die Pflanze nützlich sein kann. Folgende Gesichtspunkte können allgemein geltend gemacht werden:

a) Ausgleichende Wirkung den Temperatureinflüssen gegenüber: Langsamere Erwärmung bei rascher Lufterwärmung oder Besonnung, nachher langsamere Abkühlung (Wärmespeicherung). (Meigen, Andersson, Schenk, Schröter, Reiche, Goebel, Zederbauer, Moseley.)

Dieser Punkt bedarf einer näheren Erörterung.

Zederbauer hat an *Acantholimon*- und *Astragalus*-Polstern auf der kleinasiatischen Wüstensteppe bei ca. 2000 m Messungen gemacht und gefunden, daß die Polster stets am Morgen wärmer, am Mittag kühler waren als die umgebende Luft und Erde. Reiche (1907, p. 105) bestätigt aus den Kordilleren Chiles bei 3200 m an verschiedenen Polstern die schwächere Erwärmung der Polster mittags dem Boden gegenüber, konstatiert aber ferner die stärkere Erwärmung als der Luft, nicht aber die geringere Abkühlung am Morgen. Andersson konstatiert an *Silene acaulis* in der Arctis bedeutendere Erwärmung der Polsteroberflächenschicht gegenüber Luft und Erde bei Besonnung mittags, also etwas ganz anderes als Zederbauer an seinen Polstern, und dasselbe Moseley (ref. in Schenk) an *Azorella Selago* auf den Kerguelen. Stärkere Erwärmung und langsame Wärmeabgabe behauptet auch Goebel für die Polsterpflanzen, der auf den Paramos solche fand. Im übrigen sind Messungen nicht bekannt. Man wird schon unterscheiden müssen zwischen dem, was wirklich vorgeht und dem, was nützlich ist. Das letztere zu bestimmen, ist dadurch sehr erschwert, daß man die Optima für die Lebenstätigkeiten (Assimilation, Transpiration etc) für die betr. Pflanzen nicht kennt. Im übrigen wird man den Nutzen dieser Erscheinungen nur gering veranschlagen

dürfen und nicht stets einen solchen erkennen können. Die Ansprüche der Pflanzen sind verschieden in verschiedenen Klimaten. Wenn in einem kalten Klima, wo Temperaturerhöhungen der Lebenstätigkeit nur günstig sein können, der Wassergehalt eines Polsters die rasche Wirkung derselben hindert, so ist das ebenso unzweckmäßig für die Pflanze, wie es nützlich ist, wenn dasselbe in einem Klima geschieht, wo die Temperatur stets das Optimum der Pflanze zu übersteigen droht. Und die durch den Wasserverlust durch Verdunstung entstandene Kälte, die feuchte Polster gelegentlich sich stärker abkühlen lässt, als trockene (vergl. *Anabasis*-Experimente S. 342 f.), kann keineswegs allgemein als nützlich für das Leben der Pflanze betrachtet werden. In vielen Fällen dürfte der Nutzen, der aus den Temperaturverhältnissen der Pflanze, bedingt durch den Polsterwuchs, hervorgeht, durch ebensolche Nachteile aufgewogen werden. In manchen wird immerhin ein zeitweiliger Nutzen für die Lebenstätigkeit der Pflanze zu konstatieren sein, den Charakter einer existenzermöglichenenden Anpassung hat der Polsterwuchs deswegen aber nicht.

Die meisten Autoren betonen nur einen Punkt, der ihnen günstig erscheint, allgemein oder für spezielle Fälle:

b) Wärmespeicherung, Temperaturerhöhung oder längeres Beibehalten höherer Temperaturen gegenüber der Umwelt (Warming, 1909, p. 254; zitiert auch die anderen diesbezüglichen Angaben der Literatur) kann von Nutzen sein, weil die Assimilationstätigkeit erhöht wird, erhöht aber auch die Transpiration.

c) Wärmeabhaltung, weniger starkes Sicherwärmen (wegen Wassergehalts) kann als transpirationhemmend günstig sein, oft aber auch die Erreichung des Assimilationsoptimums hindern. Für nützlich halten sie vielfach: Schröter, Reiche 1907, Zederbauer. Einzelne nehmen die eine Wirkung für die Morgen-, Abend- und Nachtzeit (a), die andere (b) für den Mittag und die Zeit starker Insolation in Anspruch (Reiche und Zederbauer suchen das durch Zahlen zu zeigen). In einzelnen Fällen mag das berechtigt sein, doch muß es experimentell bewiesen werden. Die Assimilationshemmung resp. Förderung braucht eben nicht parallel der Transpirationsförderung resp. Hemmung zu gehen und die Beurteilung muß zudem individuell und relativ zum betreffenden Klima und den sonstigen Lebensbedingungen gemacht werden.

d) Die Luft im Polster und um dasselbe wird relativ feucht gehalten auf längere Zeit: Transpirationsschutz. (Zederbauer, Meigen, Andersson haben in der Arctis experimentell bis 20 Prozent größere Luftfeuchtigkeit im Polster konstatiert.)

Auch diese Wirkung verbessert nur die Existenz der Pflanze, dem Extrem völliger Austrocknung gegenüber bietet sie keinen Schutz, da diese trotzdem eintreten kann. Immerhin dürfte für die Pflanzen vieler Standorte, die nicht anhaltende heiße Trockenperioden aufweisen (wie z. B. *Anabasis*), dieser Faktor doch in Betracht kommen, so besonders auch für die alpinen.

e) Von dem Wasser kann ein Teil durch Saugwurzeln, die ins Polster gesandt werden, aufgenommen werden.

(Verbesserung der Wasserbilanz; Cockayne, Schenk, Schröter, Ötli.) Solche Saugwurzeln sind bisher bei alpinen Polstern (*Silene*; *Androsace helvetica*, *Saxifraga caesia*), bei der antarktischen *Azorella Selago* und den neuseeländischen Raoulien konstatiert worden. Sie kommen besonders auch in dem von Ötli und Schröter berücksichtigten Fall in Betracht: bei Spaltenpolsterpflanzen nämlich, die im Winter Eis in ihrem Humuspolster enthalten, welches bei in den Alpen nicht seltenen schönen und warmen Tagen oberflächlich auftaut und dann den Pflanzen, deren Hauptwurzelsystem der Bodenkälte wegen kein Wasser aufnehmen kann, die aber doch an der Oberfläche Lebenstätigkeit zeigen und Wasser ausgeben, eine rasche Deckung dieses Wasserverlusts aus dem vom Polster selbst oberflächlich festgehaltenen ermöglichen. Dieser ökologische Punkt kommt für manche Polsterpflanzen nicht in Betracht, ein extremes Gegenbeispiel ist wiederum *Anabasis*.

f) Der Boden unter dem Polster wird länger feucht und vielfach auch länger warm (ungefroren) erhalten. (Meigen, bes. auch Schröter, Daten pag. 575a). Der erstere Punkt kommt besonders für physikalisch trockene (Wüsten!), der letztere für durch Kälte physiologisch trockene (spez. dem Gefrieren ausgesetzte) Böden in Betracht und ist bei Pflanzen mit kurzer Vegetationszeit, wie sie in Hochgebirgen häufig vorkommt, von Bedeutung.

Fassen wir den Nutzen der unter 1 zusammengestellten Punkte zusammen, so ist in erster Linie zu sagen, daß er kein allgemeiner ist, sondern für die einzelnen Pflanzen sehr verschieden sein kann, verschieden auch für ein und dieselbe Pflanze zu verschiedenen Zeiten. Es darf die Wassersammlung im Polster somit keineswegs absolut als nützlich bezeichnet werden, da sie bei manchen Pflanzen gelegentlich ebenso nützlich wie schädlich sein kann. Sie stellt eine Einrichtung dar, die facultativ als Anpassung in Betracht kommt.

2. Der Polsterwuchs hat eine Häufung der Blätter, ein gegenseitiges Sichbedecken derselben zur Folge (vergl. S. 405). Dies ist ein für die Ökologie des Polsterwuchses wesentlicher Punkt. Er hat verschiedenen Faktoren gegenüber eine ökologische Bedeutung.

a) Häufung und gegenseitiges Sichbedecken der Blätter kann gegenüber direkter Erwärmung und Belichtung von Nutzen sein.

Dieser Nutzen dürfte nur eine mäßige Rolle spielen im Haushalt der Pflanzen. Um ihn genauer beurteilen zu können, müßte man die obere Grenze der unschädlichen Belichtung oder Erwärmung kennen, die kaum bestimmbar ist. Zudem ist zu bedenken, daß stets eine große Partie Blätter der direkten Bestrahlung trotzdem ausgesetzt sind, also diese ertragen müssen. (Es ist bes. Adamovič, der diesem Punkt eine Rolle zuschreibt (bot. Jahrb. 33).)

Etwas anderes ist es b) mit der Herabsetzung der Transpiration durch gegenseitigen Schutz der Blätter zufolge deren

dichter Stellung, indem die direkte Bestrahlung herabgesetzt wird, windstille und feuchte, enge Zwischenräume zwischen den Blättern geschaffen werden usw., die Trockenheit der Luft somit teilweise kompensiert wird. Verbunden mit dem zu erwähnenden dichten Wuchs der engbeblätterten Zweige dürfte dieser Umstand von ziemlicher Bedeutung sein.

3. Die Kompaktheit der Zweige im Polster, Festigkeit derselben ist ökologisch von Bedeutung in folgender Hinsicht:

a) Erhöhung der Wirkung der dichten Beblätterung (2b), nur relativ wenige Blätter sind der Lufttrockenheit, Bestrahlung, d. h. den transpirationfördernden Faktoren direkt ausgesetzt.

b) Erhöhung der Wasserspeichermöglichkeit (1).

c) Dem Wind gegenüber einmal durch Bildung innerer windstiller, weniger Transpiration gestattender Räume, dann aber besonders auch der mechanischen Wirkung des Windes gegenüber, der Schleifmaterial, Sand (*Anabasis!*, Wüste!) oder Schnee und Eiskristalle (Gebirge!), gelegentlich übrigens auch in diesen Sand, Felspartikel usw.) führt. Dieser Punkt dürfte für manche Polster besonders von Bedeutung sein. (Öttli, Schröter, Brockmann, mechanische Windwirkung allgemein Diels, Neger, Schimper, Meigen u. a., meist aber ist nur die austrocknende Wirkung des Windes angeführt).

Von besonderer Bedeutung ist aber der dichte Wuchs der Zweige, wie die dichte Beblätterung auch der austrocknenden Wirkung des Windes gegenüber. Wind ist ein überall, wo Pflanzen vorkommen, vorhandener klimatischer Faktor von größter Bedeutung für das Pflanzenleben (vergl. bes. Warming, 1909, p. 36 ff. u. 1902, p. 39ff.) Die austrocknende Wirkung des Windes ist allgemein anerkannt. Er verhindert die Bildung von Wasserdampfkuppen über den transpirierenden Organen (vergl. besonders die Angaben Renners). Ihm gegenüber ist der dichte, gedrängte, zahlreiche feine, dem Wind nicht direkt zugängliche Räume schaffende Polsterwuchs von großer ökologischer Bedeutung, was schon aus der geographischen Verbreitung der Polsterpflanzen hervorgeht (diesen Punkt berührt besonders Schimper, Pflanzengeogr.). Die Anerkennung der Anpassungsbedeutung des Polsterwuchses der Austrocknung durch Wind gegenüber ist allgemein.

d) Naturereignissen, so besonders Schuttfällen und Steinfällen (Diels, bot. Jahrb. 22, p. 384) gegenüber, die auf krautige Pflanzen verheerend wirken. (Dieser Gesichtspunkt ist wohl von Bedeutung bei allen Vorkommnissen von Pflanzen an Felswänden, Hängen usw.)

Birger (Bot. Jahrb. 39, p. 275 ff.) macht aufmerksam darauf, daß der dichte Teppich- und Polsterwuchs die Pflanzen das Abbrennen gelegentlich überleben läßt (so *Astelia pumila* RBr. und *Oreobolus obtusangulus* Gaud. auf den Falklandinseln; auch *Scirpus paradoxus* Bocckeler von den *Campos Brasilicus* kommt hier in Betracht). Es ist natürlich die Dichtigkeit der Zweige verbunden mit der gespeicherten Feuchtigkeit, die das Überleben der Pflanzen ermöglicht. (Eine in der Literatur sonst nirgends verzeichnete Beobachtung!)

Hauri, *Anabasis aretioïdes* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc. 417

e) Die Ansammlung von Füllmaterial wird ermöglicht, dessen Bedeutung für die Ökologie unten besprochen wird.

f) Schutzwirkung gegenüber Weidetieren. Eine vielfach gute und notwendige Wirkung (Brockmann; Birger besonders nach Beobachtungen auf den Falklandinseln (p. 282).)

4. Sammlung von Füllmaterial im Polster.

Die ökologische Bedeutung des Füllmaterials ist folgende:

a) Es erhöht die Wasserkapazität des Polsters vielfach, besonders wenn das Polster dicht ist und das Füllmaterial kompakt in demselben die Hohlräume erfüllt. (Vergl. über die Wirkung Punkt 1, a—d.)

b) Durch den Humusgehalt wird es zu einer Nahrungsquelle (Meigen, Ottli); nicht allgemein verbreiteter Faktor: Wüstenpolsterpflanzen wie *Anabasis aretioïdes* enthalten keinen oder unwesentlich Humus; nicht in allen Fällen sind Wurzeln ausgebildet, die ins Polster hineinwachsen.

c) Es hilft in bedeutendem Maß an der Festigung der Polster mit (deren Bedeutung unter 3).

Die Polsterpflanzen gehören in Raunkiaers ökologischem System der Lebensformen zu den Chamaephyten (werden allerdings oft mehr als 30 cm hoch!), sind also bodennahe Pflanzen. — Manche Autoren finden im Polsterwuchs eine Anpassung an die Temperaturverhältnisse, indem die Polster am Boden Wärme suchen sollen (Weberbauer, Meigen). Dies kann natürlich nur für bestimmte Polster der Fall sein in relativ kalten Klima, für andere ist das dichte dem Boden Aufliegen in dieser Beziehung sicher kein Vorteil (z. B. *Anabasis*!). Eine Bestätigung der Tatsache, wie verschieden der ökologische Wert ein und derselben Anpassung in verschiedenen Klimaten sein kann!

Es dürfte als Resultat dieser Übersicht sich ergeben haben, daß die Annahme eines allen Polsterpflanzen gemeinsamen, aus ihrer Organisation hervorgehenden Nutzens nicht so ohne weiteres berechtigt ist. Jedenfalls sind die ökologischen Urteile, die an die Organisation der Polsterpflanzen angeschlossen zu werden pflegen, in jedem speziellen Fall sehr zu überlegen, unter Berücksichtigung der verschiedenen Lebensverhältnisse der Pflanzen. Man muß, so auffallend und feststehend die morphologische Konvergenz von Pflanzen so vieler Familien ist, doch bezüglich einer Konvergenz im ökologischen Sinn sich skeptisch verhalten, und man wird die Erscheinung für Anpassungsspekulationen und -Theorien nur mit der Vorsicht gebrauchen dürfen, die für alle biologischen Theorien empfehlenswert sein dürfte.

Zitierte Literatur.

a. Über *Anabasis aretioïdes*.

Brockmann-Jerosch, H., u. Heim, Ar., Vegetat.-Bilder vom Nordrand der algerischen Sahara. (Veg.-Bilder v. Karsten u. Schenk. VI. 4. 1907.)

418 Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

- Bunge, Al., *Anabasearum Revisio*. (Mém de l'Acad. imp. d. scienc de St. Pétersbourg. sér. VII. T. IV. No. 11.)
- Pflanzengeogr. Betrachtungen über die Familie der Chenopodiaceen. (Ebend. sér. VII. T. XXVII. No. 8.)
- Choisy, M. A., Documents relatifs à la mission dirigée au Sud de l'Algérie Paris 1900ff. T. 3. 1905. Darin: Rolland: Hydrologie, Météorologie etc.
- De Bary, Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane. 1877.
- Detto, C., Die Theorie der direkten Anpassung etc. 1904.
- Diels, L., Vegetationsbiologie v. Neuseeland. (Englers bot. Jahrb. XXII. 1897.)
- Fischer, H., Der Pericykel in den freien Stengelorganen. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXV. 1900.)
- Fitting, H., Die Wasserversorgung u. die osmot. Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. (Zeitschr. f. Bot. III. 4. 1911.)
- Flahault, Chr.. sur les herborisations etc. (Bull. soc. bot. de France. 1907.)
- Fron, G., Sur la racine des *Suaeda* et des *Salsola*. (Compt. rend. Paris. T. 125. 1897. p. 366.)
- Sur la cause de la structure spiralée des racines de certaines Chenopodiacees. (Ebend. T. 127. 1898. p. 562.)
- Gernet, C. A. v., Notizen über den Bau des Holzkörpers einiger Chenopodiaceen. (Bull. d. l. soc. imp. d. natural. de Moscou. XXXII. 1859.)
- Gheorghieff, St., Beitr. z. vergl. Anat. d. Chenopodiaceen. (Bot. Centrbl. VIII. 1887; Bd. XXX u. XXXI.)
- Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl. 1909.
- Herail, Etude de la tige des Dicotyledones. (Ann. scienc. nat. Bot. Sér. 6. T. XX.)
- Jaccard, P., Etude anatomique de bois comprimés. (Mitteil. d. schweiz. Centralanst. f. d. forstl. Versuchswes. X. 1. 1911.)
- Jönsson, Zur Kenntnis d. anat. Baues der Wüstenpflanzen. (Lunds Univers. Arkr. 38. 2. 1902. No. 6.)
- Kohl, F. G., Anatom.-physiol. Untersuchung der Kalksalze u. Kieselsäure in d. Pflanze. Marburg 1889.
- Leisering, Über die Entwicklungsgeschichte des interxylären Leptoms bei den Dicotyledonen. (Bot. Centrbl. LXXX. 1899.)
- Über die Korkbildung bei den Chenopod. (Ber. d. d. bot. Ges. XVII. 1899. (a.)
- Livingston, B. E., The relation of Desert Plants to Soil Moisture and to Evaporation. (Carnegie Inst. of Wash. Publ. 50. 1906.)
- Mac Dougal, D. T., Botanical Features of North American Deserts. (Carnegie Publ. No. 99. Wash. 1908.)
- Massart, J., Un Voyage botanique au Sahara. (Bull. soc. roy. d. bot. de Belgique. T. 37. 1898.)
- Morot, Recherches sur le péricycle. (Ann. scienc. nat. Bot. sér. VI. T. 20. 1885.)
- Renner, O., Beiträge zur Physik der Transpiration. (Flora. Bd. 100. 1910. Heft 4.)
- Rolland, M. G., siehe Choisy.
- Rübel, S, Beiträge z. Kenntnis d. photochem. Klimas von Algerien. (Vierteljahrsschrift d. Nat. Gesellschaft Zürich. Bd. 55. 1910).

Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc. 419

- Sanio, C., Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers. (Bot. Zeitg. Bd. 21. 1863. No. 12.)
Schröter, C., Das Pflanzenleben der Alpen. 1908.
Schenk, H., Vergleichende Darstellg. der Pflanzengeogr. der subantarkt. Inseln. (Wiss. Ergebni. d. Deutsch. Tiefsee-Exped. Bd. II. 1905.)
Solereder, Vergl. Anatomie der Dicotyledonen. 1899.
Spalding, V. M., Distribution and Movements of desert Plants. (Carnegie Inst. of Wash. Publ. 113. 1909.)
Ternetz, Ch., *Azorella Selago* Hook. (Bot. Zeitg. 1902. I.)
Volkens, G., Flora der ägypt.-arab. Wüste. 1887.
—, *Chenopodiaceae*. (Engler-Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien. III. I. Lief. 79 u. 80. 1892.)
Warming, Ecology of Plants. 1909.

b. Betr. den Anhang über Polsterpflanzen.

- Adamovič, L., Die Vegetationsformen Ostserbiens. (Engl. Bot. Jahrb. Bd. 26. 1898.)
—, Die Sandsteppen Serbiens. (Engl. Bot. Jahrb. Bd. 39. 1904.)
Andersson, G., Zur Pflanzengeographie d. Arctis. (Geogr. Zeitschr. Bd. VIII. 1902.)
Brockmann und Heim, s. oben.
Birger, S., Die Vegetation bei Port Stanley etc. (Engl. Bot. Jahrb. Bd. 39. 1906.)
Cockayne, L., Report on a botanical Survey of the Tongariro National Park. Wellington 1908.
—, The mount Arrowsmith District. (Transact. New Zeal. Inst. XLII. 1910.)
—, Report. of a Botanical Survey of Stewart Island. I. Wellington 1909.
—, The ecological botany of subantarctic Islands etc. II. 1909.
—, New Zealand Plants and their story. Wellington 1910. (Populäre Darstellg.)
—, On the peopling by plants of the subalpine Riverbed of the Rakaia. [Southern alps of New Zealand.] (Trans. bot. Soc. Edinburgh. Vol. 24. 1911.)
Diels, L., Die Pflanzenwelt von Westaustralien. (Vegetation d. Erde. VII. 1906.)
Dusén, Über d. Vegetation der feuerländ. Inselgruppe. (Engl. Bot. Jahrb. 24. 1898.)
—, Gefäßpflanzen aus Ost- und Südpatagonien. (Arkiv f. Botan. 1908.)
Domin, K., Morphol. u. phylogenet. Studien über d. Familie der Umbelliferen. (Bull. int. de l'Acad. d. Sc. de Bohême. 1908.)
Goebel, K., Pflanzenbiol. Schilderungen. I. 1891.
Heß, E., Über die Wuchsformen d. alp. Geröllpflanzen. (Beih. z. Botan. Centralblatt. Abt. II. Bd. 27. 1910.)
Marloth, R., Das Kapland. (Chun, Ergebnisse d. Tiefsee-Exped. Bd. II. Teil III. 1908.)
Meigen, Fr., Skizze der Veget.-Verhältnisse von Santiago. (Engl. Bot. Jahrb. 17. 1893.)
—, Biolog. Beob. aus d. Flora Santagos. (Engl. Bot. Jahrb. 18. 1894.)
Neger, F. W., Vegetat.-Verhältnisse im nördl. Araucanien. (Engl. Bot. Jahrb. 23. 1897.)
Pax, A., Verbreitung der südamerikan. Caryophyllaceen usw. (Engl. Bot. Jahrb. 18. 1894.)
Pritzel, E., Vegetat.-Bilder aus d. mittl. u. südl. Griechenland. (Engl. Bot. Jahrb. 41. 1907.)

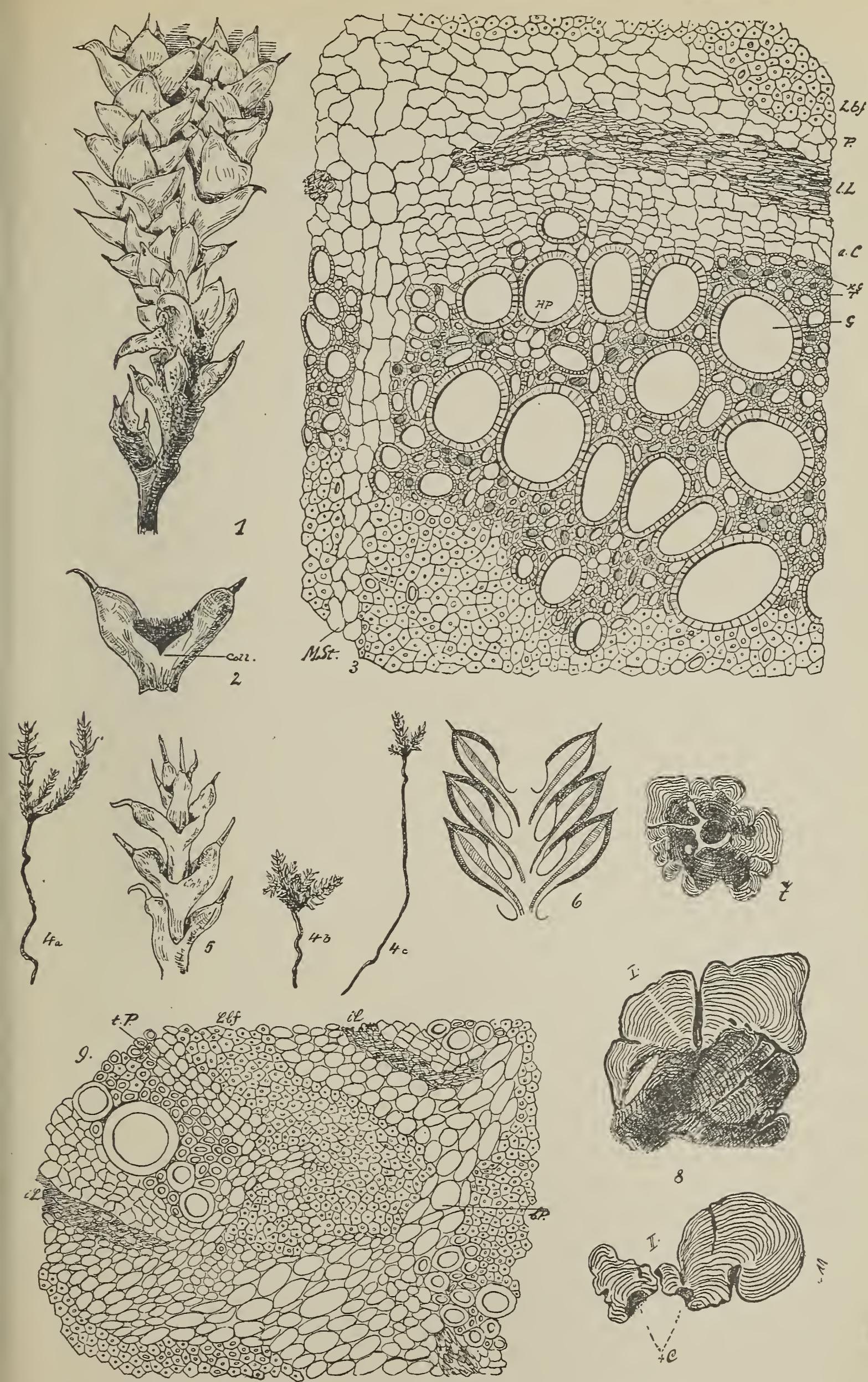
420 Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc.

- Raunkiaer, C., Planterigets Livsformer og deres Betydelse for geographicen. Kopenhagen 1907.
- Reiche, K., Über polster- und deckenförmig wachsende Pflanzen. (Verh. wiss. Ver. z. Santiago. Bd. II. 1893. Heft 5 u. 6.)
- , Zur Kenntnis der chilenischen Arten der Gattung *Oxalis*. (Engl. bot. Jahrb. 18. 1894.)
- , Die bot. Ergebn. meiner Reise in die Cordilleren usw. (Engl. Bot. Jahrb. 22. 1897.)
- , Die Vegetat.-Verhältnisse am Unterlauf des Rio Maule. (Engl. Bot. Jahrb. 21. 1896.)
- u. Pöhlmann, R., Beitr. z. Kenntn. d. Flußtäler Camerones usw. (Verh. wiss. Ver. z. Santiago. Bd. IV. 1900.)
- , Grundzüge d. Pflanzenverbr. in Chile. (Veget. d. Erde. VIII. 1907.)
- Rikli, Beitr. z. Kenntn. v. Natur- u. Pflanzenwelt Grönlands. (Actes d. l. soc. helvet. d. sc. nat. 1909.)
- Schenk, H., s. oben.
- Scottsberg, C., Vegetationsbilder aus Feuerland usw. (Karsten u. Schenk, Vegetationsbilder Reihe IV. H. 3. 4. 1906.)
- Schröter, C., s. unter a.
- Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie etc. 1898.
- Ternetz, s. oben.
- Warming, The structure and Biology of Arctic Flowering Plants. (Meddelesen om Grönland. XXXVI. 1909.)
- , Om Planterigets Livsformer. Kopenhagen 1906.
- , Ökologische Pflanzengeographie. 2. Aufl. 1902. S. a. O.
- Weberbauer, A., Anat. u. biol. Studien über d. Vegetat. der Hochanden Perus. (Engl. Bot. Jahrb. 37. 1905.)
- , Weitere Mitteilungen usw. (Engl. Bot. Jahrb. 39. 1906.)
- , Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden. (Vegetat. d. Erde. XII. 1911.)
- Weddel, H. A., Chloris andina. Bd. I. 1855. Bd. II. 1857.
- Zederbauer, E., Vegetationsbilder aus Kleinasien. (Karsten u. Schenk, Vegetationsbilder Reihe III. Heft 6. 1906).

Erklärung der Tafeln.

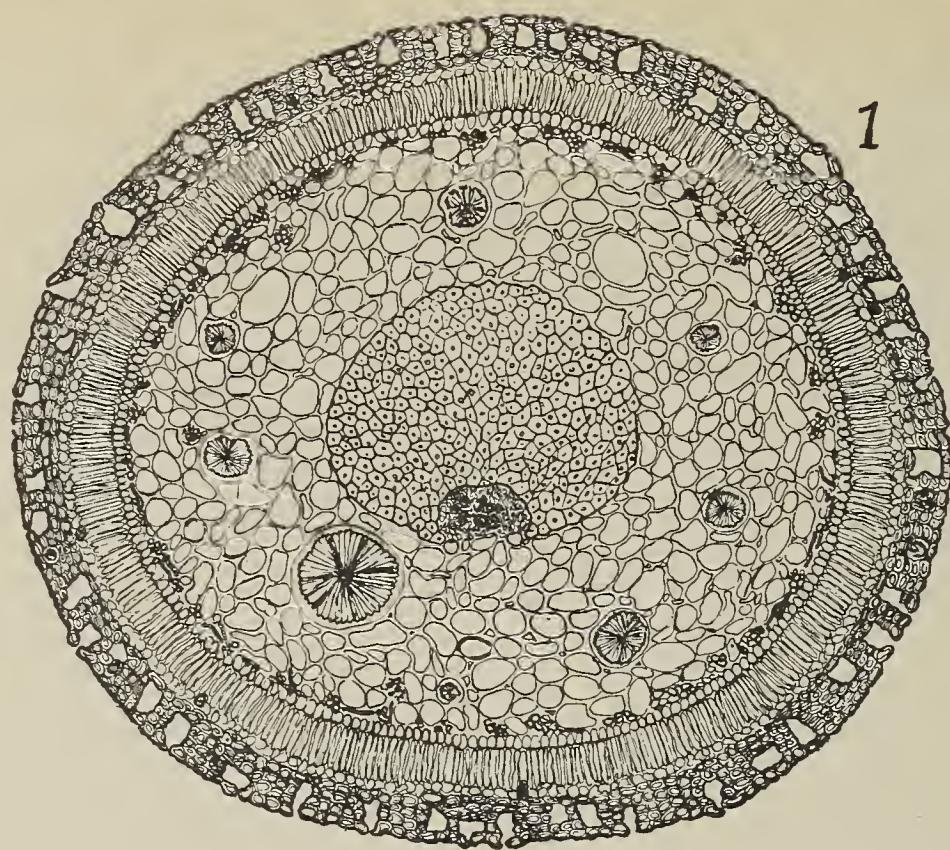
Taf. XII.

1. Sproß, $2\frac{1}{2}$ mal vergr.
2. Losgelöstes Blattpaar, 4 mal vergr.
3. Holz, Bau der typischen sekundären Zuwachszonen.
Lbf Libriform; *lL* leitendes Gewebe des sekundären Parenchyms (Lep-tom), obliteriert; *aC* altes Cambium, resp. an dessen Stelle getretenes Parenchym oder schwach prosenchymatisch ausgebildetes Gewebe. *P* un-differenziertes sekund. Parenchym; *G* Gefäße; *kG* englumige Gefäße, *T* Tracheiden; *HP* „Holzparenchym“; *MSt* markstrahlenartiges Ge-webe. 225 mal vergr.
4. Junge Pflanzen. Zirka $\frac{3}{4}$ nat. Gr.
5. Sproßbau der jungen Pflanzen, sowie der schlecht belichteten Triebe an der Unterseite der Polster; zirka 3,5 mal vergr.

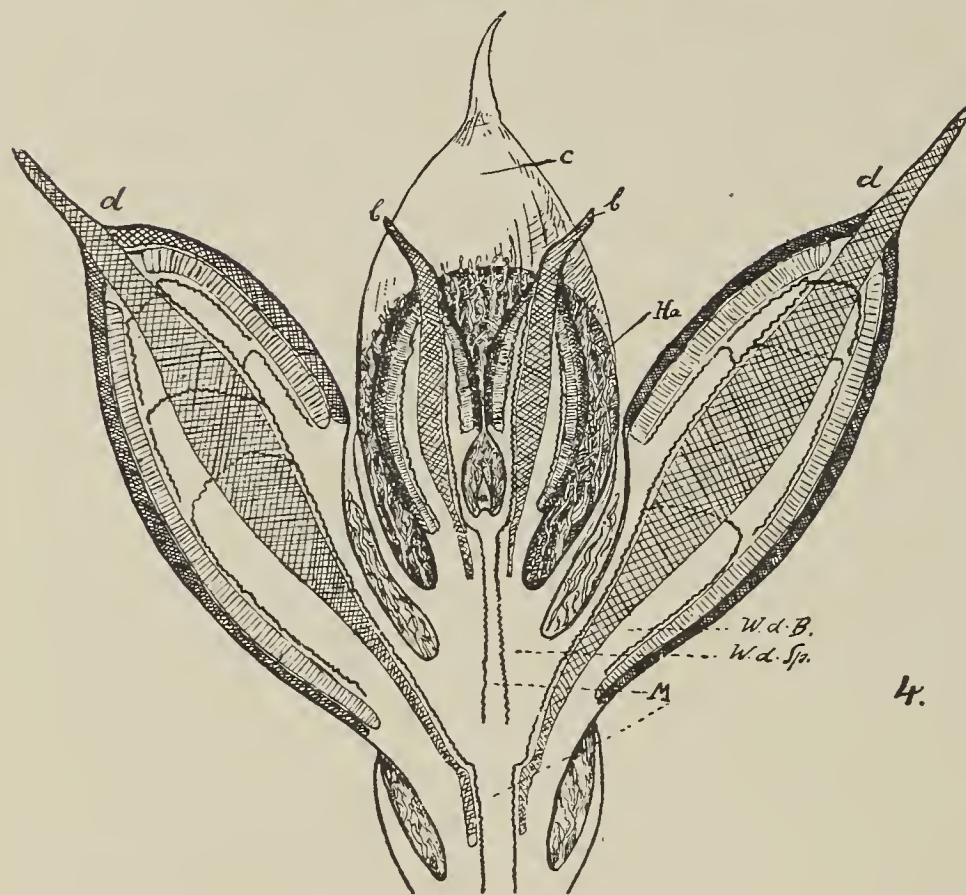
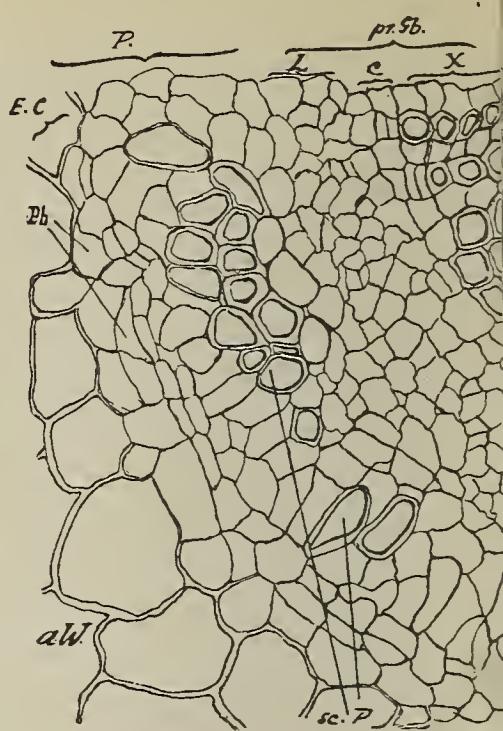




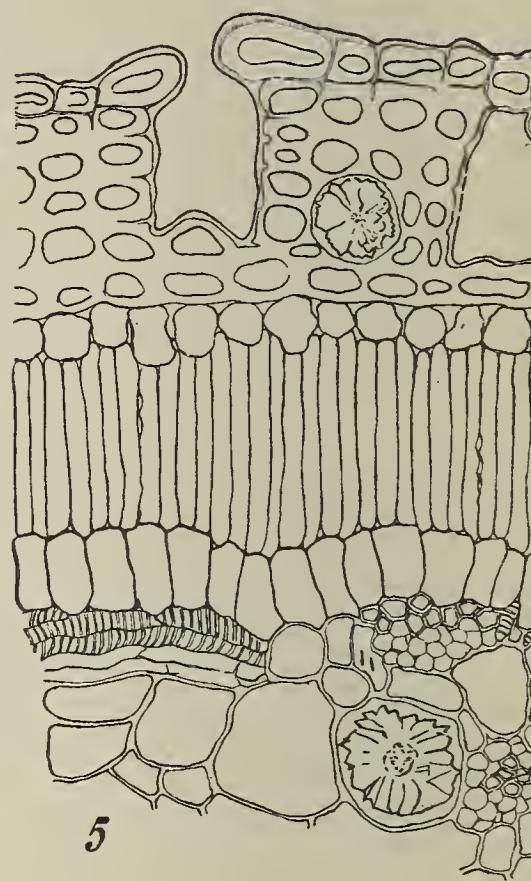
Beigefüte zum Botanischen Centralblatt Bd. XXVIII. Abt. I.



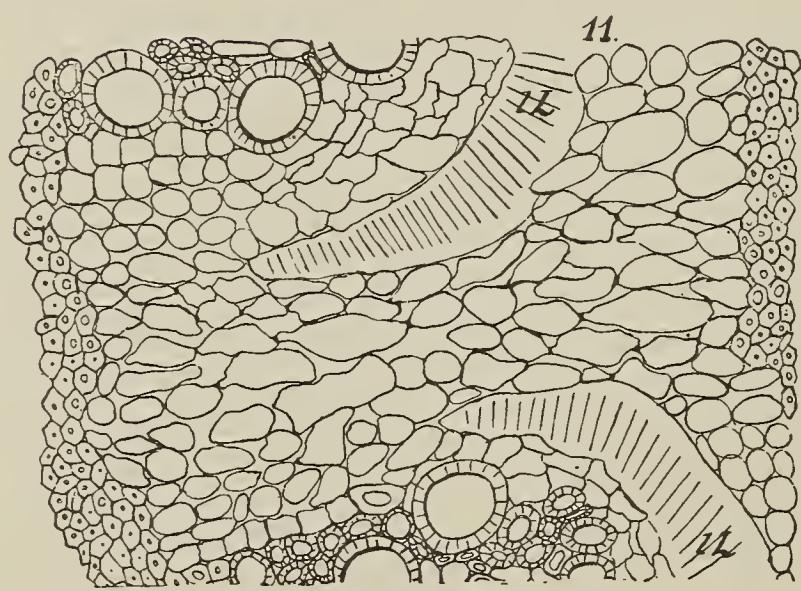
1



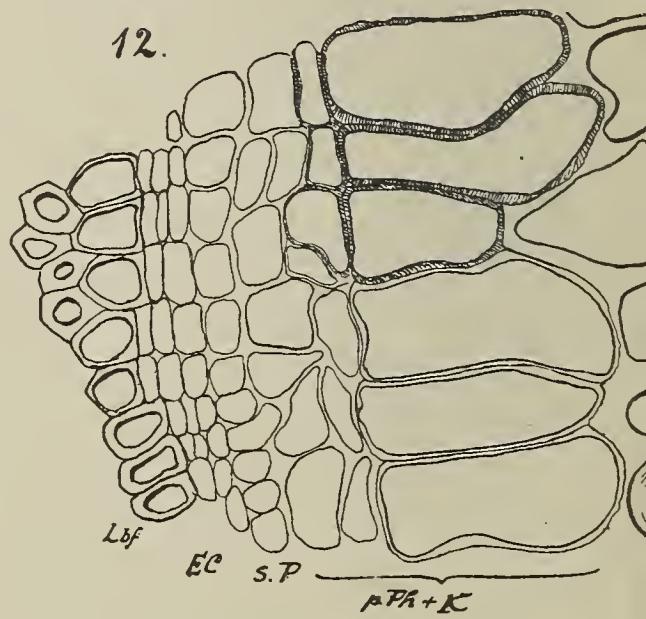
4.



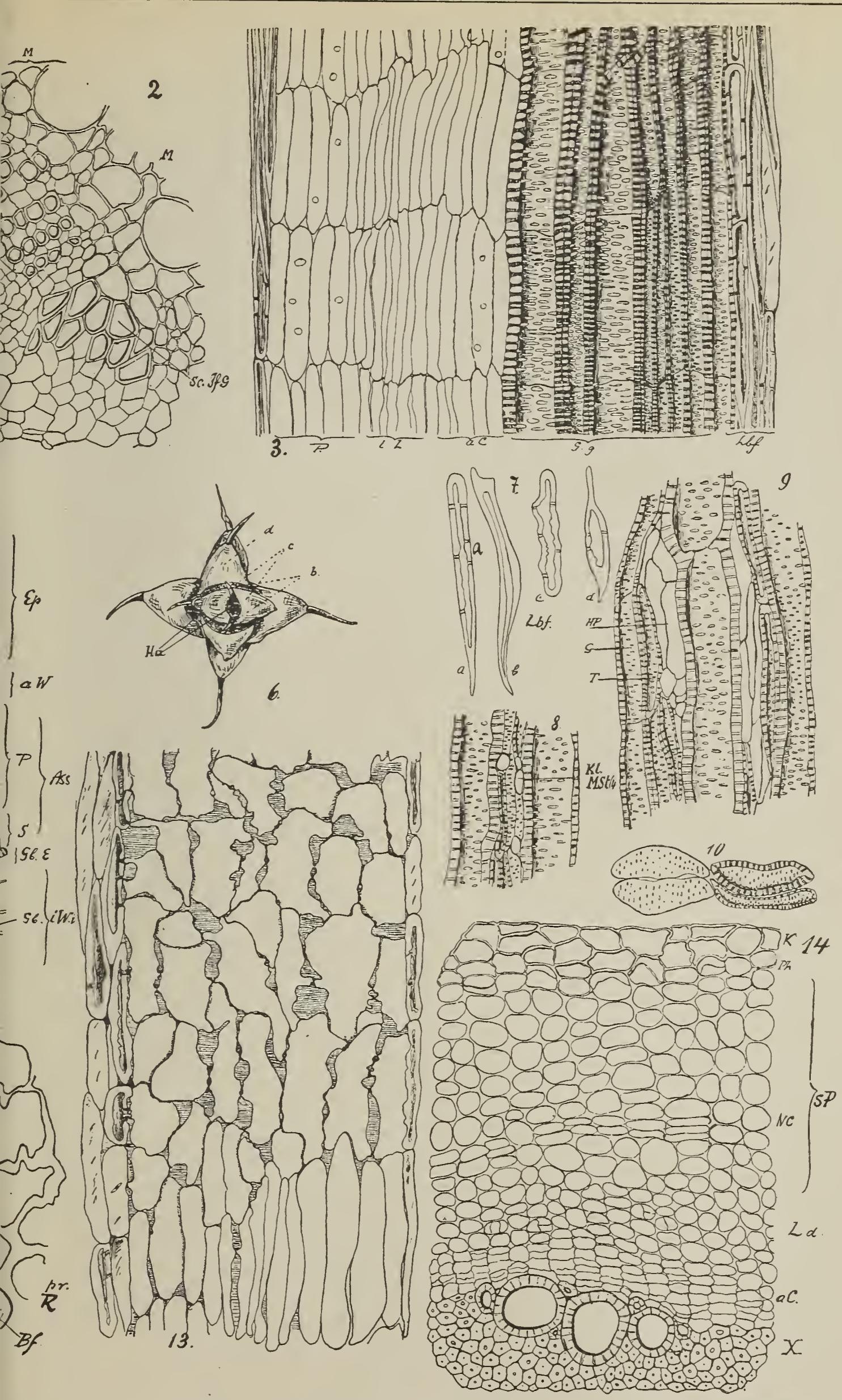
5



11.



12.



Hauri, *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze etc. 421

6. Anordnung der mechanischen Gewebe an den Sproßspitzen; schematisch; Epidermis u. Blattbast schraffiert.
7. Querschnitt durch eine Wurzel in der Nähe des Hypokotyls. Polster zirka 15 cm im Durchmesser; nat. Gr.
8. Querschnitte durch einen Stamm in versch. Höhe. Hell Weichholz, dunkel Kernholz; nat. Gr.
9. Holzquerschnitt. Stelle ähnlich wie cP₃ in Fig. 6 des Texts. tP tangentiales Parenchym; bP Verbindung von zwei Zuwachszenen durch eine breitere Parenchymzone; lL obliteriertes leitendes Leptom; Lbf Libriform; 225 mal vergr.

Tafel XIII.

1. Blattquerschnitt im oberen Teil des Blatts; 50 mal vergr.
2. Querschnitt durch den jungen Stengel; M Mark; prGb primäres Gefäßbündel; P Pericykel; aW äußeres Wassergewebe der prim. Rinde; sc. Ifg sclerifiziertes Interfasciculargewebe; scP sclerifiz. Partie des Pericykels; EC extrafasciculäres Cambium; Ph (Übergangszellen zwischen Pericykel und äußerem Wassergewebe) Ausgangspunkt des prim. Korks, prim. Phellogen; L Leptom der pr. Gb.; C Cambium ders.; X Xylem ders. (Spiralgef.) 450 mal vergr.
3. Längsschnitt durch eine typisch ausgebildete Zuwachszone im Holz. Gg Gefäße u. Tracheiden; Lbf Libriform; P Parenchym; lL leitendes Leptom; aC altes Cambium resp. an dessen Stelle getretenes Gewebe; P, lL u. aC Leptomteil; Gg u. Lbf Xylemteil; 225 mal vergr.
4. Längsschnitt durch die Sproßspitze; schemat. a erstes, b zweites, c drittes, d vierter Blattpaar; Ha Haare; M Mark; WdB Wassergewebe des Blattes; WdSp W. des Sprosses (prim. Rinde); dunkel schraffiert: Epidermis; doppelt schraffiert: Blattbast; einfach schraffiert: Assimilat.-Gewebe. Das äußere Wassergewebe (zw. Assimilationsgewebe u. Epidermis ist nicht berücksichtigt).
5. Blattquerschnitt. Partie aus Fig. 1 stärker vergrößert. Ep Epidermis; AW äußeres Wassergewebe; Ass Assimilationsgewebe; P Palissadengewebe; S Sammelzellen; GbE Gefäßbündelendigungen; Gb Gefäßbündel im Querschnitt getroffen. iW inneres Wassergewebe; Oxalatkristalle; 225 mal vergr.
6. Sproßspitze von oben gesehen. Blattpaare bezeichnet wie Fig. 4. Ha Haare; 4 mal vergr.
7. Libriformfasern. Übergänge zu Parenchym-Formen (c. d.).
8. Längsschnitt durch das Holz. KLMstr kleine Markstrahlen; 225 mal vergr.
9. Längsschnitt durch das Holz. HP „Holzparenchym“; G Gefäße; T Tracheiden; 225 mal vergr.
10. Eigentümliche Tracheiden (28×80 μ groß).
11. Querschnitt durch die Stelle CP₁ der Text-Fig. 6; 225 mal vergr.
12. Bildung des prim. Korks. Querschnitt durch den jungen Stengel. Bezeichnungen wie Fig. 2; Bf Bastfasern der prim. Rinde (pr. R.); pPh u. k. prim. Phellogen u. Kork; 450 mal vergr.
13. Längsschnitt durch Holz. Stelle der Fig. 6 des Textes bei CP₁. Konjugiertes Parenchym; 225 mal vergr.