

Anatomische Untersuchungen an Polsterpflanzen nebst morphologischen und ökologischen Notizen.

Von

Hans Hauri, St. Gallen (Schweiz).

Mit 16 Abbildungen im Text.

1. Einleitung.

Die Polsterpflanzen sind eines der weniger bekannten, aber auch eines der besten Beispiele für Konvergenz. In früheren Arbeiten schon¹⁾ wurde auf die morphologischen und ökologischen Seiten der Erscheinung eingegangen; die vorliegende Arbeit hat den Zweck zu zeigen, daß sich im Bau dieser Pflanzen auch weitgehende anatomische Konvergenzen zeigen. Die sämtlichen der Untersuchung unterworfenen Polsterpflanzen sind nämlich anatomisch als Xerophyten charakterisiert. Es war dies freilich schon aus deren Morphologie und Ökologie anzunehmen, doch wurde betont,²⁾ daß erst eine größere anatomische Untersuchung die Richtigkeit dieser Annahme bestätigen könnte. Es wurden nun im Ganzen 73 Spezies von Radialvollkugelpolstern³⁾ und 25 andere Polsterpflanzen auf anatomischen Bau des Blattes und so weit möglich auch des Stengels untersucht und das erwähnte Resultat gefunden. Es dürfte dasselbe für die ökologische Pflanzengeographie von Wert sein, die mit Polsterpflanzen als besonderer Lebensform ja viel zu tun hat.⁴⁾ Es wird durch dieses Resultat wohl auch der Begriff der „physiologischen Trocken-

¹⁾ Hauri. *Anabasis aetioïdes* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze der algerischen Sahara (mit einem Anhang, die Kenntnis der angiospermen Polsterpflanzen überhaupt betreffend). (Beih. z. bot. Zentralbl. Abt. 1. Bd. XXVIII.)

Hauri, H., u. Schröter, C., Versuch einer Übersicht der angiospermen Polsterpflanzen. (Englers bot. Jahrb. Bd. 50. Supplementbd., Festbd. f. A. Engler. p. 618 ff.)

²⁾ Hauri, l. c. p. 84 u. Hauri u. Schröter, l. c. p. 622.

³⁾ Vergl. über alle Bezeichnungen Hauri, l. c. p. 81 ff.

⁴⁾ Vergl. Warming, *Oecology of Plants*. 1909. p. 11 u. 129.

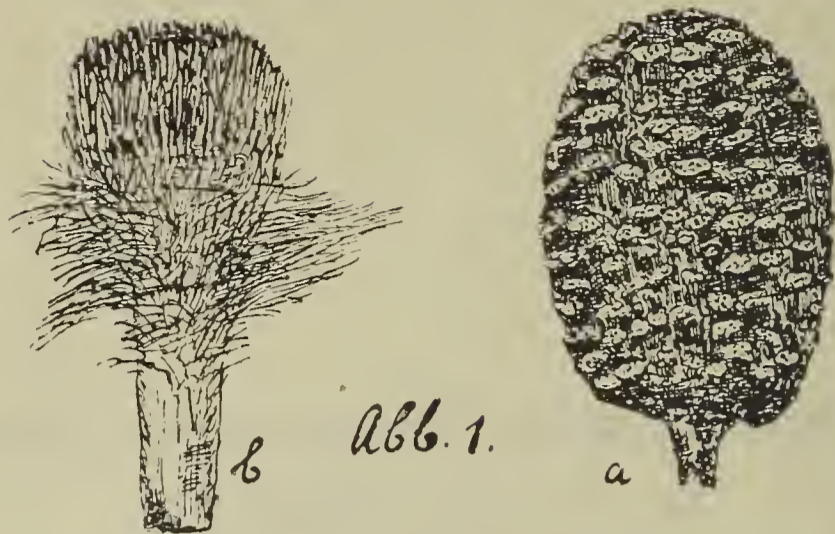


Abb. 1. *Raoulia bryoides*.
 a Säulchen 5:1, b Einzelblatt 13:1.



Abb. 2. *Raoulia Petriensis*.
 a Säulchen 3:1, b Einzelblatt 10:1.

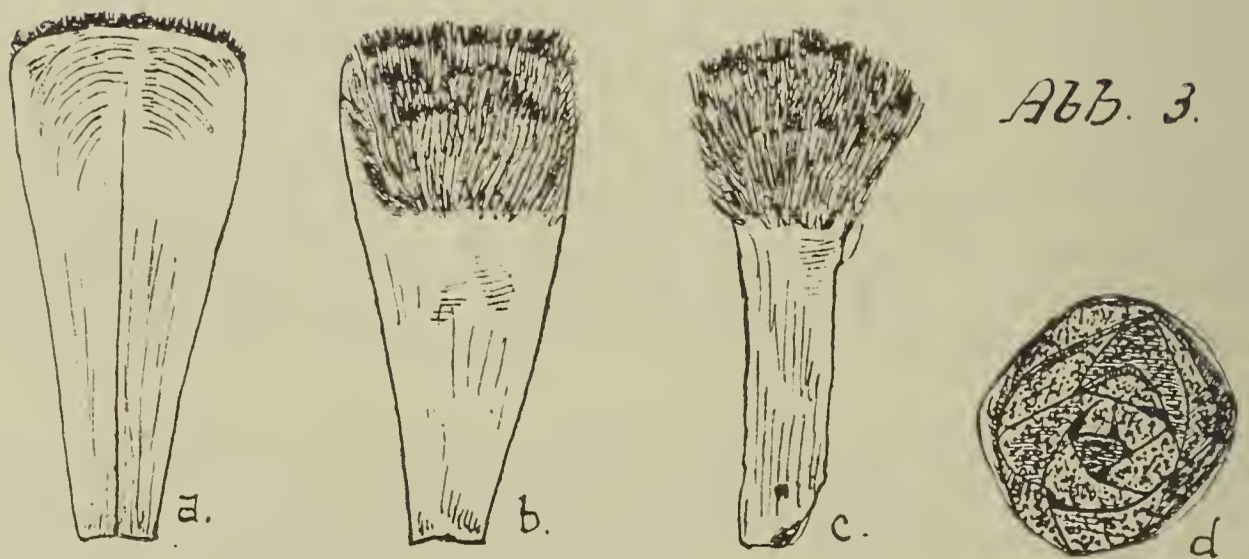


Abb. 3. *Raoulia Goyeni*.
 a Blatt von unten-außen 16:1, b u. c von oben-innen 16:1,
 d Säulchendurchschnitt 12:1.

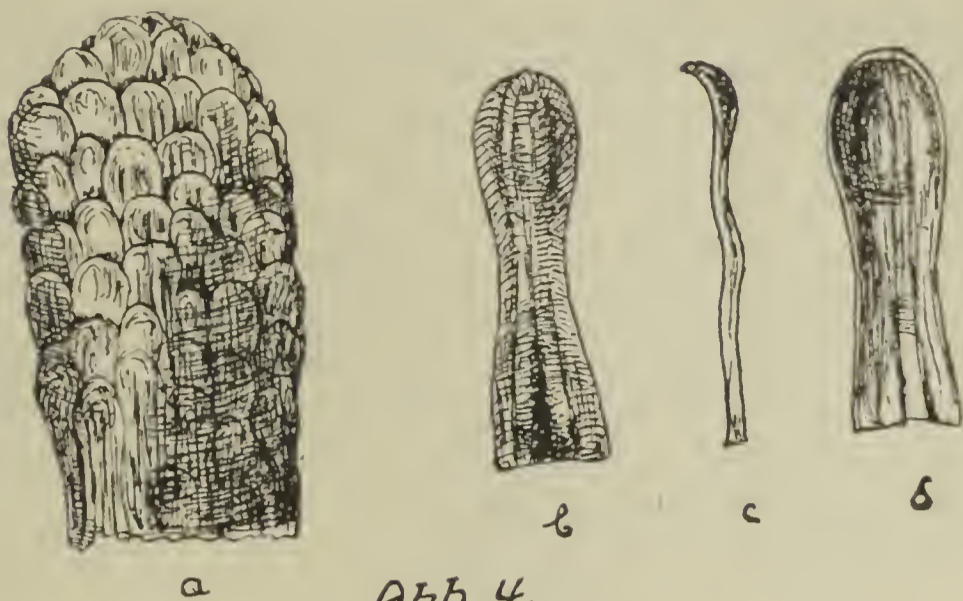


Abb. 4.

Abb. 4. *Lyallia kerguelensis*.

a Blattsäulchen 3:1, b—d Blatt 6:1, b von außen, c von der Seite, d von innen.

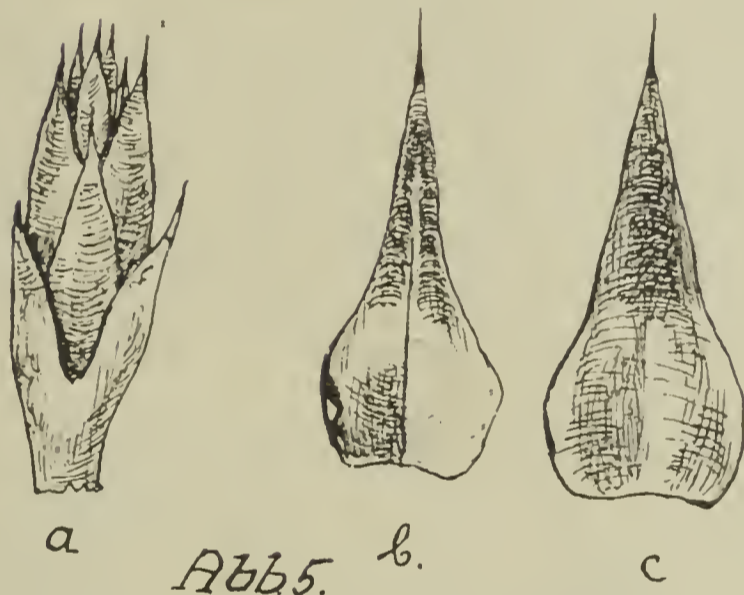


Abb. 5.

Abb. 5. *Colobanthus brevisepalus*.

a Säulchenspitze 6:1, b Blatt von innen, c Blatt von außen, b u. c 10:1.

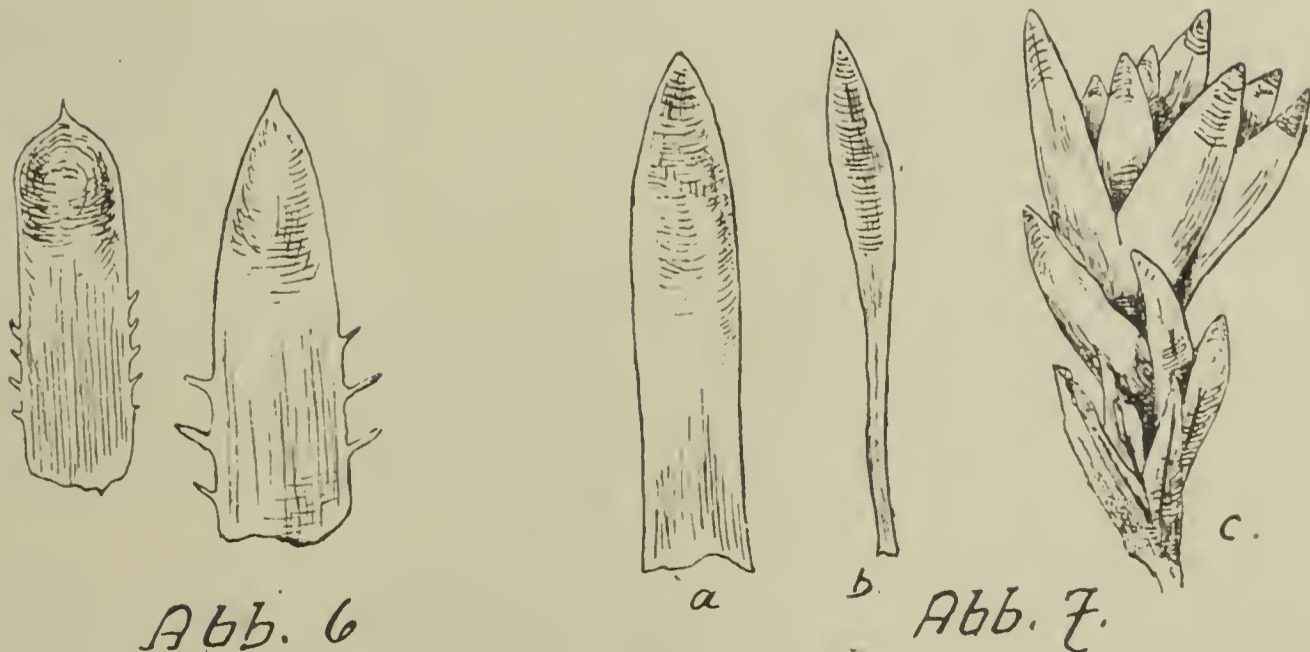


Abb. 6

Abb. 7.

Abb. 6. *Saxifraga bryoïdes*. Blätter 9:1.

Abb. 7. *Alsine sedoïdes*.

c Sproßspitze 8:1. a u. b Blatt von außen und von der Seite 12:1.

heit“ wesentlich gestützt, denn die xerophytischen Polsterpflanzen bewohnen in großer Zahl physikalisch nasse Standorte¹⁾. Die in den genannten Arbeiten auch schon aufgeworfene Frage, ob sich eventuell neben der Konvergenz zum Xerophytismus noch andere Konvergenzen finden möchten, ist nunmehr ebenfalls in bejahender Weise zu beantworten möglich geworden. Es hat sich nämlich gezeigt, daß wenigstens teilweise eine Konvergenz zu einem besonderen Typus mechanischen Baues sich in dieser Lebensform entwickelt hat. Mit der Darstellung der anatomischen Untersuchungsergebnisse verbinden sich gelegentliche ergänzende Mitteilungen morphologischer Art.

2. Zur Morphologie des Blattes.

(Nachtrag zu den früheren Arbeiten; vergl. Einl.)

Die Blätter der Polsterpflanzen sind stets klein, 1 cm Länge wird kaum überschritten. Ihrer Form nach sind sie meist schmal-länglich oder breit-stengelumfassend. Am Grund sind sie bei beiden Formen meist dünn, oft häutig, an der Spitze vielfach dicklich, dabei bald mehr abgeflacht, bald mehr keulenförmig. Immer sind sie ohne eigentlichen Stiel. Mit wenigen Ausnahmen (einige Azorellen) sind sie einfach, ungeteilt und ganzrandig.

Feste Verbindung des Blatts mit dem Stengel ist möglich besonders dadurch, daß sich die kleinen Blätter eng um den Stengel anlegen, sodann dadurch, daß sich die einzelnen Blätter basal und auch seitlich stark decken und so gegenseitig Halt geben (imbrikate Beblätterung, vergl. die Abb. 1—10). Diese Art der Beblätterung ist durch Schaffung windstiller Räume zwischen den Blättern zweifellos ein Mittel gegen zu starke Transpiration des einzelnen Blattes, also eine xerophytische Anpassung, zugleich aber trägt sie wesentlich zur wechselseitigen Verfestigung der einzelnen Blätter bei. Es gibt übrigens eine Reihe von speziellen Einrichtungen zur gegenseitigen Verfestigung der Blätter von denen einige noch genannt sein sollen, da dieser Punkt in früheren Arbeiten vernachlässigt wurde:

a) Kanten und Rippen resp. Rinnen und Vertiefungen auf den verschiedenen Seiten der Blätter, so daß das untere und obere Blättchen am Säulchen gut ineinandergreifen. Beispiele: *Colobanthus brevisepalus*, Abb. 5; *Psammotropa quadrangularis*, Abb. 10; *Benthamiella montana*, Abb. 11.

b) Höhlung des ganzen Blattes oder der Spitze desselben. Beispiele: *Lyallia kerguelensis*, Abb. 4; *Valeriana sedifolia*; *Raoulia Petriensis*, Abb. 2; *Benthamiella montana*; *Saccardophytum officinale*; *Draba pectinata*.

¹⁾ Vergl. Hauri u. Schröter, l. c. p. 652 ff.

c) Seitliche Flügel (seitliche Gebilde am Blatt; bestehend in einer nur aus den beiden Epidermen gebildeten Haut) und

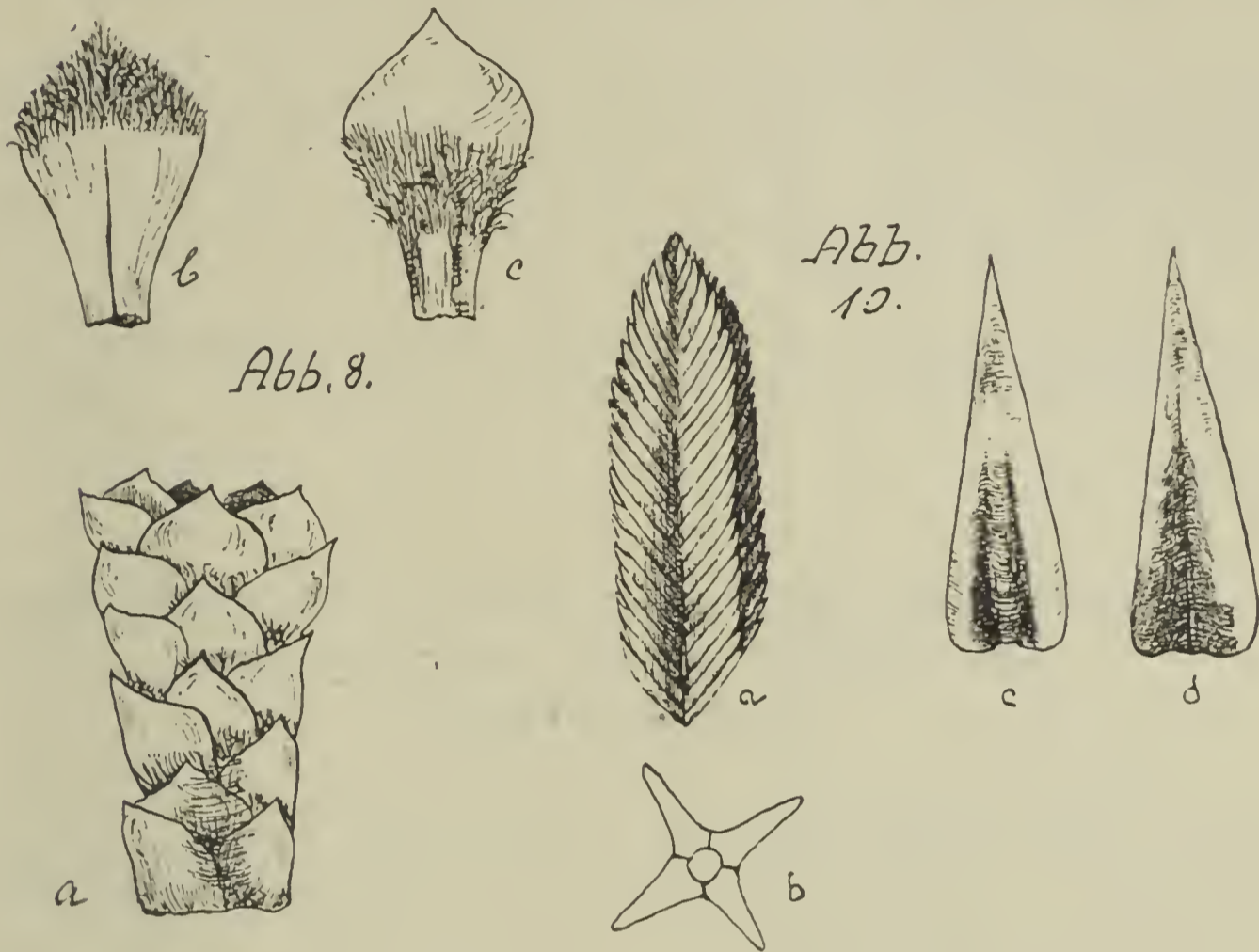


Abb. 8.

Abb.
10.

Abb 9.

Abb
11.

Abb. 8. *Pterygopappus Laurenci*.

a Sproßspitze 4:1, b Blatt von innen-oben, c Blatt von außen-unten 7:1.

Abb. 9. *Verbena caespitosa*. Blatt 9:1.

Abb. 10. *Psammotropha quadrangularis*.

a Blattsäulchen, b schemat. Querschnitt durch dasselbe, c Blatt von oben-innen
d dasselbe von unten-außen.

Abb. 11. *Benthamiella montana*.

Blatt von den beiden Seiten 14:1.

steife Haare, so daß ein besseres gegenseitiges Sichbedecken der Blätter zustandekommt. Beispiele: Haare: *Draba pectinata*,

rigida, *bryoides*; *Benthamiella montana*; *Saxifraga bryoides* und *oppositifolia*, Abb. 6; Flügel: *Arenaria musciformis*; *Thylacospermum rupifragum*, Abb. 12; *Pterygopappus Lawrenci*, Abb. 8.

d) Lokale Behaarung der Blätter; hierher die meisten Fälle von partieller Behaarung, die im Verzeichnis aufgeführt sind. Die Haare füllen die Lücken zwischen den Blättern, lassen Verschiebungen weniger zu und erhöhen so die Verfestigung der Blätter. Beispiele: *Raoulia Goyeni*, *bryoides*; *Pterygopappus Lawrenci*, Abb. 3 und 8, u. v. a.

Die Behaarung der Polsterpflanzenblätter dürfte überhaupt unter diesem Gesichtspunkt betrachtet werden (vergl. S. 286).

3. Verzeichnis der untersuchten Polsterpflanzen und Ergebnisse der anatomischen Untersuchungen.

Radialvollkugelpolster sind uns¹⁾ 200 Arten in 47 Gattungen und in 26 Familien bekannt. Anderweitige Polsterarten noch 138 Arten. Untersucht wurden nur von den Radialkugelpolstern 73 Arten in 29 Gattungen und in 16 Familien. Dazu ca. 25 anderweitige Polster. Auf Grund dieser Untersuchungen sind nun wohl, was die am meisten in Betracht kommenden Radialkugelpolster betrifft, einige allgemeine Schlüsse berechtigt. Alle Polsterpflanzen anatomisch zu untersuchen, wäre des Mangels an Material und der Eintönigkeit solcher Arbeit wegen nicht möglich gewesen.²⁾

Untersuchte Nicht-Radialkugelpolster sind in () gesetzt.

Für Vermittelung von Material aus dem Herbarium generale in Zürich bin ich Herrn Prof. Dr. Rickli zu Dank verpflichtet. Herr Prof. Dr. C. Schröter hat mir Material aus Genf, Lausanne, Kew, Upsala und Petersburg verschafft. Auf ihn und seine schöne Polsterpflanzensammlung geht auch die Anregung zu dieser Arbeit zurück. Auch ihm sei der beste Dank ausgesprochen.

Abkürzungen: — nicht untersucht; ? nicht zu entscheiden gewesen; sch. v. = schwach verdickt; v. = mittelstark verdickt; s. v. = stark verdickt; p. oder part. = partiell. Anordnung der Familien systematisch, der Arten innerhalb derselben alphabetisch. Betr. Nomenklatur, vergl. Hauri und Schröter l. c.

¹⁾ Hauri u. Schröter; l. c. p. 652.

²⁾ Einige wenige Spezies wurden nicht selbst untersucht, sondern die Angaben anatomischer Art den zitierten Autoren entnommen.

Familie und Spezies	Behaarung	Epi- dermis	Palisaden- Reihen	Bast im Blatt	Bast im jungen Steng.	Bemerkungen	
Monocotyledonen						Den dicotylen Polstern nur ähnlich, nicht gleichwertig.	
(Cyperaceae)							
<i>(Oreobolus pectinatus)</i>	0	v.	0	ja	nein		
<i>(" Pumilio)</i>	0	v.	0	ja	nein		
(Centrolepidiaceae)							
<i>(Gaimardia pusilla)</i>	—	v.	—	—	—		Epidermis u. Mark verholzt, nach Reiche.
(Juncaceae)							
<i>(Distichia muscoides)</i>	0	v.	2—3	ja	kaum		Epid. verh. n. Reiche.
<i>(" clandestina)</i>	0	v.	—	—	—		Epidermisaußenwand verholzt.
<i>(Oxychloë andina)</i>	0	v.	0	ja	kaum		
Dicotyledonen							
Chenopodiaceae							
<i>Anabasis aretioides</i>	part.	4—5- schichtig	1	ja	nein	Ein Extrem!	
Aizoaceae							
<i>Psammotropha quadrangularis</i>	0	s. v.	kaum	nein	nein	Mark verholzt.	
Portulacaceae							
<i>Hectorella caespitosa</i>	0	sch. v.	0	nein	nein	nach Reiche.	
<i>(Culandrinia rupestris)</i>	—	s. v.	—	nein	nein		
Caryophyllaceae							
<i>Alsine sedoides</i>	0	s. v.	2—3	ja	nein	*) Epidermis seitlich Flügel bildend. **) teilw. reicht Blattbast noch in den jung. Stengel hinunter, älterer Stengel kein Bast.	
<i>" aretioides</i>	0	s. v.	1—2	ja	nein		
<i>Arenaria musciformis</i>	0	s. v. *)	1	ja	**)		
<i>" obtusa</i>	0	v.	2—3 schw.	ja	nein		
<i>" polytrichoides</i>	0	s. v.	"	ja	nein		
<i>" tetraquetra</i>	0	s. v.	"	ja	nein		
<i>Colobanthus</i>			geg. d. Sp. zu schwach				
<i>" brevisepalus</i>	0	v.	"	nein	nein		
<i>" muscoides</i>	0	v.	"	nein	nein		
<i>" subulatus</i>	0	v.	"	nein	nein		
<i>(" Billardieri)</i>	0	v.	"	nein	nein		
<i>(" Lechleri)</i>	0	v.	"	nein	nein		
<i>Gypsophila aretioides</i>	0	sch. v.	schwach	nein	nein	Ein Extrem!	
<i>Lyallia kerguelensis</i>	0	sch. v.	kaum	ja	nein	Verholzungen: Epid. (excl. Billard.) Mark v. <i>brevisepalus</i> . Die alten Blätter (vielfach inclus. Parenchym bei allen Spezies). Epid. verholzt.	
<i>Paronychia pulvinata</i>	schwach	s. v.	schwach	nein	nein		
<i>(Pycnophyllum bryoïdes)</i>	part.	v.	?	nein	nein		
<i>Silene acaulis</i>	0	v.	1—3	ja	nein		
<i>" excapa</i>	0	v.	1—2	ja	nein		
<i>Thylacospermum</i>							
<i>" rupifragum</i>	0	v.	1 schwach	nein	nein		
Cruciferae							
<i>Draba acaulis</i>	dicht	sch. v.	schwach	nein	nein		
<i>" nivalis</i>	ja	v.	partiell	ja	nein		
<i>" pectinata</i>	schwach	v.	2—3 schw.	ja	nein (?)		
<i>(" polytricha)</i>	dicht	sch. v.	—	nein	nein		
<i>" rigida var. bryoïdes</i>	schwach	v.	schwach	nein	—		
<i>((? " scabra)</i>	schwach	s. v.	?	?	nein		
<i>" turgida</i>	schwach	v.	schwach	ja	ja ? *)		
<i>" vesicaria)</i>	dicht	sch. v.	?	nein	nein		

*) wahrsch. Reste vom Blatt.

Familie und Spezies	Behaarung	Epidermis	Palisaden-Reihen	Bast im Blatt	Bast im jungen Steng.	Bemerkungen
Saxifragaceae	**)			*)		**) Von den wenigen Drüsenhaaren wird abgesehen.
<i>Saxifraga aretioides</i>	0	s. v.	1 schwach	ja	nein	*) Bast d. Saxifragen, wenn vorhanden oft schlecht ausgebildet, in d. Regel nicht verholzt.
" <i>aspera</i> var. <i>bryoides</i>	schw., grob bewimpert	sv. — v.	0	nein	nein	
" <i>caesia</i>	0	v.	1—3	ja	nein	
" <i>decipiens</i> var. <i>grönlandica</i> f. <i>compacta</i>	gr. bewimp.	sv. — v.	?	(?) nein	nein	
<i>Saxifraga diapensioides</i>	0	v.	0	ja	nein	
" <i>exarata</i>	0	v.	0	nein	nein	
" <i>Jaquemontiana</i>	0	v.	?	(?) ja	nein	
" <i>imbricata</i>	0	v.	0	ja	nein	
" <i>marginata</i>	0	s. v.	1 schwach	ja	nein	
" <i>moschata</i>	0	v.	1 schwach	nein	nein	
" <i>oppositifolia</i>	schwach	s. v.	schwach	ja	nein	
" <i>Spruneri</i>	0	v.	0	ja	nein	
" <i>valdensis</i>	0	v.	schwach	(?) ja	nein	
" <i>Vandelii</i>	0	s. v.	0	ja	nein	
Thymeleaceae						
(<i>Drapetes mucosus</i>)	borstlich	v.	0	nein	nein	*) nein gerechnet, weil Reiche Bast sicher genannt hätte.
Oxalidaceae						Keine verholzten Elemente im Stengel. n. Reiche. Extrem!
<i>Oxalis bryoides</i>	sehr dicht	schwach	—	—*)	nein	
" <i>compacta</i>	sehr dicht	"	—	—	nein	
Umbelliferae						Alle Azorellablätter haben Collenchymmittelrippen u. z. T. Seitenrippen (Epidermale Verstärkung).
<i>Azorella caespitosa</i>	0	s. v.	gut	ja	nein	
(" <i>corymbosa</i>)	0	v.	?	ja	nein	
" <i>filamentosa</i>	0	v.	?	nein	nein	
(" <i>Gilliesii</i>)	0	v.	kaum	ja	ja	
" <i>glebaria-gumifera</i>	0	sch. v.	0	ja	nein	
(" <i>lycopodioides</i>)	0	s. v.	0	nein	nein	
" <i>madreporica</i>	ob. borstl.	—	—	—	—	nach Goebel.
" <i>monanthos</i>	0	sch. v.	wenig	ja	nein	
(" <i>pedemontana</i>)	0	v.	gut	ja	nein	
" <i>pulvinata</i>	0	v.	an d. Spitze schwach	ja	nein	
" <i>Selago</i>	0	sch. v.	schwach	nein	nein	nach Ternetz.
(<i>Laretia acaulis</i>)	0	s. v.	gut	nein	nein	
<i>Mulinum cryptanthum</i>		2-schichtig				
" <i>pulvinare</i>	0	s. v.	gut	ja	ja *)	*) linsenförmig im Stengel eingelagert.
Primulaceae						
<i>Androsace helvetica</i>	dicht	sch. v.	0	nein	nein	
(" <i>glacialis</i>)	schwach	sch. v.	0	nein	nein	
Borraginaceae						
(<i>Eritrichium nanum</i>)	stark, grob	v.	2	nein	nein	
Verbenaceae						
<i>Verbena caespitosa</i>	stark	v.	1—2	ja	nein	
Solanaceae						
<i>Benthamiella montana</i>	schwach	s. v.	bis 3	ja	nein	
<i>Saccardophytum pycnophylloides</i>	0	v.	1 schwach	ja	nein	
" <i>Azorella</i>	0	v.	?	ja	nein	
Scrophulariaceae						
<i>Veronica pulvinaris</i>	randlich gr. bewimp.	sch. v.	0	nein	ja	

Familie und Spezies	Behaarung	Epi- dermis	Palisaden- Reihen	Bast im Blatt	Bast im jungen Steng.	Bemerkungen
Valerianaceae						
<i>Aretiastrum sedi- folium</i> = <i>Valeriana sedifolia</i>	0	s. v.	1 schwach	nein	nein	
Candollaceae						
<i>Phyllachne clavigera</i>	0	s. v.	0	nein	nein	
" <i>Colensoi</i>	0	s. v.	0	nein	nein	
" <i>uliginosa</i>	0	s. v.	0	nein	nein	
Compositae						
<i>Abrotanella emarginata</i>	0	s. v.	1	ja	nein	
" <i>forsterioides</i>	0	s. v.	1 (Spitze)	ja	nein	Mark verholzt.
<i>Bryomorpha Zeyheri</i>	s. dicht	v.	?	ja	nein	Mark verholzt.
<i>Lucilia aretioides</i>	s. dicht	v.	0	nein	nein	
(<i>Pterygopappus Laurenci</i>)	part.	v.*)	0	nein	nein	*) besonders wo nicht behaart.
<i>Raoulia</i>						
" (<i>australis</i>)	p. seidig	sch. v.	?	nein	nein	Markzellen verdickt u. verholzt bei allen Spezies.
" <i>bryoides</i>	p. wollig	sch. v.	?	nein	nein	
" <i>eximia</i>	"	sch. v.	?	nein	nein	
" <i>Goyeni</i>	"	sch. v.	?	nein	nein	
" (<i>grandiflora</i>)	fast 0	v.	Spitzeschw.	ja	nein	
" <i>Haastii</i>	0	v.	?	nein	nein	
" <i>Hectori</i>	part. sch.	v.	?	ja	nein	
" <i>lutescens</i>	p. seidig	v.	1	nein	nein	
" <i>mamillaris</i>	p. wollig	sch. v.	?	nein	nein	
" <i>Parkii</i>	p. seidig	s. v.	1	nein	nein	
" <i>Petriensis</i>	"	v.	1(—2)	nein	nein	
" <i>rubra</i>	behaart	sch. v.	?	nein	nein	
" (<i>tenuicaulis</i>)	p., schw.	v.	1	nein	nein	
(<i>Senecio evacoides</i>)	s. dicht	v.	? gut	nein	ja	
<i>Werneria humilis</i>	part.	v.	1 gut	nein	nein	

4. Die Konvergenzen im anatomischen Bau der Polsterpflanzen.

Unter Konvergenz, einer Erscheinung, die im Pflanzenreich besonders schöne Beispiele aufweist, versteht man ein „Zusammenneigen“, ein „Sichannähern“ der Pflanzen verschiedener Verwandtschaftskreise in morphologischer und anatomischer Beziehung. Es kann dasselbe so stark werden, daß man ohne genauere Untersuchung der reproduktiven Organe die genetischen Beziehungen absolut nicht mehr eruieren kann. Standorte und Lebensweise haben diese Organismen, die eine gemeinsame Ökologie aufweisen, eine gemeinsame äußere und innere Form der vegetativen Organe gegeben — die reproduktiven sind davon weniger betroffen worden. So muß nach den gegenwärtig allgemein herrschenden Auffassungen die Konvergenz beurteilt werden.

Man kann bei genauerer Bestimmung des Begriffs Konvergenz nun aber zwei Seiten an demselben unterscheiden und in Anlehnung an Detto¹⁾ sagen: Konvergenz bedeutet entweder: einen Zustand, eine gegenwärtig zu konstatierende Tatsache (Ökologismus) oder aber: einen Vorgang, ein Werden, das sich freilich nur höchst langsam vollzieht oder vollzogen hat.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich nur mit dem Zustand. Sie beschreibt denselben, wie schon andere Beispiele von Konvergenz beschrieben worden sind, so die Succulenten, Ruten- gewächse usw. Dabei ist die Meinung aber immer die, gerade diese merkwürdigen Beispiele, die als auffällige Anpassungen zu

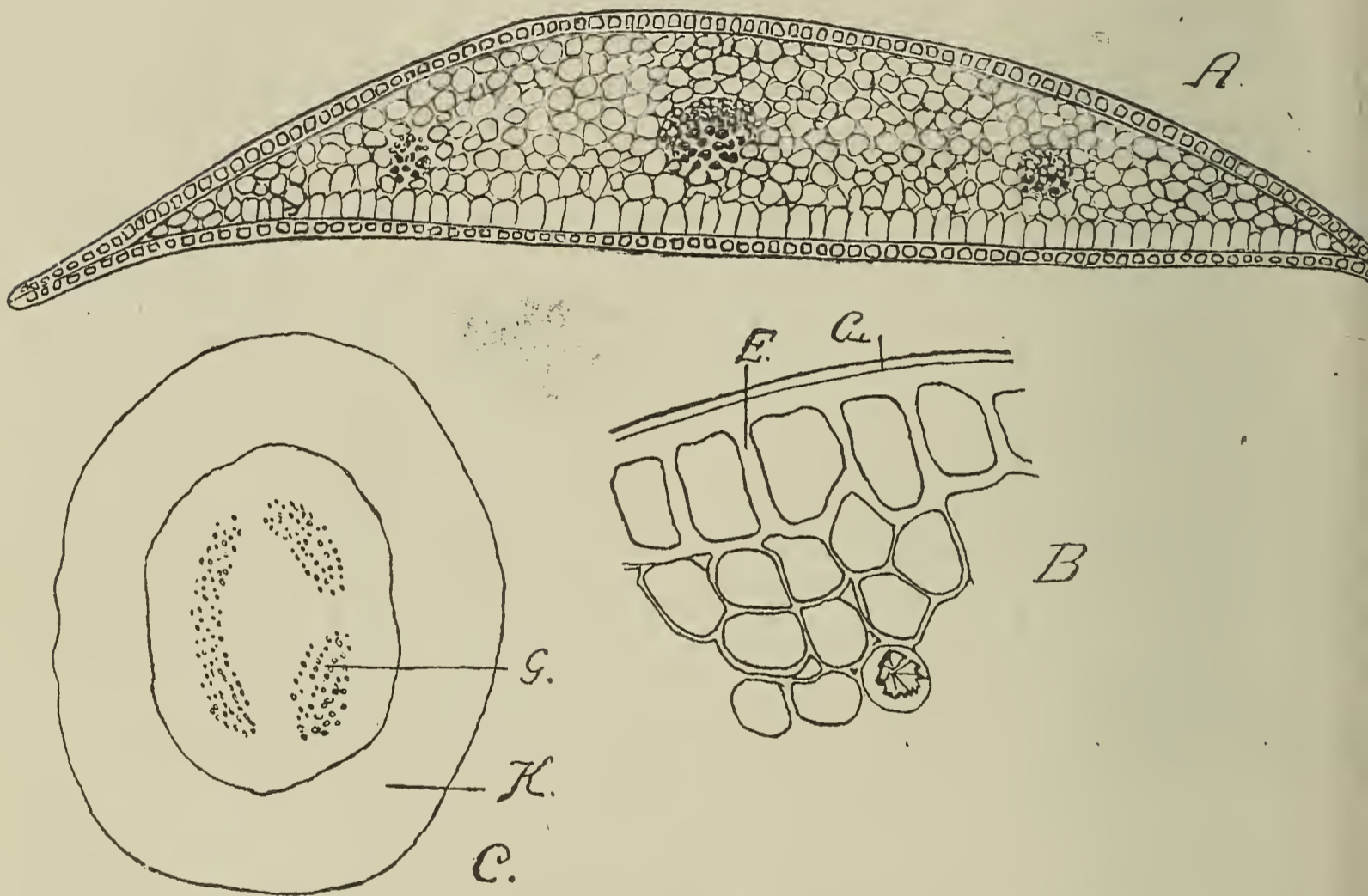


Abb. 12. *Thylacospermum rupifragum*.

Typus I. Nur peripherisch verstärktes Blatt.

A Querschnitt durch das Blatt (Vergr. 250×). B Blattrand (*E* = Epidermis, *Cu* = Cuticula [Vergr. 60×], C Querschnitt durch den Stengel (*G* = Gefäße, *K* = Kork; Vergr. 60fach).

beurteilen sind, dürfen uns nie das Ziel vergessen lassen, auch die Frage nach dem Werden dieses Zustands zu stellen. Die Frage, wie Strukturen konvergenter Art, insbesondere wenn sie als zweckmäßig beurteilt werden müssen, entstehen, bleibt das zentrale Problem biologischer Forschung.

Etwa gegebene ökologische Erklärungen — dies sei betont — sollen keine kausalen sein. Die Frage, ob und was eine

¹⁾ Detto, Theorie der direkten Anpassung. 1904. p. 29 ff.

Struktur nützt, ist vollkommen unabhängig von der Frage, wie sie entstanden sei. Die letztere Frage ist zweifellos schwieriger zu beantworten, wenn auch interessanter; die erstere zu stellen ist jedoch für die Pflanzengeographie notwendig und wohl auch eher und leichter zu lösen.

A. Die Konvergenz zum xerophytischen Bau.

Die ganze Gestaltung der Polsterpflanzen bringt es mit sich, daß eigentlich nur die Blätter den klimatischen Einflüssen direkt ausgesetzt sind. Die xerophytische Anpassung äußert sich denn auch vorzüglich im anatomischen Bau des Blattes. Der Bau des Stengels zeigt im allgemeinen keine besonderen Anpassungen, wenn man nicht dessen starke Korkbildung als solche betrachten will (s. u.).

Was die **Blätter** betrifft, so ist schon auf die Bedeutung von deren Form und Anordnung hingewiesen worden.

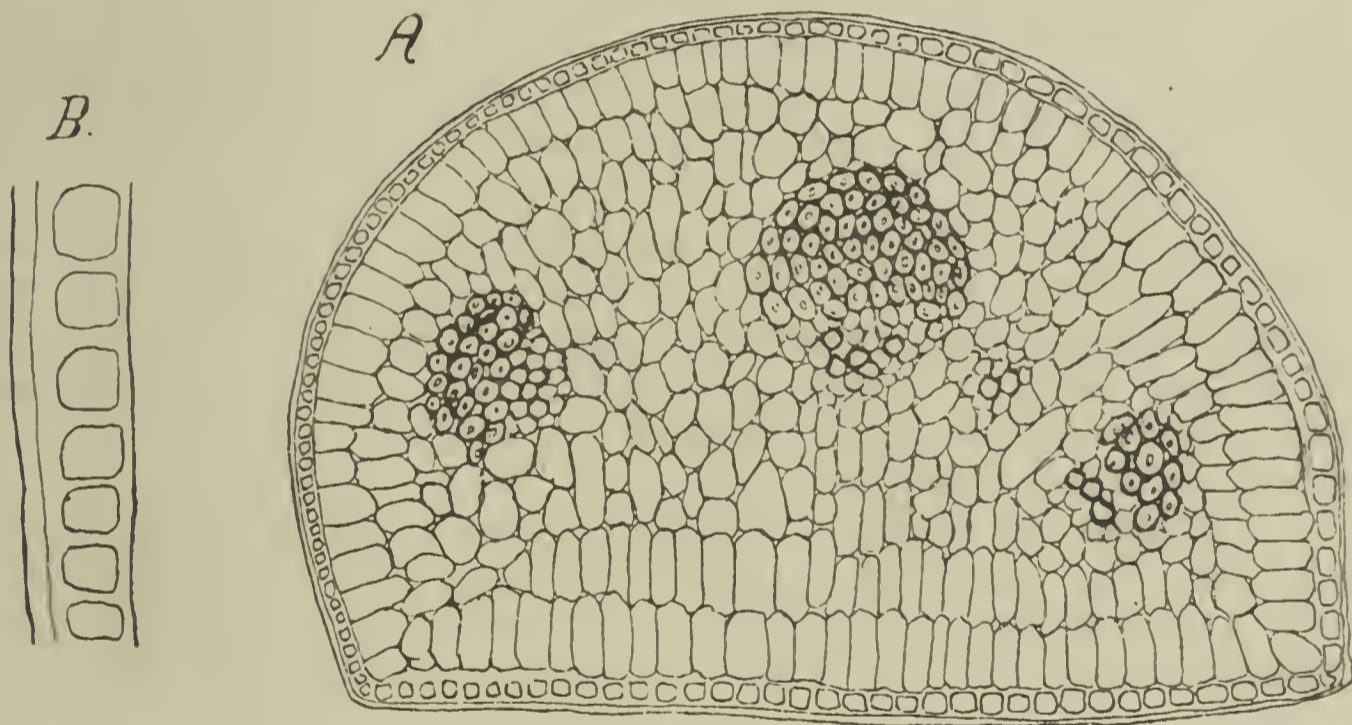


Abb. 13. *Dracophyllum muscoïdes*.

Typus II. Central und peripherisch verstärktes Blatt. A Querschnitt durch das Blatt. Starke Bastbelege und typische Ausbildung der Palisaden (Vergr. 100×)
B Epidermis mit Kutikula (Vergr. 400×).

Behaarung ist vielfach als xerophytisches Merkmal angesprochen worden, andererseits sollte sie auch besonders nach Oettli¹⁾ als mechanisches Schutzmittel gegen das Eisnadelgebläse des Windes in den Alpen dienen, womit man wohl auch die Wirkung gegen das Sandgebläse der Wüstengegenden in Parallele setzen dürfte. Eine Wirkung in der einen oder anderen Art mag vorhanden sein, doch ist sie schwer einzuschätzen. Man darf sie wohl nicht zu hoch einschätzen. Insbesondere dem zweitgenannten Faktor gegenüber ist wohl eine solide, harte und glatte Epidermis ebenso brauchbar (Beispiel: *Anabasis uretioides*). Behaarung ist nun im allgemeinen bei den Polsterpflanzen gar nicht so sehr verbreitet. Von den daraufhin untersuchten 73 Arten von Radial-

vollkugelpolstern waren unbehaart: 44 Arten, also 60 Proz.; schwach oder nur partiell behaarte Blätter zeigten 20¹⁾ Arten, also 27 Proz. und dicht behaart waren nur 9 Arten oder 13 Prozent. Der Großteil der guten Polsterpflanzen ist also unbehaart und Behaarung spielt nicht die große Rolle, die man erwarten könnte. (Von 24 Nicht-Radialkugelpolstern waren 12 = 50 Proz. unbehaart, 8 = 33 Proz. partiell oder schwach behaart und 4 = 17 Proz. stark behaart.)

Die Epidermis der untersuchten Blätter ist ausnahmslos xerophytisch gebaut. In vielen Fällen ist sie sogar sehr stark verdickt und kutikularisiert. Ihre solide Beschaffenheit zeigt sich schon beim Anfertigen der mikroskopischen Schnitte. Eine aber auch nur im Vergleich zu den übrigen untersuchten Pflanzen relativ schwache Epidermis ist mit wenigen Ausnahmen nur bei behaarten Arten gefunden worden, die in der Behaarung einen gewissen Ersatz haben mögen. Die Verstärkung der Epidermis ist übrigens stets lokal verschieden, insofern, als die freistehenden Stellen der Blätter, besonders die Spitzen, stets im Vergleich zu den bedeckten Basen stärker gebaut sind. Wie aus dem Verzeichnis hervorgeht, weisen 78 Prozent aller untersuchten Arten mittel bis stark verdickte Epidermisaußenwände auf (vergl. Abb. 12—16).

Auf einen zahlenmäßigen Ausdruck der Verdickungsstärke wurde verzichtet, da dies bei der beschränkten Menge und dem vielfach schlechten Zustand des Materials sich nicht hätte allgemein durchführen lassen. Eine Beleuchtung der lokal verschiedenen Epidermisausbildung wird vielleicht für einzelne Typen noch in einer besonderen Arbeit erfolgen.

Es bleibt im einzelnen Fall dahingestellt, ob die Verstärkung mehr dem Verdunstungsschutz oder mehr der mechanischen Verstärkung des Blattes dient. Es dürfte so wie so nie ausschließlich nur die eine oder die andere Wirkung in Betracht kommen.

Es mögen daher gleich an dieser Stelle einige Besonderheiten der Ausbildung der Epidermen erwähnt werden, ob schon sie teilweise mehr beim Abschnitt über mechanische Konvergenz stehen müßten.

Verzahnungen der Epidermiswände durch besonders schöne, wellige Ausbuchtung der Wände derselben sind nicht selten. Beispiele: *Alsine sedoïdes* und *aretioïdes*, *Arenaria* 3 Spezies, *Colobanthus* 5 Spezies, *Dracophyllum muscoïdes*, *Oreobolus* 2 Spezies.

Mehrschichtige Epidermis findet sich bei *Anabasis aretioïdes* (4 Schichten) und *Laretia acaulis* (2 Schichten).

Verholzte Epidermis findet sich bei *Colobanthus* 5 Spezies, *Arenaria polytrichoïdes*, *Oxychloë andina* und *Pycnophyllum bryoïdes*.

Bei *Arenaria musciformis* und *polytrichoïdes* zeigt sich die Epidermis seitlich an den Flanken und in einer Mittelrippe be-

¹⁾ 4 dieser 20 Arten, Raouliaspezies, sind an der Spitze so dicht behaart, daß man sie event. zu den 9 behaarten rechnen könnte.

sonders stark verdickt (Leisten verstärkter Epidermis in der Längsrichtung des Blattes).

Als xerophytische Anpassung darf wohl auch die Ausbildung von Palisaden in zahlreichen Polsterpflanzenblättern betrachtet werden. Solche wurden vielfach beobachtet, ohne daß es möglich wäre, zu behaupten, daß sie allen nicht genannten Arten

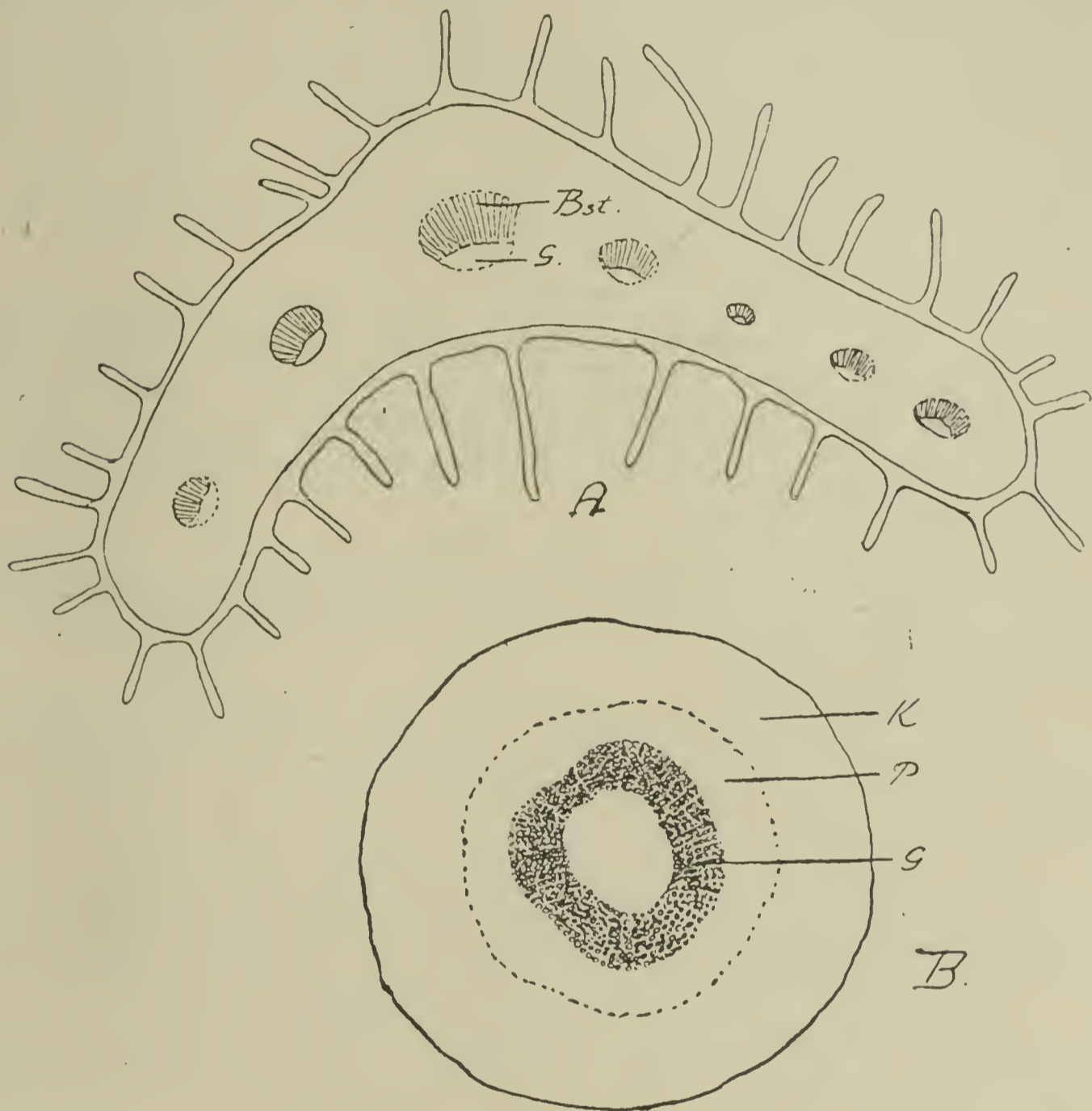


Abb 14. *Verbena caespitosa*.

Typus II (behaart). A Querschnitt durch das Blatt. Bastbelege auf allen Bündeln (*Bst* = Bast, *G* = Gefäßbündel; Vergr. 100 \times). B Querschnitt durch den Stengel (*K* = Kork, *P* = Parenchym, *G* = Gefäße in geschlossenem Zylinder; Vergr. 25 \times).

fehlte, da das Material diese Frage nicht immer sicher zu beantworten erlaubte.

Palisadenbildung in mehreren oder einer sehr guten Schicht wurde beobachtet in 17 Radialkugelpolstern, in weniger guter, aber noch deutlich zu konstatierender Art bei 27 solchen. Die Oberseite des Blattes, d. i. die dem Lichte bei etwas auswärts vom Stengel weg gebogener Blattform am meisten ausgesetzte Partie

des Blattes, zeigte besonders oft und besonders deutliche Palisaden-
ausbildung (vergl. Abb, 12, 13 und 15).

Die in vielen Fällen vorhandene dickliche, fleischige Aus-
bildung der Blätter (ähnlich wie bei *Anabasis aretioïdes*) läßt ver-
muten, daß wohl in manchen Fällen einige Zellen oder Partien
als Wassergewebe dienen. Der Zustand des Materials erlaubte
sichere Konstatierungen nicht. — Eine **Wasserspeicherung** findet
zweifelloos vielfach insofern statt, als (ähnlich wie bei den Rosetten-
pflanzen) die unteren, älteren Blätter der imbrikaten Säulchen in
der Lage sind, im Notfall Wasser an die jüngeren, die Vegetations-
spitze umgebenden Blätter abzugeben. Auch diese Fähigkeit dürfte
als xerophytisches Merkmal angesehen werden. Ich habe diesen
Punkt bei den alpinen Arten verschiedentlich verfolgt, es gilt das
Gesagte sicher auch für andere Arten.

Verholzung wird vielfach als eine Folge xerophytischer
Standorte und Lebensverhältnisse betrachtet. Eine Anzahl von
Polsterpflanzen zeigen Verholzungen der Epidermis, des Blattes,
des Markes in den Stengeln und insbesondere ist meist der Bast
der Blätter verholzt. Für die erstgenannten Verholzungen seien
als Beispiele genannt:

Epidermisverholzung (ganz oder teilweise): *Colobanthus*
4 Spezies, *Arenaria polytrichoïdes* als Radialkugelpolster; *Gaimardia*
pusilla, *Oxychloë andina*, *Pycnophyllum*, *Colobanthus* 1 Spezies als
sonstige Polsterformen.

Markverholzung: Alle *Raoulia* spez. *Bryomorpha Zeyheri*,
Abrotanella forsterioïdes, *Dracophyllum muscoïdes*, *Colobanthus*
brevisepalus, *Psammotropha quadrangularis*; als Nicht-Radialkugel-
polster: *Gaimardia pusilla*.

Die starke und frühzeitige Bildung von **Kork** in den
jungen Stengeln darf wohl ebenfalls bei der Besprechung der
xerophytischen Merkmale genannt werden. Sie sichert frühzeitig
den Stengel vor Wasserverlusten auch nur minimaler Art (s. w. u.).

In Blättern und Stengeln findet sich vielfach **Kalziumoxalat**
in Kristallen. Ohne auf dieses besonders zu fahnden, fiel es mir
auf in folgenden Arten, z. T. in ganz extremen Mengen:

Anabasis aretioïdes; *Arenaria* 2 Spezies.; *Alsine* 2 Spezies;
Azorella 5 Spezies; *Benthamiella montana*; *Colobanthus* 1 Spezies;
Gypsophila aretioïdes; *Lyallia kerguelensis*; *Paronychia pulvinata*;
Raoulia bryoïdes; *Saccardophytum pycnophylloïdes*; *Silene acaulis*;
Thylacospermum rupifragum.

Ob dieses Auftreten mit physiologischen Eigentümlichkeiten
zusammenhängt, kann vorläufig nicht entschieden werden.¹⁾

Alles in allem bestätigt die anatomische Untersuchung in
weitgehender Weise die **Richtigkeit der Auffassung der Polster-
pflanzen als Xerophyten im weiteren Sinne**, d. h. als an Trocken-
heit aus irgendwelchen Gründen angepaßter, für Wassersparsamkeit
eingerrichteter Pflanzen.

¹⁾ Vergl. Hauri, l. c. p. 31ff.

B. Die Konvergenz im mechanischen Bau.

Schon früher¹⁾ wurde auf eine Bemerkung von Diels²⁾ verwiesen, wo dieser von einer Verlegung des mechanischen Gewebes aus dem Stengel in die Blätter spricht, die gewisse Pflanzen von polsterartigem Wuchs auszeichne. Etwas Derartiges wurde auch bei *Anabasis aethioides* nachgewiesen und die mechanische Wirkung dieser Strukturen besprochen.³⁾ Ein mächtiger Baststrang in Verbindung mit einer sehr soliden Epidermis gibt bei dieser Pflanze den Blättern eine so bedeutende Festigkeit, daß diese dicht auf-

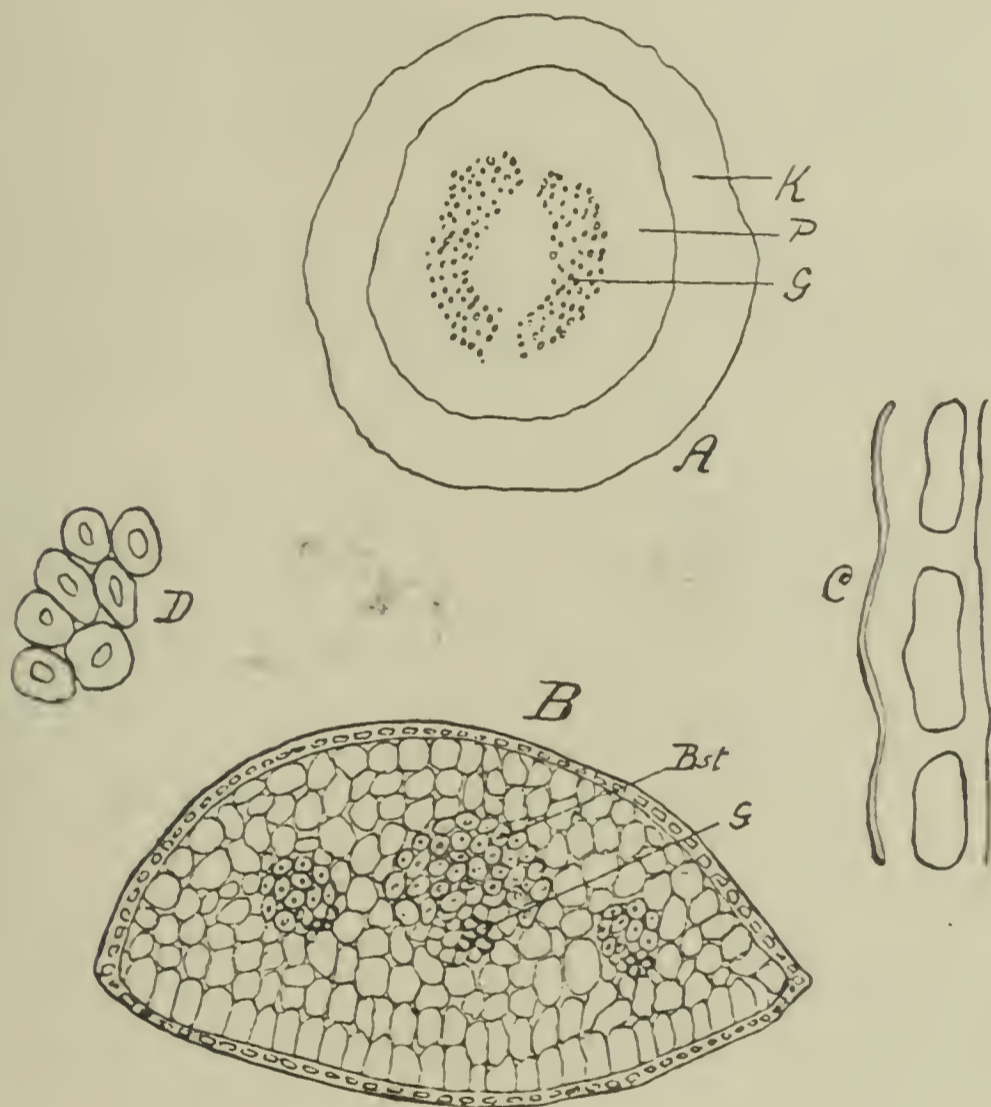


Abb. 15. *Alsine sedooides*.

Typus II. A Querschnitt durch den Stengel (Zeichen wie Abb. 14). B Blattquerschnitt (Vergr. 40 \times). C Epidermis (Vergr. 400 \times). D Bastzellen (Vergr. 400 \times).

einander liegenden Organe feste Säulchen bilden und der von ihnen umgebene junge Stengel eine besondere Festigung nicht mehr notwendig hat.

Bei der anatomischen Untersuchung der Polsterpflanzen hat sich nun gezeigt, daß ein großer Prozentsatz der Radialkugelpolster ähnlich gebaut ist. Schwache Stengel sind von dichtgedrängten, mechanisch stark gebauten Blättern um-

¹⁾ Hauri, l. c. p. 41 u. 84.

²⁾ Englers bot. Jahrb. XXII. p. 269f.

³⁾ Hauri, l. c. p. 24ff.

geben. Die von den Blättern gebildeten Säulchen, die von großer Festigkeit sind, greifen ineinander und verfestigen die einzelnen Ästchen gegenseitig.¹⁾ Es ist auf diese Einrichtungen die Festigkeit und Härte der Polster größtenteils zurückzuführen. Eine gewisse Kompaktheit der Polster kann allerdings auch durch bloße Drängung von Zweigen mit zahlreichen bastlosen, also nicht so harten Blättern erreicht werden, immerhin nicht in demselben Grade.

Da Erhaltung des Zusammenhangs der Zweige und dicht geschlossene Form Lebensbedingung für die Polsterindividuen sind, ist die Verlegung und Ausbildung mechanischen Gewebes im Blatt, sowie auch die bloß durch epidermale Verstärkung erfolgende Festigung der Blätter der Polsterpflanzen als zweckmäßig zu beurteilen. Die Konvergenz ist also eine Entwicklung zum Zweckmäßigen.

Wie schon bemerkt, sind nicht alle Polsterpflanzen mit Bastverstärkungen in den Blättern versehen. Man muß also mit Bezug auf den Blattbau unter dem Gesichtspunkt des mechanischen Baues folgende zwei Typen von Polsterpflanzenblättern unterscheiden:

Typus I: Peripherisch verstärkte Blätter (Androsace helvetica-Typus). Epidermale Verstärkung durch Verdickung der Epidermiswandungen, insbesondere der Außenwand. Die Stärke der Verdickung ist sehr verschieden, immerhin so, daß das Blatt stets xerophytisch ausgebildet erscheint und mindestens durch eine gewisse Lederigkeit widerstandsfähig gegen Druck u. a. mechanische Einflüsse ist. Auch Verzahnungen der Epidermis, Verholzung, sowie Mehrschichtigkeit derselben treten auf. (Siehe bereits S. 286, wo diese Merkmale mit besprochen sind.) Zu der epidermalen Verstärkung kommt oft mechanische Ausbildung der unter der Epidermis liegenden Gewebe hinzu: Kollenchym und Sklerenchymausbildungen an Spitze und Flanke des Blattes, an der Peripherie desselben. (Als Beispiel vergl. Abb. 12: *Thylacospermum rupifragum*.)

Typus II: Zentral und peripherisch verstärkte Blätter (Anabasis aretioïdes-Typus). Neben der erwähnten peripherischen Verstärkungen wirken mechanisch festigend zentral gelegene, die Gefäße begleitende Baststränge. Diese erhöhen die Starrheit und Festigkeit der Blätter bedeutend; damit auch die der Blattsäulchen und der Polster als Ganzes. Es handelt sich meist um typische Bastfasern, die vielfach verholzt sind. Als Beispiele vergleiche die Abb. 13—16.

Beispiele mit zentraler Verstärkung ohne gleichzeitige gute peripherische Verstärkungen fanden sich nicht.

Der Typus II. ist der auffallendere und wohl auch der bessere vom Zweckmäßigkeitsstandpunkt aus, da er solidere Polster liefert.

¹⁾ ebd., p. 19 f.

Damit ist freilich nicht gesagt, daß nicht auch Pflanzen mit Blättern vom Typus I gute Polster bilden können. (*Gypsophila*- und *Oxalis*-spezies bieten glänzende Beispiele.) Es ist aber doch von Interesse, zu sehen, wie viele Polsterpflanzen von der besten Radialkugelpolsterform sich zum Typus II entwickelt haben, obwohl er etwas Außerordentliches darstellt. Man darf also wohl von einer **Konvergenz zum Typus II** sprechen, denn von den 72 untersuchten Radialkugelpolstern gehören 37 Arten, also **51 Prozent**, dazu. Auffallend ist dieses Vorkommen von Bast in den Blättern; insbesondere wenn man auch noch die

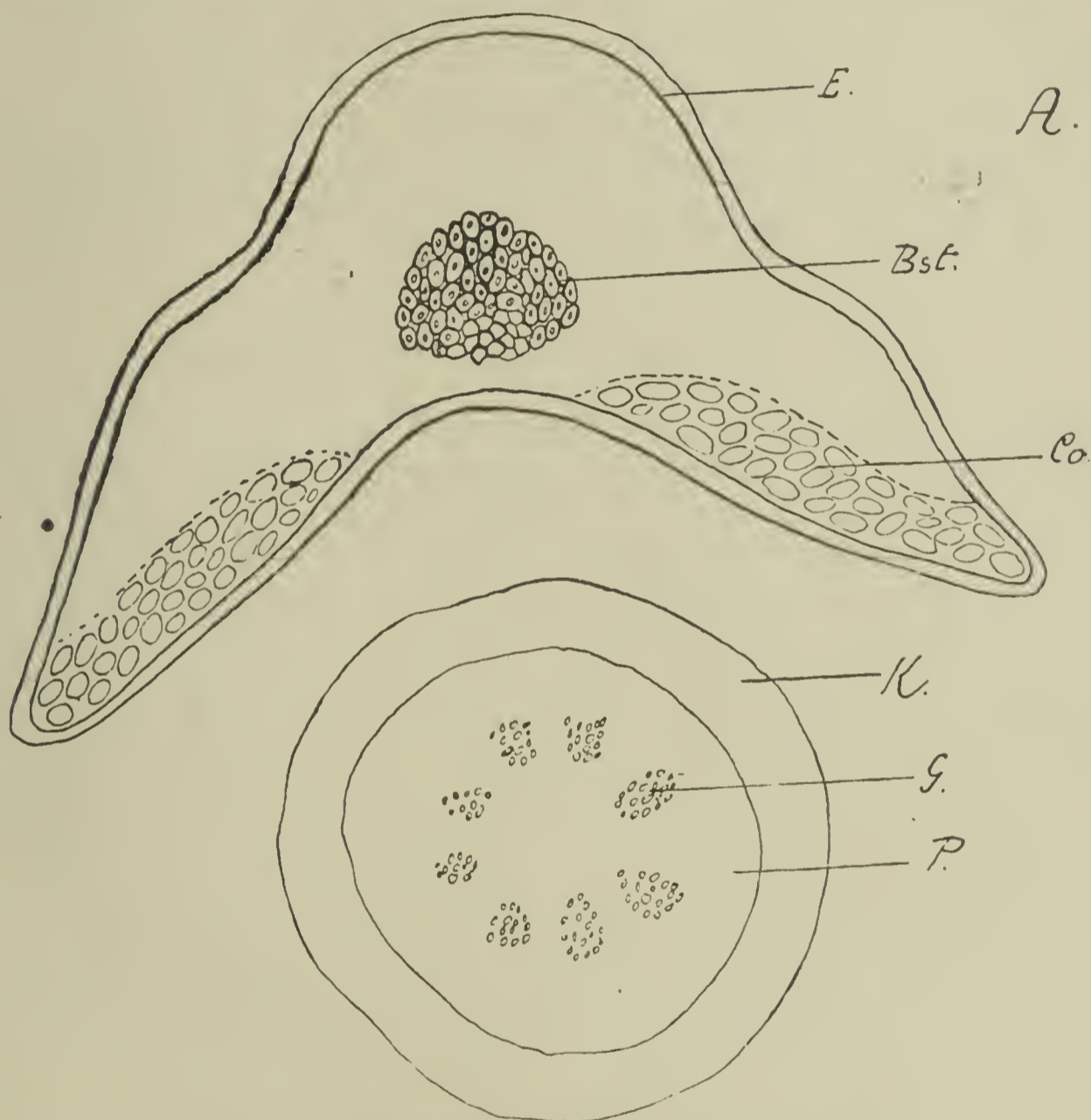


Abb. 16. *Lyallia kerguelensis* (schematisiert).

Typus II. A Blattquerschnitt (*E* = Epidermis, *Bst* = Bast, *Co* Collenchym Vergr. 90 \times). B Stengelquerschnitt (*K* = Kork, *P* = Parenchym, *G* = Gefäße; Vergr. 30 \times).

Verhältnisse im Bau des jungen Stengels mit berücksichtigt. Man könnte annehmen, die Bastbelege der Gefäße beim Typus II seien nur Fortsetzungen der in Stengeln ja nicht seltenen Bastelemente; dem ist aber nicht so. In nur 2 Fällen wurde Bast im jungen Stengel von Polsterpflanzen, die im Blatt solchen zeigen, gefunden. Die Verlegung dieses mechanischen Elements ins Blatt ist also vollständig, nur im Blatt

findet sich der Bast, eben in dem Organ und an der Stelle, wo er als zweckmäßig beurteilt werden muß. Die Stengel der Blattsäulchen sind ohne besondere mechanische Elemente. Übrigens weisen auch die Pflanzen von Typus I mit einer Ausnahme kein besonderes mechanisches Gewebe im Stengel auf, die Festigkeit der Polster mit diesem Blatttypus beruht also nur auf der epidermalen Verstärkung der Blätter und deren dichter Blattanordnung. Die Blätter und ihre Anordnung sind also vorwiegende Träger der von den Polstern erreichten Festigkeit an der Oberfläche.

Die Konstatierung und der Nachweis dieser auffallenden Konvergenz zu einem besonderen mechanischen Bautypus ist als ein Hauptresultat dieser kleinen Arbeit zu betrachten.

Zur Charakterisierung von Vertretern dieser wichtigen Lebensform dürfte es sich empfehlen, neben dem morphologischen nun auch jeweilen den anatomischen Typus festzustellen, der sich ja meist leicht aus einigen mikroskopischen Schnitten ersehen läßt.

C. Die Konvergenz in der Korkbildung.

Alle Polsterpflanzen bilden frühzeitig an den jungen Stengeln Kork aus. Derselbe erreicht ausnahmslos eine ziemliche, oft eine enorme Mächtigkeit. Er schützt die Pflanze an trockenen Standorten oder in trockenen Zeiten vor Wasserverlusten. An nassen Standorten dürfte er eine andere Bedeutung haben. Man erinnert sich der starken Schwammwirkung, insbesondere der mit Füllmaterial versehenen Polster: Sie halten bedeutende Wassermengen in sich fest, die vielfach von besonderen Würzelchen der Pflanze nutzbar gemacht werden.¹⁾ Man kann in der starken Ausbildung von Kork auch in den an physikalisch feuchten Standorten wachsenden Polstern vielleicht die Bedeutung einer Isolation der Stengelorgane vor der im Polster herrschenden Feuchtigkeit erblicken. Es könnte sonst leicht ein Faulen derselben eintreten. Oder es könnte dem Stengel bei dem oft eintretenden Gefrieren des Polsters ein Gefrieren des von allen Seiten in den Stengel eindringenden oder ihn unmittelbar berührenden Wassers schädlich sein. Ebenso schützt der Kork wohl auch oft das schwache Stengelorgan vor dem eindringenden Füllmaterial (Flugsand, Schutt, Eisnadeln etc.). Jedenfalls liegt es nahe für die stark auftretende Korkentwicklung eine ökologische Erklärung zu geben, ohne daß damit eine kausale gegeben sein soll.

Beispiele für besonders starke Entwicklung von Kork im jungen Stengel zu nennen, ist überflüssig, weil alle typischen Polsterpflanzen solche zeigen. $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ des Radius vom Querschnitt des jungen Stengels fällt sehr oft auf den in guten Reihen auftretenden Kork. Die in Hinsicht auf die Korkbildung durchaus nicht ausgewählten Beispiele (s. Abb. 12, 14—16) zeigen dessen Mächtigkeit.

¹⁾ Hauri, l. c. p. 93 ff.

5. Zusammenfassung der Resultate.

1. Die morphologisch als Xerophyten charakterisierten Polsterpflanzen sind auch anatomisch als solche anzusprechen.

2. Der auffallenden morphologischen Konvergenz entspricht auch eine anatomische und zwar in drei Richtungen:

- a) In Bezug auf den xerophytischen Bau der Blätter, punkto Epidermis- und Palisadenbildung.
 - b) In Bezug auf einen in Übereinstimmung zur Morphologie stehenden besonderen mechanischen Bautypus mit Bastentwicklung in den Blättern.
 - c) In Bezug auf die frühe und starke Ausbildung von Kork in den jungen Stengeln.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: [BH_33_1](#)

Autor(en)/Author(s): Hauri Hans

Artikel/Article: [Anatomische Untersuchungen an Polsterpflanzen nebst morphologischen und ökologischen Notizen 275-293](#)