

ZUR BIOLOGIE VON MYROTHAMNUS FLABELLIFOLIUS WELW. (MYROTHAMNACEAE)

Dr. Christian Puff

Botanisches Institut der Universität Wien, gegenwärtig Dept. of Botany & Microbiology, University of the Witwatersrand, Johannesburg.

INHALTSVERZEICHNIS

Abstract	2
Einführung	2
Material und Methoden	3
Morphologische Charakterisierung	3
Verbreitung	4
Standorte	4
Physiologische, morphologische und anatomische Eigenheiten	4
Bestäubungsbiologie	7
Infraspezifische Gliederung	8
Spekulationen über die systematische Stellung der Myrothamnaceen	9
Zusammenfassung	10
Literaturnachweis	11
Appendix	11
Abbildungen	12 – 20

ABSTRACT

A thorough survey of our knowledge of *Myrothamnus flabellifolius* Welw. ("resurrection plant", "bush tea", "wonder bush") is presented. It includes

- 1) a detailed morphological description of the shrub
- 2) data on its whole range of distribution in Africa and information on its localities in Southwest Africa (appendix)
- 3) a characterization of its habitats and ecological demands
- 4) an extensive description of the physiological, morphological and anatomical peculiarities of *M.f.* Particular attention is paid to the poikilohydric organisation of the plant ("drying out" in the dry season, "resurrecting" in the rainy season), and the unusual leaf morphology and anatomy which stands in close connection with the ability of the shrub to "fold up" its leaves during dry spells and to open them up again in the rainy period ("cohesion mechanism")
- 5) notes on the pollination biology of the plant: it is wind-pollinated, but exhibits a number of pollination-biological peculiarities. These are shortly looked into.
- 6) the chromosome number of *M.f.* ($n = 10$, $2n = 20$). It is published here for the first time.

Moreover, the subdivision of *M.f.* into three subspecies (Weimarck 1936) is critically examined: it can clearly be proven that at least *M. flabellifolius* s. str. and *M.f.* subsp. *elongata* Weim. cannot be distinguished satisfactorily. Subsp. *elongata* therefore is formally abandoned.

Finally the somewhat uncertain systematic position of the Myrothamnaceae is briefly discussed: in the past the family has generally been placed in the Hamamelidales, but recently there has been some doubt about this arrangement, and affinities have been pointed out to families which belong or are close to the Magnoliales.

EINFÜHRUNG

Myrothamnus flabellifolius Welw.¹⁾, der „Buschtee“ oder „Wunderbusch“, ist wegen seiner extrem großen Trockenresistenz wohl eine der interessantesten und faszinierendsten Pflanzen Südwesafrikas. In der Trockenzeit macht der Zwergstrauch einen völlig toten Eindruck; seine Zweige sind von grauer Farbe und neigen sich zusammen, sodaß der ganze Strauch besenartig aussieht; die ebenfalls grauen Blätter liegen den Zweigen dicht an, sind zusammengefaltet und scheinen geschrumpft zu sein. Nach den ersten Regen aber erwacht der Strauch scheinbar wieder zum Leben; seine Zweige spreizen auseinander, seine Blätter entfalten sich und werden wieder frisch-grün: Wir haben es hier mit dem wohl extremsten uns bekannten Typus einer sogenannten „poikilohydrischen“²⁾ Höheren Pflanze zu tun.

Wegen des großen Interesses, das diese merkwürdige Pflanze immer wieder erweckt, erscheint es sinnvoll, einmal eine umfassende Gesamtdarstellung unserer Kenntnisse über diesen „Wunderbusch“ zu geben, wobei hier auch — obzwar schon zahlreiche morphologische, anatomische, physiologische als auch ökologische Untersuchungen vorliegen — einige neue, bislang unbekannt

¹⁾ Der Gattungsname bedeutet so viel wie „Duftbusch“ (myron, griech., = Duft, Wohlgeruch; thamos, griech., = Busch, Strauch); von Welwitsch sicherlich wegen des starken aromatischen Duftes des Strauches (Balsamharzzellen in verschiedenen Organen der Pflanze!) so benannt. Der Artname *flabellifolius* bezieht sich auf die fächerartig zusammenfaltbaren Blätter.

²⁾ Gewächse, die bei Wassermangel ohne permanent Schaden zu erleiden „vertrocknen“ können und, wenn wiederum genügend Wasser zur Verfügung steht, zu „neuem Leben zu erwachen“ vermögen, d.h. ihre volle physiologische Aktivität wiedererlangen, werden als „poikilohydrische“ Pflanzen bezeichnet. Der bei weitem überwiegende Teil der Höheren Pflanzen ist „homoiohydrisch“; ihnen fehlt diese Fähigkeit (lediglich gewisse Entwicklungsstadien — Samen oder Sporen etwa — können eine gewisse Zeit lang Wassermangel überleben).

gebliebene Befunde hinzugefügt werden können. Des weiteren werden in dieser Arbeit auch einige bisher unbeachtet gebliebene systematische Probleme einer Lösung nähergebracht.

MATERIAL UND METHODEN

Zur Untersuchung gelangte Herbarmaterial von *Myrothamnus flabellifolius* aus den Herbarien LD, M, NU, W, WIND und WU (Abkürzungen nach Index Herbariorum, Holmgren & Keuken 1974) sowie eigene Aufsammlungen (deponiert im Herbarium WU und, zum Teil, auch in NU).

I. Verbreitungsangaben und -karten: Die Verbreitung von *M.f.* im südlichen Afrika wurde nach vom Autor gesehenen Herbarmaterial erarbeitet (zweifelhafte Literaturangaben wurden nicht berücksichtigt). Für die Gesamtverbreitungskarte wurden zusätzlich Angaben von Lisowski et al. (1970; tropisches Afrika), Brenan et coll. (1946; Malawi) und Mendes (1970; Angola) zu Hilfe genommen. Eine 'Liste der gesehenen Belege' ist lediglich für Südwestafrika veröffentlicht (Appendix); eine Zusammenstellung des vom Autor gesehenen Materials aus Südafrika, Swasiland, Rhodesien und Mosambique liegt am Botanischen Institut der Universität Wien auf und kann jederzeit angefordert werden.

II. Karyologische Untersuchungen wurden an Blütenknospen bzw. Sproßspitzen angestellt, die am Wildstandort oder im Labor (nach Einlegen trockener Zweige in Wasser!) in einem Alkohol-Chloroform-Eisessig Gemisch (5:3:1) fixiert worden waren. Das Material wurde mit Karminessigsäure gefärbt, etwas erwärmt, gequetscht und hernach untersucht. Jede Zählung wurde mehrfach verifiziert. Die dazugehörigen Belegexemplare befinden sich im Herbarium des Botanischen Institutes der Universität Wien (WU).

MORPHOLOGISCHE CHARAKTERISIERUNG

Myrothamnus flabellifolius ist ein zweihäusiger, bis zu ca. einem Meter hoher, stark aromatisch duftender, völlig unbehaarter Strauch mit mehr oder weniger starren, aufrechten oder zumindest aufsteigenden Zweigen (vgl. Abb. 1 und 2), deren Durchmesser an der Basis bis zu ca. 15 (20) mm beträgt. Seine Sprosse sind in Kurztriebe (3 – 15 mm lang) und Langtriebe (mit ca. 8 – 20 mm langen Internodien) gegliedert (vgl. Abb. 3) und tragen kreuzgegenständig angeordnete Blättern, die an den Spitzen der Kurztriebe zu ca. 4 – 10 gebüschelt sind (Abb. 3). Sie bestehen aus mehr oder minder keilförmigen, fächerartig gefalteten Blattspreiten (Oberblättern) mit 3 – 11 Zähnen an der Spitze (Abb. 4c) und komplex gebauten, zum Teil mit den Sprossen als auch untereinander verwachsenen Unterblättern („Blattstiele“ mit „Blattscheiden“), welche bis zu 2 mm lange Nebenblätter oder nebenblattartige Gebilde tragen. Nach Abfallen der Blattspreite bleibt die gesamte Unterblattregion als Schutzhülle um den Sproß erhalten (vergl. Abb. 4b). Die Blattspreiten sind 4 – 12 mm lang und (im entfalteten Zustand) 3 – 10 mm breit. Die eingeschlechtlichen Blüten stehen in aufrechten, kätzchenartigen, ca. 5 – 12 mm (♂) bzw. 8 – 25 mm (♀) langen Infloreszenzen am Ende von Kurztrieben (Abb. 8). Sie haben weder Kelch noch Krone, werden aber von den mehr oder minder becherförmigen Tragblättern umhüllt (vergl. Abb. 8d und 9a, c). Die männlichen Blüten bestehen aus 3 – 8 Staubblättern, deren fadenförmige Staubfäden ungefähr drei Viertel miteinander zu einer Säule verwachsen sind (Abb. 9c). Die weiblichen Blüten besitzen (in der Regel) drei Karpelle, welche an den Innenwinkeln miteinander verwachsen sind; die Griffel sind relativ kurz und dick und nach außen geneigt; die Narben sind ebenfalls mehr oder weniger dick und fast tellerförmig verbreitert, ihre Ränder sind etwas gewellt (vgl. Abb. 9a). Die Früchte sind ca. 3 – 5 mm lange Kapseln, bei denen die drei Fächer einzeln entlang der Bauchnaht aufspringen (vgl. Abb. 8b). Die Samen, welche in sehr großer Zahl produziert werden, sind sehr klein (ca. 0,8 – 1,5 × 0,4 – 0,5 mm) und von mehr oder minder eiförmiger Gestalt; sie besitzen eine retikulata Testa (Abb. 9b).

VERBREITUNG (Karten, Abb. 10 und 11)

Das Vorkommen von *Myrothamnus flabellifolius* in Südwestafrika beschränkt sich auf den westlichen Teil des Landes. Das Verbreitungsgebiet verläuft dabei mehr oder weniger genau entlang der Randstufe, obwohl einige Fundpunkte etwas gegen das Innenland zu vorgelagert sind.

Der „Buschtee“ ist allerdings auch außerhalb Südwestafrikas weit verbreitet: so ist er auch in Südafrika (Transvaal, Nord-Natal), Swasiland, Angola, Mosambique, Rhodesien, Süd-Botswana, Sambia, Malawi, Tansanien und Kenia anzutreffen.

Die neben *M.f.* einzige andere Art der Gattung bzw. Familie, *Myrothamnus moschatus* BAILL., ist auf Madagaskar endemisch.

Trotz der weiten Verbreitung bevorzugt der Strauch immer dieselben Standorte.

STANDORTE (Abb. 1 und 2)

Nach eigenen Beobachtungen und Angaben auf Herbaretiketten von südwestafrikanischem Herbariummaterial wächst *M.f.* vornehmlich auf Granitkuppen und -hängen, Dolomithügeln, 'Kalkbergen' und auch Glimmerschieferhängen und zwar stets in einer Seehöhe von ca. 900 – 1 200 m. Auch im übrigen Verbreitungsgebiet (südliches und tropisches Afrika) kommt die Art immer in durchaus vergleichbaren Standorten vor: isolierte Gneis- und Granitkegel und -kuppen, welche während älterer erdgeschichtlicher Perioden vor allem durch die Wirkung von Wind und Wasser aus der afrikanischen Plateaumasse herausgeschnitten worden waren. Ganz charakteristisch findet sich die Pflanze entweder in Gesteinsspalten (vergl. Abb. 2!) oder in Rinnen und flachen Senken. Gerade letztgenannte Standorte befinden sich sehr oft in ganz exponierten Lagen – etwa an der höchsten Stelle von Granitblöcken. Genauso wie in den Felspalten und -rinnen ist auch in diesen Senken stets nur sehr wenig Erdmaterial vorhanden. Child (1960) beispielsweise schreibt, daß er die Pflanzen (rhodesisches Material) nie in Erde gesehen hat, die tiefer als ca. 30 cm war! Er fügt weiters hinzu, daß die Wurzeln der Pflanze nie tiefer als ca. 20 cm ins Erdreich eindringen. Ich selbst habe an einer Population in Nord-Natal beobachten können, daß das nahezu horizontal verlaufende und sich mehr oder minder kreisförmig ausbreitende Wurzelsystem der Pflanzen nie eine größere Tiefe als ca. 5 – 8 cm erreichte! Nie habe ich *M.f.* an auch nur einigermaßen geschützten Stellen oder an Standorten mit großem Wasserhaltevermögen gesehen. Child (l.c.) hat sogar durch Verpflanzungsversuche nachweisen können, daß die Pflanze feuchtere Standorte gar nicht ertragen kann!

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß *M.f.* an höchst extremen Standorten vorkommt, an denen Wasser wirklich nur für ganz kurze Zeit während bzw. nach den Regenfällen (die zumindest an den Standorten des Buschtees in Südwestafrika vier bis acht Monate im Jahr – in ungünstigen Jahren sogar wesentlich länger! – ausbleiben können) zur Verfügung steht.

PHYSIOLOGISCHE, MORPHOLOGISCHE UND ANATOMISCHE EIGENHEITEN

Während andere Pflanzen der Namib-Randstufe, die ebenso wie *M.f.* oft wesentlich länger als die Hälfte des Jahres ohne Regen auszukommen haben, die lange „Durststrecke“ dadurch überdauern können, daß sie verschiedene Anpassungen wie zum Beispiel Wasserspeicherung in diversen Organen oder Verminderung der Transpiration (etwa auch durch Laubabwurf während der Trockenzeit!) entwickelt haben (wodurch sie trotz des Wassermangels das ganze Jahr über

ihre volle physiologische Aktivität beibehalten können), geht *M.f.* einen völlig anderen Weg. Der Strauch 'verzichtet' zum Teil auf solche Anpassungen, hat aber statt dessen die Fähigkeit erlangt, während der Trockenzeit weitgehend austrocknen zu können und seine physiologischen Aktivitäten auf ein Minimum zu reduzieren (er geht also gewissenmaßen in einen Zustand *latenten Lebens* über; ganz Analoges vollzieht sich ja auch bei den wechselwarmen – poikilothermen – Tieren, wie etwa den Echsen). Erst wenn Wasser wieder verfügbar wird, erlangt er seine volle physiologische Aktivität wieder – bei ihm ist also anstatt der homoiohydrischen die *poikilohydrische Organisation* verwirklicht.

Hier einige Meßwerte, die dieses „wieder zum Leben erwachen“ („resurrection properties“ im Englischen³⁾) eindrucksvoll untermauern: Während Blätter im trockenen Zustand nur 7 – 11 % Wassergehalt (bezogen auf das Trockengewicht) haben, steigt dieser bei wieder ergrüntem, turgeszenten Blättern auf 145 – 200 % des Trockengewichts; gegenüber den trockenen Blättern ergibt sich dabei auch eine Zunahme der Atmungsintensität um das 250-fache (Vieweg & Ziegler 1969)! Stellt man einen Zweig im trockenen Zustand ins Wasser, so entfalten sich bzw. 'ergrünen' die Blätter bereits nach ca. 6 – 9 Stunden (sie erreichen – nach Child, 1960 – allerdings erst nach 36 Stunden ihre volle Turgeszenz). Nach Angaben von Vieweg & Ziegler (1.c.) beginnt die Photosynthese bereits nach 5 Stunden und steigt in der Folge stark an: nach weiteren zwei Stunden kompensiert sie bereits die Atmung, nach zusätzlichen 4 Stunden hat sie ihren maximalen Wert erreicht (die Zeitangaben sind jedoch temperaturabhängig). Diese Fähigkeit des „resurrecting“ funktioniert auch noch an vor mehreren Jahren abgeschnittenen Zweigen. So haben etwa Vieweg & Ziegler (1.c.) oben angeführte Versuche an Material durchgeführt, das vorher ungefähr ein Jahr lang aufbewahrt worden war; Grundell (1933) konnte dieses Phänomen gar noch an Zweigen feststellen, die 18 Monate im Herbarium gelegen hatten. Sie konnte einwandfrei nachweisen, daß die Zweige auch wirklich noch am Leben waren. Schließlich konnte ich feststellen, daß sogar 2½ Jahre alte Herbarbelege diese Fähigkeit noch beibehalten hatten! Bis heute haben wir allerdings noch keine klare Antwort auf die Frage, welche biochemischen Vorgänge diesen „resurrection“-Prozeß regeln und welche tiefgreifenden metabolischen und cytoplasmatischen Faktoren hier beteiligt sind. Denjenigen Lesern, die am neusten Wissensstand bezüglich dieses Problemkreises interessiert sind, sei die Arbeit von Wellburn & Wellburn (1976) empfohlen, in der alles bisher bekannte eingehend diskutiert wird.

Neben den oben geschilderten Eigenheiten zeichnet sich *M.f.* auch durch eine Vielzahl weiterer Besonderheiten aus, die vor allem den Blattbereich betreffen.

Wollen wir uns vorerst mit dem Mechanismus des „Öffnens“ und „Schließens“ der fächerförmigen Blattspreiten beschäftigen: Die Blattspreiten von *M.f.* haben auffallende Längsfurchen, deren Zahl je nach der Zahl der vorhandenen Zähne an der Blattspitze variiert (vgl. Abb. 4c). Einer Furche auf der einen Seite der Blattspreite entspricht ein „Kamm“ (Erhebung) auf der anderen (Vgl. Abb. 5). Eine solche Anordnung erlaubt ein ziehharmonikaartiges Zusammenfallen und Auseinanderweichen, d.h. „Öffnen“ und „Schließen“ der Blattspreite. Dieses vollzieht sich bei *M.f.* jedoch nicht in einer Ebene: Während die Blattspreiten im geöffneten Zustand mehr oder minder flach ausgebreitet sind, so formen sie im geschlossenen Zustand einen Halbkreis (Abb. 5a, b). Wie vermag nun die Pflanze eine solche Öffnungs- und Schließbewegung, gekoppelt mit einer Zusammenrollung zu einem Halbkreis, selbstständig durchzuführen? Die Lösung liegt in der Konstruktion der Blattspreite und in den Kohäsionskräften des Wassers:

Der Bau der einschichtigen Epidermis ist innerhalb eines Blattes stark unterschiedlich (vgl. Abb. 5c). Immer in den Furchen der Blätter (in denen dort, wo größere Nerven durchziehen, auch sekundäre Erhebungen – „Sekundärkämme“ – verlaufen) sind die Epidermiszellen klein, dünn-

³⁾ Daher auch der für *M.f.* im Englischen häufig gebrauchte Vulgärname „Resurrection Plant“. Der Name wird allerdings auch sehr häufig für andere poikilohydrische Pflanzen – gleichgültig, ob es sich bei ihnen um Thallo- oder Kormophyten handelt – verwendet.

wandig und nur von einer dünnen Cuticula überzogen, während sie jeweils auf den Kämmen – also immer auf der gegenüberliegenden Blattseite! – groß, sehr dickwandig und von einer mächtigen Cuticula überzogen sind (Abb. 5c). Wird nun Wasser verloren, so ziehen sich aufgrund der Kohäsion des Wassers die dünnwandigen Epidermiszellen der Blattfurchen wesentlich stärker zusammen als die auf der gegenüberliegenden Seite liegenden großen, dickwandigen Zellen, wodurch sich dann das Blatt zusammenfaltet. Wird Wasser wieder verfügbar, füllen sich die Zellen wieder – das Blatt entfaltet sich von neuem. Ein Zusammenfallen im Halbkreis entsteht dadurch, daß auf den Kämmen die Verdickungen der Epidermiszellen nicht gleich mächtig sind. Jeweils dort, wo größere Blattnerven verlaufen, haben die darunterliegenden Kämmen noch dickere und größere Epidermiszellen⁴⁾ als jene Kämmen, unter denen kein Hauptnerv verläuft. Bei Wasserentzug ändert sich die Form der besonders mächtigen Kamm-Epidermiszellen der Blattunterseiten wohl überhaupt nicht, während die nicht ganz so stark verdickten Kamm-Epidermiszellen der dem Sproß zugekehrten Blattseite doch ein wenig schrumpfen. Die Folge ist, daß das Zusammenfallen der Spreiten mit einer Krümmung nach innen (zum Sproß hin) einhergeht. (vgl. Abb. 3, links, in der deutlich sichtbar ist, daß jeweils ein Blattpaar einen ganzen Sproß mehr oder minder mantelförmig umhüllt).

Wir haben es hier also mit einem sogenannten „Kohäsionsmechanismus“ zu tun, der, wenn auch an anderen Organen und in etwas abgewandelter Form verwirklicht, bei Höheren Pflanzen relativ häufig anzutreffen ist – denken wir etwa nur an das Ausschleudern von Sporen aus Farnsporangien, der auf einem Kohäsionsmechanismus des Anulus beruht.

Durch dieses Zusammenfallen der Blättchen im trockenen Zustand wird eine Verminderung der exponierten Blättchenflächen (und damit der transpirierenden Oberflächen!) um nicht weniger als 61,8 % (Zemke 1939), nach meinen Messungen bis zu ca. 75 %, erreicht. Eine zusätzliche Verdunstungsverringerung ergibt sich daraus, daß sich die Spaltöffnungsapparate (die im übrigen keine transpirationseinschränkende Merkmale wie Verengung, Einsenkung oder Überwuchs mit einem dichten Haarpelz erkennen lassen, sondern sogar ein wenig über die Epidermisoberfläche hinausragen) zum weit überwiegenden Teil in den Furchen der Blattspreiten befinden (vgl. Abb. 5c). Somit sind die meisten Spaltöffnungen im trockenen Zustand der Blättchen gleichermassen „von der Umwelt abgeschnitten“.

Im Bereich der Blattspreite sind weiters noch die weißlich erscheinenden Spitzen der Spreitenzähnen (vgl. Abb. 4c) besonders erwähnenswert. Nach Grundell (1933) scheint es sich bei ihnen um (Epithem-)Hydathoden zu handeln, durch die Salze ausgeschieden werden. Bis heute konnte allerdings noch nicht eindeutig bewiesen werden, ob es sich tatsächlich um echte Hydathoden handelt, da jede Zähnenspitze von einer „Hülle“ nahezu undurchsichtiger Zellen umgeben ist, die eine exakte Interpretation von Schnitten sehr erschweren. Auch konnte bis jetzt an gesammeltem Material im Bereich der Spreitenzähnen nie abgeschiedenes Salz entdeckt werden.

Nach einem „Wachstumsschub“ (der in der Regel kurze Zeit nach einem Regen einsetzt) werden die jeweils untersten Blattspreiten – nicht die ganzen Blätter! – abgeworfen. Das wird dadurch bewerkstelligt, daß zwischen Blattspreite (Oberblatt) und Unterblatt (also nicht wie bei „normalen“ Blättern an der Basis des Blattstiels) ein Trennungsgewebe eingeschoben ist, das im übrigen auch schon an jüngeren Blättern gut als waagrechte Linie zu erkennen ist (vgl. Abb. 4a und b). Auf den Trieben verbleiben die Unterblätter („Blattstiel“ mit „Blattscheide“ und „Nebenblättern“), die durch ihre mehr oder minder dachziegelartige Anordnung offenbar einen zusätzlichen Hitzeschutzmantel bilden und möglicherweise auch für längere Zeit Wasser halten, das dann der Pflanze zugute kommt. Ihr Bau ist äußerst kompliziert und bedarf einer

⁴⁾ An diese Epidermiszellen schließen sich stets eine oder zwei Lagen von gerbstoffführenden Mesophyllzellen an. Nach Grundell (1933) könnte das Vorhandensein von Gerbstoff zur Fähigkeit des Blattes beitragen, sich während der Trockenzeit am Leben zu halten.

eingehenden morphologischen Untersuchung; ich will mich daher hier nur auf einige Andeutungen beschränken:

Die Unterblätter sind nicht nur mit den jeweils gegenüberliegenden (gegenständige Blattstellung!), sondern auch – zumindest in den unteren zwei Dritteln – mit den Sprossen verwachsen; sie haben zwei ganz eigenartige Anhänge. Verweilen wir vorerst einmal bei den größeren und auffälligeren, die wir vorläufig als „Scheiden-“ oder „Medianlappen“ bezeichnen wollen: Sie bleiben bei älteren Blättern gut als „Blattöhrchen“ sichtbar, die entweder dem Sproß anliegen oder die neu entstandenen Seitentriebe umgeben (Abb. 4a und b). Bei jungen Blättern bilden sie eine „Kapuze“ (Abb. 6), die die noch jüngeren Blattanlagen umhüllt (neben den die jungen, labilen Organe ohnehin schon umhüllenden älteren Blattpaaren also ein zusätzlicher Vertrocknungsschutz!). Wie besonders gut an Langtrieben sichtbar wird, gewährt die Unterblattregion, und besonders die Scheidenlappen, auch ausgezeichneten Schutz für neu entstandene Seitensprosse: diese entspringen nämlich nicht erst dort, wo das Unterblatt (bzw. die Scheidenlappen) nicht mehr mit dem Hauptsproß verwachsen sind, sondern wesentlich tiefer, wohl geschützt vom „Mantel“ des Unterblattes (vergleiche Querschnitt, Abb. 7).

Als zweite „Anhängsel“ kommen „Stipeln“ (Abb. 4a und b) vor (der Ausdruck ist deshalb in Anführungszeichen gesetzt, weil es durchaus nicht eindeutig geklärt ist, ob es sich bei ihnen tatsächlich um echte Nebenblätter oder nur um Scheidenlappen-Anhängsel handelt. Vergleiche dazu Weberling, 1975!). Sie verbleiben nach dem Abfallen der Blattspreiten auf dem Unterblatt und verdornen manchmal ein wenig. Ihre Länge variiert stark – nicht selten sind sie kaum nachzuweisen, dann sind sie wieder bis zu 1,5 (2) mm lang.

BESTÄUBUNGSBIOLOGIE

Die Blüten von *M.f.* sind, da ihnen ein Perianth fehlt, völlig unscheinbar und haben auch sonst nichts anzubieten, was für Insekten oder andere Bestäuber anlockend wäre. Da die Blüten außerdem auch nur eingeschlechtlich sind und in kätzchenartigen, terminal (daher exponiert) stehenden Infloreszenzen stehen, kann wohl mit allergrößter Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß wir hier eine anemogame Pflanze – einen Windblütler⁵⁾ – vor uns haben. Eine hinreichende Übertragung von Pollen auf die Narben (die im übrigen flächig vergrößert sind – ein weiteres anemophiles Merkmal! Vgl. Abb. 9a) kann wohl außer Frage gestellt werden, denn die Populationen von *M.f.* kommen ja immer an mehr oder minder exponierten Stellen vor, die voll dem Wind ausgesetzt sind. Hinsichtlich der Bestäubungsbiologie und Ökologie von *M.f.* ist weiterhin die Tatsache recht interessant, daß die Pollenkörner nicht als Einzelkörner die Antheren verlassen, sondern zu Tetraden (Abb. 9d) vereinigt bleiben. Dies scheint auf den ersten Blick im Widerspruch zum Windblütigkeitssyndrom zu stehen⁶⁾, wird aber sofort verständlich, wenn man den Standort und die Lebensbedingungen von *M.f.* mit in Betracht zieht: Bei den doch recht „unwirtlichen“ Standorten von *M.f.* ist die Chance, daß ein Same überhaupt an eine Stelle gelangt, wo er zu keimen vermag und wo sich eine Jungpflanze etablieren kann, wohl nur recht klein. Um aber doch genügend „Nachwuchs“ zu gewährleisten (und, im Endeffekt, um als Art weiterbestehen zu können), produziert *M.f.* eine große Zahl von winzigen Samen („Staubsamens“,

⁵⁾ Child (1960) führt an, daß pollensammelnde Bienen die männlichen Pflanzen aufsuchen. Ob die Bienen auch die weiblichen Blüten aufsuchen und daher vielleicht doch als Bestäuber (bzw. als Zufallsbestäuber) in Frage kommen, erwähnt der Autor jedoch nicht.

⁶⁾ Windblütler produzieren in der Regel wesentlich größere Mengen Pollen als insektenbestäubte Pflanzen, da bei der Verbreitung des Pollens durch den Wind ja ein extrem hoher Prozentsatz von Körnern verloren geht (Windbestäubung ist „ungezielt“); je mehr Pollenkörner vorhanden sind, desto größer wird die Wahrscheinlichkeit, daß doch ein Pollenkorn auf eine Narbe geblasen wird.

die im übrigen auch windverbreitet werden; vgl. Abb. 9b). Die Fruchtblätter haben daher – im Gegensatz zu einem ‘typischen’ Windblütler, bei dem die Zahl der Samenanlagen in der Regel stark reduziert ist – sehr viele Samenanlagen. Um sie alle zu befruchten, wären (miteingerechnet den Verlust an Pollenkörnern durch die ungezielte Windbestäubung) Unmengen von Pollenkörnern nötig. Dieses ungünstige Verhältnis wird aber wesentlich verbessert, wenn, wie hier, 4 Körner als Einheit (Tetrade) verbreitet werden (Befruchtung von 4 Samenanlagen auf einen Schlag!).

INFRASPEZIFISCHE GLIEDERUNG

Weimarck (1936) hat *M.f.* in drei infraspezifische Einheiten unterteilt, nämlich in 1) den Haupttypus, der Weimarcks Ansicht nach in Südwestafrika, Angola, Transvaal, Rhodesien und Mosambique vorkommt, in 2) subsp. *elongata* Weim. in Angola, Rhodesien und Mosambique, und schließlich in 3) subsp. *robusta* Weim., das nach Angaben Weimarcks in Malawi, Sambia und im südöstlichen Tansanien anzutreffen ist. Eine eingehende Untersuchung allen mir zur Verfügung stehenden Materials hat jedoch ergeben, daß diese Gliederung nicht vertretbar ist. Die Art – ja sogar jede von mir in Südwestafrika besuchte und analysierte Population – ist so polymorph, daß zumindest die Untertrennung in *M. flabellifolius* s. str. und subsp. *elongata* Weim. nicht sinnvoll erscheint⁷⁾:

Nehmen wir etwa Population C.P. 760718-1/1 (Gamsbergpaß-Straße, Abb. 1 und 2) her: Es zeigt sich auf den ersten Blick, daß die aus schätzungsweise mehreren hundert Pflanzen bestehende Population bezüglich Gesamthöhe der Sträucher höchst uneinheitlich ist. Dies ist jedoch nur zu einem gewissen Grad auf das Vorhandensein von verschiedenen alten Pflanzen zurückzuführen: entsprechende Analysen (Zählung der Jahresringe der dicksten Stämme⁸⁾) haben nämlich ergeben, daß sehr oft – wohl bedingt durch verschiedene Umweltfaktoren – mehr oder minder gleich alte Pflanzen (± 5 Jahre) sehr verschieden hoch werden können (vergleiche dazu die Messungen in Tabelle 1, zu denen nur mehr oder minder gleich alte Pflanzen herangezogen wurden). Aber das ist bei weitem nicht alles: auch Länge der Kurztriebe, Blattmaße, Zahl der Blättchen und Länge der Infloreszenz (vgl. Tabelle 1) sind höchst variabel – ja manchmal sogar innerhalb eines Einzelindividuums. Daraus ergibt sich nun, daß – würde man Weimarcks Untergliederung von *M.f.* hernehmen – einige Individuen der Population zu *M. flabellifolius* s. str. (nur dieser Typus sollte nach Weimarck in Südwestafrika vorkommen!) zu zählen wären, während andere subsp. *elongata* Weim. zugeordnet werden müßten. Die Population als Ganzes (vgl. Tabelle 1) stünde dann mehr oder weniger zwischen den beiden Unterarten. Man vergleiche dazu die in Tabelle 1 von Weimarck für subsp. *elongata* gegebenen Angaben! Entsprechendes ergab sich auch für Population C.P. 760714-1/2 (Tabelle 1) als auch für alle übrigen von mir untersuchten Populationen. Damit bedarf es wohl keiner weiteren Beweise mehr, daß die Weimarcksche Unterteilung in diese zwei Unterarten nicht haltbar ist. Subsp. *elongata* Weim. wird also hiermit formal aufgelöst:

Myrothamnus flabellifolius Welw., Apont.

Phyto-Geogr.: 578 (1858).

= *M. flabellifolius* Weim. subsp. *elongata* Weim.,

Bot. Not. 1936: 458 (Typus: Norlindh & Weimarck 5154, Lund).

⁷⁾ Subsp. *robusta* Weim. konnte nicht so eingehend wie *M. flabellifolius* s. str. und „subsp. *elongata*“ untersucht werden; ich kann daher nicht mit Sicherheit beurteilen, inwieweit die Stellung von „*robusta*“ als Subspecies gerechtfertigt ist.

⁸⁾ Die Jahresringe sind nicht immer klar zu erkennen. Außerdem zeigen sie oft große Schwankungen hinsichtlich ihrer Breite. Diese sind möglicherweise nicht immer auf die Abfolge von „guten“ (feuchten) und „schlechten“ (trockenen) Jahren zurückzuführen, sondern könnten vielleicht auch als mehrere „Wachstumsschübe“ innerhalb eines Jahres interpretiert werden (besonders wenn mehrere schmale „Jahresringe“ aufeinanderfolgen).

Tabelle 1. Messungen an Einzelindividuen bzw. Populationen von *Myrothamnus flabellifolius* aus Südwestafrika. Zum Vergleich sind auch Weimarcks (1936) Daten für *Myrothamnus flabellifolius* s. str. und *Myrothamnus flabellifolius* subsp. *elongata* Weim. mit angeführt.

	Gesamthöhe	Stengeldurchm.; dickste Stelle	Länge der Kurztriebe	Blattspreite		Zahl d. Zähnnchen pro Blatt- spreite	Stipeln (Länge)	Länge der ♀ Inflo- reszenz	
				Länge	Breite				
Population C.P. 760718-1/1	Individuum A	27 cm	6 mm	10–18 mm	4–11 mm	3– 8 mm	3– 7	ca. 1 mm	10–14 mm
	Individuum B	43 cm	7 mm	11–25 mm	6–10 mm	5–10 mm	3– 8	0,5–1,5 mm	?
	Individuum C	65 cm	10 mm	12–16 mm	7–10 mm	4– 9 mm	5– 8	ca. 0,5 mm	10 mm
	Individuum D	35 cm	5 mm	4–12 mm	5–10 mm	3–10 mm	4– 8	0-ca. 1 mm	8–15 mm
	Individuum E	13 cm	7 mm	9–17 mm	7–12 mm	5– 8 mm	5–11	0,5–1,5 mm	20–25 mm
	Individuum F	31 cm	8 mm	3–10 mm	5– 9 mm	5– 8 mm	5– 9	0–0,5 mm	12–15 mm
	Individuum G	83 cm	13 mm	8–21 mm	5–10 mm	5–10 mm	5–10	ca. 0,5 mm	?
	Individuum H	23 cm	8 mm	6–12 mm	6–11 mm	4– 9 mm	3– 9	0–0,5 mm	?
	Individuum I	53 cm	8 mm	10–17 mm	4–10 mm	3–10 mm	5–10	0,5–1 mm	15–18 mm
	Gesamt: Ind. A–I	13–83 cm	6–13 mm	3–25 mm	4–12 mm	3–10 mm	3–11	0–1,5 mm	8–25 mm
Population C.P. 760714- 1/2 (Maße von 18–56 cm 5–12 mm 3–12 mm 4–12 mm 3– 8 mm 5– 8 0–ca. 1 mm 8–12 mm 7 Individuen)									
Maße für <i>M.f.</i> subsp. <i>elon-</i> <i>gata</i> (nach WEIMARCK 1936) 30–50 cm ? 10–15 mm 7–15 mm 5–10 mm 5–10 1–2 mm 15–25 mm									
Angaben für <i>M.f.</i> subsp. <i>flabellifolius</i> (nach WEI- MARCK 1936) keine keine „stark „selten mehr keine 3(-5) „kurz“ 10–12 Angabe Angabe verkürzt“ als 7 mm“ Angabe (15) mm									

SPEKULATIONEN ÜBER DIE SYSTEMATISCHE STELLUNG DER MYROTHAMNACEEN

Es bezweifelt heute zwar niemand mehr, daß die Gattung *Myrothamnus*, die früher den Hamamelidaceen zugeordnet war (Bentham & Hooker 1867, Baillon 1872), als eigene selbständige Familie aufzufassen ist. Aber trotz der vielen Untersuchungen, die über Myrothamnaceen bereits existieren, ist die Stellung der Familie innerhalb der Dikotyledonen bis heute noch nicht vollständig klar:

Die Myrothamnaceen wurden zwar gemeinhin in die Hamamelidales gestellt, eine Verwandtschaftsgruppe, mit der sie tatsächlich in vielen Merkmalen übereinstimmt (vgl. Niedenzu & Engler 1930, Takhtajan 1959 und 1969, Hutchinson 1959 und 1969, Schulze-Menz 1964), aber neuerdings wird diese Gruppierung angezweifelt. So etwa weist Erdtman (1952) darauf hin, daß die Pollenkörner von *Myrothamnus* von denen der Hamamelidaceen (und der zu den Saxifragales zählenden Cunoniaceen) stark abweichen, aber mit jenen der Monimiaceen

(Magnoliales) große Ähnlichkeit haben. Auch Jäger-Zürn (1966) deutet auf gewisse Übereinstimmungen mit den Monimiaceen hin und verweist weiters auf eine mögliche verwandtschaftliche Beziehung zu den Cercidiphyllaceen, die ebenfalls zu den Magnoliales zählen (Swamy & Bailey 1949, Lemesle 1946 und 1956⁹⁾), oder letzteren zumindest sehr nahe stehen (Jay 1968). Der letztgenannte Autor macht schließlich auch noch darauf aufmerksam, daß die Myrothamnaceen (gemeinsam mit Platanaceen und Hamamelidaceen) auch unbestreitbare flavonoidchemische Affinitäten zu den Saxifragales zeigen.

Wirklich definitive Schlußfolgerungen hinsichtlich der genauen Stellung der Familie können jedoch auch zum gegenwärtigen Zeitpunkt noch nicht getroffen werden, da von nahezu allen mit den Myrothamnaceen in verwandtschaftliche Beziehung gebrachte Familien viele wichtige vergleichbare Daten (vor allem embryologische Befunde! Vgl. Jäger-Zürn, 1966) noch ausständig sind. Auch die hier erstmals veröffentlichte Chromosomenzahl von *Myrothamnus flabellifolius* ($n = 10$, $2n = 20$; Abb. 9e)¹⁰⁾ ergibt keine neuen Aufschlüsse über die verwandtschaftlichen Verhältnisse.

ZUSAMMENFASSUNG

Es wird eine umfassende Gesamtdarstellung unserer Kenntnisse über *Myrothamnus flabellifolius* Welw. („Buschtee“, „Wunderbusch“, „Resurrection Plant“) gegeben, die folgendes beinhaltet:

- 1) eine genaue morphologische Beschreibung des Strauches
 - 2) Angaben über seine Gesamtverbreitung in Afrika und detaillierte Informationen über die Fundpunkte in Südwafrika (Appendix)
 - 3) eine Charakterisierung seiner Standorte und seiner ökologischen Ansprüche
 - 4) eine ausführliche Schilderung der physiologischen, morphologischen und anatomischen Eigenheiten von *M.f.* Besonders wird hierbei eingegangen auf die poikilohydrische Organisation der Pflanze („vertrocknen“ während der Trockenzeit; wieder „Zu-Neuem-Leben-Erwachen“ während der Regenzeit), die durch zum Teil aus der Literatur stammende Messungen untermauert wird, und die ungewöhnliche Blattmorphologie und Blattanatomie, die mit der Fähigkeit des Strauches, seine Blätter in der Regenzeit öffnen und während der Trockenperioden wieder zusammenfalten zu können („Kohäsionsmechanismus“), in engem Zusammenhang steht.
 - 5) Notizen über die Bestäubungsbiologie des Strauches: es handelt sich um einen Windblütler, der aber einige bestäubungsökologische Besonderheiten aufweist. Auf diese wird kurz eingegangen.
 - 6) die (im übrigen hier erstmals veröffentlichte) Chromosomenzahl von *M.f.* ($n = 10$, $2n = 20$)
- Weiters wird auch noch die Unterteilung von *M.f.* in drei Unterarten (Weimarck 1936) einer kritischen Prüfung unterzogen: es kann eindeutig bewiesen werden, daß zumindest *M. flabellifolius* s. str. und *M.f.* subsp. *elongata* Weim. sich nicht befriedigend unterscheiden lassen. Subsp. *elongata* wird daher formal aufgelöst.

Schließlich wird die nicht ganz klare systematische Stellung der Myrothamnaceen kurz diskutiert: Die Stellung der Familie in den Hamamelidales wird neuerdings angezweifelt; verschiedene neue Befunde deuten auf eine mögliche verwandtschaftliche Beziehung zu Familien hin, die den Magnoliales angehören oder ihnen zumindest nahe stehen.

⁹⁾ Takhtajan stellt die Cercidiphyllaceen allerdings wieder in die Hamamelidales (1959), bzw. behandelt sie als eigene Ordnung, die er in die Hamamelididae stellt (1969).

¹⁰⁾ Eine Liste der Chromosomenzählungen befindet sich im Appendix! Herr Dr. J. Greilhuber (Botanisches Institut der Universität Wien) sei an dieser Stelle für die Nachprüfung der Zählungen gedankt.

L I T E R A T U R N A C H W E I S

- BAILLON, H.; 1872: Histoire des plantes 3. Paris: L. Hachette et Cie.
- BENTHAM, G. and HOOKER, J. D.; 1867: Genera Plantarum Vol. 1 (3). London: Reeve & Co.
- BRENAN, J. P. M. et coll.; 1953: Plants collected by the Vernay Nyasaland expedition of 1946 (part 2). Mem. N.Y. Bot. G. 8: 406 – 506.
- CHILD, G. F.; 1960: Brief notes on the ecology of the resurrection plant (*Myrothamnus flabellifolia*) with mention of its water-absorbing abilities. J. S. Afr. Bot. 26: 1 – 8.
- ERDTMAN, G.; 1952: Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms (An introduction to palynology 1). Waltham/Mass: Chronica Bot. Co.
- GRUNDELL, R.; 1933: Zur Anatomie von *Myrothamnus flabellifolia* Welw. Symb. Bot. Ups. I(2): 1 – 17.
- HOLMGREN, P. K. and KEUKEN, W.; 1974: Index herbariorum. Part 1. The herbaria of the world. Ed. 6. Utrecht: Oosthoek, Scheltema & Holkema.
- HUTCHINSON, J.; 1959: The families of flowering plants. I. Dicotyledons. 2nd ed. Oxford: Clarendon Press.
- 1969: Evolution and phylogeny of flowering plants. Dicotyledons: facts and theory. London-New York: Academic Press.
- JÄGER-ZÜRN, I.; 1966: Infloreszenz- und blütenmorphologische, sowie embryologische Untersuchungen an *Myrothamnus* Welw. Beitr. Biol. Pfl. 42: 241 – 271.
- JAY, M.; 1968: Distribution des flavonoides chez les Hamamélidacées et familles affines. Taxon 17: 136 – 147.
- LEMESLE, R.; 1946: Contribution à l'étude morphologique et phylogénétique des Euptéléacées, Cercidiphyllacées, Eucommiacées (ex-Trochodendracées). Ann. Sc. Nat. Bot. Fr. 7: 41 – 52.
- 1956: Les éléments du xylème dans les Angiospermes à caractères primitifs. Bull. Soc. Bot. Fr. 103: 629 – 677.
- LISOWSKI, S., MALAISSE, F., et SYMOENS, J. J.; 1970: Les Myrothamnaceae, nouvelle famille pour la flore phanérogamique du Congo-Kinshasa. Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 40: 225 – 229.
- MENDES, E. J.; 1970: Myrothamnaceae in Consp. Fl. Ang. 4: 30 – 31. Lisboa.
- NIEDENZU, F., und ENGLER, A.; 1930: Myrothamnaceae in ENGLER, A., und PRANTL, K.: Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl., 18a: 262 – 265. Leipzig: Engelmann.
- SCHULZE-MENZ, G. K.; 1964: Rosales in ENGLER, A.: Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd. 2 (Hrsg. MELCHIOR, H.): 193 – 242. Berlin-Nikolassee: Borntraeger.
- SWAMY, B. G. L., and BAILEY, I. W.; 1949: The morphology and relationships of *Cercidiphyllum*. J. Arnold Arb. 30: 187 – 210.
- TAKHTAJAN, A.; 1959: Die Evolution der Angiospermen. Jena: Fischer.
- 1969: Flowering plants. Origin and dispersal. (Transl. C. JEFFREY). Edinburgh: Oliver & Boyd.
- VIEWEG, G. H., und ZIEGLER, H.; 1969: Zur Physiologie von *Myrothamnus flabellifolia*. Ber. dtsh. Bot. Ges. 82: 29 – 36.
- WEBERLING, F.; 1975: Über die Beziehungen zwischen Scheidenlappen und Stipeln. Bot. Jahrb. Syst. 96: 471 – 491.
- WEIMARCK, H.; 1936: *Myrothamnus flabellifolia* Welw., eine polymorphe Pflanzenart. Bot. Not. 1936: 451 – 462.
- WELLBURN, F. A. M., and WELLBURN, A. R.; 1976: Novel chloroplasts and unusual cellular ultrastructure in the "resurrection" plant *Myrothamnus flabellifolia* Welw. (Myrothamnaceae). Bot. J. Linn. Soc. (London): 72: 51 – 54.
- ZEMKE, E.; 1939: Anatomische Untersuchungen an Pflanzen der Namibwüste (Deutsch-Südwestafrika). Flora N.F. 33: 365 – 416.

A P P E N D I X

LISTE DER GESEHENEN BELEGE:

- 1713 (Swartbooisdrif): Ómberoyatjipotona, 'Dolomite ridge' (-AC), OWEN-SMITH 183 (WIND).
- 1813 (Ohopoho): Kaokoveld, ca. 6 miles W of Ohopoho (-BB), DE WINTER & LEISTNER 5220 (PRE, WIND); Ohopoho (-BB), GIBSON 52 (WIND).
- 1814 (Otjitundua): Dolomitkopje, 15 miles E of Ohopoho (-AA), MERXMÜLLER & GIESS 1515 (WIND).
- 2014 (Welwitschia): Eingang zur Farm Renosterkop (OU 502), südl. Kaokoveld (-BC), KRÄUSEL 595 (M).
- 2015 (Otjihorongo): Fransfontein (-AA), DINTER s.n. (1897) (B); Farm Orpheus (OU 419) (-AA), MERXMÜLLER & GIESS 30300 (M, WIND); Wittklip-Berg (OU 68), (-AC), VOLK 2898 (M).

- 2016 (Otjiwarongo): Outjo, in Kalkkoppe (-AA), ESTERHUYSE 349 (WIND).
- 2115 (Karibib): Farm Kompaneno, Kalkberg (-BD), H. & E. WALTER 1201 (WIND); Erongo (-DA), KINGES 3692 (M); Farm Ameib (KAR 60), Granithang oberhalb 'Mon Repos' (-DC), GIESS, VOLK & BLEISSNER 5828 (WIND); -, am Weg zur Phillips-Höhle (-DC), PUFF 760714-1/2 (WU); Karibib (-DD), RAUTANEN 551 (W,K); Rote Kuppe bei Karibib (-DD), KINGES 3139 (M); Karibib aride Kalkberge (-DD), DINTER 6730 (WIND).
- 2215 (Trekkojpe): ca. 11 miles S of Karibib on rd. to Otjimbingwe, 900 – 1 200 m (-BB), DE WINTER 2662 (WIND); Namibrand: Okongawa (-BB), SEYDEL 3188 (M); Farm Onanis (KAR 121) (-DC), KERS 695 (WIND).
- 2316 (Nauchas): Farm Djab, Glimmerschieferhang im Fels (-AB), GIESS 9121 (M, WIND); Hakosberge (-AB), SEYDEL (KESSLER) 3507 (M); Gamsbergpass, Farm Hopefield (-AD), P. G. MEYER 1131 (M, WIND); -, an der Straße, unterhalb der Paßhöhe (-AD), PUFF 760717-1/1,-1/2 (WU); Curumanas (Gurumanas) (-BB) FLECK 468 (K); Kamkubis (Samkubis) (-DA), DINTER 1911 (B).
- 2416 (Maltahöhe): Mountain Zebra Park Naukluft, (MAL 9), Berghang über der Quelle (-AB), BENSELER s.n. (WIND); Farm Bläßkranz (REH 7), Berghang Südseite (-AB), MERXMÜLLER & GIESS 28178 (M, WIND); Farm Buellsport, Naukluft Mtns., Aushlucht (-AB), HARDY 1968 (WIND). Nudaus ('Nuchannis'), 1 300 m (-AD), RANGE 1813 (B).
- 2516 (Helmeringhausen): Kleinfontein, 1 700 m (-BB), RANGE 1050 (B).
- 2616 (Aus): Kuibis (-DB), DINTER 20 (B).

BELEGEXEMPLARE ZU DEN CHROMOSOMENZÄHLUNGEN:

SÜDWESTAFRIKA: PUFF 760714-1/2, 760717-1/1, -1/2 (Fundorte: siehe oben! Alle in WU).

SÜDAFRIKA: NATAL: Ngotoshe dist., Ngome, nr. sawmill, PUFF 760610-5/1 (WU).

TRANSVAAL: Bosmanskop area nr. Badplaas, PUFF 770103-7/3 (WU). Wolkberg area nr. Haenertsburg, PUFF 770108-5/2 (WU).

SWAZILAND: Mdzimba hills nr. Mbabane, PUFF 770119-1/1 (WU).



Abb. 1. Typische Population von *Myrothamnus flabellifolius* (im trockenen Zustand. An der Gamsbergpaß-Straße, unterhalb der Paßhöhe; dickstämmiger Baum im Hintergrund: *Moringa ovalifolia* Dinter & Berger).

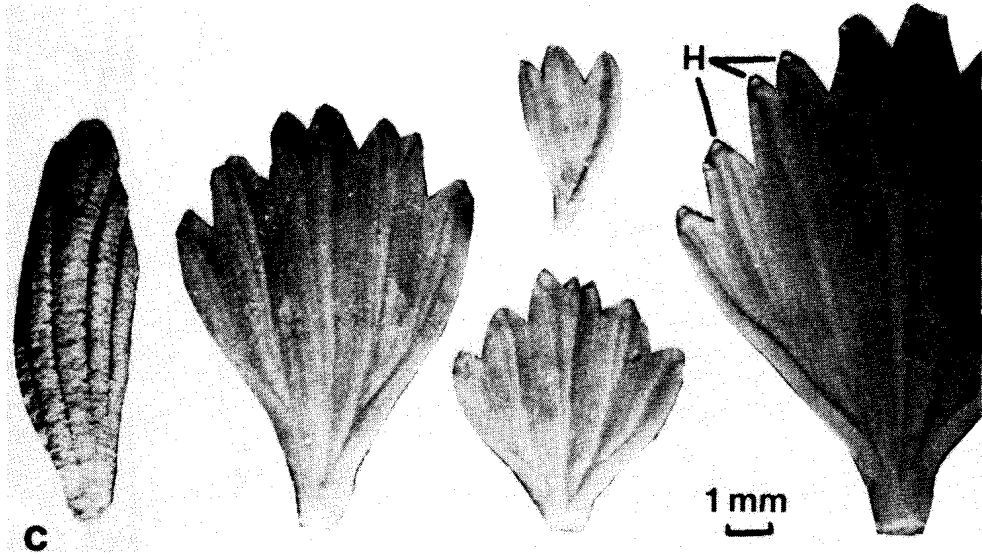
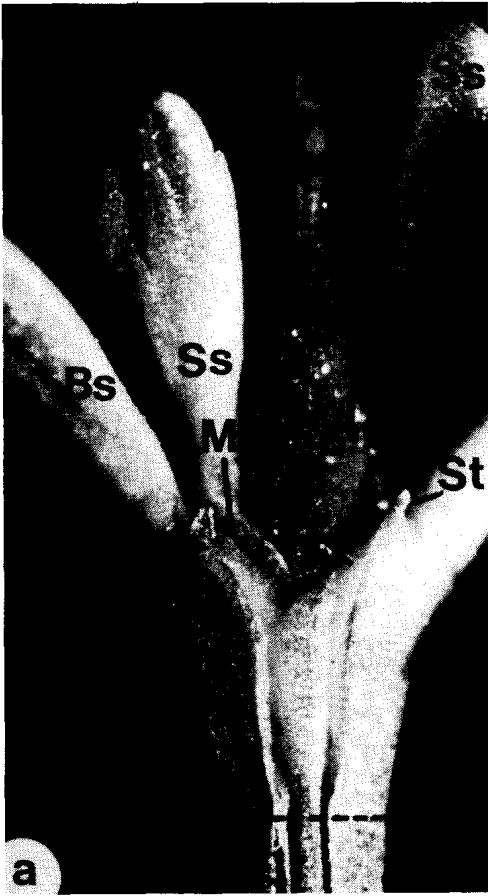


Abb. 2. Einige Pflanzen aus der in Abb. 1 wiedergegebenen Population. Man beachte die unterschiedliche Größe der fünf mehr oder minder gleich alten Exemplare! Näheres im Text.



Abb. 3. Ein Langtrieb mit Kurztrieben im trockenen (links) und wiederergrünten Zustand (rechts).

Abb. 4. a,b: Unterblattregion bei einem Lang- (a) und Kurztrieb (b). Langtrieb: in den Achseln des Blattpaares (Bs: Blattspreite) sind die neu entstandenen Kurztriebe bzw. Seitensprosse (Ss) bereits gut sichtbar; die waagrechte gestrichelte Linie zeigt an, wo der in Abb. 7 wiedergegebene Querschnitt geführt wurde. Kurztrieb: die Blattspreiten der untersten drei Blattpaare sind bereits abgefallen, und nur die sich mehr oder minder dachziegelartig überdeckenden Unterblätter sind übrig. Sowohl in a als auch in b sind die „Stipeln“ (St) und die „Scheiden-“ oder „Medianlappen“ (M) gut zu erkennen. Die Pfeile zeigen die Lage des Trenngewebes an. a,b: ca. 15x. c: Blattspreiten einer einzelnen Pflanze (Population C.P. 760714-1/2). Ganz links: zusammengefaltete Blattspreite, rechts daneben eine ungefähr gleich große im entfalteten Zustand; H: „Hydathode“. Näheres im Text.



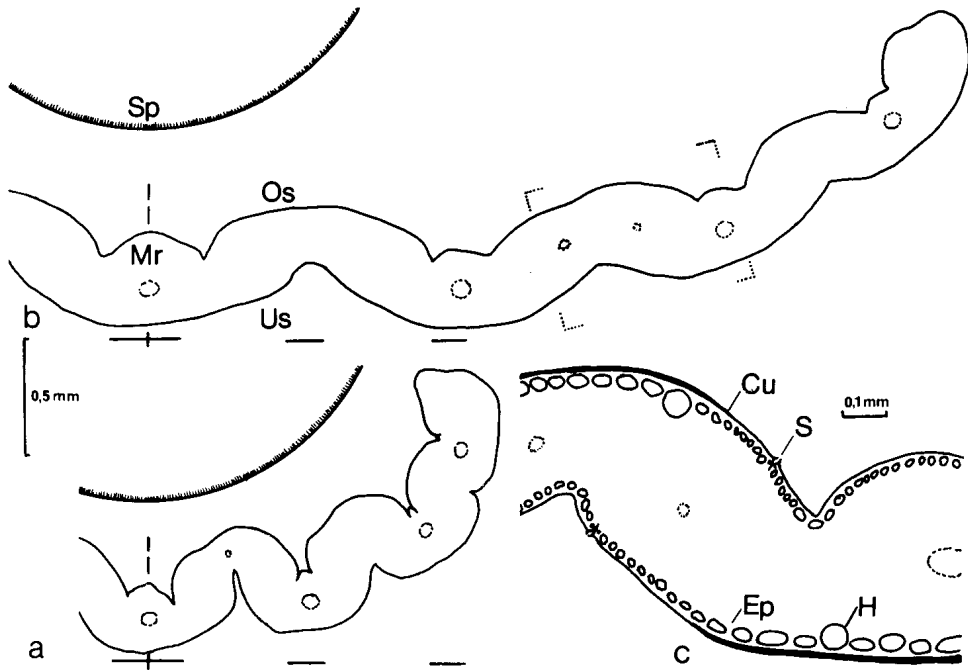


Abb. 5. Blattspreiten im Querschnitt. Umriß im (a) trockenen und (b) feuchten Zustand (gezeichnet nach Einlegen des in a wiedergegebenen Schnittes in Wasser für ca. 3 Minuten!). Schematisch eingezeichnet ist die Lage des Sprosses (Sp) zum Blatt sowie die Lage der Nerven (Hauptnerven groß, Seitennerven klein). Mr: Mittellrippe; Os, Us: Blattober- bzw. unterseite. c: schematisierter Querschnittsausschnitt (angedeutetes Rechteck in B!): Man beachte die verschieden stark verdickte Cuticula (Cu) und die unterschiedlich gebaute Epidermis (Ep); H: Harzzellen; S: Spaltöffnungsapparate. Weitere Erklärungen im Text.

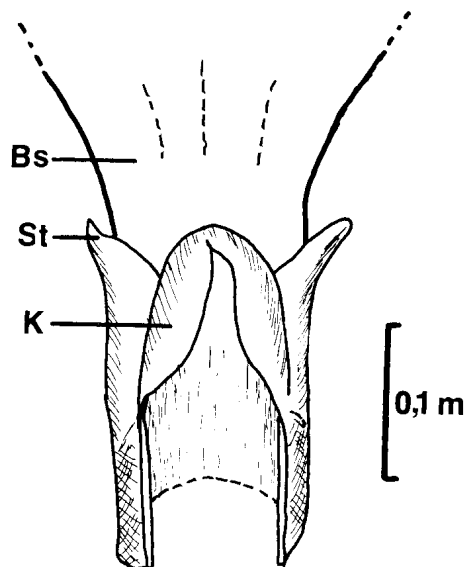


Abb. 6. Junges Blatt mit „Kapuze“ (K) und „Stipeln“ (St); Bs: Blattspreite. Erläuterungen im Text.

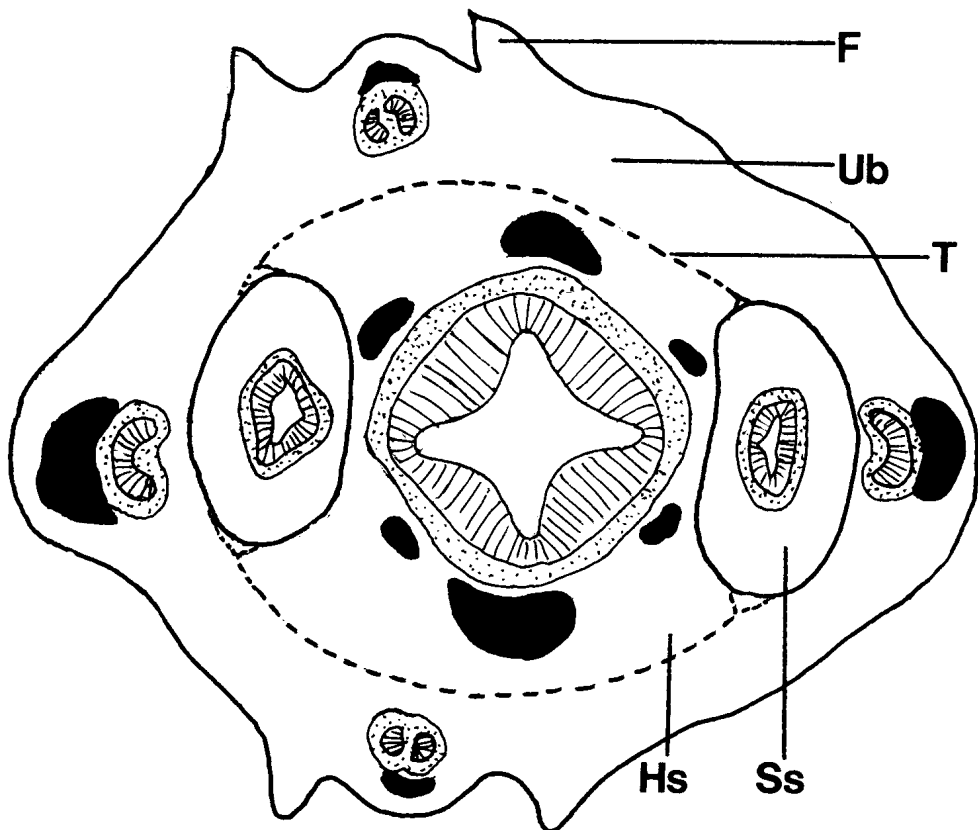


Abb. 7. Schematisierter Querschnitt durch einen Langtrieb (vgl. Lage des Schnittes in Abb. 4!); Die Unterblätter (Ub) sind noch völlig miteinander verwachsen und umhüllen den Hauptsproß (Hs) und die bereits ausgezweigten Seitensprosse (Ss) vollständig. F: Flügel, die weiter oben in „Stipeln“ auslaufen (vgl. Abb. 4); T: Trennungslinie zwischen Unterblattregion und Hauptsproß; schwarz: Sklerenchym; gestrichelt: Xylem; punktiert: Phloem. Weitere Erklärungen im Text.

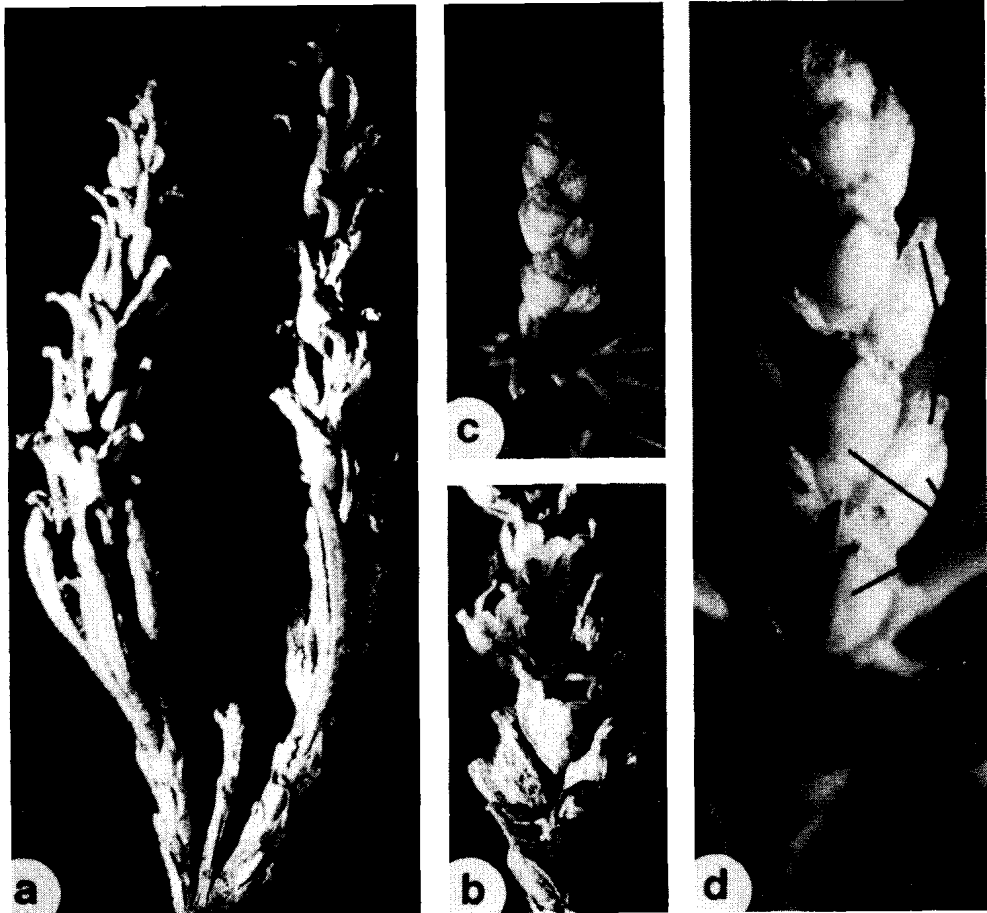


Abb. 8. a: weiblicher Blütenstand (trockener Zustand), ca. 3x. b: Fruchtstand, Ausschnitt; im Zentrum deutlich sichtbar ist eine bereits aufgesprungene Frucht mit vertrockneten Narben und Griffeln; ca. 4,5x. c,d: junge männliche Blütenstände (die sich im Laufe der weiteren Entwicklung noch wesentlich stärker strecken); die Antheren (A) sind noch fast völlig von den Tragblättern (T) umhüllt; c: 5x, d: ca. 13x.

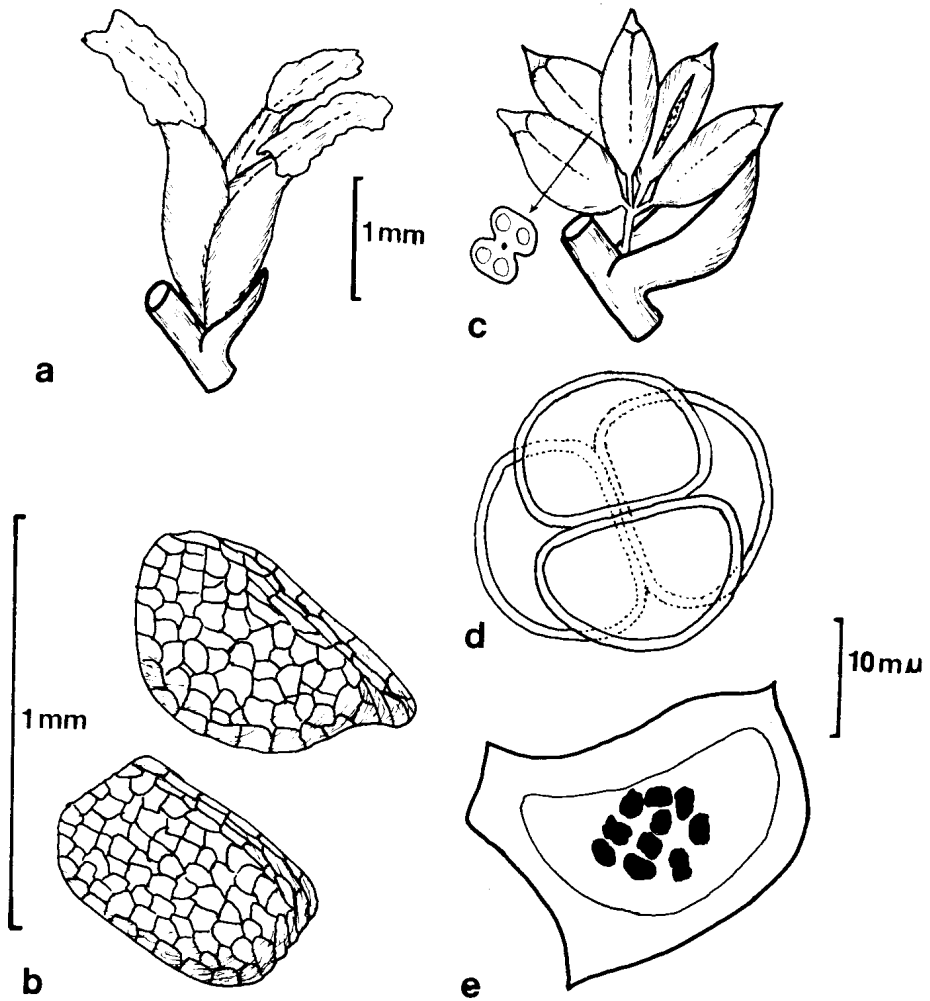


Abb. 9. a: weibliche Blüte mit Tragblatt (T); b: Samen mit retikulater Testa; c: männliche Blüte und Querschnitt durch Anthere; d: Pollentetrade; e: Pollenmutterzelle (Metaphase I). Näheres im Text.

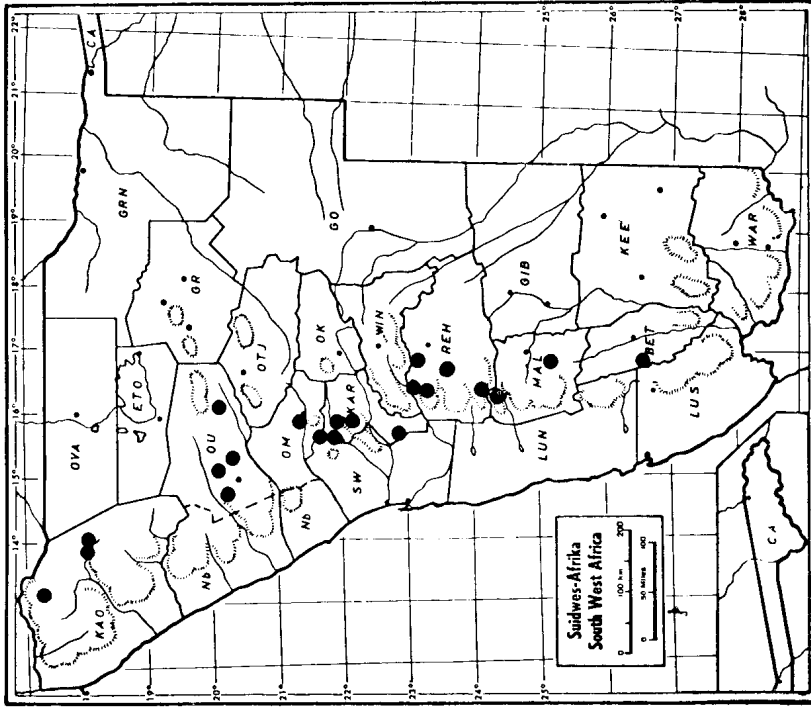


Abb. 11. Verbreitung von *Myrothamnus flabellifolius* in Südwestafrika.

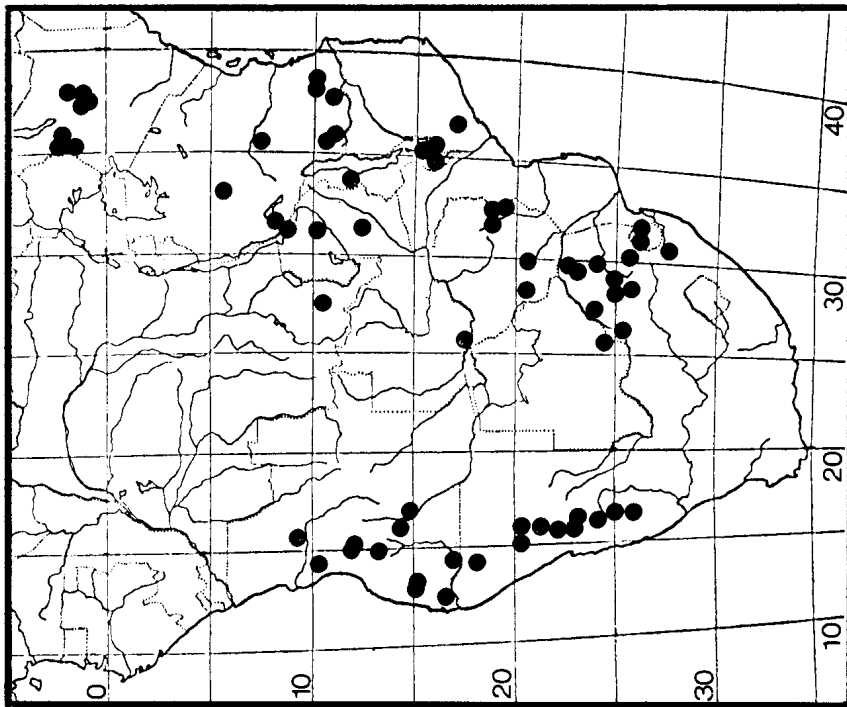


Abb. 10. Gesamtverbreitung von *Myrothamnus flabellifolius* (inclusive subsp. *robusta* Weim.).