

## Myzodendraceae.

Von

c. Skottsberg.

Mit 4 Figuren.

### Wichtigste Literatur.

A. P. De Candolle in Coll. Mem. VI. (1830) 12; Prodr. IV. (1830) 286. Poeppig et Endlicher, Nov. gen. I. (1835) 1. J. D. Hooker in Ann. sc. nat. 3. sér V. (1846) 193, Fl. antarct. II. (1847) 289. – Bentham et Hooker f., Gen. pl. III. (1880) 229. – Hieronymus in E. P. 1. Auf III. 1. (1889) 198. – Ph. van Tieghem in Bull. Soc. bot. France XLIII. (1896) 556. – C. Skottsberg in K. Svenska Vet.-Akad. Handl. 51 n. 4 (1913) u. 56 n.5 (1916) 206; in Englers Bot. Jahrb. L. (1913) 384; in Pflanzenreich Heft 62 (1914).

Merkmale. Blüten diözisch, 3-, seltener 2gliedrig, nackt. ♂ Blüten mit 2 oder 3 Stam. und zentralem Diskus; Antheren endständig, monotheisch, mit endständigem, tangentialem Schlitz sich öffnend. ♀ Blüten mit drei in Längsfurchen des Ovars sitzenden Staminodien, die bei der Fruchtreife zu langen Federborsten auswachsen. Karpelle 3; Ovar dreieckig, an den Kanten gefurcht, unten :I: deutlich gefächert; Samenanlagen 3, atrop, ohne Integumente, von der Spitze der zentralen Plazenta herabhängend; Griffel ganz kurz oder fast fehlend, von einem ringförmigen Diskus umgeben; Narben 3, mit papillöser Innenseite. Frucht eine trockene Schließfrucht (Achaenium). Same 1, ohne Schale, in der Frucht auskeimend, mit Nährgewebe. Endospermhaustorium mächtig entwickelt; Embryo gerade, mit dem Wurzelende nach oben; an Stelle der Primärwurzel eine Haftscheibe, deren Unterseite das Haustorium entspringt. – Kleine Sträucher, die nach Art der Loranthaceae auf Bäumen der Gattung *Nothofagus* schmarotzen. Blätter wechselständig, kahl, normal grün, oder schuppenförmig und gelb, einjährig. Blüten sehr klein, ohne Vorblätter, in zusammengesetzten Ähren.

Vegetationsorgane. Die Myzodendraceen sind 1 bis wenige Dezimeter hohe, halbkugelige Sträucher (oder Zwerg-Kurzstammäumchen), fast ausnahmslos auf *Nothofagus*-Arten<sup>1)</sup> gefunden (nur einmal wurde eine andere Wirtspflanze, *Caldcluvia paniculata*, mit Sicherheit festgestellt; weitere Angaben ließen sich nicht bestätigen). Von der Unterseite der Klebscheibe (Fig. 47 K, L) tritt daß Haustorium in die Wirtspflanze ein, wo es sich verzweigt. An der Ansatzstelle schwillt das befallene Buchenzweiglein gallenartig auf oder bleibt unverändert.

Die Verzweigung ist sympodial, die Sproßspitze stirbt im Herbst ab und im Frühjahr entwickeln sich die oberen Seitenknospen zu Innovationen (Erneuerungssprossen) oder Blütenständen. Es sind oft nur 2 – 3 Innovationen vorhanden, die dicht beieinander stehen, so daß die Verzweigung kandelaberartig wird (Fig. 44 C) und die Zahl der aufeinander folgenden Sproßgenerationen auch die Zahl der Altersjahre des betreffenden Individuums bezeichnet. Bei der Untergattung *Eumyzodendron* (Fig. 47 A) und den laubblatttragenden Arten der Untergatt. *Gymnophyton* sitzen die Innovationen unterhalb, bei den Arten mit nur Schuppenblättern (Fig. 44 C) oberhalb der Blütenregion.

---

1) Vgl. Skottsberg in Karsten und Schenck, Vegetations bilder IV. (1906) t. 17; G. Macloskie, Fl. Patagon., in Repoet Princeton Univ. Exped. Patagon. 1896-99. VIII. 2. (1904) 337 t. 14 (*M. brachystachyum*; farbige Abb.)

Die Knospen sind pseudoendogen, werden normal angelegt und infolge ungleichmäßigen Wachstums in die Rinde eingesenkt und sogar von ihr überwachsen. Bei der Untergatt. *Eumyzodendron* brechen sie nach der winterlichen Ruhe hervor, bei der Untergatt. *Gymnophyton* schon vor dieser; hier sind aber die Blätter als harte Schuppen entwickelt. Bei *Eumyzodendron* ist die Rinde braun oder grau, die Blätter sind grün und von normalem Aussehen; bei *Gymnophyton* ist die ganze Pflanze gelb bis rostbraun und es sind entweder alle Blattbildungen schuppenförmig oder wir finden Heterophyllie, indem die Blätter der Innovationen als kleine grüne, leicht abfallende Laubblätter entwickelt sind. Die Blattstellung ist 2/5.

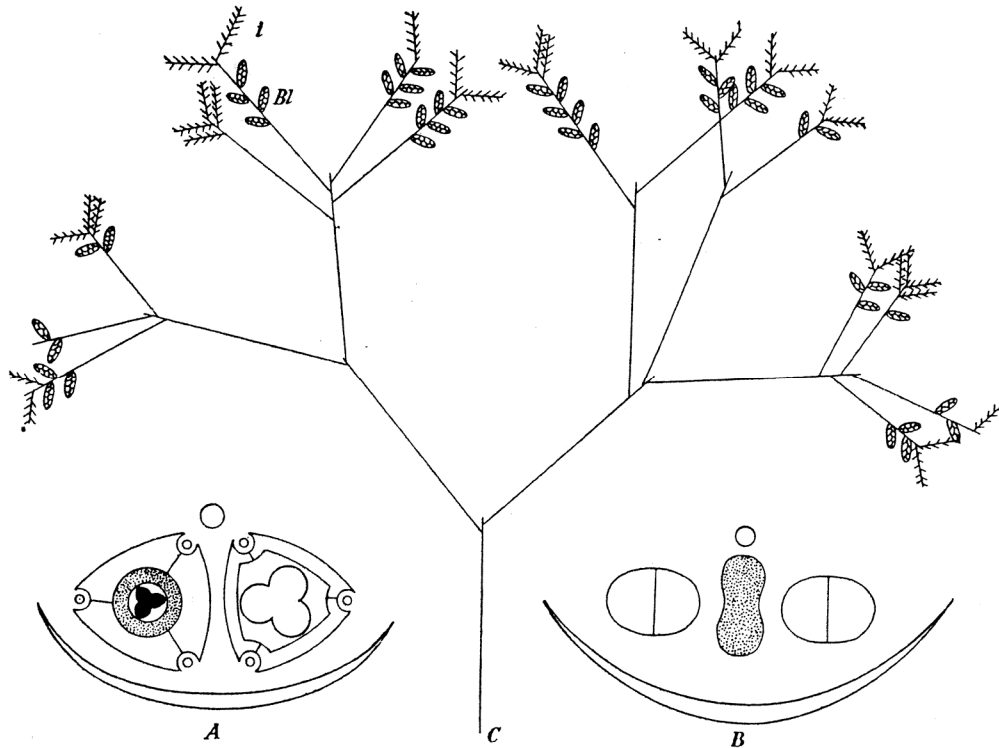


Fig. 44. *Myzodendron punctulatum* Banks et Sol. A Diagramm des ♀ Ährchens, links den Diskus (punktiert) und die Narben (schwarz) zeigend. B Diagramm des ♂ Ährchens; Diskus punktiert. C Schematisches Bild einer 4jährigen Pflanze im Sommer mit Blütenständen (Bl) und Innovationen (i). – Nach Skottsberg.

**Anatomische Verhältnisse.** a) Stamm. – Bei der Untergatt. *Eumyzodendron* wird die Epidermis bald durch Periderm mit Lentizellen ersetzt; in der äußeren Rinde finden wir Gruppen von Steinzellen in kreisförmiger Anordnung. Bei der Untergatt. *Gymnophyton* ist der Stamm mit halbkugeligen Warzen dicht besetzt, an deren Spitze eine Spaltöffnung und unterhalb dieser ein großer Luftraum vorhanden ist. Die von einer dicken Kutikula bedeckte Epidermis bleibt auch nach der Peridermbildung erhalten. Die Epidermiszellen und die äußeren Rindenzellen sind mit braungelben Kugeln eines unbekanntes Stoffes gefüllt, der die charakteristische Färbung der Pflanze hervorruft; die inneren Rindenschichten führen wie bei *Eumyzodendron* Chlorophyll. Bei *Eumyzodendron* entsteht im ersten Jahr ein lockerer Kreis von Gefäßbündeln, von denen jeder außen mit einem mechanischen Strang versehen ist. Im zweiten Jahr bildet sich ein zweiter, stammeigener Kreis, der an den Knoten mit dem ersten in Verbindung steht. Die beiden Kreise

wachsen in üblicher Weise, so daß, wenn der innere 2 Jahreszonen zeigt, der äußere deren 3 aufweist usw. Die breiten Markstrahlen und das Mark bleiben unverholzt; es entsteht also kein geschlossener Holzzylinder und der Stamm ist deshalb weich und zerbrechlich. Bei *M. quadriflorum* ist der innere Bündelkreis durch 1–2 Bündel ersetzt; bei *M. linearifolium* fehlt er ganz, hier tritt an seiner Stelle ein Kreis von rein mechanischen Strängen auf. Ein solcher Kreis ist auch bei *Gymnophyton* vorhanden. Hier werden die Gefäßbündel durch enge primäre Markstrahlen getrennt, und die sekundären sind in geringer Zahl vorhanden; es wird ein mächtiger, beinahe geschlossener Holzzylinder gebildet und auch das Mark verholzt. Der deutliche Unterschied zwischen Früh- und Spätholz läßt die Jahresringe hervortreten. Bei allen Arten sind als Einschlüsse Kalkoxalatdrüsen häufig.

b) Blatt. – Die Blätter sind einfach gebaut; sie zeigen undifferenziertes Mesophyll aus  $\pm$  Isodiametrischen Zellen mit kleinen Interzellularen. Spaltöffnungen an beiden Seiten in der Höhe der Epidermis. Die Schuppenblätter der Untergatt. *Gymnophyton* haben eine sehr dicke Kutikula, und die Epidermiszellen speichern den oben erwähnten gelbbraunen Stoff.

**Blütenverhältnisse.** Sämtliche Typen des Blütenstandes können auf eine zusammengesetzte Ähre oder Traube zurückgeführt werden. Bei der Sekt. *Archiphyllum* ist die Hauptachse gestreckt und trägt Laubblätter, die je ein mehrblütiges Ährchen stützen (Fig. 47 A). Diese Tragblätter sind bis zu der untersten Blüte verschoben (Fig. 47 C, D). Bei der Sekt. *Telophyllum* (Fig. 45 B) ist das Tragblatt bis zu der Spitze der Achse hinaufgerückt und die Blüten scheinen einem "Blattstiel" zu entspringen. Bei der Sekt. *Angelopogon* ist das Ährchen auf 2 sitzende axilläre Blüten beschränkt (Fig. 45 A). Bei der Sekt. *Heterophyllum* sind die  $\sigma$  Ährchen 2-, die  $\text{f}$  3–6blütig und köpfchenartig (Fig. 45 D). Bei der Sekt. *Ephedranthus* endlich sind die Ähren zapfenförmig und jede Tragschuppe stützt bei den  $\text{f}$  Ähren 2, bei den  $\sigma$  Ähren eine einzige Blüte, so daß wir bei den  $\sigma$  Blütenständen scheinbar eine einfache Ähre finden (Fig. 44 B). Alle Arten sind diözisch. Bei *M. linearifolium* wurden monözische Exemplare gefunden.

Die  $\sigma$  Blüte besteht bei der Untergatt. *Eumyzodendron* (Fig. 47 C) aus 3, bei der Untergatt. *Gymnophyton* (Fig. 44 B) aus 2 gelben Staubblättern und einer die Mitte zwischen diesen einnehmenden Diskus bildung, die sich wohl als Rudiment des Ovars deuten läßt. Der Staubfaden ist bei der Sekt. *Ephedranthus* sehr kurz, sonst gut entwickelt. Die Antheren (Fig. 47 E, F) sind monothechisch und öffnen sich an der Spitze durch eine kurze, tangentiale Spalte. Die Theka wird durch ein dünnes, beim Aufspringen der Antheren sich von deren Wand lösendes tangentiales Septum geteilt. Die Pollenkörner sind kugelig, mit von feinen spitzen Warzen bedeckter Exine. – Die  $\text{f}$  Blüte (Fig. 44 A, 45 A, 47 D) besteht aus 3 Staminodien und 3 Fruchtblättern. Längs jeder Fuge des Ovars zieht sich eine anfangs seichte, bald vertiefte und zugedeckte Furche hin, welche die jungen plasmareichen, schnell wachsenden Staminodien schützt, die sich zu langen, behaarten Borsten (Setae) entwickeln (Fig. 47 H, J). Die Homologie dieser Borsten mit den Staubblättern wurde durch das Auffinden von Zwitterblüten (bei *M. linearifolium*) aufgedeckt. Von einem krugförmigen Blütenboden oder einer dem Ovar angewachsenen Blütenhülle kann man wohl absehen; der Diskus gehört dann dem Fruchtknoten selbst. Der Fruchtknoten ist von Anfang an einfächerig mit Zentralplazenta; die hängenden Samenanlagen sind atrop und nackt. Indem sie an Größe zunehmen, bilden sich in dem dicken Boden des Ovars drei Taschen, die sich mit der beträchtlichen Streckung des Ovars immer mehr vertiefen, so daß dieses unten dreifächerig wird. Nur eine Samenanlage entwickelt sich zum Samen, der die ganze Höhlung ausfüllt, die Plazenta gegen die Wand pressend (Fig. 47 G). Der Embryosack liegt an der Nuzellusspitze und ist von normalem Bau. Nach der Befruchtung teilt sich der sekundäre Embryosackkern; von den dabei gebildeten zwei Zellen wird die räumlich untere zum großen, stärkereichen Endosperm, die obere zu einem Haustorium, das schlauchförmig in die Plazenta eindringt und bis zur Basis der Blüte wächst, wo es sich

verzweigt. Durch das Haustorium ernährt, vergrößert sich das Endosperm schnell und durchbricht bald den Nuzellus. Der Embryo liegt am oberen inneren Rande, das Wurzelende ist nach oben gerichtet. Man kann ein Hypokotyl, zwei Keimblätter und eine aus langen, radial gestreckten Zellen gebildete Klebscheibe unterscheiden, die die Stelle der Primärwurzel einnimmt.

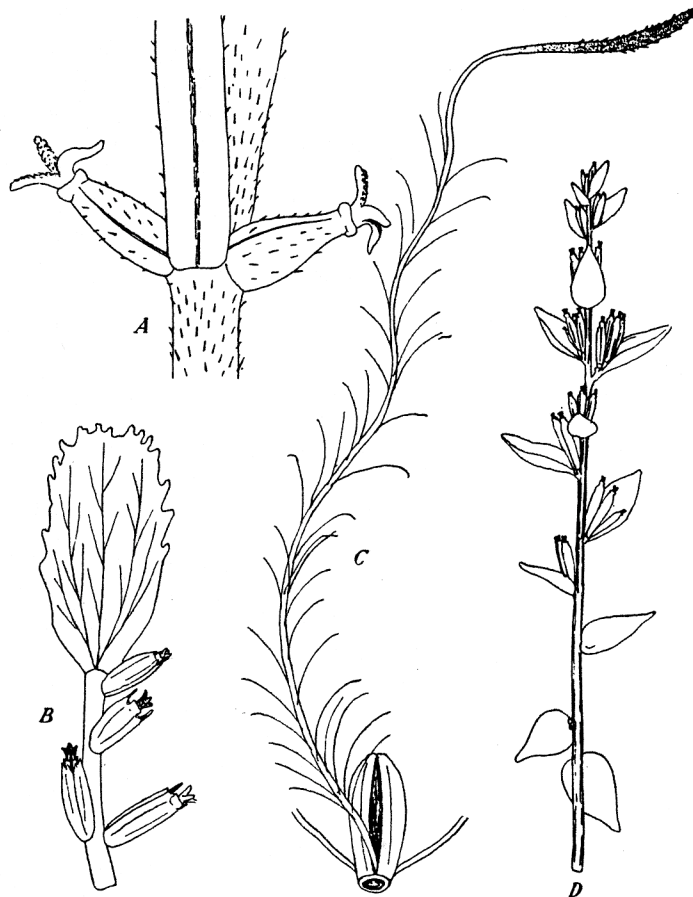


Fig.45. *A* *Myzodendron linearifolium* DC. ♀ Teilblütenstand (10/1). – *B* *M. quadriflorum* DC. ♀ Teilblütenstand (5/1); *C* reifes Achaenium, nur eine Seta vollständig gezeichnet (5/1). – *D* *M. macrolepis* Phil. ♀ Gesamtblütenstand (2/1). – Nach Skottsberg.

**Bestäubung.** Die Blüten sind sehr klein und wenig auffällig, ein bis wenige Millimeter groß, die ♂ gelblich, die ♀ grün mit bräunlichen Narben. Wegen der kleinen Narben, der steifen Staubblätter, des verkitteten Pollens und des Vorhandenseins einer Diskusbildung wurde Entomophilie (*Salix-Typus*) angenommen. Besucher sind nicht beobachtet worden. *M. Gayanum* blüht im Herbst, alle anderen Arten im Spätwinter oder Frühjahr.

**Frucht und Samen.** Das dreieckige Achaenium ist wegen der langen (bis 85 mm bei *M. oblongifolium*) Federborsten<sup>1)</sup> von sehr charakteristischem Aussehen (Fig. 47 *B, J*, 45 *C*). Die Borsten (Setae) wachsen aus den Furchen des Ovars hervor; anatomisch sind sie den Staubfäden gleich. Die langen Haare sind Ausstülpungen der Epidermiszellen und haben keine Querwände. Die Borsten dienen als Schwebevorrichtung und verankern die Früchte. Bei der Keimung preßt das Hypokotyl die klebrige Scheibe zwischen den Spitzen der Fruchtblätter heraus und gegen die

1) O. Warburg (Pflanzenwelt I. [1913] 505) nennt die Familie Federmistelgewächse.

Rinde der Wirtspflanze (Fig. 47 *M*). Falls nötig, kann das lebhaft grüne Hypokotyl mehrere Millimeter lang werden und sich krümmen, bis eine günstige Stellung erreicht wird. Als Regel gilt, daß auf anderer Unterlage als jungen *Nothofagus-Zweigen* die weitere Entwicklung ausbleibt. Die Keimblätter bleiben im Endosperm stecken, bis es verzehrt ist und das Perikarp abfällt.

**Geographische Verbreitung.** Die Familie ist im temperierten Waldgebiet des andinen Südamerika endemisch. Die Nordgrenze liegt bei 33° in der Küstenkordillere, die Südgrenze am Kap Horn. Einige Arten sind auch in den laubwerfenden Wäldern östlich der Andenkette sehr verbreitet. – Vgl. auch Hauman et Irigoyen, Catal Phanér. Argentine, in Anal. Mus. Nac. Buenos Aires XXXII. (1923–25) 38–40.

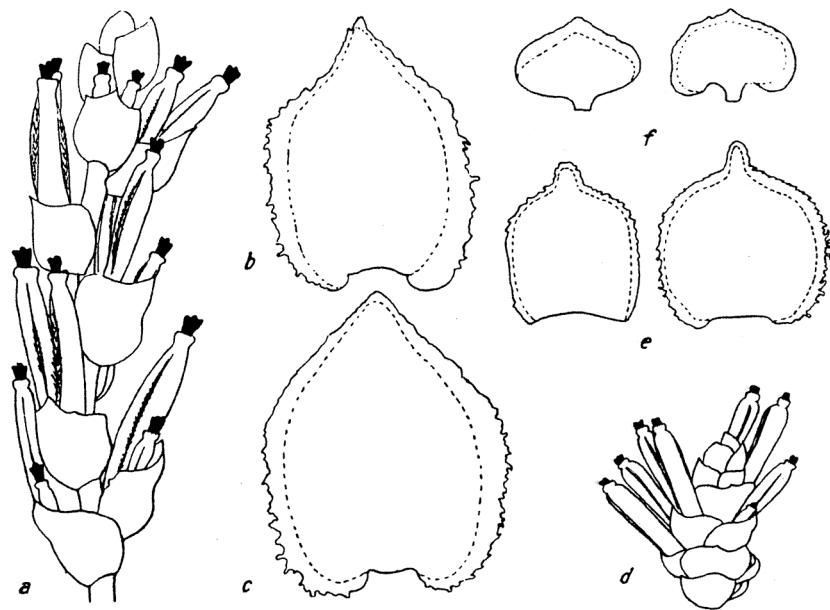


Fig.46. *a–c* *Myzodendron Commersonii* van Tiegh. ♀ Blütenstand (X 5) und zwei Schuppenblätter der Innovationen (X 10). – *d–f* *M. imbricatum* Poepp. et Endl ♀ Blütenstand (X 5), *f* zwei Tragblätter (X 10) und *e* zwei Blätter einer Innovation (X 10). Die punktierte Linie deutet die Abgrenzung des dünneren Randgewebes an. – Nach Skottsberg.

**Verwandtschaftliche Beziehungen.** Die von Hieronymus aufgestellte kleine, scharf umschriebene Familie weist deutliche Beziehungen zu den *Santalaceae* (Bau des Fruchtknotens, Plazenta, Samenanlagen, Endospermhaustorien usw.) auf, besonders zu den Gattungen *Arjona* und *Quinchamalium* (Fruchtknoten, Diskus), die übrigens von van Tieghem als Vertreter einer eigenen Familie, *Arjonaceae*, angesehen werden. In der Tracht und durch ihre Lebensweise als baumbewohnende Halbparasiten nähern sich die *M.* auch den *Loranthaceae*.

Nur 1 Gattung:

**Myzodendron** Banks et Solander ex G. Forster, Fase. pl. magell. in Comment. Gotting. IX. (1789) 45 nomen (*Myzodendrum punctulatum*), DC. in Coll Mem. VI. (1830) 12 t. 11, 12 (*Misodendrum*), Prodr. IV. (1830) 286.



Fig. 47. *Myzodendron brachystachyum* DC. A Zweigstück der ♂ Pflanze, rechts ein Erneuerungssproß (Innovation), links ein Blütenstand, nat. Gr. B Zweigstück der ♀ Pflanze mit Fruchtstand, nat. Gr. C ♂ und D ♀ Teilblütenstand (3/1). E Medianer Längsschnitt durch ein Staubblatt (20/1). F Untere Hälfte einer Anthere, den Querschnitt zeigend (20/1). G Längsschnitt der unreifen Frucht (5/1, Ovarhöhlung zu groß gezeichnet). H ♀ Blüte (5/1, Narben unrichtig gestellt). I ♀ Blüte (5/1, Narben unrichtig gestellt). J Frucht (3/1). K Embryo vom Endosperm umschlossen, an der Spitze die Klebscheibe ) 12/1). L Keimpflanze, Keimblätter im Rest des Endosperms steckend (7/1). M Zweig von *Nothofagus antarctica*, mit einer keimenden, durch die Federborste verankerten Frucht, nat. Gr. – Aus E. P. 1. Aufl.

11 Arten. – Der Name der Gattung ist abgeleitet von  $\mu\zeta\epsilon\pi$  oder  $\mu\zeta\pi$  (saugen) und  $\delta\epsilon\delta\rho\upsilon$  (Baum); er soll sich auf die Lebensweise der Pflanze beziehen. (Die unten aufgeführten Untergattungen lassen sich zwar als gute Gattungen auffassen; die Sekt. *Heterophyllum* ist aber ein Bindeglied zwischen den beiden Untergattungen und alle Sektionen bilden gewissermaßen eine kontinuierliche Reihe, so daß man ebensogut die Gattung in ihrem alten Umfang bestehen lassen kann.)

Untergatt. I. *Eumyzodendron* Hook. f. Fl. antarct. (1845–47) 297. – Rinde glatt. Blätter grün. Tragblätter laubblattartig. Stam. 3.

Sekt. 1. *Angelopogon* (van Tiegh.) Engl. in E. P. 1. Aufl. Nachtr. (1897) 141 (*Angelopogon* van Tieghem in Bull. Soc. bot. France XLIII. [1896] 558). – Blätter linealisch. Ährchen 2blütig. – *M. linearifolium* DC. auf *Nothofagus obliqua* von 33° S. (Cerro del Roble, Nordgrenze der Familie) bis Valdivia, eine Var. auf *Nothofagus pumilio* und *N. antarctica* von Chillán bis zur Magellanstraße.

Sekt. 2. *Archiphyllum* (van Tiegh.) Engl. l. c. 140 (*Archiphyllum* van Tiegh. in Bull. Soc. bot. France XLIII. [1896] 557). – Blätter schmal elliptisch. Ährchen mehrblütig, Tragblatt an der untersten Blüte des Ährchens. – *M. oblongifolium* DC. auf *N. pumilio*, Kordilleren von Chillán bis 44°20' und *M. brachystachyum* DC. auf mehreren *Nothofagus*-Arten, von Valdivia bis zum Feuerlandsarchipel. – Querschnitt durch die Achse von *M. oblongifolium* DC.: Solereder, Syst. Anat. Dikotyl. (1899) 828 Fig. 178.

Sekt. 3. *Telophyllum* (van Tiegh.) Engl. l. c. 140 (*Telophyllum* van Tiegh. in Bull. Soc. bot. France XLIII. [1896] 558). – Blätter eirund. Tragblatt an der Spitze der 2-6blütigen Ährchenachse. Borsten (Setae) mit nackter, verdickter Spitze (Fig. 45C). – *M. quadriflorum* DC. auf *Nothofagus pumilio*, in den Gebirgen von Südchile (Antuco) bis Patagonien und Feuerland.

Untergatt. II. *Gymnophyton* Hook. f. Fl. antarct. (1844-47) 289 (*Myzodendron* im engeren Sinne, van Tiegh.). – Rinde dicht warzig. Tragblätter schuppenförmig. Stam. 2.

Sekt. 4. *Heterophyllum* Skottsberg in Engler's Bot. Jahrb. L. (1913) 391. – Laubblätter linealisch, grün. Ähren verlängert, Ährchen bei den ♂ Blütenständen 2-, bei den ♀ Blütenständen mehrblütig. – *M. macrolepis* Phil., Valdivia, Cord. Pelada und And. Patagonien, Nahuelhuapi. – *M. angulatum* Phil., Valdivia, Cord. Pelada bis Westpatagonien, Skyring Water, beide auf *N. betuloides*.

Sekt. 5. *Ephedranthus* Skottsberg l. c. 391. – Ähren zapfenförmig, Ährchen bei den ♂ Blütenständen 1-, bei den ♀ 2blütig. – A. Laubblätter schmal linealisch, grün: *M. Gayanum* van Tiegh. auf *Nothofagus Dombeyi* und *nitida*, Valdivia bis Westpatagonien und And. Patagonien. – B. Alle Blätter schuppenförmig, ganze Pflanze gelb bis braungelb, chlorophyllarm: *M. imbricatum* Poepp. et Endl. in Gebirgswäldern Chiles um 36°–37° auf *Nothofagus Dombeyi*; *M. punctulatum* Banks et Sol., Cord. Nahuelbuta bis Patagonien und bis zum Feuerlandsarchipel, auf mehreren *Nothofagus*-Arten häufig und bisweilen massenhaft auftretend; *M. recurvum* van Tiegh., Cord. Nahuelbuta bis Chonos-Inseln auf *Nothofagus Dombeyi* und *nitida*; *M. Commersonii* van Tiegh., sehr nahe verwandt mit *M. punctulatum*, von Commerson an der Magellansstraße entdeckt, nie wiedergefunden.