© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Schutzmittel

der

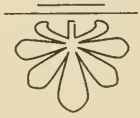
einheimischen Pflanzen

gegen die

Angriffe der Tiere.

Von

Richard Miller.



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Einleitung.

Wohl auf wenigen Gebieten der botanischen Wissenschaft herrscht eine solche Unsicherheit und Verschiedenartigkeit der Anschauungen wie in der Frage über die Schutzmittel der Pflanzen gegen die Tiere. Die vielfachen Widersprüche und Ungenauigkeiten beruhen einerseits auf allzugrossem Skeptizismus und einer zu summarischen Untersuchungsmethode, anderseits auf voreiligen Schlüssen und ungenügenden Beobachtungen; und wenn gerade auch die beliebtesten und verbreitetsten botanischen Werke und Lehrbücher der Biologie so viele Unrichtigkeiten und Übertreibungen aus diesem Gebiete enthalten, so ist dies darauf zurückzuführen, dass die Theorien anderer Forscher allzu kritiklos und ohne die nötige Nachprüfung übernommen wurden.*) — Die Gründe, warum die verschiedenen Botaniker zu solch verschiedenartigen, einander vielfach widersprechenden Ansichten über Pflanzenschutzmittel gelangten, sind leicht einzusehen: die meisten der pflanzlichen Einrichtungen, die als Mittel gegen Tierfrass gedeutet werden, haben gleichzeitig eine Bedeutung für den Stoffwechsel der Pflanze (z. B. Hydathoden, die verschiedenen Sekrete, Säuren, Gerbstoffe, Glykoside, Alkaloide, Milchsäfte u. s. f.), für die Festigkeit des Pflanzenkörpers (Kieselsäureeinlagerungen und Kalkinkrustationen) oder stellen zugleich Anpassungserscheinungen an trockene Standorte dar (ätherische Öle, Schleim, dichte Behaarung, zu Dornen reduzierte Blätter u. a.); ausserdem konnte von den Gegnern der

*) Als in den letzten Jahrzehnten die Biologie in Mode kam, versuchte man mit rührender Begeisterung alles mögliche bis dahin Unaufgeklärte biologisch zu erklären und schoss dabei naturgemäss vielfach weit über das Ziel hinaus. Nun, da man ruhiger und objektiver geworden, wurden viele der damaligen Behauptungen bedeutend modifiziert oder ganz ad acta gelegt; aber trotzdem hat sich aus dieser Zeit des biologischen Sturmes und Dranges gar manches unbrauchbar gewordene Stücklein erhalten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tierschutzhypothesen jederzeit geltend gemacht werden, dass die Pflanzen trotz ihrer Schutzeinrichtungen gewissen Feinden zum Opfer fallen, so z. B. dass die Brennesseln trotz ihrer Brennhaare von Vanessa Jo, die Wolfsmilch trotz des giftigen Milchsaftes von den Raupen der Sphinx euphorbiae, die Disteln trotz ihrer Stacheln von Eseln, die aromatischen Kräuter trotz ihrer ätherischen Öle von Ziegen, die Blätter und Beeren von Atropa Belladonna trotz des Alkaloids von Käfern bezw. Vögeln gefressen werden. — Und während einerseits eine Anzahl von Skeptikern den Wert der Schutzmittel zu leugnen sucht, überschätzen andere Forscher wieder deren Bedeutung, erklären alle möglichen Einrichtungen und Erscheinungen als Schutzeinrichtungen gegen Tierfrass, finden besonders auch die abenteuerlichsten symbiotischen Beziehungen zwischen Pflanzen und ihrer „Schutzgarde“ von Tieren heraus und muten z. T. gar den Pflanzen eine Art bewusstes Wollen und Handeln in der Verteidigung gegen ihre Feinde zu So wurde besonders die Bedeutung der Myrmekophilie wesentlich übertrieben und trotz der zahlreichen Arbeiten über dieses Thema aus den letzten Jahren, die auf grund eingehender Beobachtungen die bisherigen Anschauungen richtig stellen, enthalten auch noch die neuesten Lehrbücher darüber vielfach Unrichtigkeiten.

In nachfolgender Arbeit soll nun versucht werden möglichst objektiv die Ergebnisse der bisherigen Forschungen in der Frage der Pflanzenschutzmittel gegen Tierangriffe darzustellen. Besonders habe ich versucht das reichhaltige, aber zersplitterte Material zusammenzutragen, insbesondere auch die neueren Arbeiten über dieses Thema kennen zu lernen und zur Korrektur und Ergänzung der bisherigen Ansichten zu verwerten.

Die Arbeit möge besonders auch anregen zu eigenen Beobachtungen an unsern einheimischen Pflanzen, so dass immer mehr Klarheit in den verschiedenen noch ungelösten Fragen aus diesem Gebiete gewonnen werde.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Relativität der Schutzmittel.

Wie schon erwähnt, machen die Gegner der Schutzmitteltheorie vor allem geltend, dass auch mit Schutzeinrichtungen versehene Pflanzen von manchen Tieren gefressen werden. — Schon Errera hat versucht die Pflanzen der belgischen Flora daraufhin zu untersuchen und gruppierte die Gewächse „1. mit lederartiger Konsistenz, deren Teile borstig, rauh oder scharf sind, 2. stachelige Pflanzen, 3. solche mit ätherischem Öl, Kampfer oder einem ähnlichen Prinzip, 4. mit einem bittern Prinzip, 5. mit einem Glykosid und 6. solche mit einem Alkaloid", je nachdem sie vom Vieh verschmäht, gemieden oder begehrt wurden. Das Resultat dieser allerdings sehr anfechtbaren Untersuchung war nun, dass von allen Gruppen ein verhältnismässig hoher Prozentsatz trotz Haaren, Dornen, Bitterstoffen und Giften den Tieren zum Opfer fielen. Er schloss daraus, dass die genannten Schutzmittel von geringerer Wirkung seien, als gewöhnlich angenommen werde, indem eine „Contre-adaption" der Tiere an dieselben stattgefunden habe; aber doch erkannte er an, dass durch die Schutzmittel die Feinde der Pflanze bedeutend vermindert würden und dass keine Pflanzenspezies durch die einheimischen Säugetiere würde ausgerottet werden können.*)

Auch von anderen Seiten ist darauf aufmerksam gemacht worden, dass selbst gut geschützte Pflanzen von manchen Tieren angegriffen und vertilgt werden. — Die Gründe hiefür können verschiedenartig sein. Vor allem sind nicht alle Schutzmittel für alle Tiere berechnet; so sind Haare, manche Bitterstoffe, Klebstoffe, leichtere Verkieselungen und Verkalkungen u. a., wodurch kleinere Tiere, Schnecken und Insekten abgehalten werden, meistens nicht imstande auch grosse Weidetiere zurückzuschrecken, wie ander-

*) Näheres Ludwig S. 213.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

seits Dornen und Stacheln für Insekten mit hartem Chitinpanzer keine Hindernisse bilden. Auch andere Schutzeinrichtungen wirken auf die verschiedenen Tiergruppen sehr verschiedenartig ein. — Wenn ferner Giftpflanzen wie z. B. Cytisus Laburnum mitunter vom Vieh und Taxus baccata manchmal von den Pferden gefressen werden, so liegt in diesen und ähnlichen Fällen nicht eine Gegenanpassung vor, sondern die Tiere verzehren die ihnen in der Tat schädlichen Pflanzen aus Unerfahrenheit. „Pferde fressen von der Eibe so viel, dass sie daran eingehen" (Migula). — Wieder in andern Fällen liegt eine Geschmacksverschiedenheit vor, so z. B. in dem Verhalten verschiedener Tiere gegen aromatische Substanzen. „Für Baldrian, der uns Menschen und auch den Hunden einen durchaus nicht angenehmen Geruch hat, schwärmen die Katzen bekanntlich in hervorragendem Masse: es ist Tatsache, dass sich in manchen von Katzen reich besuchten Gärten kein Baldrian aufbringen lässt, weil sich die Katzen derart in ihm herumwälzen, dass jeder neue Spross sofort wieder umgeknickt wird. Ähnliche Vorliebe haben sie für manche anderen stark riechenden Gewächse, z. B. Pfefferkraut und Katzenminze" (Migula). — Häufig, wenn den Tieren keine bessere, ihnen normal zusagende Nahrung geboten wird, nehmen sie selbstverständlich auch geschützte, von ihnen unter normalen Verhältnissen gemiedene Pflanzen an; so frisst das Vieh in manchen Gegenden Equisetum, Symphytum officinale, einige Carex- und Cyperus-Arten, nach anderen Darstellungen mitunter auch Echium, Verbascum, Stachys und selbst stachelige Pflanzen wie Ulex europaeus, Rubus-Arten (die besonders auch für das Wild als Winternahrung in Betracht kommen), Cirsium, Carduus, Sonchus u. s. w. Ja, der Stechginster soll sogar in manchen Gegenden so gern vom Vieh gefressen werden, dass er eine Zeit lang als Futter angebaut wurde. „Die Gewöhnung an eine Pflanzenart und die dabei erlangte Fähigkeit die unangenehmen Eigenschaften derselben möglichst unschädlich zu machen, spielen jedenfalls dabei eine wesentliche Rolle". (Migula).

Die eben besprochenen Fälle, die nur Ausnahmen von der Regel darstellen, bilden bereits Übergänge zu der eigentlichen „reziproken Anpassung" (Kuntze), zu der Spezialisierung einzelner Tierarten in ihrer Ernährungsweise. Eine richtige Würdigung dieser Tatsache im Sinne des Pflanzenschutzes ist erst seit Stahls

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Veröffentlichung seiner Untersuchungen über „Pflanzen und Schnekken“ (1888) möglich, wobei er zum ersten Male die Einteilung der Tiere in Omnivoren und Spezialisten seinen Versuchen zu grunde legt. Bei den letzteren sind die Schutzmittel wirkungslos, ja teilweise geradezu Bedingung zur Annahme als Nahrung. — Omnivor sind unsere grösseren Säugetiere; lediglich der Esel hat sich spezialisiert, indem er Disteln bevorzugt, und z. T. die Ziege, da sie mit Vorliebe aromatische Kräuter frisst. Omnivor sind auch die meisten unserer gefrässigen Schnecken, so Arion empiricorum und hortensis und Limax agrestis, auch die verschiedenen Gehäuseschnecken, ausserdem noch eine Anzahl Insekten. wie Engerlinge u. a. Insektenlarven, Heuschrecken u. s. w. Würden nun unsere Pflanzen allen diesen Feinden schutzlos gegenüberstehen, so wäre jedenfalls der Schaden ein enormer; „so aber wurden die Tiere gezwungen Spezialisten zu werden — denn diese sind unzweifelhaft das Sekundäre und eine Gegenanpassung — oder aber die Tiere müssen omnivor bleiben und sein um existieren zu können.“ (Detto).*) — Spezialisten wurden auf diese Weise vor allem Raupenarten, so Vanessa Jo auf Urtica, Sphinx euphorbiae auf Wolfsmilch, Hyponomenta evonymella auf Evonymus Europaea u. v. a., ferner einzelne Schnecken (bes. auf Pilzen), wie Limax maximus, cereusi und subfuscus, dann einzelne Käfer (Haltica Atropae, Eleonus punctiventris u. a.). — Aber trotz der Spezialisierung dieser Tiere sind die Schutzmittel für das Bestehen der Pflanzenarten von grosser Bedeutung; denn gerade gegen die omnivoren Säugetiere, die ihnen am gefährlichsten werden müssten, zeigen sie ihre volle Wirkung; auch die Schnecken, deren Gefrässigkeit so gross ist, dass sie in der Gefangenschaft mitunter in 1 Tage $^1/_4$ bis $^1/_3$ ihres Körpergewichtes verzehren, würden einen riesigen Schaden anrichten, wenn die meisten Pflanzen nicht gerade auch gegen sie so gut geschützt wären. — Die Spezialisten unter den Insekten bringen den Pflanzen nur geringen Schaden; überhaupt tritt eine Regulierung des Verhältnisses zwischen Tier und Pflanze ein, da ja bei völliger Vernichtung der Pflanzenspezies auch die betr. Tierspezies zu grunde gehen müsste. So treten die Insekten nur sporadisch in grosser Menge auf und gewöhnlich nur kurze Zeit, meist im Frühjahre,

*) Flora 1903, pag. 147.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

sodass sich die Pflanze während des Sommers wieder erholen kann (Stahl). Auch vernichten Insekten fast niemals die ganze Pflanze, wie das häufig durch grössere Tiere geschehen würde.

So ist also der Wert der Schutzmittel trotz ihrer Relativität ein nicht zu unterschätzender. Detto fasst seine Ueberlegung darüber in den Satz zusammen: „Legt man sich die rein historische, auf die betreffende Pflanzenwelt als Ganzes gerichtete Frage vor: Aus welchen Ursachen sie trotz der unausgesetzten Angriffe und des gewaltigen Bedarfes der Tiere ihre Existenz bewahren konnte, so wird man bei dem Gesamtbilde der gegenwärtig bestehenden Beziehungen zwischen Pflanzen- und Tierleben sowohl die Wirksamkeit von Schutzmitteln als die Notwendigkeit ihres Vorhandenseins anerkennen müssen. Gleichzeitig wird man auch erkennen, dass ein unbedingter Schutz von keiner Einrichtung zu erwarten und auch nicht erforderlich ist; denn jedes Mittel ist bedingt und wirkt nur im Rahmen dieser Relation".

Arten der Schutzmittel.

I. Schutzmittel allgemeiner Art.

1. Schutz durch schwer zugängliche Standorte und durch die versteckte Lage einzelner Pflanzenorgane.

Man kann hier im allgemeinen nicht von direkten Einrichtungen und Anpassungen zum Schutze gegen Tierfrass sprechen, schon deshalb nicht, weil auch an den exponiertesten Standorten, auf Mauern oder Bäumen, im Wasser etc. verschiedene Tiere Zugang finden, die der Pflanze schaden können. Jedoch unterliegt keinem Zweifel, dass die auf altem Gemäuer und steilen Felsen oder epiphytisch in Baumkronen wachsenden oder allseits von Wasser umgebenen Pflanzen vor der Vernichtung durch Weidetiere und andere grössere Säugetiere geschützt sind und so von einem Teil der gefährlichsten Feinde verschont bleiben, wodurch sie sich auch besser im Kampf ums Dasein behaupten können.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Auch die unterirdische Lage wichtiger Pflanzenteile, wie der Knollen, Zwiebeln und Rhizome, die durch ihren Reichtum an Reservestoffen vielen Tieren besonders begehrenswert erscheinen müssten, muss der Erhaltung der Arten zugute kommen.

Als eine wirkliche Schutzeinrichtung kann man es dagegen bezeichnen, wenn verschiedene Pflanzen ihre Früchte selbsttätig in die Erde vergraben (Amphikarpie) oder überhaupt erst unter der Erde zur Reife bringen (Geokarpie), Einrichtungen, die allerdings zugleich Schutz gegen Witterungsungunst und eine leichtere Keimungsmöglichkeit im Gefolge haben, sicher aber auch einen Schutz der Samen vor Feinden aus der Tierwelt bewirken. Anderen Pflanzen wieder gelingt es, nach vollendeter Blütezeit ihre reifenden Früchte unter dem Laube zu verbergen. Hansgirg*) unterscheidet: 1. Fälle, in denen die reifende Frucht durch eine besondere, zum Schutze der ausreifenden Keimlinge dienende karpotropische Krümmung langsam in den Boden eingegraben wird, wo sie dann versteckt und geschützt bis zur völligen Reife verbleibt (Cyclamen, Oxalis u. a.); 2. Fälle, in denen die jungen Samenkapseln nicht in den Boden sich einbohren, sondern durch das Herabkrümmen bloss mit der Erdoberfläche in Berührung gebracht und so vor schädlichen Einflüssen und Angriffen geschützt werden (Veronica, Linaria, Anagallis, Convolvulus, Helianthemum u. a.), und 3. Fälle, in denen bei Schlingpflanzen durch gamotropische Krümmungen der Blütenstiele etc. erst Autogamie vermittelt und nach der Befruchtung durch phyllokarpische Bewegungen die Frucht ins Laubwerk zurückgezogen wird (Tropaeolum, Cobaea scandens). — Von einheimischen amphikarpen Pflanzen erwähnt Ludwig noch Vicia angustifolia und lutea, Linaria spuria und Elatine, bei denen sich die amphikarpen Früchte aus kleistogamen Blüten entwickeln, wie auch bei Viola-Arten und bei Polygonum arviculare. (Heckel).

Bezüglich der durch ihren Standort geschützten Pflanzen interessieren uns besonders die Wasser- und Sumpfpflanzen, in erster Linie die aus dem Wasser emporragenden Gewächse, wie Nymphaea, Nuphar, Limnanthemum, Sagittaria, Alisma, Butomus umbellatus u. a., die — abgesehen von Wassertieren — eigent-

*) „Ein Beitrag zur Kenntnis der Phyllokarpie". Österr. Zeitschrift Nr. 46. 1896. S. 461 (Justs J.).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

lich nur von fliegenden Insekten besucht werden können, welche der Pflanze grossenteils als Blütenbesucher — zur Übertragung des Pollens — erwünscht sind. Wir finden deshalb meistens einen Mangel an andern Schutzmitteln, wie Haaren, sezernierenden Drüsen u. s. w., wie sie bei Landpflanzen zum Schutze gegen aufkriechende Insekten, Schnecken etc. häufig sind. — Eine hochinteressante Erscheinung lässt sich bei Polygonum amphibium beobachten, einer Pflanze, die in Altwässern und Weihern sehr verbreitet ist. Solange sie von Wasser umgeben ist, finden wir sie vollständig kahl; trocknet aber das Wasser aus und ist die Pflanze gezwungen Landpflanze zu werden — sie zeigt eine ausserordentlich grosse Anpassungsfähigkeit —, dann wächst plötzlich ein dichter, klebriger Haarfilz an den Stengeln und Blütenstielen, der insbesondere die Blüten vor den gefrässigen Käfern und sonstigen unerwünschten und zudringlichen Gästen zu schützen hat.

Gerade diese merkwürdige Tatsache wird von den Verteidigern einer Pflanzen-„Psychologie“, die den Pflanzen eine Art bewusstes Wollen und Handeln zuschreiben, mit Vorliebe ins Feld geführt, lässt sich jedoch vielleicht auf eine noch unaufgeklärte Reizauslösung oder einen Rückschlag, ein sogen. „Rückerinnern“ an eine ehemalige behaarte Landform zurückführen.

2. Schutz durch geselliges Wachsen.

Wie im Tierreich so unterscheidet man auch im Pflanzenreich Arten, die stets vereinzelt auftreten, und solche, die immer gesellig leben. „Die Vorteile des pflanzlichen Sozialismus gegenüber der isolierten Lebensweise, welche zur Ausbildung sozialer Arten geführt haben, sind z. T. die gleichen wie im Tierreich. Mit vereinten Kräften die Erhaltung der Art anzustreben, ist die erste Aufgabe beider.“ (Ludwig.) Bei den sozialen Pflanzen handelt es sich dabei um Schutz gegen Trockenheit, gegen extreme Temperaturen, gegen Sturmgefahr und vielfach auch um Schutz gegen Feinde aus der Tierwelt. — Es ist bekannt, dass verschiedene mit Dornen ausgerüstete Pflanzen trotz ihrer Waffen gerne von Weidevieh benagt werden, wie Rhamnus cathartica, Prunus spinosa u. a. Die einzeln stehende Pflanze könnte so leicht den Tieren zum Opfer fallen; bildet sie jedoch, wie häufig zu beobachten ist, dichte Hecken und Dornengestrüppe, dann wird jedes grössere Tier

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

davor zurückschrecken. Undurchdringliche Dickichte, auch aus sonst unbewehrten Sträuchern, finden sich besonders häufig an Waldesrändern, in niedrigen Gehölzen, in Auen u. s. f. und verwehren grösseren Tieren — wie auch dem Menschen — das Eindringen, insbesondere auch deshalb, weil oft abgestorbene Äste und Zweige als Schutzwehr den Pflanzen erhalten bleiben; die gleiche Erscheinung ist ja auch in jungen Nadelgehölzen zu beobachten.

Gar oft finden sich ferner geschützte Pflanzen aus verschiedenen Familien zu einem Schutz- und Trutzbündnis zusammen; so sind Hecken aus verschiedenen Dornsträuchern in Verbindung mit Brennesseln, Asperfoliaceen u. a. besonders in der Nähe von Ortschaften eine häufige Erscheinung. Auch ungeschützte und schwach geschützte Pflanzen machen sich die Vorteile des Pflanzensozialismus zu Nutzen und begeben sich unter den Schutz wohlbewehrter Genossen; so sind diese Hecken gewöhnlich durchzogen von windenden nnd rankenden Gewächsen, von Convolvulus, Homulus lupulus, Physalis Alkekengi, Clematis Vitalba etc. und regelmässig stellen sich unter stacheligen Hecken und Umzäunungen Vicia, Lathyrus, Galeobdolon u. a Labiaten, Anthriscus u. s. f. als sogen. „Vasallenpflanzen“ ein. Ja, gar manches seltene Pflänzchen hat sich nur im Schutze eines Dickichts, so im Gestrüpp der Flussauen, auf unsere Zeit herüberretten können.

II. Mechanische Schutzmittel.

3. Schutz durch Wasser.

Dass eine Absperrung durch Wasser der Pflanze von Vorteil ist, wurde bereits erwähnt. Nun treffen wir mitunter auch Einrichtungen an, durch welche eine Pflanze in ihren Laubblättern atmosphärisches Wasser ansammelt und dadurch die höher gelegenen vegetativen und Blütensprosse isoliert und vor emporkriechenden Tieren schützt, sich also gewissermassen mit einem künstlichen Festungsgraben umgibt. Bei ausländischen Bromeliaceen geschieht dies durch wasseransammelnde grundständige Blattrosetten; von unseren einheimischen Pflanzen bietet ein treffliches Beispiel Dipsacus silvestris. Diese „wilde Karde“ besitzt gegenständige, mit einander verwachsene Blätter, die zusammen einen Trog bilden, der auch regelmässig von Wasser erfüllt ist,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

sodass der inmitten des Troges emporragende Stengel vollständig abgesperrt ist. Nun wurde allerdings von verschiedenen Forschern behauptet, diese Einrichtung diene der Wasseraufspeicherung zu leichterem Ueberstehen von Trockenperioden oder sei zum Fange von Insekten bestimmt, die dann durch die Sekrete der in die Kanne hineinragenden Drüsen verdaut und der Pflanze so nutzbar gemacht würden. Nach den gründlichen Untersuchungen von Rostock*) (1904) scheint jedoch kein Zweifel mehr zu bestehen, dass die Wasseransammlungen lediglich dem Schutze gegen Schnecken und Raupen dienen, für die das saftige Fleisch gewiss eine willkommene Speise bilden würde. Dazu wächst Dipsacus meist in Gesellschaft wenig begehrenswerter Pflanzen, sodass sie eines Schutzes wohl bedarf. Gegen grössere Tiere verteidigt sie sich durch Stacheln, kleinere werden durch die Wassertröge abgehalten. Zudem ist auch die Glätte ihrer Blätter auffallend. Rostock beobachtete wiederholt, wie sich kleinere Tiere an den glatten Rändern nicht halten konnten und in die Kannen fielen, in denen sie ertranken — (schon von Darwin erwähnt). Jedoch konnte er weder eine Verdauung der Tierleichen, noch die Resorption des Wassers in trockenen Zeiten nachweisen, sodass die Tröge lediglich als Schutzmittel gegen emporkriechende Tiere erklärt werden können. — Ähnliche, jedoch weit weniger vollkommene Einrichtungen treffen wir bei Gentiana lutea, punctata und pannonica, auch bei Heracleum und Angelica. Die beiden genannten Umbelliferen könnten wenigstens die Seitensprosse vollständig isolieren, wenn der blasig erweiterte Blattgrund mit Wasser angefüllt wäre. Jedoch scheinen die Pflanzen von dieser Einrichtung keinen Gebrauch zu machen; denn ich konnte selbst im feuchten Sommer 1910 nicht eine einzige mit Wasser erfüllte Blase finden.

Nach manchen Darstellungen kann das Wasser auch noch auf andere Weise die Tiere abhalten. Manche hygrophytischen Pflanzen sondern ihr überschüssiges Wasser durch Hydathoden aus, also durch Wasserspalten, die an Nervenendigungen der Blätter, jeweils an Tracheiden anschliesend, sich öffnen; häufig sieht man dann am Blattrande, besonders in den Morgenstunden

*) „Bedeutung der Drüsenhaare von Dipsacus silvestris.“ Botanische Zeitung 1904. S. 11.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

grosse Tropfen Wassers glänzen (Tropaeolum, Alchemilla, Soncha-Arten u. a.). Besonders auffällig ist diese Erscheinung bei unserm Frauenmantel (Alchemilla vulgaris), dessen Blätter häufig auch noch tagsüber wie betaut aussehen. Nun kann man beobachten, dass diese saftige Pflanze in frischem Zustande vom Vieh gemieden, dagegen getrocknet, oder auch nur abgeschüttelt, gern gefressen wird. Schon Stahl teilt diese Beobachtung mit, ohne jedoch eine Erklärung dafür zu geben. Kerner stellt die — allerdings wenig glaubliche — Behauptung auf, dass Weidetiere auch benetztes und betautes Gras unberührt lassen, und führt die Abneigung des Viehes gegen Alchemilla auf die ausgeschiedenen Wassertropfen zurück. Die Richtigkeit dieser Ansicht vorausgesetzt, wäre es trotzdem natürlich verfehlt, die Hydathoden als Schutzeinrichtungen gegen Tierfrass zu bezeichnen, da sie in erster Linie und fast ausschliesslich der Transpiration dienen. Jedoch könnte man ihnen dann eine sekundäre, mehr zufällige Bedeutung als Schutzmittel gegen Tiere zweifellos zusprechen.

4. Lederartige Blätter. Wachsüberzüge.

Von dem ebenfalls zufälligen Schutze, der den Pflanzen durch Verholzung, Verkorkung und durch Bildung einer Borke erwächst, soll hier ganz abgesehen werden.*) Dagegen ist die mitunter anzutreffende lederartige Konsistenz der Blätter, ihre feste, widerstandsfähige Cuticula und besonders auch der häufig zu beobachtende Wachsüberzug nicht nur ein Mittel zur Erhöhung der Widerstandsfähigkeit im allgemeinen und zur Verminderung der Transpiration, sondern vielfach auch als Schutzmittel gegen Tiere aufzufassen. Lederartige Konsistenz finden wir bei den Thalli der regelmässig gemiedenen Flechten (man vergleiche nur z. B. die auf Heide- bezw. Waldboden wachsende Cetraria islandica und Peltideacea canina u. a. mit ihrer Umgebung!), ferner die Lebermoose — beide Pflanzenarten sind allerdings auch auf andere Weise vortrefflich geschützt —, dann bei Laubmoosen und einigen Farnen, von höheren Pflanzen ausserdem bei Vaccinium Vitis Idaea und myrtyllus, Vinca minor, Hedera helix, Buxus u. a.

*) Es sei auf eine neuere Arbeit hierüber hingewiesen: „Schutzmittel der Rinden gegen Wildschäden“ von A. Räuber. (Siehe Berdrows Jahrbuch der Naturkunde. 1911).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Bei verschiedenen dieser Gewächse ist die Cuticula zugleich von einer feinen Wachsschicht überzogen, wie dies besonders auffällig bei Cerinthe und verschiedenen Succulenten zu Tage tritt. Der Wachsüberzug*) verleidet nicht nur grösseren Tieren das Verzehren und erschwert kleineren Pflanzenfressern den Angriff, sondern bildet vor allem kleineren Insekten ein mitunter unüberwindliches Hindernis im Vorwärtsschreiten. Schon bei Dipsacus wurde die Beobachtung erwähnt, dass kleinere Tiere auf den glatten Blättern ausrutschten und in das Wasser fielen; ähnliche Beobachtungen infolge „Bereifung" der Stengel und z. T. auch der Blätter liegen ferner vor bei Impaticus nolitangere, Silene inflata, bei einer Art der in unseren Gärten häufig angepflanzten Ricinus communis u. a.

Hansgirg unterscheidet in seiner Phyllobiologie unter den Schutzformen unter andern: 1. Lackierte Blätter (Escaleria-Typus) und rechnet dazu: Fagus glutinosa, Aleus u. a.; 2. Wachsblätter (Hoya-Typus), wozu Vaccinium, Lonicera, Primula farinosa, Cerinthe, Corydalis, Impatiens, Sempervivum, Coniferen etc. zu zählen wären.

[Ob die Wachsüberzüge aus Bestandteilen der Zellmembran gebildet werden oder ob die in ihnen enthaltenen Stoffe im Protoplasma entstehen, ist noch eine offene Frage. Sie zeigen teils die Form von körnigen Krusten, teils von kurzen, mitunter gekrümmten Stäbchen.]

5. Einlagerung von Kieselsäure und kohlensaurem Kalk.

Einen weit besseren Schutz gegen Tierfrass, besonders gegen Schnecken, Raupen und grössere Tiere, erhält die Pflanze durch Verkieselung und die etwas seltenere Verkalkung der Membranen. Die Einlagerung von Kieselsäure ($Si\,O_2$) erstreckt sich hauptsächlich auf die Epidermiszellen, insbesondere auf die kutikularisierte Aussenwand. Stärker sind meistens die Blattränder ver-

*) Chemisch wurde das Pflanzenwachs wiederholt untersucht. So berechnete Mulder dafür die Formel $C_{40}\,H_{64}\,O_{10}$; Barbaglia nimmt für das Wachs der Buxus-Blätter als Hauptbestandteile an den Palmitinsäure-Esther des Myricylalkohols und das Wachs der Blätter von Vaccinium vitis Idaea besteht nach Oelze aus freier Cerotinsäure und dem Melissinsäure-, Cerotinsäure-, Palmitinsäure- und Myristinsäureesther des Myristyl- und Ceryl-alkohols. (Czapek.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

kieselt, häufig findet man auch Haare (siehe Feilhaare und Brennhaare!), Stacheln, Cystolith-artige Wandvorsprünge der Boragineen und Compositen (de Bary) u. s. f. stark mit Kieselsäure imprägniert. Mitunter befinden sich neben den schwächer verkieselten langen Epidermiszellen noch besondere stark verkieselte „Zwergzellen". (Güntz 1886).

In erster Linie spielt das Siliciumdioxyd wohl die Rolle einer Stützsubstanz und ist deshalb in den Membranen mancher Gewächse, wie der Equiseten, Gramineen und Cyperaceen „so reichlich eingelagert (bei Weizenstroh bis 70%, bei Schachtelhalm 70 bis 97% der Asche), dass nach dem Verbrennen der organischen Substanz ein festes Kieselskelett der Membran zurückbleibt". (Noll.)*)

Früher hielt man das Vorkommen von Kieselsäure im wesentlichen beschränkt auf die Monokotylen. Erst Crüger (Botanische Zeitung 1857) entdeckte in den Chrysobalaneen eine kieselreiche Dicotylen-Gruppe und ähnliche Verhältnisse liessen sich bald auch bei anderen Pflanzengruppen nachweisen. Am auffallendsten ist jedoch die Verkieselung bei den assimilierenden Sprossen der Equiseten (— weshalb die getrockneten Schachtelhalme bekanntlich zum Scheuern benützt werden können —) und bei den Gräsern und Riedgräsern. Die Blattränder des Schilfrohres (Phragmites communis) sind mit feinen Zähnchen aus $Si\,O_2$ versehen und wirken geradezu wie eine Säge, sodass sie der Pflanze auch gegen grosse Weidetiere einen vollkommenen Schutz gewähren. (Hansgirgs Typus der „Sägeblätter"). Ganz ähnlich sind andere Sumpf- und Ufergräser ausgestattet. Auch bei unseren Futtergräsern ist der Kieselsäuregehalt deutlich fühlbar, wenn er auch nicht genügt um die Pflanzen vor unseren Haustieren zu schützen; dagegen ist durch die Versuche Stahls u. a. einwandfrei nachgewiesen, dass die Gräser infolge ihres $Si\,O_2$-Gehaltes für Schnecken ungeniessbar werden; lediglich die von der Scheide befreiten, noch schwach imprägnierten jungen Sprossteile werden von diesen

*) Zur Sichtbarmachung der Kieselsäure empfiehlt Küster (Bot. Centralblatt Nr. 69 S. 46) anstatt der von Strassburger (S. 97) angegebenen Methode des Glühens und der Behandlung mit $H_2\,SO_4$ eine Aufhellung des Präparates mit Phenol. Nach dem Schmelzen mit kristallisiertem Phenol werden die undurchlässigen Kristalle, Drüsen, Kieselkörper und Kieselzellen deutlich sichtbar.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tieren benagt. Über die Versuche Stahls soll nachfolgend gesprochen werden.

Im Gegensatz zu den Futtergräsern und Getreidepflanzen sind die Riedgräser, die sog. „sauren Gräser" wesentlich besser mit Siliciumdioxyd versehen und werden auch vom Vieh regelmässig gemieden. „Heu von sauren Wiesen mit hauptsächlich Cyperaceen-Vegetation wird von Pferden und Kühen ungern genommen. Das Rehwild, welches auf solchen Wiesen äst, sucht sich sorgfältig die wenigen Büschel süsser Gräser aus und lässt die harten Seggen stehen." (Migula). Von den Gramineen ist besonders Nardus stricta, das Borstgras, auch Eisenhaar und Stahlgras genannt, eine in den Alpen weit verbreitete Pflanze, ihres Kieselsäurereichtums wegen vom Vieh gemieden. „Wohl packen die Tiere ab und zu solche Borstgrasbüschel und reissen sie gewöhnlich aus, werfen sie aber gleich wieder weg, weil ihnen die verkieselten, trockenen Blätter nicht zusagen." (Meierhofer). Verkieselungen bei höheren Pflanzen sind seltener. Von den niedern Pflanzen sind die Diatomeen ausserordentlich kieselsäurereich; ob ihnen jedoch ihr Kieselpanzer auch Schutz gegen kleinere Wassertiere gewährt, ist nicht nachgewiesen.

Methode Stahls: Schon vor Stahl hatten verschiedene Forscher die Wirkung pflanzlicher Schutzmittel durch Tierversuche festzustellen versucht. Da sie jedoch die Tatsache der Relativität der Schutzmittel nicht berücksichtigten, mussten sie zu unberechtigten Folgerungen gelangen. Erst Stahl hat zwischen Omnivoren und Spezialisten unterschieden und ausserdem durch Parallelversuche mit geschützten und ihrer Schutzmittel (durch Auslaugen mit Alkohol oder Säuren oder auf mechanische Weise) beraubten Pflanzen den wahren Wert der Schutzeinrichtungen nachgewiesen. Dabei stellte sich naturgemäss heraus, dass die Omnivoren lediglich die ausgelaugten Pflanzen frassen, während die Spezialisten dieselben verschmähten und nur frische Exemplare annahmen. — Nun gestalteten sich Versuche mit kieselsäurehaltigen Pflanzen deshalb sehr schwierig, weil sich das Siliciumdioxyd nur in Flusssäure löst, also aus der Pflanze nicht ohne völlige Vernichtung des Pflanzenkörpers entfernt werden könnte. Wohl konnte Stahl auf mechanischem Wege die Pflanzen zerstückeln und den Schnecken so den Angriff erleichtern; auf diese Weise zugänglich gemachte Equiseten wurden von den Versuchstieren auch wirklich bis auf

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

die Kieselpanzer gefressen. Aber wertvoller waren seine Versuche mit Maispflanzen, die infolge Wasserkultur einen wesentlich geringeren Gehalt von SiO_2 besassen und infolgedessen gern und rasch von den Schnecken vertilgt wurden, während normal entwickelte, kieselsäurereiche Exemplare unberührt blieben. Aus diesen Versuchen geht einwandfrei hervor, dass die Kieselsäure ein ungemein wirkungsvolles Schutzmittel gegen Tierfrass bildet.

Einfacher gestalteten sich die Versuche mit kalkhaltigen Pflanzen. Calciumkarbonat ist vielfach in den Feilhaaren von Cruciferen (z. B. Erysimum cheiranthoides), auch mehrerer Umbelliferen (Torilis Anthriscus, Pastinaca sativa u. a.) eingelagert. Ausserordentlich stark mit kohlensaurem Kalk inkrustiert sind die Armleuchteralpen (Characeen), deren Asche nach Kerners Berechnung 54,8 % Kalk enthält. — Nun lässt sich $CaCO_3$ leicht dadurch erkennen, dass es sich nicht in Alkohol, dagegen unter Gasentwicklung in Essigsäure löst, während z. B. Calciumoxalat in letzterer unlöslich ist. — Stahl fand nun, dass die Versuchsschnecke Limax agrestis sowohl frische als auch die mit Alkohol ausgelaugten Exemplare von Erysimum cheiranthoides unberührt liess, während sie die mit Essigsäure behandelten Stücke rasch vertilgte. Das gleiche Resultat ergaben Versuche mit den beiden genannten Umbelliferen-Arten. Ausserdem bewies er, dass auch die Kalkinkrustation von Chara fragilis ein vorzügliches Mittel gegen Frass durch Wasserschnecken bildet; mit Essigsäure behandelte Armleuchterpflanzen wurden von denselben sofort angegriffen.

Jedoch sind die Fälle, in denen kohlensaurer Kalk die Rolle eines Schutzmittels spielt, verhältnismässig selten. Calcium-Verbindungen sind im Pflanzenkörper unbedingt notwendig und spielen eine Rolle als Transportmittel und zur Bindung schädlicher Produkte des Stoffwechsels, besonders der giftigen Oxalsäure. — Manche Familien, wie Crassulaceen, Leguminosen (die Asche von Erbsenstroh enthält z. B. fast 37 % CaO) und Cruciferen pflegen wesentlich mehr Kalk zu führen; nicht selten scheiden Pflanzen wie z. B. Sempervivum, Sedum, Saxifraga Aizoon u. a. aus Wasserspalten soviel Calciumcarbonat aus, dass die Blätter inkrustiert werden und davon weiss oder grau aussehen. Ähnlich ist es nach de Bary bei Blättern und Stengeln von Plumbagineen (Plumbago, Armeria, Statice u. a.), auch bei Wasserpflanzen, wie den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Schwimmblättern von Potamogeton natans u. a. Sp. Jedoch scheint in allen diesen Fällen — ebenso wie bei der Bildung der aus Ca CO_3 bestehenden Cystolithen — auch mittelbar eine Schutzvorrichtung gegen Tierfrass nicht vorzuliegen.

6. Spitzige Einzelkristalle und Raphiden.

Auch das in Pflanzen regelmässig vorhandene Calciumoxalat ist in erster Linie als reines Stoffwechselprodukt anzusehen und dient nur in einzelnen Fällen zugleich als Schutzmittel gegen Tiere. Die Kristalle des oxalsauren Kalkes werden innerhalb der Vacuolen im Cytoplasma angelegt und vergrössern sich nicht selten so, dass sie den ganzen Zellraum beanspruchen. Die gebildeten Krystalle sind entweder dem tetragonalen oder monosymmetrischen Kristallsystem angehörende Einzelkristalle oder sie bilden (gewöhnlich morgensternförmige) Kristalldrusen oder haben die Form von Raphiden. Weder die morgensternförmigen Drusen, wie sie z. B. im Rindengewebe der Rosen zu finden sind, noch die mit kleinen klinorhombischen Kristallen und Körnchen erfüllten Zellen, wie sie in der Zuckerrübe und in verschiedenen Flechtenthalli leicht beobachtet werden können, scheinen eine Rolle als Schutzmittel zu spielen. Dagegen hat Stahl in zugespitzten grösseren Einzelkristallen, wie sie z. B. in das Grundgewebe von Iris germanica eingelagert sind, wirksame Schutzmittel gegen Schneckenfrass erkannt. Die Kristalle sind hauptsächlich peripherisch gelagert; daher fand Stahl, dass von aus Iris-Stengeln herausgeschnittenen Querscheiben, die den Versuchstieren vorgelegt wurden, lediglich die mittleren, kristallärmeren Teile benagt wurden. Calciumoxolat ist unlöslich in Essigsäure und Kalilauge, dagegen ohne Gasentwicklung löslich in Salzsäure. Nach Behandlung mit Salzsäure wurden die Iris-Stücke von den Schnecken vollständig gefressen. Versuche mit Pontederien ergeben das gleiche Resultat.

Weit wirkungsvoller noch erscheinen die aus feinen, spitzigen Kristallnadeln bestehenden Raphidenbündel, welche stets in mit Gummischleim erfüllten Vacuolen eingeschlossen sind. Mitunter sind die Blätter auch von Raphidenschläuchen durchsetzt, sodass bei mechanischen Verletzungen der verdünnten Wandpartien die Kristallbündel nacheinander mit ansehnlicher Gewalt durch den Schleim herausgetrieben werden und so (nach der Darstellung Haberlandts 1896) die Angreifer an verschiedenen Stellen des

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Körpers verwunden können. Auch ist die Lagerung der Raphiden meistens eine peripherische (Giessler 1893), wodurch die Schutzwirkung verstärkt wird. Nach Beobachtungen Stahls und anderer bohren sich die feinen Kristallnadeln in die empfindlichen Mundteile der Tiere ein und bereiten ihnen grossen Schmerz, dringen auch in die Schleimhäute des gesamten Darmsystems ein und erzeugen gefährliche Entzündungen. (Der Schleim unterstützt dabei das Eindringen.) Bespritzt man den Körper der Schnecken mit dem unfiltrierten Safte von Raphidenpflanzen, so beobachtet man schmerzhafte Zuckungen und Krümmungen. — Die Tiere sind gegen Raphidenpflanzen empfindlicher als der Mensch, der viele Raphidenpflanzen als Leckerbissen verzehrt, wie z. B. Weintrauben, Ananas, Spargeln, die Wurzel von Oenothera u. a. (Stahl.) Und doch „erzeugen die feinen Nadeln z. T. auch auf der menschlichen Zunge einen lokalen brennenden Schmerz, z. B. von Arum maculatum und Calla palustris. Von letzterer sagt Tabernaemontanus: Am Anfang, wo man sie kaut, scheinet sie ungeschmackt zu sein, aber bald darauf zwackt sie die Zungen, gleich als steche man sie mit den allerkleinsten Dörnern". (Ludwig S. 240.) Stahl erwähnt, dass auch Wiederkäuer Raphidenpflanzen meiden; sowohl Monokotyle, wie Ornithogalum nutans, Convallaria, Asparagus, Orchideen, Tradescantia — wie auch Dikotyle, so Impatiens parviflora, Oenothera biennis, Galium-Arten u. a. werden nur ungern gefressen; der Genuss von Narzissus soll bei Haustieren sogar Entzündungen hervorrufen. Auch Kaninchen zeigen sich gegen Raphiden empfindlich; selbst gekochte Spargeln und Oenothera-Blätter werden von ihnen verschmäht; ja grössere Mengen, z. B. von Typha latifolia, sollen auf diese Nager tötlich wirken, wie man glaubte, lediglich infolge der Raphiden.

Eingehende Versuche machte Professor Stahl mit Arum maculatum, einer stark raphidenhaltigen Pflanze, deren Blätter, Stengel und Knollen auch von ausgehungerten Schnecken und Kaninchen nicht berührt wurden. (Lediglich der Blütenkolben soll — nach Ludwig — mitunter von Schnecken abgefressen werden). Auch konnte er die schmerzhafte Wirkung des Saftes auf die Geschmacksorgane direkt beobachten; dagegen brachte der süsslich schmeckende filtrierte Saft keine derartige Wirkung mehr hervor. Die Raphiden sind nur in der Peripherie des Schaftes gelagert; wird derselbe sorgfältig geschält, so werden die mittleren Teile von den Tieren

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

gern gefressen, wie auch die mit Salzsäure behandelten Exemplare ohne Scheu und Schaden vertilgt wurden. Alle diese Ergebnisse würden für die vortreffliche Schutzwirkung der Raphiden sprechen.

Umfassende Versuche mit dem gleichen Erfolg machte Stahl noch mit Scilla maritima (die auch als Ratten- und Mäusegift Verwendung findet) mit Asparagus Narzissus, Galanthus und Leucojum, die alle in frischem Zustande von Kaninchen und Schnecken verschmäht wurden, ferner mit Orchideen, deren Schleim viele Raphiden enthält, und mit einigen dikotylen Pflanzengattungen wie Oenothera biennis, die von Raphiden strotzt und deshalb auch von Schafen gemieden zu sein scheint, mit Epilobien und Circaea lutetiana, die von Weidevieh und von Schnecken verschont werden, allerdings aber auch durch Gerbsäure geschützt sind — gleichwie die Ampelideen, z. B. Vitis vinifera und Ampelopsis. – In allen diesen Fällen — auch Heuschrecken hatten sich gegen Raphidenpflanzen abweisend verhalten — erkannte Stahl die Ursache des Schutzes in den Raphiden.

Nach Knuth sind auch die Wasserlinsen durch Raphiden gegen Schneckenfrass geschützt (obgleich diese Tiere zuweilen die Befruchtung unserer Lemnaceen besorgen sollen).

Die Tatsache, dass sich manche Spezialisten den Raphiden angepasst haben und gerade Raphidenpflanzen bevorzugen, wäre kein Beweis gegen die Schutzwirkung dieser Kristallbündel. So leben die Raupen von Sphinx elpenor ausschliesslich auf Galium, Epilobium, Vitis und Impatiens, Raupen von Sphinx vespertilio auf Epilobium und von Sphinx celerio auf Vitis und Impatiens, von Sphinx Galli, Sph. porcellus und Sph. lineata auf Galium, Vitis und Impatiens. (Ludwig).

Nach all den eingehenden Untersuchungen von Stahl, die durch spätere Versuche von Ludwig, Müller-Thurgau*) u. a. bestätigt wurden, schien denn die Bedeutung der Raphiden als Schutzmittel gegen Tierfrass festzustehen und wurde deshalb auch in den Lehrbüchern als vollendete Tatsache allenthalben aufgenommen.

Desto überraschender kommen die Ergebnisse von Versuchen, die Lewin 1900 anstellte und in einem Bericht an die D. B. G.

*) Beihefte zum bot. Centralblatt 1891. S. 471 u. 35. — (Siehe auch Detmers pflanzenphysiologisches Praktikum!) —

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

niederlegte.*) Auf Grund von Beobachtungen an Aroideen, Liliaceen, Bromeliaceen, Amaryllideen, Orchidaceen und Commelinaceen gelangt er zu der Ansicht, „dass die Raphiden an sich indifferente Körper darstellen, deren Bedeutung nicht die sein kann, grosse Tiere vom Genuss der Pflanzen, in denen sie vorkommen, abzuhalten.“ Er fasst seine Überzeugung in den Sätzen zusammen: „Nach meinen Versuchen unter Berücksichtigung des vorhandenen Materials kann ich in den Raphiden nur Gebilde sehen, deren eventuelles Eindringen in tierische Gewebe an sich absolut belanglos ist, die aber, wenn sie in giftigen Pflanzen vorkommen und ihnen Gelegenheit gegeben ist Gift zu empfangen, als Instrument für Giftübertragung in diejenigen Gewebe hinein dienen können, mit denen sie in eine für diesen Zweck erforderliche direkte und innige Berührung kommen. Die Bedeutung, die ich den Raphiden in Giftpflanzen beilege, ist aber keine wesentliche, sondern eine beiläufige und untergeordnete. Sie hat keine Beziehung zu den allgemeinen Giftwirkungen einer Pflanze, in der sie vorkommen, sondern ihre Wirkung stellt sich ausschliesslich als eine unwichtige, durch ihre Benetzung mit Gift erzeugte örtliche Empfindungsstörung dar, während die örtlichen Gewebsreizungen resp. Entzündungen durch das Pflanzengift an sich bedingt werden.“ „Giftige Raphidenpflanzen können auch örtlich giftig wirken, ungiftige weder örtlich noch allgemein.“

Die Richtigkeit von Lewins Ergebnissen vorausgesetzt, müssten nun die bisherigen Ansichten über den Schutzwert der Raphiden bedeutend modifiziert werden und es bliebe für dieselben lediglich eine sekundäre Bedeutung als Überträger von Giftstoffen bestehen. Allerdings wäre ihr Wert — besonders gegen Schnecken — trotzdem noch ein nicht zu unterschätzender; denn anscheinend beruht doch die rasche und örtliche Wirkung der Giftstoffe auf dem Vorhandensein der verwundenden Raphidenbündel.

7. Schleim und Gallerte.

Stahl fand ferner, dass manche Pflanzen sowohl in frischem als auch in ausgelaugtem Zustande von den Schnecken verschmäht wurden, und er erkannte die Ursache hievon im Vor-

*) „Über die toxikologische Stellung der Raphiden.“ Siehe Justs J. 1901 II. S. 640.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

handensein von Schleim. Der Schleim, wie auch die Gallerte, erschwert den Schnecken das Anbeissen und besonders Tieren mit weniger scharfen Radulazähnchen wie Helix hortensis und Arion hortensis gelingt es nur äusserst schwierig die schlüpfrige Masse „anzuraspeln"; das gleiche trifft auch für Asseln u. a. kleine Tiere zu. Schleim ist regelmässig bei Succulenten vorzufinden und hat hier hauptsächlich die Aufgabe die Wasserabgabe zu regulieren; auch bei Zwiebeln, Knollen u. a. unterirdischen Organen ist Schleim jederzeit anzutreffen; bei Früchten und Samen spielt er ebenfalls eine Rolle der Wasseraufspeicherung und bedingt zugleich eine innigere Befestigung im Erdboden. Aber in allen Fällen ist er auch ein wirksames Schutzmittel gegen Tierfrass. So wurden Tilia, Valerianella olitoria und Althaea officinalis auch im ausgelaugten Zustande ihres Schleimgehaltes wegen verschmäht. Bei Symphytum sind nur die unterirdischen Teile mit Schleim geschützt, die oberirdischen bekanntlich auf andere Weise.

Hunger*) bestätigte Stahls Ergebnisse und schrieb auch dem Schleim der Farnpflanzen, der Verschleimung der Laubknospen usw. eine Schutzfunktion gegen Tierangriffe zu. Schleim überzieht auch die jüngeren Teile von Wasserpflanzen, worin neben anderen auch Goebel eine Schutzeinrichtung gegen Angriffe von Wasserschnecken erkannte.**)

Vom Schleim unterscheidet sich die Gallerte dadurch, dass sie im Wasser nicht aufquillt; diese Schutzsubstanz spielt besonders bei Algen eine bedeutsame Rolle. Versuche mit Nitella syncarpa, Chaetophora elegans, Batrachospermum moniliferum und Rivularia ergaben die Schutzwirkung der Gallerte gegen Angriffe der Wasserschnecken. Andere Pflanzenspezies sind dadurch vor Tierangriffen geschützt, dass sie mit Gallertalgen, besonders mit Nostoc in Symbiose lebt, so z. B. die Gallertflechte Collema. „Bei Collemaceen quillt der Thallus derart gallertartig auf, dass es Asseln und Schnecken auch bei mehrtägiger Versuchsdauer nur äusserst schwer gelingt, die Oberfläche anzu-

*) „Über die Funktion der oberflächlichen Schleimbildungen im Pflanzenreich". Beiblatt zum bot. Centralblatt 1899, VIII. S. 457.

**) Nach Schilling (Flora 1894 S. 280) wird dieser gerbstoffhaltige Schleim von Haaren und Drüschen produziert, die später zugrunde gehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

raspeln".*) „Werden aber getrocknete Gallertflechten gepulvert, so werden sie, auch wenn das Pulver angefeuchtet ist, von Schnecken und Asseln rasch verzehrt". Nostoc und Collema granosum werden von Land- und Wasserschnecken nicht berührt, auch nicht nach Auslaugen mit Alkohol.

Interessant ist die Tatsache, auf die Professor Stahl in seinen beiden angeführten Schriften aufmerksam macht und worin er einen Beweis für die Schutzfunktion gegen Tierangriffe und auch für die Züchtung der Schutzmittel durch die Tiere erblickt: dass nämlich die Algen, die der Gallerte entbehren, dafür auf andere Weise geschützt sind, mit Borsten (Bulbochaete Oedogonium, Coleochaete) oder mit Kalkinkrustation (Chara); dass ferner im Gegensatz zu allen andern Flechten die Gallertflechten des Schutzmittels der Flechtensäure entbehren.

8. Klebstoffe.

Besonderen Schutzes bedürfen die Blüten, da ja nicht nur in der Regel ihre Funktion eine wichtigere ist, sondern weil sie auch meist empfindlicher und schwerer ersetzbar sind als die vegetativen Organe. Nun haben sie häufig die doppelte Aufgabe: einerseits Insekten als Bestäubungsvermittler anzulocken und andrerseits Insekten u. a. Tiere, die als unnütze Näscher oder als direkte Schädlinge der Blüte Nachteil bringen würden, abzuhalten.**) Unwillkommen sind der Pflanze auf jeden Fall die vom Boden aus emporkletternden und -kriechenden Tiere, die Ameisen u. s. f., da sich dieselben zur Übertragung des Pollens nicht eignen; dagegen sind fliegende Insekten, bei denen die Bedingungen für die Übertragung des Pollens wesentlich günstigere sind, meistens willkommene Blütenbesucher. Anderseits sind unter den anfliegenden Besuchern auch wieder nur diejenigen von Wert für die Blüte, welche durch ihre Körperbeschaffenheit eine Gewähr für die erfolgreiche Übertragung des Blütenstaubes bieten.

*) Stahl: „Die Schutzmittel der Flechten gegen Tierfrass". 1904 Festschrift zu Häkels 70. Geburtstag.

**) Kerner von Marilaun hat dieses Kapitel in seiner 1876 zu Wien erschienenen Abhandlung: „Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste" und auch im „Pflanzenleben" ausführlich behandelt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Die Mittel nun, welche die Pflanze anwendet um unnütze und schädliche Tiere von den Blüten abzuhalten, sind ungemein vielgestaltig; mitunter ist es das gleiche Mittel — wie Duft und Farbe —, das die Bestäubungsvermittler anlockt und zugleich grössere Tiere zurückschreckt. Ein sehr wirkungsvolles Schutzmittel gegen emporkletternde, flügellose Tiere bilden die Klebstoffe sezernierenden Drüsen und Trichome, die insbesondere den Blütenstiel gleich einem ausgedehnten Leimring umspannen und absperren und zumeist umso dichter stehen, je näher sie sich an der Blüte befinden.

Die Klebstoffe werden durch Drüsen abgesondert, die die Form von Schuppen, Haaren oder Zotten (Colleteren) besitzen können, seltener — wie bei Drosera — als Digestionsdrüsen (Tentakeln) sogar von Gefässbündeln durchzogen sind. Das klebrige Sekret wird meistens aus den Drüsenköpfchen zwischen Zellwand und Cutikula abgeschieden und hebt letztere immer mehr empor, bis sie schliesslich gesprengt wird und das Sekret an die Oberfläche tritt. Seltener diffundiert die Klebsubstanz aus den Drüsenzellen durch die Cutikula nach aussen, bezw. entsteht sie erst auf der Oberfläche des Drüsenkopfes als glänzender Tropfen wie bei den Digestionsdrüsen von Drosera. Die ausgeschiedenen Stoffe sind entweder gummiartig oder enthalten Harze und Schleim (nach Kerner sog. Blastocolla).

Auch die Wirkung des an der Luft erhärtenden Milchsaftes (z. B. bei Lactuca-Arten) kommt derjenigen der Leimsubstanzen z. T. gleich; jedoch soll der Milchsaft wegen der zumeist chemischen Eigenschaften erst später besprochen werden.

Dass die Klebdrüsen in erster Linie die Aufgabe haben, die Blüten vor unberufenen Gästen zu schützen, geht schon daraus hervor, dass sie — wie bereits erwähnt — sich gerade in der Nähe der nektarführenden Blüten und Blütenstände häufen, mitunter sogar nur an Blütenstielen sich finden und häufig nach dem Abblühen der Pflanze wieder eintrocknen.

Manche Gewächse verdanken der auffallenden Klebrigkeit ihrer Organe sogar den Volksnamen, wie das Leimkraut und die Pechnelke, und auch die Species-Namen viscidus, viscosus, viscosissimus, glutinosus etc. verraten das Vorhandensein von Klebstoffen. — Solche Leimspindeln finden sich besonders häufig bei Caryophyllaceen, so bei Lychnis viscaria, Silene muscipula, vis-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

cosa und viscosissima, Dianthus viscidus, Alsine viscosa, ferner bei Labiaten (z. B. Salvia glutinosa) und Arten von Geranium, Euphrasia, Linum, Pulicaria, dann bei Listera ovata, Aquilegia, Dictamnus u. s. w. Drüsen und Drüsenhaare zugleich besitzt Epimedium alpinum und zwar nur an den Blütenstielen, während mit Drüsenhaaren und Stieldrüsen Linnaea, Crepis, Ribes, Circaea, Saxifraga, Plumbago u. a. ausgerüstet sind. (Kerner). — Mitunter sind auch nur die Hüllblätter, Vorblätter und Kelchblätter klebrig um den Zugang zur Blüte von unten zu erschweren, so bei Sedum dasyphyllum, Stellaria cerastoides, Cerastium-Arten und Arten von Erodium, Geranium, Hypericum, Saxifraga u. s. f. „Bei Monotropa wird der Zugang zu den nektarabsondernden Aussackungen der Corolle aufkriechenden und auch anfliegenden kleinen Insekten dadurch versperrt, dass die Aussenseite des die Röhre fest verschliessenden Griffelendes einen klebrigen Ring bildet, während die Innenseite des trichterigen Endes allein konzeptionsfähig ist.“ (Ludwig).

Dass die Leimspindeln auch wirklich imstande sind kleinen Insekten den Zutritt zur Blüte unmöglich zu machen und ihnen sogar den Tod zu bringen, beweist die Tatsache, dass Kerner im Gschnitztal in Tirol an Silene nutans allein über 60 Arten von Insekten (10 Arten von Ameisen, 15 kleine Hymenopteren, 6 Käfer, 1 Wanze, mehrere Aphiden, 1 Cicade und über 22 Dipteren) sammeln konnte.

In einzelnen Fällen ist nicht nur die Blüte, sondern die ganze Pflanze durch Klebdrüsen geschützt, indem sich solche auch an den unteren Stengelpartien und an den Laubblättern reichlich vorfinden, so z. B. bei verschiedenen Primeln, Steinbrecharten, Crassulaceen u. a. Das gleiche trifft auch bei unserer insektenfressenden Drosera und den beiden Pinguicula-Arten zu, jedoch sind die Drüsen hier als Verdauungsdrüsen zugleich und vor allem für die Ernährung der Pflanze von Bedeutung.

9. Haarbildungen.

Während also die Sekretion von Klebstoffen das Emporkriechen von kleineren Insekten verhindert, ist dieselbe gegenüber den Schnecken völlig wirkungslos, da diese durch Ausscheiden von Schleim die Wirkung der Klebstoffe leicht aufheben können. Gegen solche Tiere mit weichem Körper sind dagegen gewisse

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Haarbildungen, wie Borsten und Feilhaare ein vortreffliches Schutzmittel.

Borsten und Feilhaare: Die zumeist nach abwärts gerichteten steifen Borstenhaare dringen in die Weichteile der emporkriechenden Schnecken ein und bereiten ihnen empfindlichen Schmerz. Stahl beobachtete z. B., wie eine auf Symphytum gesetzte Schnecke sich sehr unbehaglich fühlte und sich nicht vom Platze zu bewegen getraute. Etwas besser bewegen konnte sie sich auf Papaver Rhoeas und Pulmonaria officinalis. — Auch die feinen Spitzen der Haare anderer Borragineen bieten Schutz gegen Schnecken und auch gegen grössere Tiere, weshalb beispielsweise Echium-Arten und Borago officinalis von unsern Wiederkäuern in der Regel verschont bleiben. — Spitzige Haare als Schutzeinrichtung finden sich ferner bei einzelnen Wasserpflanzen. Der Wasserfarn Salvinia natans gleicht mit seinen nach unten und seitwärts wegstarrenden Borstenhaaren einer schwimmenden Festung und verwehrt so den Wasserschnecken den Angriff, denen er ohne dieses wirksame Schutzmittel vielleicht längst zum Opfer gefallen wäre. Ähnliche Einrichtungen erkannte Stahl bei Algen, wie Coleochaete, Bulbochaete, Oedogonium, bei Desmidiaceen u. a.

Von den Schnecken gefürchtet sind auch Haarbildungen, die mit vorspringenden verkieselten und verkalkten Knötchen versehen sind und so wie Feilen auf die darübergleitenden Weichteile wirken; solche „Feilhaare“ finden sich bei manchen Cruciferen, bei verschiedenen Borragineen, Compositen, Campanulaceen, Umbelliferen u. a. — Stahl vermutet, dass auch den noch immer rätselhaften inneren Haaren von Nymphaea eine gleiche Bedeutung gegen Tierfrass zukomme.

Einzelne Campanula-Arten (z. B. Campanula persicifolia) besitzen eigenartig reduzierte, verkieselte Trichome, die gleichfalls einen vortrefflichen Schutz gewähren. Versuche mit behaarten Campanula-Arten machte Kniep*), der ebenfalls in den Haaren eine wirksame Schutzeinrichtung gegen Tierfrass erkannte; nach der Enthaarung wurden seine Versuchspflanzen gerne gefressen; andere Campanula-Species weisen dagegen eine Häufung von Schutzmitteln auf: Milchsaft und Haare.

*) „Ueber die Bedeutung des Milchsaftes der Pflanze“. Flora 1905. S. 129.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Auch Detmer erwähnt in seinem „Pflanzenphysiologischen Praktikum“ den Versuch Symphytum officinale und Borago, die in frischem Zustande von den Schnecken kaum angerührt werden, mit dem Messer von den spitzigen Borsten zu befreien; nach der Prozedur werden die Pflanzen anstandslos gefressen.*)

Anderseits fand Stahl jedoch durch vergleichende Versuche, dass die chemisch geschützten Pflanzen weniger unter Angriffen zu leiden hatten als behaarte oder auf andere Weise mechanisch geschützte Gewächse. Manche borstigen Pflanzen wurden trotz ihrer Behaarung stark benagt, wie auch stachlige Arten (Cirsium arvense und Distelgewächse), sobald sich ein geeigneter Angriffspunkt finden liess, gerne gefressen wurden. Allerdings — völlig intakte Pflanzen waren immerhin vortrefflich geschützt und wurden von den Schnecken nicht angegriffen. „Ohne fremde Hilfe ist z. B. Helix hortensis kaum imstande Symphytum irgend welchen Schaden zuzufügen. — Im Freien werden aber die dem Boden anliegenden, von Erdflöhen durchlöcherten Blätter, von den Löchern ausgehend, zerstört; schon ein Einschnitt mit der Schere schafft ihnen einen geeigneten Angriffspunkt“. (Stahl). — Im Freien finden sich auch oft Pflanzen, die bereits durch Pilze angegriffen sind; auch diese werden — von den beschädigten Stellen aus — von den Schnecken angefressen.**) Ludwig beobachtete diese Erscheinung u. a. an vom Mehltau befallenen Hopfenhecken, die von Helix fruticum stark zerfressen waren, an Uferpflanzen (Petasites u. a.), die von Rostpilzen, Peronospereen, Erysipheen u. a. Pilzen befallen waren und daraufhin von Succinea putris arg beschädigt wurden.

Weniger empfindlich als Schnecken erwiesen sich gegen Borstenhaare die Heuschrecken, die Stahl bei seinen Versuchen verwendete; von 52 ihnen vorgelegten Pflanzen waren 15 stark beschädigt und unter diesen befanden sich nur 2 mit glatter, weicher Haut; alle anderen hatten Borsten oder Kieselsäureeinlage.

*) Merkwürdigerweise schreibt Renner in seiner Abhandlung: „Zur Morphologie und Oekologie der pflanzl. Behaarung“ (Flora Band 99 und 100): „Der Versuch zu entscheiden, ob die Schnecken im Hunger eher an rasierten als an unrasierten Stengeln und Stielen aufkriechen, scheiterte daran, dass es mir nicht gelang behaarte Pflanzen zu finden, welche von den Schnecken angenommen werden“.

**) Siehe auch Ludwig: „Die Beziehungen zwischen Pflanzen u. Schnecken“. Beihefte zum bot. Centralblatt. 1891. S. 35.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Die Heuschrecken besitzen bekanntlich kräftigere Mundwerkzeuge als die Schnecken und zeigen auch mehr Abneigung gegen Schutzexkrete als gegen mechanische Mittel. — Ebenso lassen sich auch Wiederkäuer und Nager weniger durch Dornen und Stacheln abhalten als durch Exkrete.

Weich- und Wollhaare: Die Weichhaare in ihren verschiedenen Formen sind gleich den Klebdrüsen besonders geeignet kleineren Tieren das Emporkriechen zu erschweren. Untersuchungen darüber, und zwar mit Blattläusen, hat Renner*) angestellt. Er berichtet darüber: „Schwarze Blattläuse, die im Garten auf Valeriana officinalis sassen, hatten schon bei 2 mm Länge ersichtlich Mühe aufzuwenden um auf Blattstielen von Potentilla sterilis vorwärts zu kommen. Und jüngere, nur 1 mm grosse Tiere, kamen trotz angestrengtester Bemühungen, wie mit der Lupe zu beobachten war, meistens buchstäblich nicht vom Fleck. Mit diesem Ergebnis stimmt die Beobachtung überein, dass Blattläuse vorzugsweise auf kahlen oder schwach behaarten Pflanzen auftreten.“ Später ergänzt er diese Ausführungen durch weitere Beispiele: „So waren im Freiland des Münchner botan. Gartens Mitte Juni Blattläuse an 44 kahlen oder fast kahlen und an nur 7 stark behaarten Spezies zu finden. Von letzteren 7 Arten, die Blattläuse trugen, befanden sich auf 2 (Helianthus tuberosus und Anchusa italica) nur wenige und zwar geflügelte Tiere, die augenscheinlich aus der Nachbarschaft zugeflogen waren; auf den übrigen 5 Arten aber, Anchusa sempervirens, Borago officinalis, Cirsium monspessulanum, Hieracium aurantiocum, Inula helenium, hatten sich die anfliegenden Muttertiere auch zwischen engstehenden Haaren bis zur Epidermis hindurchgebohrt und die Brut vermag sich trotz aller Hindernisse so weit fortzubewegen, dass sie sich ernähren kann. Eine so massenhafte Vermehrung der Läuse wie an Rheum, Archangelica, Sium etc. tritt aber auf stark bekaarten Pflanzen nie ein.“

Auch der dichte wollige Haarfilz, wie er sich z. B. auf Blättern und Stengeln von Verbascum findet und allerdings in erster Linie eine xerophytische Anpassung darstellt, ist ein wirksames Schutzmittel, nicht nur gegen emporkletternde Insekten, sondern vor allem auch gegen weidende Wiederkäuer. Dieser

*) Flora, Band 99 S. 127 und Band 100 S. 140.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Wollfilz, der aus sternförmig verästelten Haaren besteht, löst sich leicht von der Pflanze ab und bleibt an den Schleimhäuten der Tiere haften, gerät mitunter auch in die Luftröhre und erzeugt einen heftigen Hustenreiz. Nur schwer gelingt es den Tieren die Wolle wieder mit dem Speichel auszustossen.

Haarbildungen an den Blüten: Dass die Blüten gegen unberufene Besucher besondere Schutzeinrichtungen besitzen, wurde z. T. bereits besprochen. Ist der Blütenstiel nicht schon durch Haare oder Klebdrüsen abgesperrt, dann befindet sich häufig ein Schutzwall von Borsten und Schuppen am Blütenkelche und verhindert nicht nur das Emporkriechen zur Krone sondern auch das Anbohren der honigführenden Blüte durch Hummeln u. a. fliegende Näscher von unten und aussen. — Auf mannigfache Weise ist ferner die Blüte selbst mit Haarbildungen ausgestattet, die die Aufgabe haben, unnütze Blütenbesucher abzuhalten. Da befinden sich im Innern der Blumenkrone Fransen und Haare, die entweder das ganze Innere erfüllen wie bei der Bärentraube (Arctostaphylos alpina) oder nur die Kronröhre absperren (Primula minima, Menyanthes trifoliata) oder am Blütengrunde sich befinden (Rhododendron hirsutum und ferrugineum, Lonicera nigra, L. Xylosteum und alpigena). Mitunter stehen sie an der Basis der Staubblätter und verhindern so den Zugang zu den Nektarien, wie bei Atropa, Licium und Polemonium; ausserordentlich dicht stehen sie bei Cobaea scandens. — Besonders kunstvoll sind ferner oft die Reusen, Gitter und Kränze aus geraden oder gebogenen elastischen Haaren und Fransen, die gegen die Mitte der Röhre gerichtet sind und nur den die Bestäubung vermittelnden Insekten den Zugang zum Honig erlauben. An der Mündung der Kronröhre befinden sich solche Einrichtungen bei Veronica officinalis, etwas weiter hinten bei Verbena officinalis, am Grunde der Röhre bei Phlox, Hormium, Brunella; gefranste, ringförmig gruppierte Schuppen findet man bei Gentianeen, Gitter bei Haplophyllum, Monotropa, Sweertia perennis u. a.

Sonstige Bildungen: Hierher gehört auch die durch Krümmung, Einrollung und gleichzeitige Häufung verschiedener Blütenteile bedingte Einschliessung des Honigs in Kanäle und Höhlungen, ferner enge Röhren, in die nur Schmetterlingsrüssel eingeführt werden können, und Höcker, Wülste, Lappen und Leisten, die den Zugang verengern, dann zusammengelegte Laub-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

blätter, die den Zugang verschliessen, u. a. Einrichtungen, wie sie in ungemein grosser Vielgestaltigkeit sich fast bei jeder einzelnen Spezies in anderer Form finden.*)

10. Dornen und Stacheln.

Am auffälligsten und hauptsächlich gegen die Angriffe grösserer Tiere berechnet sind die Dornen und Stacheln. — Bekanntlich bezeichnet man als Dornen (spinae) metamorphosierte Sprosse oder Blätter und unterscheidet demnach Stammdornen (z. B. bei Prunus spinosa und Crataegus oxyacantha) und Blattdornen (wie bei Berberis vulgaris — hier ist das ganze Blatt zu Dornen umgebildet — und an Robinia pseudacacia, wo sich nur die Nebenblätter in Dornen verwandeln). Demgegenüber versteht man unter Stacheln lediglich Auswüchse (Emergenzen) des Hautgewebes, die deshalb nicht von Gefässbündeln durchzogen sind und an beliebigen Stellen des Pflanzenkörpers entstehen können; am bekanntesten sind die Stacheln (aculei) der Rosen- und Brombeersträucher.

Kerner unterscheidet die mit Dornen und Stacheln versehenen Pflanzen in solche, bei denen die Laubblätter selber mit Waffen ausgerüstet sind, und in solche, bei denen Blätter und Sprosse unter dem Schutz benachbarter bewaffneter Pflanzenteile stehen. Unter den selbstbewehrten Blättern unterscheidet er unter anderen Nadelblätter, die in eine scharfe Spitze ausgezogen sind und so scharfe Verteidigungswaffen bilden. Von unsern einheimischen Pflanzen ist dies bei verschiedenen Nadelhölzern der Fall, vor allem bei Juniperus communis und der auch in unsern Wäldern jetzt mitunter angepflanzten Pinus Sitka, die infolge ihrer scharfen Nadeln gegen die Angriffe des Wildes vortrefflich geschützt ist; ferner weisen einige Gramineen und Cyperaceen, wie das Borstgras (Nardus stricta) und das alpine Festuca alpestris wirksame Nadelblätter auf. — An den Blatträndern durch verkieselte Stacheln bewehrt sind einige unserer Wasserpflanzen: Hydrilla, Najas und Stratiotes aloides. — Am häufigsten trifft man jedoch Distelblätter, die ausserordentlich stark gelappt, zerschlitzt, geteilt sind und in viele grosse und kleine, mit Spitzen versehene

*) Näheres bei Kerner, Ludwig u. a.; auch bei Löffler: „Die Verschlussvorrichtung an den Blütenknospen bei Hemorocallis u. a. Liliaceen. (Abh. d. naturw. Ver. Hamburg 1903).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Zipfel auslaufen. Von unsern einheimischen Compositen gehören hierher: Carduus, Cirsium, Onopordon, Carlina, Echinops und viele andere. Dass diese Wehrausstattung trotz ihrer bereits erwähnten Relativität doch von grossem Nutzen für die Pflanze ist, zeigt die Tatsache, dass die Disteln sich überall üppig entwickeln und von der Tiefebene bis zu den höchsten Alpenweiden hinauf sich ausbreiten konnten.

Zu den Waffen an benachbarten Pflanzenteilen gehören die Stamm- und Blattdornen. Dornen aus metamorphosierten Seitensprossen besitzen z. B. Genista horrida, Cytisus spinosus und Ononis spicata, auch Prunus spinosa. „An den Langtrieben des Weissdorns entwickelt sich in den Achseln seiner unteren Laubblätter nebeneinander je ein langer Dorn und eine kleine Knospe, oben nur eine Knospe. Im nächsten Jahre werden aus den hart neben den langen, glänzend braunen Dornen angelegten Knospen Kurztriebe, die auch häufig Blüten tragen. Aus den Knospen der oberen Hälfte aber entsteht ein Langtrieb, der diese Entwicklung wiederholt.“ (Kerner). Allerdings dauert der durch die Dornen gewährte Schutz zumeist nur für die erste Entwicklungszeit der jugendlichen Sprosse, solange dieselben noch nicht zu weit über die Schutzdornen hinausgewachsen sind. (Prunus spinosa, Hippophaë rhamnoides, Rhamnus saxatilis u. a.).

Die Dornen von Genista Germanica und G. Anglica sind aus abgestorbenen Blattstielen entstanden; von Blattdornen wurden bereits erwähnt die Waffen von Berberis vulgaris und Robinia pseudacacia, die gleichfalls in erster Linie zum Schutze der jungen Sprosse bestimmt sind. Überhaupt kommen die Dornen meist da zum Vorschein, wo sie zum Schutze junger Pflanzenteile am notwendigsten sind; so bildet z. B. der wilde Birnbaum nur an den jüngeren Trieben, die noch von Schafen, Ziegen u. s. w. erreicht werden können, spitze Dornen aus, während die höher gelegenen, nicht mehr erreichbaren Zweige völlig unbewehrt bleiben. Eine ähnliche Erscheinung ist an der Stechpalme (Ilex aquifolium) zu beobachten, die nur etwa bis in Mannshöhe in Stacheln ausgezogene Blätter besitzt, während dieselben weiter oben ganzrandig und unbewehrt bleiben.

Mit Stacheln sind ausser verschiedenen Sträuchern (Rosen- und Rubus-Arten) auch einzelne Früchte geschützt, wie die Rosskastanien, der Stechapfel u. a.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

In dieses Kapitel wäre auch die Schutzwehr zu rechnen, die der Pflanze durch abgestorbene, aber erhalten bleibende Äste und Zweige erwächst; mitunter wird diese Erscheinung durch die Weidetiere selbst hervorgerufen. „Das Gezweig verstümmelter Bäumchen wird oft (durch Abfressen der jungen Triebe) so dicht und die trockenen, festen Zweigenden an der Peripherie der Krone werden oft so nahe gestellt, dass selbst die genäschigsten Ziegen abgehalten wurden diese Rüstung zu durchbrechen und es unterlassen, sich die grünen Triebe hinter den trockenen Stummeln hervorzuholen.“ (Pflanzenleben). Kerner beobachtete dies in den Alpentälern an Lärchenbäumchen, die in jugendlichem Zustande von Ziegen stark benagt und verstümmelt wurden. Aus der Mitte des weitverzweigten Gestrüppes erhob sich gar oft ein kräftiger Trieb, der später zu einem schönen, hochstämmigen Lärchenbaum sich auswuchs.

III. Chemische Schutzmittel.

Noch wirksamer als die vielgestaltigen mechanischen sind die chemischen Schutzmittel; deshalb findet man so häufig, dass Pflanzen, die äusserlich völlig hilflos und scheinbar ungeschützt dastehen, doch von den Tieren nicht berührt werden: sie sind mit irgend einem Giftstoff oder mit einem anderen von den Tieren verabscheuten Exkret ausgestattet. Mechanische und chemische Schutzmittel vertreten sich häufig; man findet oft, dass Pflanzen, die mechanisch geschützt sind, keine chemischen Schutzmittel aufweisen und umgekehrt. Obwohl die letzteren in ihrer Wirkungsweise die mechanischen Schutzeinrichtungen übertreffen, so finden wir doch gerade ihnen gegenüber eine adverse Anpassung von Spezialisten besonders häufig, wie sich auch Geschmacksunterschiede und eine verschieden grosse Empfindlichkeit gerade gegenüber den Gift- und anderen chemischen Abwehrstoffen bei den einzelnen Tiergattungen und Species bedeutend bemerkbar machen.

Infolgedessen erhält also die Pflanze auch durch die chemischen Schutzstoffe nicht einen absoluten Schutz gegen Tierfrass, sondern es wird durch dieselben nur die Zahl ihrer Feinde wesentlich verringert. Im allgemeinen wirken Alkaloide hauptsächlich auf Säugetiere, ätherische Öle auf Vögel; und gerade die Tatsache, dass viele giftige Beeren, wie Atropa Belladonna, Daphne

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Mezereum u. a. von manchen Vögeln, z. B. Drosseln, schadlos und gern gefressen werden, ist wieder für die Verbreitung der Samen von Wichtigkeit.

Von Bedeutung für die Pflanze ist ferner noch, dass die chemischen Schutzstoffe häufig schon durch den Geruch (— die tierischen Nasen scheinen hiebei allerdings weit empfindlicher zu sein als die menschlichen —) und manchmal vielleicht durch Warnfarben (Conium maculatum, Chaerophyllum temulum, Amanita muscaria u. a) für die Tiere schon vor dem Anfressen bemerkbar werden.

So kann also auch schon der Geruch der Pflanzen als Schutzmittel dienen. Gerüche, die nur wenigen Tieren sympathisch, dagegen einer grossen Anzahl antipathisch sind, bezeichnet Delpino als idiopathische Gerüche und teilt diese wieder ein in Odori graveolenti (üble Gerüche) und Odori nauseosi (Ekel„düfte"). Zu ersteren zählt er u. a.: den Holundergeruch (Sambucus nigra, Thalictrum aquilegifolium), den Bocksgeruch (Valeriana officinalis, Elaeagnus sp., Cypripedium villosum und purpuratum), den Wanzengeruch (Rosa eglanteria und laxa, Delphinium speciosum und stricta, Orchis coriophora) u. a. — Zu letzteren rechnet er den fauligen Geruch (Arisarum vulgare, Evonymus verrucosa, Cynanchum nigrum), den Uringeruch (Arum maculatum, Ariostolochia Sipho), den Exkrementgeruch, Leichengeruch usw. (Nach Knuth).

1. Saure Säfte und Exkrete. Brennhaare.

Die chemischen Schutzstoffe sind Nebenprodukte des Stoffwechsels, denen entweder eine primäre oder eine sekundäre Bedeutung als Mittel gegen Tierfrass zukommt. Ob die primäre Funktion auf physiologischem oder biologischem Gebiete liegt, ist in vielen Fällen nicht geklärt und ist auch bei unserer noch geringen Kenntnis von dem Werte einzelner Stoffe für den Stoffwechsel der Pflanze nicht leicht zu entscheiden.

Von den sauren Pflanzensäften wirken besonders das saure oxalsaure Kalium, das in Rumex- und Oxalis-Arten in ziemlicher Menge anzutreffen ist, als Schutzmittel gegen Weidetiere und Schnecken. Grössere Mengen solcher Pflanzen als Futter gegeben, sollen auf die Säugetiere schädlich wirken. Stahl legte Rumex acetosa und Oxalis acetosella den Schnecken vor; in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

frischem Zustande wurden die Pflanzen nicht berührt, nach dem Auslaugen jedoch anstandslos gefressen. Auch Scheiben von Daucus carota, die mit dem sauren Safte bestrichen waren, wurden von den Schnecken verschmäht; auf ein Beträufeln mit dem sauren Safte der Versuchspflanzen reagierte der Körper der Tiere mit schmerzlichen Zuckungen und Krümmungen.

Auch gegen die sauren Exkrete, die aus Haaren verschiedener Onagrariaceen, z. B. von Oenothera-Arten, Epilobium hirsutum und abyssinicum, Circaea Lutetiana und auch von einigen Papilionaceen abgeschieden werden, zeigen sich die Schnecken sehr empfindlich. „Sobald ihre Tentakeln mit den Haaren in Berührung kommen, wurden sie schleunigst eingezogen und die Pflanze so rasch wie möglich von den Tieren verlassen." (Stahl). — Dagegen verzehrten sie abgeschälte Stücke ohne Scheu. Das Exkret der Haare soll ein Gemisch von verschiedenen Pflanzensäuren sein.

Gleichzeitig eine mechanische und eine chemische Schutzvorrichtung verkörpern ferner die Brennhaare, die sich bei uns glücklicherweise nur bei den Urtica-Arten, Urtica dioica, urens und der bei uns selteneren pilulifera, vorfinden. Die Brennhaare sind einzellige Gebilde, deren dickere untere Teile von den benachbarten Epidermiszellen becherartig umfasst werden und deren schräg aufgesetzte Köpfchen verkieselt sind, so dass sie bei Berührung sehr leicht abbrechen. Die Spitze des verkalkten Haares wirkt dann wie eine Einstechkanüle und ergiesst den sehr giftigen Inhalt unter die Haut. Man hielt den Inhalt der Brennhaare ursprünglich nur für Ameisensäure, jedoch scheint das wirksame Prinzip, das die plötzliche schmerzhafte Entzündung veranlasst, ein ungeformtes Ferment oder Enzym zu sein. (Kerner u. a.) Die Giftwirkung unserer heimischen Urtica-Arten — Migula beobachtete sie bei Jagdhunden — ist glücklicherweise nicht so furchtbar wie z. B. der auf der Insel Timor gedeihenden Urtica urentissima, die schon Todesfälle verursacht hat. Aber doch scheuen sich gerade die für die Pflanze gefährlicheren grösseren Tiere vor einer Berührung mit den wohlgeschützten Brennesseln. — Dass die Raupen von Vanessa urticae sich gerade dieser Pflanze angepasst haben und ausschliesslich von deren Blättern leben, wurde bereits erwähnt; doch ist der durch sie angerichtete Schaden verhältnismässig gering.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Chemisch wirksam scheinen auch die Drüsenhaare der bei uns vielfach in Töpfen gezogenen Primula sinensis zu sein, da eine Berührung mit den Blättern auch an den menschlichen Händen bisweilen schmerzhafte und langwährende Entzündungen hervorruft.

2. Pflanzensäuren, insbesondere Flechtensäuren.

Ueber die Pflanzensäuren schreibt Detmer: „Sie erhöhen die Turgorkraft des Zellinhaltes wesentlich, beschleunigen den Verlauf des Prozesses der Stärkeumbildung durch Diastase, sie dienen manchen Pflanzen als Schutzmittel gegen Angriffe wilder Tiere, zersetzen die Nitrate, binden den Kalk und zersetzen die Chloride.“ Allerdings ist es manchmal auch notwendig, dass schädliche Pflanzensäuren, wie z. B. die giftige Oxalsäure, durch den Kalk und andere anorganische Stoffe unschädlich gemacht werden. Ausser der weitverbreiteten Oxalsäure finden sich im Pflanzenreiche besonders noch vertreten die Apfelsäuren (in unreifen Früchten und in einzelnen Crassulaceen etc.), die Wein- und Citronensäure, die Salicylsäure usw. Jedoch sind im allgemeinen die Pflanzensäuren als Schutzmittel wenig von Bedeutung*) und werden vielfach nur als Produkte unvollkommener Atmung betrachtet.

Wichtig dagegen sind als Schutzstoffe die Flechtensäuren, die dem Flechtenthallus in Form von Körnchen eingelagert sind und demselben mitunter eine charakteristische Färbung verleihen. Sie lagern niemals im Innern der Zellen, sondern jeweils an der Aussenseite der Membranen und wurden bereits von Bachmann (1890 in Pringsheims Jahrbüchern) und besonders von Zukal (1895 im Sitzungsbericht der k. k. Akademie der Wissenschaften in Wien) als Schutzmittel gegen Tierfrass bezeichnet. Bekanntlich werden die Flechten nur in den seltensten Fällen von Tieren angegriffen und gehören wohl zu den bestgeschützten Gewächsen. Zukal erkannte als Ursache des Abscheus der meisten Tiere Flechtensäuren, Bitterstoffe und Kalkoxalat. Demgegenüber sprach Zopf (1896 im Biologischen Zentralblatt) den Flechtensäuren jede

*) Riess erwähnt, dass die Blätter der Beta vulgaris vom jungen Stallvieh anfänglich verschmäht werden wegen des manchmal hohen Gehaltes an Oxalsäure; deshalb werde den Landwirten die Beimengung von Calciumkarbonat von den Landwirtschaftslehrern empfohlen, zum Teil um die abführende Wirkung der Oxalsäure zu mildern.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Schutzwirkung ab, da er beobachtete, dass verschiedene Tiere sich von Flechten ernährten und bei Fütterungsversuchen mehr oder weniger grosse Mengen Flechtensäuren ohne Schaden aufnahmen. Lediglich die Vulpinsäure lässt er als Schutzmittel gelten. — 1904 veröffentlichte sodann Professor Stahl seine bereits früher erwähnte Abhandlung, in der er auf Grund sehr umfassender und im Gegensatze zu Zukal und Zopf speziell die Omnivoren berücksichtigender Versuche und Controll-Versuche die Schutzfunktion der Flechtensäuren nachwies. Zuerst fand er, dass sich die Schutzwirkung nicht auf die stumpfen, körnigen Calciumoxalat-Kristalle zurückleite; denn auch mit Salzsäure behandelte Pflanzen blieben von den Versuchsschnecken unberührt. Sodann beobachtete er, dass auch durch das Auskochen mit siedendem Wasser die Schutzstoffe nicht beseitigt werden; sie sind also wasserunlöslich, was für die Pflanze deshalb von Bedeutung ist, weil sie durch Regen nicht aus dem Thallus weggewaschen werden können. Erst mit Sodalösung gelang es, die Schutzstoffe zu beseitigen, meist schon mit einer Lösung von 1‰. Die ausgelaugten Stücke von Evernina vulpina, furfuracea, prunastri, Parmelia saxatilis, caperata, physodes und von Xanthoria parietina und Ramolina fraxinea wurden im Gegensatze zu frischen Exemplaren von Asseln, bezw. Ohrwürmern verzehrt; auch Schnecken fanden die ausgelaugten Stücke annehmbar. Rascher als in Na_2CO_3 lösen sich die Schutzstoffe in Ammoniak oder in verdünnter Kalilauge; dagegen sind sie — wie schon erwähnt — unlöslich in Salzsäure und Wasser.

Aus diesen Tatsachen ist zu schliessen, dass wir in den Schutzstoffen Flechtensäuren zu erblicken haben, da dieselben bekanntlich in Alkalien und in Alkalicarbonaten löslich sind und mit Salzsäure aus ihren Lösungen wieder gefällt werden. Genauere Versuche wurden jedoch nur mit der Vulpinsäure gemacht, die in Evernina vulpina, einer in den Zentralalpen auf Lärchenstämmen verbreiteten gelben Flechte, vorkommt. Reibt man Kartoffelscheiben mit dieser Säure ein, so bleiben die Tiere fern. Schnecken fliehen aus dem Bereich derselben, ja sie werden sogar durch das Bestreuen mit der gepulverten Flechte in kurzer Zeit getötet. Wird jedoch durch Sodalösung, Chloroform oder Aether die Vulpinsäure aus dem Thallus entfernt, so werden die Flechten ohne Schaden und in grossen Mengen gefressen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Ein derartiges Schutzmittel schreckt die Tiere natürlich nur dann ab, wenn es sich im Mundspeichel löst; da nun der Schneckenspeichel auffallend alkalisch ist, so lösen sich die Flechtensäuren sehr leicht und wirken sofort auf die Schleimhaut. Stahl liess Flechtenstücke einige Zeit in Menschen- bezw. Schneckenspeichel liegen; dadurch wurden die Flechtensäuren völlig ausgezogen, sodass die auf diese Weise ausgelaugten Thalli von den Versuchstieren anstandslos vertilgt wurden.

Die übrigen Flechtensäuren, wie Solarinsäure, Chrysophyscin, Rhicocarpsäure, Pinastrinsäure, Atranorsäure, Cetrarsäure, scheinen von geringerer Wirkung zu sein als die Vulpinsäure, jedoch fehlen darüber bis jetzt noch genauere Untersuchungen. Manche Flechten enthalten verschiedene Säuren nebeneinander; so kommen beispielweise in Evernina prunastri vor: Evern-, Atranor- und Usninsäure.

Ausser durch Flechtensäuren sind die Lichenen zum Teil auch geschützt durch Bitterstoffe und durch flüchtige Substanzen von widerlichem Geruch.

Von den Spezialisten, die sich den Flechtenstoffen angepasst haben und die Zopf zu seiner Gegenansicht Veranlassung gegeben haben, seien kleine Poduriden und Acarineen erwähnt, ferner die von Stahl beobachteten Raupen der Flechtenspinner Lithosia perla und receptricula. Auch eine bei Gossensass in Tirol gesammelte Milbenart frass nur Chrysophyscin-reiche Flechtenteile; jedoch ist der durch diese „geschmacksverirrten" Tiere hervorgerufene Schaden ausserordentlich gering und nicht nennenswert.

3. Gerbstoffe.

Die Gerbstoffe oder Gerbsäuren sind Derivate der Gallussäure, einer Trioxysäure, und in der Pflanzenwelt weit verbreitet. Sie sind wasserlöslich, schmecken adstringierend und geben mit Eisenchlorid oder -sulfat blaue oder grüne Lösungen und Niederschläge. Auch Kaliumbichromat kann als Reagens auf Gerbsäuren benutzt werden. Der Typus der Gerbstoffe ist das Tannin, das infolge seines Vorkommens in den Eichen auch Eichengerbsäure genannt wird.

In grosser Menge finden sich die Gerbstoffe besonders im Cytoplasma der Rindenzellen, ferner im Holzkörper der Bäume,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

den sie mitunter charakteristisch färben. Aber auch allen anderen Pflanzenteilen (besonders den peripherischen) kann Gerbstoff eingelagert sein.

Über die Rolle, die die Gerbsäure im Chemismus des Pflanzenkörpers spielt, ist man sich noch völlig im unklaren. „Vermutlich entsteht sie infolge von Stoffwechselprozessen als Nebenprodukt bei der Synthese der Eiweisstoffe." (Detmer). Man weiss nur, dass sie in hohem Grade antiseptisch wirkt und deshalb dem Holzkörper und der Borke hauptsächlich ihre grosse Widerstandsfähigkeit verleiht. Jedoch kommt Stahl zu der Ansicht, dass die grosse Masse des Gerbstoffes in den Pflanzen, nachdem dessen Bedeutung für den Stoffwechsel noch nicht bekannt ist, nur aus biologischen Gründen verständlich wird. „Hier können wir auf Grund mitzuteilender Versuche die Behauptung wagen, dass die Existenz zahlreicher Pflanzenarten, ja vielleicht ganzer Familien, undenkbar wäre, wenn dieselben, ihre übrige Organisation als gleichbleibend vorausgesetzt, des Gerbstoffs, den sie in ihren Organen führen, entbehrten." („Pflanzen und Schnecken").

Gegen geringere Mengen Gerbsäure sind unsere Wiederkäuer und Nager wenig empfindlich; grössere Mengen aber, wie sie z. B. in den Eicheln vorkommen, können (nach Haubner und Damm) unseren Haustieren sogar lebensgefährlich werden; eine Ausnahme bilden lediglich die Schweine. — Dagegen bewirken schon geringe Mengen, wie sie in den Papilionaceen, z. B. im Klee enthalten sind, einen vorzüglichen Schutz gegen Schneckenfrass. Versuche beweisen, dass Klee und andere gerbstoffhaltige Pflanzen wie Poterium Sanguisorba, Fragaria vesca und andere Rosaceen, ferner Saxifrageen, Sedum, Sempervivum etc. von den Schnecken gemieden werden. Dagegen nehmen die Tiere Blätter und Pflanzenteile nach Unschädlichmachung des Gerbstoffes mittels Kaliumbichromat ohne Scheu an. — Auch mit Gerbsäure getränkte Möhrenscheiben wurden von den ausgehungerten Schnecken verschmäht und schon gegen eine Berührung mit Tanninlösung von nur 1‰ reagierte Limax agrestis mit heftiger Schleimabsonderung. (Ähnliche Versuche bei Detmer).

Als Beweis für die Schutzfunktion der Gerbsäure wird auch angesehen, dass sie gerade in den peripherischen Geweben besonders reichlich vorkommt. So sind bekanntlich die Rinden unserer Bäume durch Gerbstoff vortrefflich geschützt, sodass sie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

nur in den strengsten Wintern von hungerndem Wild angenagt werden.[1])

Ferner sind nicht selten Rhizome gerbstoffhaltig, wie z. B. von Saxifraga crassifolia und cordifolia, Polygonum bistorta, Potentilla Tormentilla, Iris pseudacorus, Spiraea Filipendula u. a.[2]) Auch die Farnkräuter enthalten in ihren Blättern etwa 1% Gerbsäure und sind vielleicht deshalb von allen Tieren verschmäht.

In nicht geringerem Masse als diese Landpflanzen sind auch viele unserer Wasserpflanzen gerbstoffhaltig, besonders Potamogeton-Arten, Vallisneria, Hydrocharis, Trapa und Hippuris. Auch in diesen Fällen werden frische Exemplare von Wasserschnecken nicht berührt, dagegen ausgelaugte gerne gefressen; ebenso findet sich bei diesen Pflanzen der Schutzstoff vorzugsweise in den äusseren Geweben, in der Epidermis und in den Haarbildungen. Salvinia und Ceratophyllum erzeugen sogar gerbstoffhaltige Haare nur in jugendlichen Sprossen und ersetzen sie später durch mechanische Schutzhaare.

Bei verschiedenen Algen, wie bei Mesocarpus, Spirogyra, Vaucheria, Conferva u. a. scheint nach Stahls Untersuchungen die Gerbsäure gleichfalls die Rolle eines Schutzstoffes zu spielen.

Zum Schlusse sei noch auf eine Arbeit Müller-Thurgau's hingewiesen: „Die Schnecken als Feinde des Weinstocks".[3]) Durch Versuche nach der Methode Stahls sucht der Verfasser nachzuweisen, dass die Rebenblätter in der Gerbsäure und in Raphidenbündeln Schutzmittel gegen die Angriffe der Schnecken besitzen. Da nun in trockener Luft gewachsene Blätter reicher an diesen Substanzen sind, so erkläre es sich, warum Schneckenfrass besonders in Jahren mit andauernd feuchtkalter Frühlingswitterung zu beobachten ist.

4. Bitterstoffe.

Mitunter trifft man im Zellsaft der Pflanzen gelöste Bitterstoffe an, die zum Teil weder nach ihrem Wesen, noch nach der Rolle, die sie im Stoffwechsel spielen, näher bekannt sind; hier-

[1]) Es sei auch auf eine neue Arbeit hingewiesen: Räuber „Die natürlichen Schutzmittel der Rinden gegen Wildschäden".

[2]) Vergleichende Prozentzahlen hierüber bei G. Kraus: „Grundlagen zu einer Physiologie des Gerbstoffes. 1889".

[3]) Beihefte zum Botanischen Centralblatt. 1891. pag. 471.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

her gehören u. a. das Lupulin des Hopfens und das Absynthin des Wermuths. Dass die Bitterstoffe oft als Schutzmittel gegen Tierfrass wirksam sind, hat wiederum Professor Stahl durch Versuche nachgewiesen. Er beobachtete, dass bittere Pflanzenteile, z. B. von Gentiana lutea, in frischem Zustande nur ungern angegriffen, dagegen nach dem Absterben der Pflanze stark benagt werden, eine Erscheinung, die auch bei anderen chemisch, sogar bei einzelnen mechanisch geschützten Gewächsen konstatiert werden kann und sich auf die Zersetzung der Schutzstoffe bezw. auf das Nachlassen des Tungors zurückführen lässt. Bei Fütterungsversuchen mit Schnecken waren Gentiana lutea, asclepiadea und acaulis noch nach drei Tagen unversehrt; auch Menyanthes trifoliata und Polygala amara erwiesen sich als gut geschützt. Nach dem Auslaugen wurden Menyanthes und Gentiana lutea begierig gefressen.

Durch bitteren Geschmack zeichnen sich (nach Migula) ausserdem noch aus: Erythraea Centaurium (die Gentianeen scheinen allgemein Bitterstoffe zu enthalten; die Wurzel von Gentiana lutea dient bekanntlich zur Herstellung des bitteren Enzianschnapses und Menyanthes heisst volkstümlich „Bitterklee"), Linaria vulgaris und Arnica montana.

Versuche wurden ferner gemacht mit den Blättern von Erlen und Birken, sowie mit dem Bitterstoff im Fichtenharze, wobei insbesondere auch die Löslichkeit der Bitterstoffe im alkalisch reagierenden Speichel nachgewiesen wurde.

„Besprüht man junge Birkenblätter mit destilliertem Wasser, andere derselben Art aber mit verdünnter Sodalösung, (1%) und lässt nach einiger Zeit die Flüssigkeiten abtropfen, so empfindet man bei den Tropfen, die Soda enthalten, einen intensiv bitteren Geschmack; bei den Tropfen mit reinem Wasser aber wird der Geschmack kaum wahrgenommen. Der bittere Geschmack schützt gegen feindliche Tiere. Legen wir nämlich einige Blätter mehrere Stunden in Regenwasser, andere gleichlang in Sodalösung, spülen sie sorgfältig ab und legen sie Gartenschnecken oder Asseln vor, so werden die gewässerten Blätter gering, die mit Soda behandelten stark beschädigt. Damit ist auch bewiesen, dass die Löslichkeit im Speichel die Bedingung für die Wirkung des Schutzmittels ist.

Bitterstoff im Fichtenharze: Seine Wirkung wird ebenfalls dadurch gefördert, dass der Mundspeichel alkalisch reagiert. Wir

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

übergiessen von zwei gleichgrossen Mengen frischen Fichtenharzes die eine mit destilliertem Wasser, die andere mit gleichviel menschlichem Speichel, filtrieren nach einigen Stunden und kosten. Das Filtrat aus dem Wasser hat kaum eine Spur von Bitterkeit, während das Speichelfiltrat intensiv bitter schmeckt.“ (Säurich).

Wir finden also hier die Gesichtspunkte, die Stahl für die bitteren Flechtenstoffe aufgestellt hat, auf höhere Pflanzen übertragen. — Nach Husemann gibt es auch einzelne pflanzliche Bitterstoffe mit toxischen Eigenschaften, z. B. Pikrotoxin und Elatinin.

5. Aetherische Öle und Harze. Ölkörper der Lebermoose.

Zu den wirkungsvollsten und am häufigsten untersuchten Schutzmitteln gehören die ätherischen Öle, die allerdings, soweit sie in den Blüten auftreten, zugleich die Aufgabe haben, die bestäubungsvermittelnden Insekten anzulocken. Sie sind nach Detmer als Sekrete aufzufassen, d. h. als Absonderungen, denen physiologische Funktionen zukommen, jedoch ist ihre biologische Bedeutung wesentlich besser bekannt als ihre physiologische. — Griesebach, Haberlandt und Volkens sehen den Hauptwert der ätherischen Öle darin, dass dieselben durch Erzeugung einer Dunsthülle über den Spaltöffnungen und durch Herabsetzung der Temperatur bei ihrer Verdunstung die Transpiration herabsetzen, also in erster Linie eine xerophytische Anpassung vorstellen. Demgegenüber wies Stahl auf ihre mindestens ebenso grosse Bedeutung als Schutzmittel gegen Tierfrass hin. Tyndall wieder bestritt die Ansicht Stahls, während Detto, Marloth und andere durch weitere Beobachtungen und Versuche dessen Ansicht stützten.

Aetherische Öle sind in der Pflanzenwelt sehr verbreitet und werden zum Teil im Cytoplasma, zum Teil in schizogenen oder lysigenen Interzellularräumen ausgeschieden; auch exogen, besonders in Drüsenhaaren erzeugte aetherische Öle kommen nicht selten vor. In Zellen kann man aetherische Öle z. B. bei den Blättern von Aristolochia Sipho und in Lauraceen beobachten, in Sekretlücken bei Hypericaceen, Myrtaceen und Rutaceen*), in

*) Diese wurden besonders von Haberlandt 1898 untersucht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Gängen bei Umbelliferen, Araliaceen und Burseraceen; als „Ölstriemen" sind diese Gänge bei Umbelliferen-Früchten häufig schon äusserlich sichtbar. In einzelnen Fällen soll durch Fermente, z. B. durch das in Cruciferen, Tropaeoleen, Resedaceen und Limnantheen vorkommende Myrosin, erst bei Verletzung der Pflanze aetherisches Öl gebildet werden. (Haberlandt).

Exogene Öldrüsen finden sich besonders bei Geraniumarten und Labiaten.

Stahl machte nun darauf aufmerksam, dass — wie schon längst bekannt war — die drüsigen Pflanzen zu den relativ gutgeschützten gehören, die von vielen omnivoren Tieren gemieden werden. Versuche mit Schnecken bestätigten ihm die Schutzwirkung der äusseren Öldrüsen und der im Innern der Gewebe erzeugten Öle. Auf Geranium Robertianum ergreifen Limax agrestis und andere Schnecken sofort die Flucht; da das Exkret auch direkt auf ihren Körper wirkt, so wagen die Tiere nicht einen Strich, der mittels eines drüsigen Stengels auf einer Glasplatte hervorgerufen wurde, zu überschreiten. Auch blieben beispielsweise Ruta graveolens und Acorus calamus unberührt. Dagegen wurden alle diese Pflanzen, sobald die Schutzstoffe mittels Alkohols beseitigt waren, ohne Scheu vertilgt.

Detto*) hat Stahls Versuche noch erweitert und sich eingehend mit der Wirkung der aetherischen Öle befasst. Betreffs der inneren Sekretbildung kommt er zu der Überzeugung: „In den aetherischen Ölen, die in inneren ein- oder mehrzelligeu Behältern, in Sekretlücken und in Gängen gebildet werden, wird man wohl kaum etwas anderes als Schutzmittel gegen Tierfrass erblicken können, falls nicht, wie z. B. bei Coniferen noch andere Momente (Wundverschluss) nachgewiesen sind." Von exogenen Absonderungen glaubt er, dass sie vor allem als Transpirationsschutz dienen. Jedoch hat er bei vielen derartigen Pflanzen auch die Schutzwirkung der Drüsen gegen Tiere nachgewiesen, z. B. bei Geranium-Arten (gegen Schnecken und kleine Insekten) und bei Labiaten. Letztere sind mittels der grossen, kugeligen, von de Bary als „Serpillumdrüsen" bezeichneten Drüsenbildungen geschützt, so Salvia und Lamium. Fütterungsversuche mit Helix hortensis ergaben, dass die durch Alkohol von den aetherischen

*) Flora. 1903. pag. 147.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Ölen befreiten Blätter ohne Scheu gefressen wurden, frische dagegen nicht. Bei Lamium galeobdolon, Salvia pratensis und anderen Lippenblütlern macht er darauf aufmerksam, dass insbesondere der Blütenkorb durch Öldrüsen geschützt ist. Von 80 Labiatenarten, die Schmidt (Freiburg 1888) untersucht hat, weisen 73 eine Drüsenbekleidung an der Blüte auf. „Aus dieser eigenartigen Verteilung der Drüsen an den Blütenteilen, wobei die Innenseite der Unterlippe stets frei bleibt, darf man gewiss den Schluss ziehen, dass wir es mit Schutzeinrichtungen gegen Tiere zu tun haben, welche es letzteren einerseits unmöglich machen, die erwünschte Nahrung an diesen Pflanzen zu finden (Insekten, Schnecken), oder sie durch ihre unangenehmen Eigenschaften, oft schon durch ihren Geruch, abzuschrecken (Weidetiere)."

Besonders schöne Untersuchungen stellte Detto mit Dictamnus alba an (pag. 184) und weist schliesslich auch auf die alltägliche Erscheinung hin, dass mit ätherischen Ölen versehene Pflanzen, wie Thymus, Teucrium, Mentha, Calamintha, Origanum, Ballota, Lamium, Salvia, Geranium, nicht nur von den Schnecken und kleineren Tieren, sondern auch vom Weidevieh unberührt bleiben, während Gramineen, Leguminosen u. a. oft wie geschoren dastehen.

Eine geringere Meinung von dem Schutzwert der ätherischen Öle bildete sich Haberlandt (1896). Er schreibt in seiner physiologischen Pflanzenanatomie (S. 430): „Ob die Bedeutung derselben als Schutzmittel gegen Tierfrass eine so bedeutende ist, wie Stahl annimmt, dürfte zu bezweifeln sein. Werden doch auch sekretreiche Pflanzen von zahlreichen Tieren gefressen; so nähren sich z. B. von den Blättern von Thymus Serpyllum nach Kaltenbach zwei Käferarten, die Raupen von 27 Schmetterlingsarten und die Larven einer Fliegenspezies; dazu kommt noch ein Schnabelkerf und eine Milbe". Aber diesen Einwurf korrigiert Detto (S. 194), indem er darauf aufmerksam macht, dass von den Insekten, die Kaltenbach angibt, nur 6 auf Thymus angewiesen zu sein scheinen: 2 Käfer, 1 Kleinschmetterling, die Fliege, die Aphide und Milbe. Dadurch gewinnt man ein ganz anderes Bild von den Feinden des Thymus serpyllum; 6 Feinde zu haben und dazu so verhältnismässig ungefährliche, ist für eine so überaus lebenskräftige Pflanze wie Thymus serpyllum keine bedenkliche Gefahr".

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Einen noch schärferen Standpunkt als Stahl und Detto nimmt Marloth (1906)*) in dieser Frage ein, indem er sogar mit der gegenteiligen Ansicht, die ätherischen Öle hätten vor allem die Aufgabe der Transpirationsregelung, aufzuräumen sucht. Er weist nach, dass bei diversen xerophytischen Pflanzen die Sekretionsintensität nicht in der heissen Zeit am intensivsten ist, wie es bei einer xerophytischen Anpassung der Fall sein müsste, sondern gerade bei feuchtem Wetter, also zu einer Zeit, die das Auftreten der Schnecken etc. begünstigt. Jedoch misst Marloth den ätherischen Ölen nicht nur gegen Schnecken sondern auch gegen das Weidevieh eine wichtige Bedeutung bei.

Es dürfte also wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die ätherischen Öle in erster Linie als Schutzmittel gegen Tierfrass zu fungieren haben.**) Besonders wirksame Verteidigungsmittel bilden sie gegenüber den Vögeln, was insbesondere für die offen dargebotenen Früchte der Umbelliferen von Wichtigkeit ist; schon der Genuss von 10 Früchten von Archangelica officinalis oder von 15 Fenchelkörnern soll für Sperlinge tödlich sein.

Auch Wurzeln, bezw. Rhizome sind mitunter mit ätherischen Ölen versehen, wie die Baldrianwurzel und das Kalmusrhizom. Erwähnt sei noch, dass das für uns angenehme Cumarin des Waldmeisters, der Melilotusarten, des frischen Ruchgrases etc. die Pflanzen gegen Tierfrass schützt; ebenso mögen die ätherischen Öle die Ursache davon sein, dass gerade die Blumenblätter von den meisten Tieren verschont werden.

(Die wesentlichen chemischen Bestandteile der aetherischen Öle sind Terpene und Kampferarten, die zu den hydroaromatischen Verbindungen gehören. Das Menthol des Pfefferminzöles und das Terpineol des Terpentinöls sind Terpenalkohole, das Carvon des Kümmelöls ist ein Keton, das Pinen und Silvestren in Pinus-Arten, das Cadinen in Wachholderbeeren u. a. zählen zu den Terpenkohlenwasserstoffen. Aber auch andere Verbindungen, wie z. B. das Cymol (= Methylisopropylbenzol) und zahlreiche Ester finden sich in den aetherischen Ölen).

Vielfach werden die Öle aus den sie produzierenden Zellen in besondere Behälter ausgeschieden und zu Harzen oxydiert.

*) Jnsts J. 1906. Nr. 34., Se. 27c.

**) Zum Vergleich: Knieps Versuche mit Tanacetum vulgare, Solidago canadensis, Centaurea montana. (Flora 1905. S. 129).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Die Harze, Gummiharze und Gummischleime treten in Drüsenhöhlen oder Kanälen auf und sind häufig mit aetherischen Ölen vermischt. Am bekanntesten sind die Harzgänge unserer Nadelhölzer und in den Stengeln der Umbelliferen, so von Foeniculum officinale. „Ob ihre Bildung ein notwendiges Glied im normalen Stoffwechsel der harzführenden Pflanzen darstellt, ist ganz unbekannt. Jedenfalls werden sie der Pflanze nützlich bei Verwundungen, als Schutz gegen Austrocknung und gegen das Eindringen von Parasiten.“ (Noll.) Die Rolle der Harze als Mittel gegen Tierfrass ist naheliegend, jedoch noch nicht näher untersucht.

Besser bekannt sind die Ölkörper der Lebermoose, die schon von Pfeffer untersucht wurden und nach seiner Ansicht nicht weiter verwendbare Exkrete darstellen. Da gerade die Lebermoose trotz ihrer saftigen und leicht erreichbaren Thalli von den Tieren gemieden sind und nur höchst selten Spuren von Tierfrass zeigen, so hat sich auch Stahl mit denselben beschäftigt und erkennt gerade in den Ölkörpen die Ursache des Schutzes. Pellia epiphylla, Fegatella conica, Lophocolea bidentata u. a. blieben von den Versuchstieren unberührt. Lunularia und Marchantia wurden von ausgehungerten und weniger empfindlichen Schneckenarten wenig angegriffen. Dagegen wurden ausgelaugte Exemplare gefressen. — Dass die Lebermoose auch von grösseren Tieren verschmäht werden, ist bekannt. — Nach Stahl entbehren nur zwei Arten, nämlich Blasia und Anthoceros, der schützenden Ölkörper, dafür beherbergen sie Nostoc, die — wie früher schon erwähnt — von den Tieren ebenfalls gemieden werden.

In dieses Kapitel gehören vielleicht auch die flüchtigen Stoffe, die in verschiedenen Flechten vorkommen und dort die Schutzrolle übernehmen. So entwickelt die Hundsflechte, Peltigera canina, namentlich beim Kauen einen widerwärtigen Geruch, der für sich allein Schnecken abzuhalten vermag. „Der energisch wirkende, nicht näher bekannte Schutzstoff ist flüchtig und lässt sich mit Wasser überdestillieren. Stärke, die sonst von Schnecken und Asseln gierig verschlungen wird, bleibt unberührt, sobald sie mit dem Destillat befeuchtet worden ist.“ (Säurich nach Stahl.)

„Nach alledem sind die Schutzmittel der Flechten bald Flechtensäuren von bittrem Geschmack, bald flüchtige Stoffe von widerwärtigem Geruche.“

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

6. Glykoside und Alkaloide.

Glykoside und Alkaloide sind durch ihre hervorragende Giftwirkung seit langem bekannt und gehören zu den furchtbarsten Schutzmitteln der Pflanzen. Wahrscheinlich spielen sie auch eine Rolle im Stoffwechsel der Pflanzen, jedoch ist darüber nichts Näheres bekannt. Glykoside (auch Glukoside) sind zum Teil stickstoffreie, zum Teil stickstoffhaltige wasserlösliche Verbindungen, die durch Fermente und verdünnte Säuren oder Alkalien leicht zerlegt werden können, wobei neben anderen Spaltungsprodukten Glukosen entstehen. Manche stehen an Giftigkeit höher als die Alkaloide, doch sind sie weniger weit verbreitet als diese. Zu den giftigsten gehören das Solanin (C_{43} H_{71} NO_{16}) in den Solaneen, auch in den Kartoffelkeimen („die jungen Kartoffelkeime, die sich im Frühjahr an den im Keller aufbewahrten Kartoffeln einstellen, sind schon wiederholt die Todesursache von Schweinen gewesen, denen sie aus Unwissenheit, anderm Futter beigemischt, gegeben wurden." Migula.), ferner das Digitalin (C_{35} H_{56} O_{14}), Helleborin (C_{36} H_{42} O_6), Salicin (C_{13} H_{18} O_7), Frangulin (C_{21} H_{20} $O_9 + {}^1/_2 H_2O$), Convolvulin (C_{32} H_{62} O_{16} ?). Sehr giftig ist auch das Daphnin (C_{15} H_{16} O_9) in der Rinde von Daphne. Andere, weniger toxische Glykoside sind noch: Betulin (C_{14} H_{18} O_8) in der Rinde von Betula lenta, im Hypokotyl von Fagus, in Ulmaria und Monotropa, das Glukogallin (C_{13} H_{16} O_{10}) im Rhabarberrhizom, das Aesculin (C_{15} H_{16} O_9) in der Rinde der Rosskastanie, das Scopulin (C_{24} H_{30} O_{14}) im Kraut von Petroselinum und anderen Umbelliferen. Xanthorhamnin (C_{48} H_{60} O_{29}) in der Rinde und Frucht von Rhamnus-Arten, Robinin (C_{33} H_{60} O_{19}) in der Blüte von Robinia pseudacacia u. v. a. (nach Euler). — Das weitverbreitete, besonders in den Samen der Pomoideen und Prunoideen vorkommende Amygdalin (C_{20} H_{27} NO_{11}) ist ein Nitrilglukosid, woraus unter Einwirkung hydrolytisch wirkender Agentien, auch durch das Enzym „Emulsin" Blausäure abgespalten wird. Ähnliche Fermentwirkungen kommen auch in anderen Pflanzen vor; „dass giftige und scharfschmeckende Substanzen durch das Eingreifen besonderer Fermente erst in dem Moment entstehen, wo die Pflanze mechanisch beschädigt wird, weist deutlich darauf hin, dass hier eine Schutzeinrichtung gegen Tierfrass vorliegt." (Haberlandt). Einen Beweis für die Schutzfunktion der Glykoside erblickt Kerner auch in der Art ihres Auftretens

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

in Samenschalen: „Es ist interessant zu sehen, dass bei manchen Früchten, welche durch Vermittlung von Tieren verbreitet werden sollen, die Schale nur so lange durch bittere und giftige Glykoside hart und ungeniessbar erscheint, als die im Innern geborgenen Samen ihre Keimfähigkeit noch nicht erlangt haben. Sobald diese keimfähig geworden sind, werden auch die Glykoside umgesetzt in Zucker und verschiedene andere unschädliche Stoffe und die Fruchtschale, welche bisher herb, sauer und ungeniessbar war, ist jetzt süss, schmackhaft und begehrenswert geworden."

Die Alkaloide oder Pflanzenbasen sind keine im Stoffwechsel regelmässig gebildeten Substanzen und finden sich über viele Gruppen des Pflanzenreiches verbreitet. „Die Monokotylen sind seltener alkaloidhaltig als die Dikotylen. Unter den Dikotylen sind es besonders die Ordnungen der Ranales (Ranunculaceae, Berberideae, Menispermaceae) der Roeadales (Papaveraceae, Fumariaceae), vor allem aber sympetale Ordnungen: die Contortae (Loganiaceae, Apocyneae, Asclepiadaceae), die Tubuliflorae und Rubiaceae, welche durch Häufigkeit und Mannigfaltigkeit an Pyridino- und Chinolino-Basen hervorragen." (Czapek). — Die Alkaloide (sie enthalten immer Stickstoff und lösen sich meist leicht in Säuren und in Alkohol) sind in der Regel an den Familiencharakter gebunden und nur selten ist ein Alkaloid über mehrere Familien verbreitet, wie z. B. das Berberin, das in Berberideen, Cassieen, Menispermaceen, Rutaceen, Papaveraceen, Ranunculaceen usw. vorkommt. Anderseits finden sich nicht selten in einer einzigen Pflanze gleichzeitig mehrere Alkaloide. — „Zahlreiche vereinzelte Gruppen bieten zerstreute Vorkommnisse von Alkaloiden". Czapek schliesst aus der oft sporadischen Verbreitung der Pflanzenbasen und der Inkonstanz ihres Auftretens bei naheverwandten Pflanzen auf Prozesse, welche nicht jedem Zellplasma eigen, sondern mehr sekundärer Natur sind; andere dagegen erblicken in dieser Erscheinung einen Beweis für natürliche Auslese und Züchtung durch die Tiere.

Auch innerhalb der einzelnen Pflanze ist das Alkaloid sehr verschieden lokalisiert.*) „Wie es Pflanzen gibt, in denen wohl kein Organ alkaloidfrei genannt werden kann, so ist in anderen

*) Nach Detmer kann man die Alkaloidführenden Zellen auf Querschnitten an ihrer gelblichen Färbung meist leicht erkennen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Fällen der Alkaloidgehalt auf Same, Rinde und unterirdische Reservestoffbehälter beschränkt". Feldhaus hat über die Verteilung der Alkaloide folgende allgemeine Tabelle aufgestellt:

Reife Samen . . .	0,33 %	Blätter	0,39%
Hauptwurzeln . . .	0,10 %	Stempel	0,54%
Seitenwurzeln . . .	0,25 %	Corolle	0,43%
Hauptachse . . .	0,09 %	Placenta der reifen Frucht	0,28%
Jüngste Sprosszweige	0,36 %	„ „ unreifen „	0,48%
		der Keimling daraus . .	0,67%

woraus man wohl lesen könnte, dass die Schutzstoffe gerade dort am konzentriertesten sind, wo die Pflanze ihrer am notwendigsten bedarf. Die Lokalisation in peripherischen Gewebslagen, in Haaren, Rinden, Milchsäften etc. wird ganz besonders geltend gemacht, um die Bedeutung der Alkaloide als Schutzmittel gegen Tiere zu erklären (Feldhaus, Clautriau, Errera). Dass die Alkaloidbildung nicht zu den wesentlichen Vorgängen im Organismus gehört, wird durch die Tatsache bewiesen, dass Conium maculatum in Schottland kein Coniin bilden soll, wie auch die Cinchona-Pflanze, die in der Heimat das Chinin liefert, in unseren Gewächshäusern keine Spur davon enthält. Jedoch vermutet Czapek, dass die reichen Ansammlungen von Pflanzenbasen besonders in den Samen nicht nur als Schutzwehr gegen Tiere zu erklären sind, sondern dass ein Zusammenhang mit dem Stoffwechsel besteht, besonders mit der Eiweissbildung. Drechsel (1890, Bericht der Chemischen Gesellschaft, Band 23, S. 3096) schreibt hierüber: „Es erscheint nicht allzukühn, einen Zusammenhang zwischen Alkaloidentstehung und Eiweisstoffen anzunehmen, wenn man bedenkt, dass, wo Alkaloide im Pflanzenkörper entstehen, auch Eiweiss zugrunde geht".*) Demnach könnten also die Pflanzenbasen in den Samen zugleich einen Eiweissreservestoff vorstellen.

Von den Alkaloiden gehört eine geringe Anzahl der aliphatischen Reihe an, wie das Muskarin ($C_5 H_{13} O_2 N$), das Gift des Fliegenschwammes, und das weitverbreitete Cholin ($C_5 H_{15} NO_2$); weitaus die meisten aber lassen sich vom Pyridin ableiten; dazu gehören das Coniin ($C_8 H_{17} N$), das aus Conium maculatum gewonnen wird, das Nicotin ($C_{10} H_{14} N_2$) in den Tabaksblättern,

*) Siehe auch Pictet und Court in der gleichen Zeitschrift 1907, Bd. 40, Seite 3771.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Atropin ($C_{17}H_{23}NO_3$) in Atropa Belladonna und in den Früchten von Datura stramonium; mit diesem isomer ist das Hyoscyamin, das sich im Bilsenkraut findet, ferner das Morphin ($C_{17}H_{19}NO_3$), aus dem Opium von Papaver somniferum gewonnen, das Taxin ($C_{37}H_{52}NO_{10}$) in Taxus baccata, das Saponin in den Wurzeln von Saponaria, Paris quadrifolia, Lychnis flos cuculi u. a., ferner das Akonitin, Fumarin, Chelidonin u. s. f. Auch den pfefferartigen Geschmack von Sedum acre („Pfefferkraut") soll ein Alkaloid bedingen (Goebel). Zum Teil ist die Giftigkeit der Pflanzenbasen eine derart starke, dass im Vergleich zu anorganischen Giften schon kleine Mengen in auffallend kurzer Zeit das Leben vernichten können. — Speziell untersucht wurden u. a. von Schlagdenhauffen und Reeb[1]) das Cynoglossin und Echiin der Borragineen. Ersteres wirkt als heftiges Gift, indem nach Einspritzen von sehr kleinen Dosen (0,001 — 0,002 g) ein Frosch nach einigen Stunden getötet wird; für Kaninchen wirkt 1 g tödlich. Das Cytisin wies Plugge[2]) in verschiedenen Papilionaceen nach, so in Cytisus Laburnum, Genista racemosa und spicatus, in Ulex Europaeus, Sophora u. a. Czakó Koloman[3]) untersuchte den Giftstoff in dem betäubenden Melampyrum silvaticum und fand in den Samen das Dulcid (Melampyrit $C_{12}H_{14}O_{12}$) und Rhinantin ($C_9H_{52}O_{20}$). Fütterungsversuche ergaben die betäubende, zum Teil die tödliche Wirkung. Letztere Giftstoffe sind jedoch stickstofffrei und zählen deshalb nicht mehr zu den Alkaloiden, ebenso auch das Gift des Mutterkorns, ferner das Ustilagin in Ustilago, das Agarythrin in Agaricus ruber u. a., die nach ihren chemischen Stellungen nicht weiter bekannt sind.

Dass sich selbst gegen Alkaloide verschiedene Tiere immun zeigen, wurde bereits erwähnt; so ist z. B. das Morphin für Tauben unschädlich, verschiedene Vögel fressen die für uns äusserst giftigen Beeren der Tollkirsche, während der kleine Käfer Haltica Atropae sich von den Blättern derselben Pflanze nährt, allerdings ohne besonderen Schaden anzurichten; auch an die Giftstoffe vieler

[1]) „Notiz über das wirksame Prinzip der Borragineen". Beihefte zum Botanischen Centralblatt.

[2]) „Über das Vorkommen von Cytisin in verschiedenen Papilionaceen". Beihefte zum Botanischen Centralblatt. 1896.

[3]) „Die betäubende Wirkung des Melampyrum silvaticum und verwandter Arten". Beihefte zum Botanischen Centralblatt. 1892 II. S. 65.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Pilze, wie des Fliegenschwamms, haben sich verschiedene Insekten und einzelne Schnecken angepasst.

7. Milchsäfte.

Die Alkaloide und andere Giftstoffe sind häufig in den Milchsäften verteilt, die manchen Pflanzengattungen eigentümlich sind und mit zu den wirkungsvollsten Schutzmitteln gehören. — Morphologisch unterscheidet man Milchröhren, die aus Zellen hervorgehen, welche sich schon in der Keimpflanze differenzieren, wie bei Euphorbiaceen, Urticaceen, Apocynaceen und Asclepiadeen, und Milchgefässe, die durch Zellverschmelzung entstanden sind und sich unter anderen bei den Papaveraceen (besonders Papaver und Chelidonium) und vielen Compositen (Lactuca-Arten u. a.) finden.

Die Milchröhren und Milchgefässe führen mannigfaltige Stoffe, die im Stoffwechsel tiefergreifenden und für das Leben der Pflanze wichtigen Veränderungen nicht unterliegen, z. B. Kautschuk, Guttapercha, Giftstoffe usw., deshalb rechnet man sie zu den Sekretbehältern. Dass sie aber nicht ausschliesslich im Dienste der Stoffausscheidung stehen, ist aus dem Erhaltenbleiben lebenden Protoplasmas und aus dem Reichtum an wertvollen Materialien wie Stärke, Zucker, Eiweissubstanzen, fettartigen Stoffen usw. zu ersehen. Euler schreibt: „Milchzellen, bezw. Milchgefässe drainieren gewissermassen die Gewebe, welche sie durchlaufen und sammeln die unbrauchbaren Reste der chemischen Tätigkeit des ganzen Organismus zugleich mit wirklichen Nährstoffen an".

Weiss und Wiesner (1861) fanden im Milchsaft von Euphorbia cyparissias 72,13 % Wasser, 15,72 % Harz, 2,73 % Kautschuk, 3,04 % Gummi, 4,13 % Zucker und stickstofffreie Extractivstoffe, 0,14 % Eiweiss und 0,98 % Asche. Alkaloide sind z. B. enthalten im Milchsaft der Papaveraceen, toxische Glykoside in den Milchröhren der Moraceen, Apocyneen und Asclepiadeen, Bitterstoffe in Lactuca-Arten und in Taraxacum.

Der Milchsaft gerinnt an der Luft sehr rasch und ist infolgedessen von Bedeutung als Wundverschluss und auch als mechanisches Schutzmittel gegen kleinere Tiere, die davon angeklebt werden. Dabei ist von Wert, dass der Milchsaft unter hohem hydrostatischem Druck steht, was aus dem intensiven Hervorquellen bei Verletzungen zu ersehen ist und weshalb oft schon bei der ge-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

ringsten Berührung mit den reizbaren Pflanzenteilen die Milchtröpfchen explosionsartig herausgepresst werden. Vielfach wurde festgestellt, dass der Sitz dieser Reizbarkeit in sogenannten Milchsafthaaren liegt, die mit den Milchröhren in Verbindung stehen und bei der leisesten Berührung den Inhalt austreten lassen. Schon Trecul und Piccioli hatten an den Hüllblüten der Blütenköpfchen verschiedener Lactuca-Arten derartige papillenartige Fortsätze gefunden. Kny[1]) (1893) fand die Milchsafthaare bei Cichoriaceen fast allgemein verbreitet und hat sie näher untersucht. Ebenso hat Zander[2]) (1896) den äusserst wirksamen Schutz dieser besonders in der Nähe der reproduktiven Organe auftretenden Milchsafthaare gegen Tiere nachgewiesen und führt als Folge dieser wirkungsvollen Ausrüstung an, dass sich die in die neue Welt verschleppten Arten Lactuca Scariola und Sonchus arvensis dort als lästiges Unkraut allenthalben ausbreiten konnten.

Gründliche Untersuchungen über den Wert des Milchsaftes als Schutz gegen Tiere stellte Kniep[3]) (1905) an. Er machte Versuche mit Euphorbia-Arten, die er zum Teil durch Anzapfen milchfrei oder wenigstens milcharm machte; die milchfreien Pflanzen wurden von Limax agrestis gefressen, die anderen blieben unberührt. Andere Pflanzenarten, bei denen dies Verfahren sich nicht anwenden liess, wurden ausgelaugt und dann — im Gegensatz zu frischen Exemplaren — anstandslos gefressen: Lactuca virosa und perennis, Sonchus oleraceus und paluster, Taraxacum officinale, Cichorium Endivia, Tragopogon, Papaver somniferum, Chelidonium majus u. a. — Versuche mit durch Milchsaft getränktem Stärkekleister ergaben dasselbe Resultat; er blieb unberührt, während reiner Stärkekleister rasch vertilgt war.

Kniep untersuchte sodann den Milchsaft verschiedener Pilze auf seine Wirkung und fand gerade solche Pilze am besten geschützt, die für die Schnecken besonders begehrenswerte Substanzen enthielten; insbesondere ergab die Milch von Lactariusarten tötliche Giftigkeit auf omnivore Schnecken. Der Verfasser kommt zu der Überzeugung, dass „aller Wahrscheinlichkeit nach die primäre Funktion des Milchsaftes auf biologischem Gebiet liege", und fasst das Resultat seiner Untersuchungen in dem

[1]) Botanisches Centralblatt, 56, S. 392.

[2]) Beihefte zum Botanischen Zentralblatt, 1896, Nr. 6, S. 430.

[3]) Flora 1905, S. 129.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Satze zusammen: „Das Vorhandensein von Milchsaft ist also eine ausschlaggebende Existenzbedingung und man kann mit gutem Recht behaupten, dass die Pflanzen ohne denselben den Kampf ums Dasein nicht überstanden hätten."

Es ist demnach nicht anzuzweifeln, dass die Tiere — abgesehen von wenigen Spezialisten, wie den Raupen des Wolfsmilchschwärmers — sich scheuen milchsaftführende Pflanzen anzugreifen; auch von unseren Weidetieren ist es längst bekannt, dass sie dieselben meiden. Auf den Schutz, den der hervorquellende Milchsaft gegen emporkriechende Tiere gewährt, wurde schon von Kerner aufmerksam gemacht. Er fand, dass die Pflanzenteile umso reicher an Milchsaft seien, je näher sie sich an der Blüte befinden, und hat oft beobachtet, dass Ameisen, sobald sie in die Nähe des Blütenkelches von Lactuca angustana und Lactuca sativa kamen, von der gerinnenden Milch angeklebt wurden. Das meist beobachtete und zitierte Beispiel hierfür bietet der weitverbreitete Giftlattich (Lactuca Scariola). In seiner phantastischen, romanhaften Weise schildert Francé seine Beobachtung folgendermassen: „Da steht am Wege ein wilder Lattich (Lactuca Scariola), ein hohes sparriges Gewächs, eigenartig, aber nicht unschön mit seinen wachsartigen, fahlgrünen Gliedern. Ein paar Ameisen klettern geschäftig an ihnen empor. Schon sind sie an der ersten Verzweigung angelangt, die einen Blütenstiel emportreibt, jetzt biegen sie ein auf das Blättchen, das weich die Achsel des Zweiges umhüllt — aber was ist das? Das emsige Tierchen bleibt plötzlich stehen und zieht das Füsschen ein. Dann wieder ein paar unsichere Schritte. Jetzt beginnt es sich zu reinigen ..... Aber trotz der Anstrengung wird es nicht rein. Da auf einmal, wie von einem panischen Schrecken erfasst, eilt es mit ein paar Sprüngen zum Blattrand und springt hinab in die Tiefe ..... Gelingt es uns, den waghalsigen Springer noch einmal aufzufinden, so sehen wir, dass so ein meterhoher Sprung ... der überaus leichten Ameise nicht viel schadet. Aber indem sie verwirrt und betäubt weiterhumpelt, zieht sie das letzte Beinpaar wie gelähmt nach sich. Ist es vielleicht gebrochen? Nein, es ist auf rätselhafte Weise steif geworden. Wenden wir uns um Aufklärung wieder dem Lattich zu, so sehen wir, dass die Genossen der Verunglückten inzwischen in einem Verzweiflungskampfe mit der Pflanze begriffen sind. Wütend beissen sie in die Blütenstiele,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

aber schon werden ihre Bewegungen matter, ein letzter Krampf durchzuckt das Körperchen, dann sind sie ein für allemal gefesselt. Es ist schliesslich übel angebrachte Empfindsamkeit sie viel zu bedauern, denn sie wollten ja rauben und wurden vom Lattich nur bestraft. Aber wie? Er ist in den oberen Teilen schwellend voll milchweissen Guttaperchasaftes, der an der Luft rasch erhärtet. Aus der feinsten Ritze und Verletzung der Oberhaut quillt er; die Krallen eines Ameisenfusses lassen ihn schon aufschiessen, der zornige Biss, mit dem manche Ameise das erste lästige Hemmnis beantwortet, besiegelt ihr Unheil und es ist das klügste, was sie beginnen kann, wenn sie einem so gefährlichen Boden entflieht".

IV. Indirekte und zweifelhafte Schutzmittel.

1. Schutzfärbung und Mimikry.

In seiner Schrift: „Pflanzen und Schnecken" weist Stahl darauf hin, dass auffallende Färbung, besonders das Rot der Epidermiszellen als Schutz- und Trutzfärbung gegenüber den Tieren dienen könne, nachdem ja die Färbungen auch zur Anlockung der bestäubenden Insekten eine grosse Rolle spielen. „Auf dem Gebiete der Zoologie ist die Rolle von Schutz- und Trutzfarben allgemein anerkannt". — Auch in der botanischen Literatur fehlt es nicht an Mitteilungen über solche Fälle; allerdings beziehen sich dieselben fast lediglich auf tropische Pflanzen; so sollen z. B. die Javaner häufig ihre Kaffeeplantagen und Gärten mit einem lebenden Zaun von rotblättrigen Pflanzen schützen um dadurch die Wildschweine, denen die Farbe zuwider ist, abzuhalten.*) (Auch Delpino**) erwähnt die Scharlachfärbung tropischer Pflanzen und meint: „Es wird die sehr lebhafte Scharlachfarbe für die Trocheliden besonders anziehend sein, während hingegen dieselbe Farbe den bienenartigen Insekten Antipathie einflösst".) Hansgirg betrachtet nicht nur die Rotfärbung der Pflanzenorgane als Schreckfarbe, sondern auch die Hellfleckigkeit der Blätter als adverse zoophobe Anpassung. — Stahl hat sich jedoch 1896 noch

*) Eine Zuschrift an Professor Stahl aus Java führt allerdings diese Gewohnheit auf Vorliebe der Eingebornen für Rot zurück.

**) Botanische Zeitung, Band 27, S. 791.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

näher mit der Frage beschäftigt [1]) und kann nicht einen einzigen über alle Zweifel erhabenen Fall konstatieren, in dem die Buntfärbung Schnecken und Insekten von der Pflanze zurückschreckte. Nur bei Nagern und Wiederkäuern findet er Grün entschieden bevorzugt; keineswegs liessen sie sich jedoch auf die Dauer durch andere Färbungen abhalten. Kny und in noch gründlicherer Weise Stahl zeigen durch umfassende Versuche, dass das Blattrot (Erythrophyll) als wärmeabsorbierendes Medium von Bedeutung ist und den gesamten Stoffwechsel, insbesondere auch die Verdunstung befördert. Stahl erkannte auch in der Weissfleckigkeit und im Silberspiegel mancher Blätter ein Mittel zur Beförderung und Regulierung der Transpiration.[2])

Von unsern einheimischen Pflanzen kämen ausser einigen farbigen Pilzen, z. B. dem grellroten Fliegenschwamm nur in Betracht die gefleckten Blätter von Arum maculatum, Orchis maculata und latifolia, Phyteuma nigrum, Polygonum persicaria und einigen anderen. Rein rot gefärbt sind — abgesehen von Blüten — nur verschiedene Gartenvarietäten. Dass die auffallende Färbung einzelner Giftpflanzen als Warnfarbe aufgefasst werden kann, wurde bereits erwähnt. Von einer Schutzfärbung bei unsern Pflanzen kann jedoch anscheinend keine Rede sein. Zudem beobachtete ich, dass die rotgefärbten Pflanzen des Öttinger Hofgartens, Varietäten von Corylus, Fagus, Acer, Iresinen u. a. sogar unter Insektenfrass ganz besonders zu leiden hatten und z. T. stärker angegriffen waren als ihre grünen Verwandten. — Allerdings, dass gerade die meist auffallend gefärbten Blüten vor dem Gefressenwerden in der Regel bewahrt werden, mag neben den in der Blüte enthaltenen Ölen u. a. Schutzstoffen, z. T. auch der den Tieren unsympathischen und ungewohnten Farbe zu verdanken sein. — Es scheint also die Ansicht Stahls auch für unsere einheimischen Pflanzen zuzutreffen, dass die Färbung ohne Einfluss [3]) auf Insekten und kleinere Tiere und von beschränktem Einfluss auf grössere Tiere bleibt.

[1]) „Über bunte Laubblätter“ im Annal. Buitenzorg. XIII. 1896. p. 137.

[2]) Vergleiche Sänrich: „Über bunte Laubblätter“ in „Aus der Heimat“ 1911 Nr. 4.

[3]) Eher wirkt die Rotfärbung anziehend auf Insekten, wie auch noch bei Punkt 3 zu besprechen sein wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Schutzfärbung ist auch in dem Sinne zu verstehen, dass die Farbe eines Gewächses oder einzelner Organe derart an die Umgebung angepasst ist, dass sie sich dadurch den Blicken entziehen. Auch derartige Fälle, die in der Tierwelt so häufig vorkommen, sind auf botanischem Gebiete eine Seltenheit. Hansgirg schreibt allerdings: „Nachgewiesen ist der Nutzen dieser Schutzfärbung bei vielen petrophilen, psammophilen und lithophilen Pflanzenarten, die sich von ihrer Umgebung sehr wenig abheben und dadurch vor Tierfrass besser geschützt sind, auch von farbig behaarten Wüstenpflanzen. So sind z. B. die fast vollständig in Haare eingehüllten, Baumwollklumpen täuschend ähnlichen sog. schafartigen Pflanzen (Raoulia, Haastia, Saussurea-Arten, Crepis glomerata, Crospedia alpina) und ähnliche meist kleine, graufilzige, dicht rasen- oder polsterförmige Compositen durch ihre meist graue Farbe, Behaarung etc fast ebensogut vor Tierfrass geschützt als die mit meist steinfarbiger Behaarung versehenen basalen Blattrosetten einiger Scrophulariaceen, Compositen, Cruciferen, Rosaceen und alpinen Siphonogamen.“ Von unsern einheimischen Pflanzen dürften jedoch — ausser dem Edelweiss und einigen anderen alpinen Pflanzen — nur sehr wenige hierher zu zählen sein. Jedoch liesse sich die Färbung einzelner Früchte, die sich dem herbstlich färbenden Laube angleichen, auch die bei manchen Pflanzen (Lythrum salicaria, Echium vulgare u. a.) zu beobachtende unscheinbare Farbe einzelner Staubbeutel, deren Pollen nicht zur Nahrung für die Insekten bestimmt ist (siehe Ludwig S. 482), hierher rechnen.

Der nächste Schritt von der Schutzfärbung führt zur Schutzähnlichkeit. Auch diese Frage ist noch völlig ungelöst und es ist viel Unglaubliches darüber geschrieben worden.

Bei manchen Pflanzen soll eine Tierähnlichkeit als Schutzmittel gegen Tierangriffe dienen, wie ja auch die Tierähnlichkeit mancher Blüten und Samen in der Tat von biologischer Bedeutung zu sein scheint. Am interessantesten ist die Schlangenähnlichkeit einiger tropischer Pflanzenarten, von der jedoch auch noch nicht nachgewiesen ist, dass sie der Pflanze wirklich zum Schutze dient. So ist auch über die Tierähnlichkeit der vespertilio-, papilio- etc.-artigen Laubblätter verschiedener Leguminosen, Passifloraceen, Convolvulaceen, Aristolochiaceen, Euphorbiaceen nichts experimentell festgestellt worden. Einen merkwürdigen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

und sehr unwahrscheinlichen Fall erwähnt Schleichert: „Bekanntlich entwickeln viele Dolden von Daucus carota eine dunkelbraun gefärbte, sterile Mittelblüte. Dieselbe scheint zur Fernhaltung namentlich weidender Tiere zu dienen; denn indem dieselben diese braune Blüte erblicken, vermuten sie in dieser vielleicht eine Stechfliege und lassen die Blütenstände unberührt stehen. Tatsächlich dürften gewisse Experimente für eine solche Auffassung sprechen." — Auch den Ophris-Blüten u. a. Insekten nachahmenden Blütenformen könnte man eine Schutzwirkung wie gegen unerwünschte Besuche so auch gegen Weidetiere zuschreiben.

Mit etwas mehr Wahrscheinlichkeit lässt sich ein Nutzen des Isomorphismus (der morphologischen Ähnlichkeit oder Gleichartigkeit) der Laubblätter verschiedener Familien geltend machen, indem nämlich manchen Pflanzen ihre Ähnlichkeit mit gut geschützten Arten zum Vorteile gereichen soll. Es ist ja sicher, dass auch der Mensch sich scheut die Blätter der harmlosen Lamium-Arten zu berühren, da sie den Brennesselblättern auffallend ähnlich sehen. Klein*) machte auch die Beobachtung, dass Lamium album auf Weidegängen vom Vieh gemieden wird wie die Nessel, und erblickt darin den Beweis einer mimetischen Schutzeinrichtung. — In gleicher Weise soll z. B. Linaria vulgaris ihre Ähnlichkeit mit Euphorbia cyparissias, den Blättern von Thalictrum foeniculaceum die Ähnlichkeit mit Foeniculum, Chrysanthemum inodorum ihre Ähnlichkeit mit Chr. Chamomilla etc. zu gute kommen. Hansgirg führt eine reichhaltige Liste derartiger Beispiele an. — Auch bei Bäumen kommen derartige — allerdings noch unwahrscheinlichere Fälle vor. „So ist noch eine offene Frage, warum die Blätter in vielen Gattungen den Quercus-Blättern ähnlich sind, und es bleibt zu erklären, ob diese Ähnlichkeit als eine hochgradige Anpassung an die gleichen Lebensbedingungen zur Anlockung von für die Pflanzen nützlichen Tieren (als converse Anpassung) oder zum Hervorrufen von Schreckwirkung (als adverse Anpassung) dient, oder ob sie als zufällige und funktionslose Formähnlichkeit zu deuten ist." (Hansgirg).

Über die Eichenblättrigkeit der Hainbuche schreibt u. a. Wehner in der Bot. Zeitung von 1896; er führt sie jedoch nicht auf biologische sondern auf andere Ursachen zurück. Es ist in

*) „Die Nesselblättrigkeit als mimetische Schutzeinrichtung der Pflanzen." Justs J. 1901 II. S. 635.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

der Tat die Ähnlichkeit in diesem Falle — wie auch in vielen anderen Fällen — eine solch geringe, dass wohl auch bei den unintelligentesten Tieren eine Verwechslung der beiden Bäume ausgeschlossen ist. (Mir scheint, dass man in diesen wie auch in anderen Fragen der botanischen Biologie vielfach die Pflanzen für zu gescheit und die Tiere für zu dumm ansieht.)

Detto*) (1903) beschäftigt sich mit der Frage der Mimikry bei Lamium album und meint: „Es ist ein im Tierreich häufiger Fall, dass ausgezeichnet gut bewaffnete Arten Nachahmer finden, die auf Kosten des Instinktes der Verfolger verschont bleiben"; jedoch bestreitet er die Mimikry im Pflanzenreiche sehr entschieden mit bem Hinweise darauf, dass bei allen unsern grösseren Pflanzenfressern (Pferd, Rind, Ziege, Kaninchen etc.) der Hauptwegweiser für die Wahl der Nahrung nicht das Auge, sondern die Nase ist. Fütterungsversuche mit Kaninchen bewiesen ihm die völlige Bedeutungslosigkeit der morphologischen Ähnlichkeit bei den Pflanzen.

2. Aussetzung der Anlockung. Mangel an Lockstoffen.

Für unsere Nachtfalterblumen wäre ein Besuch durch die Tagschmetterlinge, Bienen, Hummeln u. s. w. nicht nur nutzlos, sondern würde auch infolge unnützer Vergeudung des Nektars eine direkte Schädigung bedeuten. Sie schützen sich gegen unberufene Tagesgäste häufig mit dem Aussetzen der Anlockung. Das trefflichste Beispiel hiefür bietet unser nickendes Leimkraut (Silene nutans), das zur Bestäubung durch kleine Eulen der Gattungen Dianthoccia und Mamestra eingerichtet ist. Des Nachts lockt es durch das leuchtende Weiss seiner Blütensterne und durch seinen köstlichen Duft die Nachtfalter an; sobald es aber Tag wird, hören die Blüten auf zu duften und die Blumenblätter schrumpfen zusammen und biegen sich nach einwärts, sodass sie die grünliche Rückseite nach aussen kehren. Die Blüten sehen dann wie verwelkt aus und werden in diesem Zustande auch von keinem Insekt besucht. So schützt sich Silene gegen fliegende Tagtiere; gegen emporkriechende Besucher aus dem Insektenreich wehrt sie sich durch ihre reichlich sezernierenden Klebdrüsen.

*) Flora 1903 pag. 192.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Wie hier die Blüten geschützt sind durch mangelnde Lockmittel, so sind oft auch andere Pflanzenteile vor Angriffen verschont infolge Mangels an begehrenswerten Stoffen. Vielleicht trifft dies bei einer grossen Anzahl derjenigen Pflanzen zu, von denen wirksame Schutzmittel nicht bekannt sind und die trotzdem von den Tieren allenthalben gemieden werden, wie z. B. bei Farnen und Moosen. Gelegentlich seiner Versuche mit Flechten hat Professor Stahl auch diese Frage berührt. Er fand, dass manche Flechten, obwohl sie mit 10% iger Sodalösung ausgelaugt waren, doch von den Schnecken verschmäht wurden. Da er als Ursache dieses Verhaltens den Mangel an Lockstoffen vermutete, durchtränkte er die ausgelaugten Stücke mit Zuckerwasser, bezw. mit Möhrensaft und nun fielen die Schnecken tatsächlich gierig über die Flechten her. Es ist demnach zu vermuten, dass auch die Zuckerarmut mancher Pflanzen mitunter ein Schutzmittel gegenüber den gefrässigen Schnecken darstellt.

3. Ablenkungstheorie und Myrmekophilie.

Wohl die am heissesten umstrittene Frage der Biologie ist die des Ameisenschutzes. Die Theorie von der Bedeutung der extrafloralen Nektarien zur Anlockung von Schutzameisen galt bereits als so feststehend und unzweifelhaft bewiesen, dass sie allenthalben in botanischen Lehrbüchern Aufnahme fand. Durch gründliche neuere Arbeiten jedoch wird gerade diese interessanteste und populärste biologische Theorie gewaltig erschüttert. Da sich die ausschlaggebenden Untersuchungen fast nur mit tropischen Pflanzen beschäftigen, so muss infolge Rückschlusses auf unsere einheimischen Fälle hier auch auf die Werke über myrmekophile Tropenpflanzen eingegangen werden.

Schon seit langem wurde beobachtet, dass eine Anzahl von Pflanzen auch ausserhalb der Blütenregion in besonderen Nektarien Honig sezernieren, aus unserer einheimischen Flora beispielsweise Prunus cerasus an den Blattstielen, Vicia-Arten an den Nebenblättchen, Centaurea montana und Serratula rhaponticum an den Hüllschuppen der Blüten, ferner Sambucus, Viburnum Opulus, Fraxinus excelsior, Farnkräuter u. a. an verschiedenen Stellen des Pflanzenkörpers. Über die Bedeutung dieser extranuptialen (Delpino) oder asexuellen (Kny) oder extrafloralen Nektarien bildeten sich verschiedene Ansichten. Schon Liebig stellte

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

1846 in seiner Agrikulturchemie eine einleuchtende Theorie auf: „Es wird nur eine dem Stickstoffgehalt entsprechende Quantität der von den Blättern erzeugten Substanzen assimilierbar sein; fehlt es an Stickstoff, so wird eine gewisse Menge stickstoffreier Substanz in irgend einer Form nicht verwendet und als Exkrement der Blätter, Zweige, Rinde, Wurzeln abgeschieden werden. Die Ausschwitzungen gesunder, kräftiger Pflanzen von Mannit, von Gummi und Zucker können keiner andern Ursache zugeschrieben werden." Diese Hypothese fand bei Caspary u. a. Gelehrten Anklang.

1879 schuf sodann Kerner („Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste") die Ablenkungstheorie, indem er behauptete, die extrafloralen Zuckerausscheidungen seien dazu dienlich, Ameisen u. a. kleine Tiere vom Blütenhonig abzuhalten; denn wenn die Tiere in der Region der Laubblätter das bequemer und näher und mitunter auch reichlicher fänden, was sie suchten, so würden sie sich den Gang zur Blüte ersparen; dafür spreche auch, dass die Honigabsonderung erst beginnt, wenn die Pflanze ihre Blütenknospen öffne. (Letzterer Behauptung wird von Ludwig u. a. widersprochen.) Seine Beobachtungen stützen sich hauptsächlich auf Impatiens tricornis, eine aus dem Himalayagebiet stammende Balsamine. Interessant ist bei dieser und auch bei andern mit extrafloralen Nektarien versehenen Pflanzen, dass den Ameisen der Weg zum Nektarium durch rotpunktierte Saftmale gewiesen wird. Schimper hatte bereits durch Versuche festgestellt, dass die Ameisen besonders durch ihren ausgeprägten Farbensinn zu den häufig ebenfalls bunten Nektarien geleitet werden. Solche rote Wegmarkierungen sind auch zu beobachten bei Viburnum Opulus und bei unserer Gartenbalsamine (Impatiens Balsamina), bei letzterer in Form von gefärbten, gegliederten Trichomen, die im Gegensatz zu Schutzhaaren am Stengel nach aufwärts gerichtet sind und diesem dicht anliegen.

Die Ablenkungstheorie Kerners wurde von den meisten Forschern abgelehnt und Kerner selbst hat sie später („Pflanzenleben" 1891) wesentlich eingeschränkt. Und doch bleibt z. B. Aufrecht*) (1892) darauf bestehen. Er untersuchte Ricinus com-

*) „Beitrag zur Kenntnis extrafl. Nektarien". Beiblatt z. bot. Centralblatt 1892 II. S. 441.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

munis, Impatiens glandulifera, Viburnum Opulus, Passiflora coerulea und Acacia lophanta und fand, dass die Sekretion*) erfolgen könne, 1. durch blasige Abhebung und schliessliches Zerreissen der Cuticula (Ricinus und Passiflora), 2. durch die kutikularisierte Membran hindurch (Impatiens), 3. durch Spaltöffnungen (Viburnum), 4. durch dünne Porenkanäle (Acacia). Zugleich wies er in allen Nektarien Gerbsäure nach. Das in denselben ebenfalls nur selten fehlende Anthocyan deutet er in dem Sinne, dass es wohl kaum einen andern Zweck habe, als Insekten anzulocken und dieselben von der Wegrichtung zu den Blüten abzulenken, wodurch diese letzteren gegen unwillkommene und unvorteilhafte Besuche der Ameisen u. a. kleiner Tiere geschützt würden. Er meint, für diese Hypothese dürfte auch seine Beobachtung sprechen, dass die Insekten während der sezernierenden Tätigkeit der extrafloralen Nektarien (Impatiens) in grösserer Anzahl die Nähe derselben aufsuchen, während die Blütenregion von untauglichen Besuchern gänzlich verschont bleibe. Auch die rote Sprenkelung des Wegs zur Saftdrüse bei Viburnum Opulus führt er als Beweis für seine Ansicht an.

Mehr Anhänger als die Ablenkungstheorie fand jedoch die von Delpino (1874) begründete Hypothese der Myrmekophilie: Die extrafloralen Nektarien haben die biologische Aufgabe, Ameisen anzulocken, damit diese als Entgelt für den Honigsold die Pflanzenteile von unnützen oder schädlichen Besuchern säubern und vor solchen schützen. — Gleichzeitig und unabhängig von Delpino sprach Belt in Amerika auf Grund von Beobachtungen an Acacia sphaerocephala die Vermutung gegenseitiger Anpassung von Ameisen und Pflanzen aus. Anhänger dieser Hypothese waren Darwin, Müller, Burk, Wettstein u. a. und besonders traten Schimper (1888, 89 u. 98), Kerner (1891) und Ludwig (1895) warm für dieselbe ein. Schliesslich wurden viele Hunderte von Pflanzen ausfindig gemacht, die eine derartige Symbiose mit Ameisen eingegangen hatten.**) Aus unserer euro-

*) Nach den Untersuchungen von Pfeffer und Wilson (1880) ist das Problem der Nektarsekretion auf einen einfachen osmotischen Druck zurückzuführen.

**) Eine Zusammenstellung der myrmekophilen Pflanzen siehe bei Delpino: „Piante formicarie". (Justs J. 191. S. 587).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

päischen Flora werden am häufigsten einige Compositen*) zitiert: Centaurea montana und Ruthenica, Serratula rhaponticum und lycofolia und Jurinea mollis. Dieselben sondern an den Hüllschuppen, solange die Blüte noch geschlossen ist, Zuckersekret aus und sollen durch die Ameisen besonders gegen gefrässige Käfer geschützt werden, die nicht nur die grünen, saftreichen Schuppen der Hülle und die kleinen noch geschlossenen Blütenblättchen, sondern bisweilen auch den Blütenboden zerstören. Schon vor Sonnenaufgang beginnt die Wanderung der Ameisen auf die Pflanze und in den Morgenstunden sieht man sie regungslos auf den Knospen sitzen; sobald die Nektarabsonderung beginnt, saugen sie eifrig den süssen Saft. „Nähert sich einer der gefrässigen Käfer, so nehmen sie sofort eine kampfbereite Stellung ein, halten sich mit dem letzten Fusspaar an den Hüllschuppen fest und strecken den Hinterleib, die Vorderbeine und insbesondere die kräftigen Kiefer dem Feinde entgegen. Sie verweilen in dieser Stellung so lange, bis sich der Angreifer, dem, wenn es nötig ist, auch eine Ladung Ameisensäure entgegengespritzt wird, zurückzieht, und erst wenn dies geschehen ist, setzen sie sich wieder ruhig zum Mahle hin.“ (Kerner). Unter 250 nicht aufgeblühten Köpfchen fand Wettstein nur 4 % ohne Ameisen. Auch Hetschko („Der Ameisenbesuch bei Centaurea montana“) hat diesen Ameisenbesuch wiederholt beobachten können, besonders in den Morgenstunden und bei trübem Wetter. „Merkwürdig ist, dass die Zuckerauscheidung aus den Spaltöffnungen der Hüllschuppen abnimmt und endlich ganz aufhört, sobald sich die Blüten des Köpfchens zu öffnen beginnen, die Angriffe von seiten der gefrässigen Käfer ausbleiben und ein Schutz für das Köpfchen nicht mehr nötig ist.“ (Kerner). — Von den Ranunculaceen ist Paeonia mit solchen Nektarien versehen und Schimper berichtet von Beobachtungen hitziger Kämpfe zwischen Ameisen und Wespen, auch zwischen Ameisen und Ohrwürmern auf dieser Pflanze. Bei Sambucus nigra soll sogar bei Ameisenbesuch eine verstärkte Nektarabsonderung eintreten; auch bei Vicia sepium, angustifolia und Faba wurde Ameisenbesuch vielfach beobachtet. Villani**) (1904) untersuchte insbe-

*) „Über Compositen der österr. und ungar. Flora mit zuckerausscheidenden Hüllschuppen.“ (Sitzungsbericht der k. k. Akademie d. W. 1889).

**) Justs J. 1904. S. 950.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

sondere die Nektarien von Cruciferen, wie von Hesperis, Moricandia, von Brassica-Arten, und sieht besonders in den von Ameisen viel besuchten Nektarien von Arabis Turritis ein Schutzmittel für die heranreifenden Schoten. Meierhofer schildert u. a. den Schutz, den der wilde Kirschbaum nach dem Abblühen durch die Ameisengarde zum Dank für gebotenen Nektar erhält: „Die Ameisen sind die ärgsten Feinde alles Ungeziefers, das am zarten Laube des Kirschbaumes schmarotzen möchte. Die kleinen Tiere, welche sich bereits auf Ästen und Zweigen befinden, werden von den patrouillierenden Ameisen kurzerhand überfallen und getötet; grössere Insekten aber, wie Käfer und Fliegen aller Art, wagen nur selten da sich niederzulassen, wo Ameisen hausen. Und sollte es ein besonders tollkühner Käfer einmal versuchen, den Gardetruppen auf dem Kirschbaum zu trotzen — in wenigen Augenblicken sind sämtliche Posten alarmiert und der Eindringling wird von allen Seiten so heftig angegriffen, dass die tapferste Gegenwehr nichts nützt. Er erliegt den wütenden Bissen der Ameisen, die wie kleine Teufel auf ihn losstürzen. So bleibt das Laubwerk vor gefrässigen Kerbtieren verschont und im Vergleich zu diesem enormen Nutzen ist der Aufwand für die Ameisenwache sicher ein geringer zu nennen."

Noch viel wunderbarer sind jedoch die aus den Tropen berichteten Fälle, indem dortige Bäume und Sträucher (insbesondere Cecropia petalta und verschiedene Acacia-Arten) den Schutzameisen sogar im Innern ihrer Stämme oder in hohlen Stacheln oder in besonderen Blasen und Schläuchen Wohnung gewähren und ihnen ausser dem Honig der extra-floralen Nektarien noch besondere Eiweisskörperchen, die sog. „Müllerschen Körperchen", zur Nahrung bieten. Dafür sollten sie neben anderen Feinden, wie den blütendurchbohrenden Hummeln, hauptsächlich die gefürchteten Blattschneiderameisen (Atta's) von ihren Wirten fernhalten. (Belt, Müller, Schimper, Schumann u. a.)

Aber gerade bei diesen auffallendsten Fällen der Myrmekophilie setzten die Angriffe ein und brachten das herrliche Gebäude zum Wanken.

Schon Raciborski*) (1900) hat für die von ihm auf Java beobachteten Pflanzen einen Ameisenschutz nicht feststellen können,

*) „Über myrmekophile Pflanzen." Flora 1900, S. 38.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

stellte jedoch die Möglichkeit eines solchen nicht in Abrede. 1901 stellte M. Nieuwenhuis v. Üxküll-Güldenbrandt*) während 8 Monaten im Buitenzorger Garten auf Java und in dessen Umgebung an etwa 100 Pflanzen mit extrafloralen Nektarien Beobachtungen an, wobei sie von der Unrichtigkeit der Delpino-Beltschen Ameisenschutz-Hypothese überzeugt wurde. Die zusammenfassenden Ergebnisse ihrer Studien sind derart deutlich und wohlbegründet, dass sie hier angeführt werden sollen, obwohl sie direkt auf unsere einheimische Flora keinen Bezug haben:

„1. Struktur, Form und Stellung der extrafloralen Nektarien sprechen nicht dafür, in vielen Fällen sogar dagegen, dass sie als Anpassungen an den Ameisenschutz entstanden sind.

2. Verteilung und Vorkommen der Nektarien auf der Pflanze sind vom Standpunkte der Myrmekophilie aus häufig unzweckmässig.

3. Zuckerausscheidungen treten oft erst in einem späteren Lebensalter der Pflanze auf, sodass gerade die jungen Individuen eines Ameisenschutzes entbehren müssen.

4. In den meisten Fällen scheiden die Pflanzen nur an sehr jungen Organen Zucker aus und hört die Sekretion bereits zu einer Zeit auf, wo die betreffenden Pflanzenteile eines Schutzes noch sehr bedürftig sind.

5. Die Nektarien einiger Pflanzen, selbst wenn diese sich an ihrem natürlichen Standort befinden, sezernieren oft nur zeitweise, bisweilen überhaupt nicht.

6. Der Nektar mancher Pflanzenarten wird sowohl von den Ameisen als auch von andern Tieren verschmäht und ist daher als Anlockungsmittel ungeeignet.

7. Die Blütendurchbohrung ist völlig unabhängig von dem Ameisenbesuch, den eine Pflanze infolge ihrer Zuckersekretion geniesst.

8. Die Bienen, Hummeln und Wespen lassen sich von den auf den Blüten befindlichen Ameisen bei der Perforation nicht stören.

9. Die Blütendurchbohrung ist abhängig vom Bau der Blüte und ihrer Stellung auf der Pflanze, von der Witterung, vom Standort der Pflanze u. s. w.

*) 1907 in „Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg."

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

10. Einige Pflanzen, von deren Blüten 100 oder nahezu 100% angebohrt wurden, setzten trotzdem reichlich Früchte an.
11. Die honigsuchenden Ameisen gehören zu den harmlosen Arten, welche als Pflanzenbeschützer ungeeignet sind.
12. Die Ameisen treten nicht nur gegen allerhand Pflanzenschädlinge, wie Raupen, Wanzen, Käfer, Larven verschiedener Art, nicht feindlich auf, sondern lassen sich in manchen Fällen sogar von diesen vertreiben.
13. Die Ameisen sind den Pflanzen dadurch schädlich, dass sie sich auf deren Kosten ernähren, ausgedehnte Läusezuchten auf ihnen anlegen, mit dem Zucker zugleich die Nektarien herausfressen und bisweilen auch die Blätter selbst angreifen.
14. Die Zuckersekretionen locken nicht nur Ameisen, sondern auch eine Menge andere Tiere an, welche den Pflanzen einen mehr oder weniger grossen Schaden beibringen.
15. Mit der Menge des produzierten Zuckers und der dadurch erhöhten Anziehungskraft der Pflanze auf allerhand Tiere wächst im allgemeinen auch der Schaden, den die Pflanze von den Besuchern erleidet.
16. Einige Pflanzen, bei denen die Zuckerausscheidungen aus irgend welchen Gründen zeitweilig oder gänzlich unterbleiben, haben von den Schädlingen weniger zu leiden als bei normal verlaufender Nektarsekretion.
17. Nicht nur die Sekretionsverhältnisse der Pflanze sind grossen Schwankungen unterworfen, sondern auch der Tierbesuch ist sehr ungleich und zeigt zu verschiedenen Perioden auch ein verschiedenes Bild.

Man ist also noch völlig im Unklaren über Zweck und Bedeutung der extrafloralen Nektarien".

1904 behauptete ferner Rettig*): „Es gibt Pflanzenameisen in Hülle und Fülle, aber wenige oder überhaupt keine Ameisenpflanzen" — und 1906 suchte Ule**) die Schimpersche Theorie zu widerlegen mit dem Hinweis darauf, dass die Cecropien gerade in Überschwemmungsgebieten vorkommen, wo Blattschneiderameisen fehlen; zudem käme eine Zerstörung durch diese auch deshalb nicht in Betracht, weil nach Ihering erst 183 Nester der-

*) „Ameisenpflanzen — Pflanzenameisen". Beihefte z. bot. Zentralblatt. Band XVII. 1904. S. 29.

**) „Ameisenpflanzen". Englers bot. Jahrbücher 37. pag. 335.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

selben im Jahr soviel wie eine Kuh fressen; lediglich die Intelligenz der Ameisen sei die Ursache der Wohnungseinrichtungen in den Bäumen. Und 1900 schon hatten Buscalioni und Huber[1]) „eine neue Theorie der Ameisenpflanzen" veröffentlicht, nach der die myrmekophilen Pflanzen, die den Ameisen auch Wohnungen gewähren, ursprünglich auf periodischen Überschwemmungsgebieten gewachsen sind oder sich von solchen Vorfahren ableiten, die zeitweise von Hochwasser umspült waren. Dabei brauchten die extrafloralen Nektarien damals noch nicht vorhanden gewesen zu sein, sondern sie sind möglicherweise erst durch die Ameisen oder durch Stiche der von ihnen gezüchteten Aphiden oder Coccicden hervorgerufen worden. — 1907 kommt auch Ihering[2]) in Amerika zu dem Ergebnis, dass die Cecropien des Ameisenschutzes nicht bedürften, dass auch die Ameisen nicht auf die Müller'schen Körperchen angewiesen seien und dass die Blattschneider das Blatt gesunder Cecropien überhaupt nicht anschneiden, sondern die Blätter nur in welkem Zustande angreifen.[3]) — Kohl und Sjöstedt weisen bezüglich der afrikanischen „Ameisenpflanzen" nach, dass diesen die Ameisenfreundlichkeit meist Schaden bringe. Ferner stellt Fiebrig[4]) (1909) auf Grund eingehender Beobachtungen die Myrmekophilie überhaupt in Abrede, indem er behauptet: „Bei dem Studium der Ameisenpflanzen treten die Leistungen der Ameisen immer mehr in den Vordergrund, während die Stellung der Pflanze bei solcher Symbiose immer deutlicher eine rein passive Natur verrät. Haben es die Ameisen gelernt alle möglichen Arten von Bauten zu schaffen, haben sie es verstanden für ihre Nahrung Tiere zu züchten, Pilze zu kultivieren und die verschiedensten pflanzlichen Stoffe sich nutzbar zu machen, so werden wir annehmen dürfen, dass die neueren Forschungen in den Tropen, deren Insektenleben noch so wenig bekannt ist, uns von Jahr zu Jahr mehr Beispiele liefern werden von engen Beziehungen, von einer gewissen Art

[1]) Beihefte zum bot. Zentralblatt. 1900. S. 85.

[2]) Englers bot. Jahrbücher. 1907. S. 666.

[3]) Ihering äussert hiebei in derb-humorvoller Weise: „Die Cecropien bedürfen zu ihrem Gedeihen der Azteka-Ameisen so wenig wie der Hund der Flöhe".

[4]) „Cecropia peltata und ihr Verhältnis zu Azteka, zu Atta u. a. Insekten". Biolog. Centralblatt 1909.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

von Symbiose zwischen Pflanzen und Ameisen, in denen aber wohl in jedem Falle die Pflanze der gebende, die Ameise der allein nehmende Teil sein wird."

Und endlich stellt Escherich (Botanisches Centralblatt 1911) nach eingehenden Beobachtungen an Humboldtien im bot. Garten zu Paradeniya fest, dass die verschiedenen Ameisenarten, die übrigens keineswegs alle Hohlräume auf Humboldtia bewohnen, durchwegs nicht aggressiv, sondern meist harmlose Tiere sind, die selbst bei starker Erschütterung nicht aus den Öffnungen hervorgestürzt kamen um den Feind abzuwehren, sondern ruhig in ihrer sicheren Behausung blieben. Dagegen beobachtete er, dass viel von Ameisen bewohnte Zweige starke Verwundungen aufwiesen, deren Charakter unzweifelhaft auf Spechtarbeit schliessen liess. — So geniesst also auch Humboldtia keinen Nutzen von ihrer Ameisengarde, sondern sogar bedenklichen Schaden.

Nach all diesen Untersuchungen dürfte ziemlich einwandfrei festgestellt sein, dass man den Pflanzen zu viel Fähigkeiten zugemutet hatte und dass die tropischen „myrmekophilen" Pflanzen von ihren ameisenfreundlichen Einrichtungen meist wenig oder keinen Nutzen, häufig sogar Schaden haben, sowie dass die Pflanzen auch bei der Entstehung dieser Einrichtungen wahrscheinlich der passive Teil gewesen.

Und wie verhält es sich mit unsern einheimischen „Ameisenpflanzen"?

Schon Darwin wies (1877) darauf hin, dass das Vorkommen von Nektarien auf den Blättern von Pteris aquilina den Theorien Delpinos widerspreche, da dieser Farn überhaupt keine Feinde habe. Rathay (1880 u. 89) hält es für unbegründet die in unserer Flora vorkommenden Pflanzen mit extrafloralen Nektarien als myrmekophil zu bezeichnen. Die Versuche Wettsteins (1889) waren zwar der Ameisentheorie günstig, jedoch erwies sich dieser nach Rettig (1904) als viel zu schwach um die Entstehung der Nektarien haben bewirken zu können. — Hetschko beobachtete zwar einen fleissigen Ameisenbesuch auf Centaurea montana, bemerkte aber auch zahlreiche ungebetene Gäste, wie Hymenopteren, Dipteren und Coleopteren, und fand, dass auch die Honigbiene eine besondere Vorliebe für extrafloralen Nektar zeige. Ferner gelangte Taliew*) (1898) auf Grund seiner Beobachtungen in Russland zu

*) Justs J. 1904. S. 950.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

der Überzeugung, dass die angelockten Ameisen den Pflanzen nicht nur keinen Nutzen, sondern sogar Schaden bringen.

So liesse sich denn vielleicht durch weitere vorurteilsfreie Untersuchungen an unseren einheimischen Ameisenpflanzen nachweisen, dass der Besuch durch die Ameisen ein zufälliger und ihr Nutzen für die Pflanze ein sehr zweifelhafter oder mitunter negativer ist und dass die extrafloralen Zuckerausscheidungen in erster Linie oder ausschliesslich — so wie schon Liebig annahm — im Dienste des Stoffwechsels stehen. Auf jeden Fall ist die Frage über Wesen und Bedeutung der extrafloralen Nektarien noch völlig ungelöst.

4. Acarophilie.

Eine besonders innige Symbiose haben einzelne Pflanzen mit Milben eingegangen, indem sie ihnen auf der Blattunterseite unter Haarschöpfen, in Grübchen, Täschchen oder Düten Wohnungen, sog. Domatien bereiten, die ursprünglich allerdings durch die Stiche der Milben selbst hervorgerufen sein werden, nun aber bei der Wirtspflanze erblich geworden sind. Nach Lundströms Untersuchungen sind die Eier der Milben sogar schon im Samen der Pflanzen enthalten, sodass eine spätere Infektion durch die Tiere nicht mehr notwendig ist. Gut zu beobachten sind diese Milbendomatien bei unsern Linden (vermutlich sind alle glattblätterigen Tilia-Arten damit versehen), bei Alnus glutinosa, Acer platanoides, Ulmus montana, Corylus avellana, Lonicera Xylosteum und alpigena u. s. w.*) Auf Grund seiner Beobachtungen kam Lundström zu der Überzeugung, dass die Milben das Blatt von Pilzkeimen u. a. Unreinigkeiten säubern und z. T. wohl auch gegen einzelne winzige Tiere schützen; so sah er nur selten Phytoptus-Arten mit ihnen zusammenwohnen. — Auch Delpino**) (1901) fand, dass die Milbe Tydeus foliorum auf die Blätter vieler Bäume dadurch eine günstige Tätigkeit ausübe, dass sie dieselben gegen Angriffe parasitischer Organismen verteidigt. Zweifellos begünstigen die Domatien u. a. milbenfreundliche Einrichtungen die Entwicklung der Tiere, jedoch sieht auch Delpino sie nicht als freiwilliges Pflanzenprodukt an, sondern als Resultat der Milbenstiche.

*) Näheres bei Ludwig S. 274.

**) Justs J. 1901.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Schluss.

Verteilung der Schutzmittel im allgemeinen, ihre Wirkung und die Ursache ihrer Entstehung.

Die im IV. Abschnitte behandelten Schutzmittel sind demnach nur von zweifelhafter oder wenigstens untergeordneter Bedeutung und die Pflanzen sind in ihrer Verteidigung gegen die Angriffe der Tiere vor allem auf ihre chemischen und mechanischen Schutzausrüstungen angewiesen.

Dabei können wir beobachten, dass nur selten bestimmte Schutzmittel an bestimmte Pflanzenfamilien gebunden sind; häufig sind sogar nahverwandte Pflanzenspezies auf gänzlich verschiedene Weise zum Kampf ums Dasein ausgerüstet. Charakteristisch für ganze Familien sind beispielsweise: Verkieselung bei Gramineen, Cyperaceen und Equiseten; Rauhhaare bei Borragineen; Bitterstoffe bei Gentianeen; ätherische Öle bei Labiaten und Umbelliferen; Alkaloide bei Solaneen u. s. w. In anderen Familien herrscht dagegen grosse Mannigfaltigkeit, wie bei Compositen (Stacheln, Wasserscheiden, Milchsäfte, Haare, ätherische Öle), bei Liliaceen (Raphiden. Öle, Gifte), bei Flechten (Säuren, flüchtige Stoffe, Schleim) u. a. Mitunter tritt eine Häufung von Schutzmitteln auf, wie z. B. beim Sauerklee (Oxalis acetosella), der durch Kaliumoxalat, Gerbstoffe und Feilborsten, oder beim Hexenkraut (Circaea lutetiana), das durch sezernierende Haare, durch Gerbstoff und Raphiden geschützt ist. — Wieder in anderen Fällen sind verschiedene Teile der Pflanze mit verschiedenen Schutzmitteln ausgestattet, wobei besonders zwischen den oberirdischen und unterirdischen Teilen mitunter grosse Unterschiede bestehen. Im allgemeinen kann man behaupten, dass keine wildwachsende Pflanze völlig ungeschützt ist; Stahl fand auch speziell gegen Schnecken jede freiwachsende Pflanze mit Schutzmitteln versehen; schutzlos oder wenig ausgerüstet sind nur die Kulturpflanzen, die grösstenteils ohne die Pflege und den Schutz des Menschen — wenigstens in dieser für uns wünschenswerten Form — überhaupt nicht existenzfähig wären. — In der Regel sind ferner gerade diejenigen Organe am besten geschützt, die am meisten des Schutzes bedürfen, wie z. Blüten, junge Pflanzenteile, Wurzelspitzen etc.; auch trägwüchsige Pflanzen sind ge-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

wöhnlich besser ausgestattet als Frühlingspflanzen mit kurzer Vegetationsdauer. Mit diesem Prinzip der Nützlichkeit und Zweckmässigkeit stimmt auch überein, dass die Schutzstoffe hauptsächlich peripherisch angeordnet sind, wie dies bei Alkaloiden, Gerbstoffen u. s. w. besprochen wurde, oder dass sie — wie Milchsäfte und Raphidenschläuche — an der Peripherie leicht und rasch in Tätigkeit treten können.

Was ist nun die Folge aller dieser nützlichen Einrichtungen? Der Beweis für den Wert der Schutzmittel wäre am vollkommensten dann erbracht, wenn sich nachweisen liesse, dass wirklich die gut geschützten Pflanzen überall die Oberhand gewinnen und die wenig geschützten allenthalben unterdrückt werden und schliesslich aussterben. Mit der Bestätigung dieses Überlebens des Passendsten wäre zugleich ein Hauptgrund des Entstehens der Schutzmittel bekannt, die natürliche Auslese und, da die Tiere eine Pflanze umso mehr verschonen, je geschützter sie ist, eine unwillkürliche Züchtung der Schutzmittel durch die angreifenden, respektive verschonenden Tiere. Dieser Gedanke zieht sich durch fast alle diesbezüglichen Schriften seit Stahl, Kerner u. s. w. So findet Stahl, dass viele chemischen und mechanischen Schutzmittel Züchtungsprodukte der die Pflanzen umgebenden Schneckenwelt und anderer omnivorer Tierarten darstellen, und erkennt Beweise hiefür unter anderm in der Tatsache, dass einzelne Schutzmittel bei sehr fernstehenden Familien auftreten, dagegen wieder bei nah Verwandten fehlen oder durch andere ersetzt sind. Und Kerner weist auf den „auslesenden“ Einfluss der Weidetiere hin, z. B. auf die bekannte Erscheinung, dass gerade in der Nähe der Sennhütten eine üppige, unangetastete Vegetation von gut geschützten Pflanzen (Aconitum Napellus, Chenopodium bonus Henricus, Urtica dioica, Cirsium spinosissimum) gedeihen könne, dass ferner auch in Wäldern, die von Weidevieh begangen werden, häufig die den Tieren widerlichen Moose und Farne, die bittere Gentiana asclepiadea und die verschmähte Aposeris foetida am üppigsten wachsen. „So liesse sich an hundert Beispielen nachweisen, dass an den dem Weidegang grösserer Tiere ausgesetzten Strecken immer diejenigen Gewächse die Oberhand gewinnen, welche von den betreffenden Tieren ihrer giftigen und anwidernden Stoffe oder der abwehrenden Dornen und Stacheln wegen nicht angegriffen werden.“ („Pflanzenleben“.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

In der Tat, überall wo sich der schutzmittelberaubende Einfluss des Menschen nicht bemerkbar macht, wo die Natur sich selbst überlassen ist, sehen wir gerade die bestgeschützten Pflanzen am üppigsten emporspriessen; auch auf Kulturland, das der Pflege des Menschen entzogen wird, wie auf Brachfeldern oder in „verwilderten" Gärten, sehen wir überall wohlgeschützte Pflanzen über andere siegen. Welch grauenhafte Wildnis würde z. B. aus einem sich völlig selbst überlassenen Garten in wenigen Jahren werden! Brennesseln, Disteln, Dornsträucher, Asperfoliaceen, Giftpflanzen würden in schönster Üppigkeit emporschiessen und alles andere unterdrücken; sollte also nicht wirklich die natürliche Auslese im Kampf ums Dasein bei der Entwicklung geschützter Pflanzen eine grosse Rolle spielen, eine Auslese, die sich nicht in letzter Linie auf die Güte der Waffen gegen die tierischen Feinde gründet?

Und doch ist diese Frage — ebenso wie die der Variation — so kompliziert, dass sie nicht auf einfache Weise zu lösen ist; man möchte mit Goebel sagen: „Es ist überhaupt nicht zu erwarten, dass sich für die Lösung so ausserordentlich schwieriger Fragen eine einfache, für alle Fälle gültige Formel wird finden lassen".

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Benützte Quellen.

de Bary: Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. 1877.
Czapek: Biochemie der Pflanzen. 1905.
Detmer: Pflanzenphysiologisches Praktikum. 1895.
Euler: Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie. 1908.
Francé: Das Liebesleben der Pflanzen. 1906.
Goebel: Pflanzenbiologische Schilderungen.
Haberlandt: Physiologische Pflanzenanatomie. 1896.
Hansgirg: Phyllobiologie. 1903.
Hollemann: Organische Chemie. 1904.
A. Husemann, Hilger, Th. Husemann: Die Pflanzenstoffe in chemischer, physiologischer, pharmakologischer und toxikologischer Hinsicht.
Kerner v. Marilaun: Pflanzenleben. 1891.
Knuth: Handbuch der Blütenbiologie. 1898.
Ludwig: Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. 1895.
Meierhofer: Biologie der Blütenpflanzen. 1907.
Migula: Biologie der Pflanzen. 1909.
Nieuwenhuis v. Üxküll-Güldenbrandt: Extraflorale Zuckerausscheidungen und Ameisenschutz. 1807.
Prantls Exkursionsflora für Bayern. 1884.
Säurich: Die Schutzmittel der Flechten gegen Tierfrass. („Aus der Heimat" 1905.)
Schleichert: Anleitung zu botanischen Beobachtungen. 1897.
Stahl: Pflanzen und Schnecken. 1888.
Strassburger: Botanisches Praktikum. 1887.
Strassburger, Noll, Schenk, Schimper: Lehrbuch der Botanik. 1895.
Ferner an Zeitschriften:

Justs botanischer Jahresbericht.
Flora.
Botanisches Centralblatt.
Beihefte zu diesem.
Biologisches Centralblatt.
Botanische Zeitung.
Englers botanische Jahrbücher.
Pringsheims Jahrbücher für wissensch. Botanik.

Aufsätze und Verfasser jeweils im Text angegeben!