Ueber die Bedeutung der ätherischen Oele bei Xerophyten.

Von

Carl Detto.

Mit 7 Textfiguren.

I. Die Bedeutung der ätherischen Oele im Allgemeinen.

Die Bedeutung der ätherischen Oele und der in naher chemischer Beziehung zu ihnen stehenden Balsame und Harze im Haushalte der Pflanze ist schon lange ein Problem der Pflanzenbiologie. Die weite Verbreitung dieser leicht kenntlichen und mit prägnanten Eigenschaften ausgestatteten Stoffe, die Regelmässigkeit ihres Auftretens in einer grossen Reihe natürlicher Gruppen des Systems, welche es ermöglicht, das Vorkommen dieser Produkte, den Ort und den Bau der sie secernirenden Organe in grossem Umfange systematisch zu verwenden, machen es verständlich, dass auch die Physiologie ihnen früh ihre Aufmerksamkeit zuwandte und fast jeder Morphologe, der sich mit den Organen ihrer Bildung beschäftigte, bemüht war, sich auch von dem ökologischen Werthe dieser Excrete ein Bild zu machen.

Bereits Treviranus[1]) sprach die Vermuthung aus, dass gewisse Excrete die Blätter wie mit einem Firniss überzögen, „um die zu starke Ausdünstung wässeriger Flüssigkeit zurückzuhalten". Im Allgemeinen aber scheint betreffs der ätherischen Oele und anderer „Nebenprodukte des Stoffwechsels" vor Darwin die Deutung als „nothwendiger Stoffwechselprodukte" die herrschende gewesen zu sein. Alle Excrete, die man mit dem Ernährungsstoffwechsel nicht in Zusammenhang zu bringen, denen man eine physiologische Rolle nicht zuzuschreiben wusste, wurden für zwecklos gehalten, oder aber man zwang ihnen irgend eine ernährungsphysiologische Bedeutung auf. In seiner Abhandlung „Ueber einige Nebenprodukte des pflanzlichen Stoffwechsels"[2]) hat H. de Vries eine historische Uebersicht der älteren Anschauungen von diesem Gegenstande gegeben.

Gerade die Deutungsversuche in einer einseitig physiologischen Richtung beweisen die Berechtigung und den grossen heuristischen Werth einer kritischen teleo-ökologischen Methode; und nichts ist geeigneter, die Fruchtbarkeit dieser Betrachtungsweise klar zu legen,

---

1) Bot. Zeitg. 1857 pag. 17.

2) Thiel's Landw. Jahrb. X, 1881.

als ein Vergleich ihrer Resultate bezüglich der Bedeutung der Nektarabsonderung mit den Vorstellungen, welche z. B. Meyen[1]) und Kurr entwickelt haben. Während letzterer meint, „dass die Nektarabsonderung der Ausdruck einer vikariirenden Thätigkeit sei, die bestimmt ist, sich später in dem Ovarium zu concentriren, kommt Meyen zu dem Schlusse, dass dieselbe „die Absonderung der ätherisch-öligen und harzigen Stoffe, welche in der Blume so häufig vorkommen, gleichsam compensirt, da die Produkte der Nektarabsonderung grösstentheils in Wasser und in stark hydrotisirten Stoffen, als dem Traubenzucker etc., bestehen.“ (l. c. pag. 481.)

In neuerer Zeit ist die Frage nach der Bedeutung der ätherischen Oele ganz in den Bereich der Oekologie verschoben worden,[2]) nachdem man sie vorher bereits als zweifellos atrophische Nebenprodukte des Stoffwechsels erkannt hatte.[3])

Diese Anschauung wird wesentlich unterstützt durch die Beobachtungen von Zacharias[4]), welcher feststellte, dass in abgefallenen Cotyledonen von Pharbitis hispida u. a. Convolvulaceen, in Blättern von Magnolia Yulan, in alten entleerten Knollen von Curcuma zeodaria, abgefaulten Rhizomtheilen des Acorus calamus die Oelbehälter unverändert erhalten bleiben, aber keine Resorption stattfindet; desgleichen konnte er eine Aenderung während der Entwickelung der Pflanzentheile nicht beobachten.[5])

Von besonderem Interesse aber ist die von Zacharias[6]) zuerst aufgefundene und von Tschirch[7]) im weiteren Umfange bestätigte Erscheinung der Verkorkung der Secretzellenwände, welche ausdrücklich auf die atrophische Natur dieser Secrete hinweist und zugleich auf die ökologische Bewerthung derselben, in dem nach Pfeffer's[8]) Ausdruck eine Verarbeitung solcher Stoffe, die als Schutzmittel in Betracht kommen sollen, vermieden sein muss. Selten finden sich ätherische Oele ohne besondere Behälter im Gewebe ver-

---

1) Meyen, Pflanzenphysiologie 1837—39, II, pag. 481.

2) Vgl. Stahl, Pflanzen und Schnecken. Jena 1888.

3) Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1897, I, pag. 501.

4) Zacharias, Ueber Secretbehälter mit verkorkten Membranen. Bot. Zeitg. 1879, pag. 617.

5) Vgl. auch Sachs, Lehrbuch 1873, pag. 614.

6) Zacharias, l. c.

7) Tschirch, Angew. Pflanzenanatomie 1889, pag. 472 f.

8) Pflanzenphysiologie I, pag. 493.

theilt, z. B. im Rhizoma Iridis und Crocus, in den Foliis Gaultheriae, ausserdem in Blüthenblättern anderer Pflanzen.[1])

* * *

Die verschiedenen Ansichten, welche über die Bedeutung der leicht verdampfbaren Excrete der Hautdrüsen, wie sie z. B. bei den Labiaten anzutreffen sind, ausgesprochen wurden, machen es nothwendig, bei der vorliegenden Fragestellung zu unterscheiden zwischen den Familien mit inneren Drüsen und denen mit Hautdrüsen, weil ein Zweifel in der Deutung der Bestimmung ihrer Abscheidung wohl nur für die Hautdrüsen zu erwarten ist und thatsächlich besteht. In den ätherischen Oelen, die in inneren ein- oder mehrzelligen Behältern oder in Secretlücken und -Gängen gebildet werden, wird man wohl kaum etwas anderes als Schutzmittel gegen Thierfrass erblicken können, falls nicht, wie z. B. bei den Coniferen[2]) noch andere Momente (Wundverschluss)[3]) nachgewiesen sind.

Was solche Fälle, wie der von Tschirch beschriebene bei Copaifera,[4]) wo ungeheure Massen von Balsam (40 Liter und mehr) durch Metamorphose des Holzes gebildet werden, zu bedeuten haben, darüber wage ich kein Urtheil auszusprechen.

Für alle übrigen Fälle innerer, Oel secernirender Drüsenorgane zahlreicher Pflanzenfamilien (Simarubaceen, Canellaceen, Piperaceen, Lauraceen etc. mit Secretzellen; Hypericaceen, Rutaceen, Myrtaceen etc. mit Secretlücken; Umbelliferen, Araliaceen, Anacardiaceen, Burseraceen etc. mit Gängen) dürfte die Annahme, welche in diesen Absonderungen ein Mittel gegen Feinde aus dem Thierreiche sieht, durch die Untersuchungen von Herrn Prof. Stahl[5]) hinreichend begründet sein. Die Beobachtungen von Haberlandt[6]) über den Entleerungsapparat der Rutaceendrüsen, welcher einen Austritt des Excretes bei Krümmungen oder Zerrungen der Blätter bewirkt, unterstützen diese Ansicht in jeder Beziehung.

Wo in den obengenannten Familien, von denen nur die wichtigsten aufgezählt wurden, Excretionsorgane mit ätherischem Oele, Balsam oder Harz vorkommen, fehlen sie auch fast nie in den Blättern und

---

1) Vgl. Tschirch, l. c. pag. 134.

2) Delpino nimmt Thierschutz an (Bot. Jahresb. 1890 pag. 470).

3) Vgl. de Vries, l. c.

4) l. c. pag. 514 und Bot. Centralbl. 1887, IV, pag. 94.

5) Stahl, l. c.

6) Haberlandt, Ueber den Entleerungsapparat der inneren Drüsen einiger Rutaceen. Sitzgsber. d. k. A. d. Wiss. Bd. CVII, Abth. I, Dez. 1898.

jungen Zweigen der betreffenden Pflanzen.[1]) Dieser Umstand und die schon erwähnte weite Verbreitung der verkorkten Membranen dieser Organe (vgl. auch Solereder l. c.) sowie die von Zacharias (l. c.) nachgewiesene annähernde Undurchlässigkeit der Korkmembranen für ätherische Oele, sprechen sämmtlich für die angegebene Bedeutung.

In dem auffallenden Harzreichthume der Espeletien, den Charakterpflanzen der venezolanischen Paramovegetation, deren Excret bereits auf einen Insektenstich hin ausfliessen soll, vermuthet Goebel[2]) ein Schutzmittel gegen Thierfrass. Nach dieser Analogie ist vielleicht auch die Larrea mexikana, Fabiana squamata und das Sarcocaulon rigidum zu beurtheilen, obwohl Volkens[3]) hier einen Transpirationsschutz für wahrscheinlich hält.

Es sei noch ein Citat aus E. Kuntze's Schrift über die „Schutzmittel der Pflanzen“[4]) anzuführen gestattet: „Die terpentinölhaltigen Blätter der Coniferen werden von weidendem Vieh in der Regel nicht berührt, wohl aber sah ich auf meiner Reise in der Sierra Nevada Californiens, dass meine Pferde in Ermangelung anderen Futters viel Nadelholzblätter frassen, aber nur solche, die abgefallen, vergilbt und geruchlos waren. Von vielen aromatischen Weidekräutern ist es bekannt, dass sie nur trocken vom Vieh gefressen werden.“ In einem Widerspruche dazu stehen allerdings die Beobachtungen Darwin's über die von weidendem Vieh stark geschädigten Kiefernpflanzen.[5])

Abgesehen von gewissen Verhältnissen, wie sie von Volkens z. B. für die lackirten Blätter angegeben wurden, sprechen jedoch alle bisherigen Beobachtungen für die defensorische Natur der inneren Excretionsorgane mit ätherisch-öligem oder chemisch verwandtem Inhalte.

Ich möchte mit diesen kurzen und willkürlich herausgegriffenen Andeutungen dieses Gebiet verlassen. Es scheint mir jedoch wenigstens das aus ihnen hervorzugehen, wie naheliegend in den verschiedensten Fällen des Vorhandenseins innerer Oeldrüsen die Annahme der Thierschutzeinrichtungen ist.

Meine eigentliche Absicht ist es, zu der Frage nach der Bedeutung der z. B. bei Labiaten, Verbenaceen, Geraniaceen, Cistaceen

---

1) Vgl. Solereder, System. Anatomie der Dikotyledonen 1899.

2) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen II, pag. 20.

3) Volkens, Ueber Pflanzen mit lackirten Blättern. Ber. d. d. bot. Ges. VIII, 1890, pag. 120.

4) Beilage zur Bot. Zeitg. 1877.

5) Darwin, Entstehung der Arten Cap. 3.

so verbreiteten, in Aussendrüsen gebildeten ätherischen Oele, deren Deutung bisher immer noch zweifelhaft zu sein scheint, einen Beitrag zu liefern.

Ich verdanke die Anregung zu dieser Untersuchung Herrn Prof. Dr. Stahl, und seinem Rathe und seiner Unterstützung eine grosse Förderung für das Verständniss biologischer Fragen.

II. Die Bedeutung der exogenen ätherischen Oele.

Es kommen hier jene ätherischen Oele in Betracht, welche in leicht verdampfbarer Form exogen, d. h. in den Aussendrüsen der Organe, besonders der Blätter, gebildet werden, und zwar möchte ich zu entscheiden suchen, in welcher Richtung die Bedeutung dieser auffälligen Abscheidungen am wahrscheinlichsten zu suchen ist.

Bekanntlich sind die Meinungen über die Bedeutung dieser ätherischen Oele getheilt, und zwar stehen sich zwei Ansichten entgegen, indem die einen die genannten Stoffe als Schutzmittel gegen thierische Feinde in Anspruch nehmen, während die anderen in dieser Einrichtung einen typischen Charakter xerophiler Formationen, d. h. einen Transpirationsschutz erblicken. [1])

Ich will zunächst die letztere Deutung besprechen.

1. Aetherische Oele als Transpirationsschutz.

Die Anschauung, dass den Oelen die Aufgabe zufalle, den Transpirationsverlust einzuschränken, gründet sich im Wesentlichen auf die physikalischen Eigenschaften ihrer Dämpfe, indem einerseits die von Tyndall[2]) festgestellte starke Absorptionsfähigkeit dieser Dämpfe für Wärme, andererseits die Dampfbildung selbst als wärmeentziehender und ausserdem die Verdampfungsgeschwindigkeit des Wassers herabsetzender Process zu Grunde gelegt wird.

Man begegnet in der ökologischen Litteratur dieser Auffassung sehr oft und ich möchte deshalb die wichtigsten Stellen hier anführen. Aus Anlass der Tyndall'schen Absorptionsversuche sind Haberlandt[3])

---

1) Die Ansicht W. O. Focke's (Kosmos X), dass durch ätherische Oele ein Schutz gegen parasitäre Pilze geboten werde, wird weiter unten berücksichtigt werden.

2) In den mir zugänglichen Schriften Tyndall's habe ich eine biologische Anwendung seiner Versuchsergebnisse nicht aufgefunden und vermochte nicht festzustellen, wer diese Anwendung zuerst gemacht hat.

3) Haberlandt, Physiol. Anatomie 1896 pag. 436 (u. 1. Aufl.).

und besonders Volkens[1]) dieser Meinung beigetreten. Auch Warming[2]) äussert sich entsprechend, ebenso Drude[3]) und Solereder;[4]) auch Altenkirch[5]) weist auf diese Bedeutung des Oeles bei Thymus serpyllum hin. Zum Theil werden sogar innere Drüsen mit in Anspruch genommen.

Bei weitem älter, und wie es scheint original, ist die Auslegung Grisebach's,[6]) der die Verdunstungsgeschwindigkeit des Wassers in den Blättern durch die gleichzeitige Verdampfung des Oeles in einem nutzbringendem Maasse herabgedrückt glaubt, und ausserdem die Verdunstungskälte der Dämpfe mit heranzieht, eine Vermuthung, die später ebenfalls Altenkirch (l. c.) aussprach und ebenso Focke.[7])

Auf eine Verzögerung in der Verdunstungsgeschwindigkeit des Transpirationswassers scheint auch Henri Dixon[8]) den ökologischen Werth der Oele zurückzuführen; die Ansicht Grisebach's berührend, betont O. Kuntze (l. c.) die leichte Verharzung der Oele für das Zustandekommen einer vorübergehend wirksamen Harzschicht.

Bei Gradmann, Kerner und Schimper habe ich diesbezügliche Bemerkungen nicht aufgefunden; ich glaube, mit Obigem die richtigsten Angaben gemacht zu haben. Die Resultate, zu denen Volkens betreffs der „lackirten Blätter" gekommen ist, will ich hier nicht besprechen, da es mir an Erfahrung über diesen Gegenstand fehlt. Bis auf einige Fälle, die oben angedeutet wurden, wird man seinen Ausführungen beistimmen müssen.

Was wesentlich dazu beigetragen hat, die Oelabscheidungen des in Rede stehenden Typus im Sinne einer xerophytischen Anpassung zu deuten, das wird zunächst die auffallende Menge der producirten Dämpfe sein, von der z. B. Volkens[9]) betreffs Artemisia judaica eine anschauliche Schilderung gibt. Sodann legen es die enormen Zahlen, welche Tyndall für die Wärmeabsorption dieser Substanzen

---

1) Volkens, Flora der ägyptisch-arabischen Wüste 1887 pag. 46.

2) Warming, Oekologische Pflanzengeographie 1896 pag. 195.

3) Drude, Handbuch der Pflanzengeographie 1890 pag. 67.

4) Solereder, System. Anatomie pag. 9.

5) Altenkirch, Studien über die Verdunstungsschutzeinrichtungen in der trockenen Geröllflora Sachsens. Engl. Jahrb. XVIII, 1894, pag. 383.

6) Grisebach, Vegetation der Erde 1872, I, pag. 443.

7) W. O. Focke, Schutzmittel der Pflanzen gegen niedere Pilze. Kosmos X, 1881—82, pag. 414.

8) Vgl. Bot. Centralbl. 1898, Bd. LXXVI, pag. 137.

9) Volkens, Flora l. c. pag. 46.

im dampfförmigen Zustande gefunden hat, allerdings sehr nahe, an einen dadurch bewirkten Insolationsschutz zu denken, während die Grisebach'sche Betrachtung wenig Anklang gefunden zu haben scheint.

Directe Beweise aber und biologische Experimente sind mir nicht bekannt geworden, abgesehen von der Bemerkung Dixon's (l. c.), dass der Transpirationsverlust von Syringa- und Cytisus-Zweigen durch Beeinflussung seitens der Dämpfe von Artemisia absinthium verringert worden sei.

Als eine wichtige Bestätigung der Trockenschutzbedeutung der Oeldämpfe gilt endlich vielfach ihre vornehmliche Bildung in xerophytischen Formationen.

Inwiefern die genannten physikalischen Eigenschaften und Wirkungen der Oeldämpfe zureichend sind für die eben besprochene Annahme, will ich weiter unten zu erörtern suchen. Jetzt möchte ich vielmehr einer anderen Frage näher treten, ob nämlich die Verbreitung der Oelpflanzen mit exogener Excretion einen unzweifelhaften Beweis für die Auffassung derselben als einer xerophilen Anpassung bietet und ferner, ob diese Excretionsorgane eine vikariirende Stellung innerhalb der übrigen Trockenschutzeinrichtungen behaupten, in dem Sinne, dass etwa dem Vorhandensein der Drüsen ein Zurücktreten der Behaarung oder der Dicke der Cuticula entspräche.

Geographisches.

Die grosse Anzahl der in trockenen Gebieten auftretenden aromatischen Pflanzen unseres Typus ist eine oft von Pflanzengeographen hervorgehobene Erscheinung. Es sollen deshalb nur einige besonders charakteristische Beispiele beigebracht werden, wobei auf solche Angaben, die sich auf Pflanzen mit endogenen Excreten beziehen, soweit möglich, keine Rücksicht genommen ist.

Grisebach sagt von Arabien (l. c. II, pag. 93), dass es sich durch aromatische und harzreiche Pflanzen auszeichne, die vielfach auch den orientalischen Steppen angehören; desgleichen Ceylon. Vom Präriengebiet: „Alle Hilfsmittel der Organisation wiederholen sich hier, die bestimmt sind, der Dürre eine Zeit lang Widerstand zu leisten: . . . . in der Salzwüste die Absonderung ätherischen Oels bei dem wolligen Pfeilholz (Tessaria borealis) und in wärmeren Gegenden des Südens die Bildung eines übelduftenden Harzes bei dem Creosotstrauch (Larrea mexikana) einer Zygophyllee, die hier unter den geselligen Gewächsen eines der häufigsten ist.“ (l. c. II, pag. 288.)

Chilenisches Uebergangsgebiet: „Bei vielen Stauden und manchen Holzgewächsen findet man die Absonderung flüchtiger Oele und Harze wieder, die in dürren Klimaten so gewöhnlich ist.“ (l. c. II, pag. 474.) — „Aetherische Oele,“ sagt Warming (l. c. pag. 195), „kommen besonders bei Xerophyten vor, die Garrigues und die Macchie der Mittelmeerländer, die Campos Brasiliens und andere Vegetationen duften von Cistus, Labiaten, Verbenaceen, Compositen, Myrtaceen (!) u. a., wie unsere Sandfelder von Thymian oder die Steppen Asiens von Artemisien.“ — „Der in den westlich von den Rocky Mountains gelegenen Steppen so sehr verbreitete Sage-shrub (Salbeistrauch) gehört zu Artemisia-Arten; dort sind es sehr niedrige Sträucher, welche viel salbeiartig riechendes Oel entwickeln,“ schreibt Kuntze (l. c. pag. 46). Die Steppen Asiens zeichnen sich nach Warming (l. c. pag. 259) durch Bestände von graugrünen, behaarten, aromatischen Achillea- und Artemisia-Arten aus („Wermutsteppen“). Von der mediterranen Macchie heisst es bei demselben (pag. 275): „Gemein sind Cistus-Arten, die in Spanien stellenweise ganze Quadratmeilen bedecken (C. ladaniferus). Sie gehören zu den aromatischen Pflanzen, die in den trockenen Gegenden der westlichen Mittelmeerländer überall eine ausserordentliche Rolle spielen und ‚auf ihren Haiden die Hauptmasse bilden‘ (Kerner) und von denen noch andere zu nennen sind, namentlich Halbsträucher, z. B. Labiaten (Thymus vulgaris), Arten der Gattungen Lavandula, Calamintha, Rosmarinus, Stachys, Teucrium etc.“

Man könnte aus solchen Angaben fast entnehmen, dass gewisse Pflanzengruppen, wie etwa die Labiaten, in den verschiedensten Florengebieten überall nur als Glieder xerophytischer Formationen erschienen, eine Schlussfolgerung, die gewiss nicht zutreffend ist, wie ein Blick in die floristischen Werke ergibt. Man darf vielleicht auch die Frage aufwerfen, ob das oft angegebene Ueberwiegen aromatischer Arten in Xerophytengebieten nicht zum Theile einem mehr physiognomischen als einem zahlenmässigen Hervortreten der Arten zuzuschreiben sei. Es wird ja auch für unsere heimischen Triften ein Vorwalten der genannten Arten angenommen, was in Anbetracht der Verbreitung und Häufigkeit von Thymus serpyllum in ganz Deutschland und der Vormacht der Teucrium montanum und chamaedrys in den Kalkgebieten Mitteldeutschlands nicht auffallen kann.

Ein Beispiel gibt die von Drude[1]) für die Formation der Fels- und Geröllfluren aufgestellte Artenliste, nach der etwa 9 % der dor

1) Drude, Der hercynische Florenbezirk in: Engler-Drude, Vegetation der Erde Bd. VI, 1902, pag. 184, und Deutschlands Pflanzengeographie 1896, I. –

achsenden Xerophyten auf die Labiaten entfallen, wobei die seltenen ormen eingerechnet sind.

Ich muss mich auf diesen sehr kurzen Hinweis bezüglich der tandorte der aromatischen Pflanzen beschränken, da es mir nicht öglich war, in den grösseren Florenwerken hinreichend genaue tandortsangaben aufzufinden. Eine Statistik der Flora von Deutsch-nd (Garcke), der nordwestdeutschen Tiefebene (Buchenau), es nordostdeutschen Flachlandes (Aschers on-Graebner), der hwäbischen Alb (Gradmann), der Flora von Stuttgart (Kirchner) nd der von Jena (Bogenhard) führte überall zu dem Ergebnisse, ass ein Ueberwiegen aromatischer Pflanzen (mit äusseren Excretions-rganen) in den Xerophytenformationen unserer Flora nicht stattfindet. [1])

Anatomisches.

Kann man auf Grund eines Vergleiches der Standorte aromatischer flanzen wenigstens für unsere Flora einen Schluss im Sinne der Tyndall'schen Hypothese", wie man kurz sagen könnte, kaum ehen, so bleibt doch die Frage offen, ob nicht etwa dem Vorhanden-in Oel secernirender Aussendrüsen ein Zurücktreten anderer als rockenschutzeinrichtungen bekannter Merkmale entspräche, so dass n Vikariiren dieser Mittel stattfände. Denn wenn man mit dem esitze der Drüsen einen Vortheil gegenüber der Insolation verbunden eht, so müsste man bei jenen Pflanzen, denen ein solcher Vorzug angelt, die aber nichtsdestoweniger denselben Standortsbedingungen nterliegen, irgend einen gleichwerthigen Ersatz in irgend einer Hinsicht rwarten, während man umgekehrt aus dem Zusammenfallen solcher igenschaften mit der Produktion ätherischer Oele in Anbetracht der der Biologie anerkannten Oekonomie des Stoff- und Energieverrauches im Organismus eine grössere Wahrscheinlichkeit für eine ndere ökologische Bedeutung entnehmen dürfte.

Volkens macht in seinem Werke über die „Flora der ägyptisch-rabischen Wüste" mehrere Angaben, die sich für den beabsichtigen Ver-leich sehr gut verwenden lassen. Er nennt dort Lavandula coronopifolia so gut wie blattlos" (pag. 42), ihre Stomata sind eingesenkt (pag. 136),

---

ltenkirch (l. c.) gibt für sein Gebiet nur Thymus serpyllum an. Vgl. auch r. Schleichert, Beiträge zur Biologie einiger Xerophyten der Muschelkalk-änge bei Jena (Berlin 1901), und Gradmann, Flora der schwäbischen Alb, Aufl. 1900.

1) Vgl. über Geranium: R. Knuth, Ueber die geogr. Verbreitung und die npassungserscheinungen der Gattung Geranium im Verhältniss zu ihrer system. liederung. Engler's Bot. Jahrb. XXXII, 1902, Heft I pag. 190.

die Epidermisaussenwand ist „ausserordentlich stark cuticularisirt"; die Pflanze ist strauchartig (pag. 43). Stachys aegyptiaca zeigt starke Behaarung (pag. 45 und 136), fast anliegende Blätter, zwischen den Deckhaaren „kleine Drüsenköpfchen, die grosse Tropfen eines gelben Balsams secerniren" (pag. 137), ferner „im Querschnitt zickzackartig gebogene Blätter" (pag. 43). Salvia aegyptiaca: „Nicht allzu zahlreiche und kleine Blättchen", die „wellig gebogen" sind, „ihre Epidermis ist mässig verdickt, das Assimilationsgewebe setzt sich nur aus Palissaden zusammen", die Hauptnerven sind von Wassergewebe umgeben; strauchartig (pag. 136) — Achillea fragrantissima besitzt „verhältnissmässig wenige und kleine Blätter" (pag. 42), ebenso Artemisia herba alba (pag. 42).

A. judaica ist ein Strauch mit ausdauernden Sprossen und starker Behaarung der Blätter (pag. 45 und 128). A. monosperma: Epidermis „mit ausnehmend dicker und stark cuticularisirter Aussenwand", Stommata in Einsenkungen (pag. 128). — Von den ephemeren Compositenkräutern, die also als hygrophil zu betrachten sind, haben Gymnarrhena micrantha, Calendula aegyptiaca und Amberboa Lippii ätherisches Oel absondernde Drüsenhaare, ebensolche mit Safthaaren gemischt Anthemis melampodina, Ifloga spicata und Filago spatulata. Von den ein- bis mehrjährigen nicht ephemeren Compositen (Centaurea pallescens, Asteriscus graveolens, Brocchia cinerea) ist die Epidermisaussenwand „ziemlich stark verdickt" (pag. 127). Die Spaltöffnungen sind bei fast allen eingesenkt, alle genannten mit Drüsenhaaren und Deckhaaren versehen, Brocchia stark behaart. Anthemis melampodina trägt „wasserspeichernde" Haare (pag. 55) — Helianthemum cahiricum hat persistirende, „schmal elliptische, und fast in ihrer ganzen Breite nach unten umgerollte", dicht filzige Blätter mit etwas eingesenkten Stomata, ihre Epidermisaussenwand ist mässig verdickt. Mesophyll nur aus Palissaden gebildet; Wassergewebe umgibt die Gefässbündel (pag. 61), Korkentwickelung schon bei einjährigen Zweigen von einer ganz „beträchtlichen Dicke"; ein „sparrig ästiger Strauch" (pag. 101). — Altenkirch (l. c.) gibt für Thymus serpyllum und Helichrysum arenarium als Dicke der oberen Epidermis 21 und 15, der äusseren Wand derselben 5,5 und 3,5, der unteren Epidermis 17 und 20, ihrer Aussenwand 7 und 3,5, der Cuticula 0,7 und 1,5 μ an.

Dasselbe Ergebniss liefern Messungen, die an den folgenden Pflanzen vorgenommen wurden; es wurden meist lebende Exemplare untersucht, und die Schnitte nur in Wasser gemessen.[1]).

---

1) Wo der Fundort angegeben ist, lag nur Herbarmaterial vor.

Teucrium montanum: Epidermis[1]) der Oberseite 26, deren ussenwand 4—6, Cuticula 4—6 μ. Blätter filzig. Palissaden in –3 Schichten.

Teucrium chamaedrys: Epidermis der Oberseite 18—24, Wand –4, Cuticula 2 μ. Palissaden in 2 Schichten. Stengel und Blätter nterseits) filzig, letztere oberseits stark glänzend.

Teucrium fruticosum (aus Algier, cult.): Obere Epidermis)—30, Wand 6—8, Stengel und Blätter (unterseits) sehr dicht filzig.

Thymus vulgaris: Obere Epidermis 12, Wand 4, Cuticula 2. ehr viele Epidermiszellen mit kegelförmigen Haarbildungen, die von r Cuticula überzogen werden und vielleicht einen Reflex der Sonnenrahlung bewirken.[2])

Lavandula vera: Obere Epidermis 20--30, Wand 8—10, Cutiıla 2—4.

Lavandula stoechas (Corsika): Obere Epidermis 20—24, Wand –8, Cuticula 1. Starke Behaarung.

Salvia mattogrossensis Pilger (Mattogrosso): Obere Epiermis 24—30, Wand 8 - 10 (unterseits 6—8).

Satureja montana: Obere Epidermis 20—30 (untere ebenso), Vand 6—10 (bis 20), unterseits 6—12. Mesophyll fast nur aus alissaden gebildet.

Satureja mutica: Obere Epidermis 10—20 (unten desgleichen), Vand 4—6, unterseits desgleichen; fast nur Palissaden.

Labiatenspecies (aus Biskra): Obere Epidermis 14, Wand –6, untere Epidermis 12, Wand 8. Stengel und die kleinen Blätter ısserordentlich dicht weissfilzig. — Eine andere etwas grossblättrigere rt mit fast ebenso starkem Filze und gleichfalls von Biskra zeigt lgende Maasse: Obere Epidermis 14—20, Wand 4—6, unten wenig hwächer. — Eine dritte Species von Ajaccio: Obere Epidermis 20, Vand 4, unten etwa ebenso.

Helianthemum sessiliflorum (Biskra): Obere Epidermis)—40, Wand 8—10 (am Blattrande Epidermis ca. 34, Wand 14), ıten Epidermis 16—20, Wand 4—6. Von Sternhaaren des bekannten istaceen-Typus dicht besetzt, Blätter stark eingerollt; vermuthlich it Schleimepidermis, da die Schnitte stark klebrig sind.

---

1) Die Dicke der Epidermisinnenwand ist hierbei nicht eingerechnet. Wo e Angabe der Cuticuladicke fehlt, ist sie mit in die der Aussenwand eingerechnet.

2) Nach der Deutung von Vesque (cit. bei Diels, Vegetationsbiologie von euseeland. Engler's Bot. Jahrb. 1897, XXII).

Helianthemum variabile: Obere Epidermis 20—30, Wand 4—6 (am Blattrande bis 8). Mehrere Palissadenschichten.

Helianthemum chamaecistus: Obere Epidermis 10—20, Wand 4 (am Rande bis 8).

Helianthemum-Species von Biskra: Epidermiswand 4—6 (am Rande bis 8). Umgerollte beiderseits stark filzige Blätter. — Species von El Cantara: Obere Epidermiswand 4—6. Blätter beiderseits dicht filzig, aber nicht eingerollt.

Cistus hirsutus: Obere Epidermis 20—22, Wand 4—6, untere Epidermis 12—16, Wand 2. 2 Schichten von Palissaden.

Cistus ladaniferus: Obere Epidermis 24—30, Wand 2—4. Obere Epidermis mit dem in Alkohol löslichen, bitteren Excret der Blattdrüsen bedeckt.

Artemisia dracunculus: Obere Epidermis 20 (am Rande bis 24), Wand 6 (am Rande bis 10), untere Epidermis 12, Wand 2—4 μ.

Diese Zahlen, welche mittlere Werthe angeben, sind offenbar recht beträchtlich. Die Minima der Epidermisdicke auf der Oberseite der Blätter schwanken bei den genannten Pflanzen zwischen 10 und 30, die Maxima zwischen 10 und 40, die Minima der Aussenwandstärke zwischen 2 und 8, die Maxima zwischen 4 und 10 μ. Die Dicke der Cuticula, welche dort, wo sie nicht besonders angegeben wurde, durchschnittlich etwa 1 μ beträgt, schwankt zwischen 1 und 6 μ.

Zum Vergleiche seien die entsprechenden Maasse zweier nicht xerophiler Labiaten angegeben. Bei Ajuga reptans: Epidermis der Oberseite 20—22, Wand 2 μ; und Glechoma hederacea: Obere Epidermis 16, Wand 2 μ.

Unter den aufgezählten Arten gehören mehrere zu den xerophilsten Formen, die bekannt sind, und gleichzeitig zu denen, welche durch ein starkes Aroma von ätherischem Oele und durch Drüsenreichthum ausgezeichnet sind. Von der Artemisia judaica sagt Volkens (l. c. pag. 46): „Wer einmal in der Wüste zur Mittagszeit sich etwa einem Busch von A. judaica genähert, der wird an einer Dunsthülle, die sich um die ganze Pflanze lagert, nicht mehr zweifeln, sie kündigt sich ihm durch den Geruch schon auf mehrere Schritte Entfernung an.“ Nichtsdestoweniger findet man bei dieser Pflanze eine beträchtliche Filzbildung (Volkens l. c. pag. 45), bei A. monosperma eine „ausnehmend dicke und starke cuticularisirte Aussenwand“, sammt eingesenkten Spaltöffnungen (jedoch keine Behaarung). Die bekannte Wüstenpflanze Arizonas, Artemisia tridentata, zeichnet sich nach

Messungen an im hiesigen botanischen Garten cultivirten Exemplaren nicht durch solche Eigenthümlichkeiten aus, jedoch besitzt sie eine kräftige Behaarung. A. absinthium, vulgaris und campestris verhalten sich ebenso, weisen aber ein mächtig entwickeltes Wurzelsystem auf, und dasselbe wird von A. tridentata gelten. Die Blätter von A. campestris welken ziemlich leicht, trotzdem gehört diese Pflanze mit zu den Charakterarten der Muschelkalktrift bei Jena und der Sandtriften Nordostdeutschlands; es ist eben wie bei der Coloquinte die ausgiebige Wasserversorgung die Ursache dafür, und die Auflösung der Spreite in schmale Lacinien kommt noch begünstigend hinzu.

Die Lavandula-Arten sind besonders reich an stark duftenden ätherischen Oelen, und doch finden wir gerade bei ihnen eine Häufung morphologischer Trockenschutzeinrichtungen: schmale, kleine, eingerollte Blätter, frühzeitige Korkbildung an der Achse, starke Behaarung, bei L. coronopifolia nach Volkens' Reduction der Blattfläche, eingesenkte Stomata, eine äusserst mächtige Epidermisaussenwand und Cuticula, wie auch die Abbildung des genannten Autors anschaulich macht (l. c. Taf. IV, 6). Für L. vera und stoechas, aus welchen beiden Oel gewonnen wird, sind die grossen Werthe für die Epidermisdicke oben angegeben.

Bei Teucrium chamaedrys wirken eine glänzende, reflectirende Blattoberseite, perennirende Achse, kräftiges Wurzelsystem, Behaarung des Stengels und der Blattunterseite, starke Epidermis, Cuticula und Wand der Epidermiszellen zusammen die Wasserausgabe zu beschränken, und dabei ist diese Pflanze eine der drüsenreichsten von den einheimischen Labiaten. Zu den letzteren gehört auch T. montanum mit schmalen, eingerollten Blättern, einer Epidermis von 26 μ Höhe, einer Epidermisaussenwand von durchschnittlich 5, einer Cuticula von ebenfalls 5 μ Dicke, eine Pflanze, die ausserdem nach F. Schleichert (l. c.) eine „sehr tief gehende Wurzel“ treibt. Auch unser ölreicher Thymian hat nach demselben Autor eine sehr tief in den Boden eindringende Wurzel. Ebenfalls sehr reich an einem scharfen, ätherischen Oele sind die beiden oben erwähnten Satureja-Arten, mutica und montana.

Während man unter der Annahme der Tyndall'schen Hypothese hätten erwarten sollen, dass wenigstens bei den ölreichsten Pflanzen ein Zurücktreten der übrigen Trockenschutzmittel eintrete, ein Vikariiren, wie es zwischen der Dichte der Behaarung und der Stärke der Epidermisaussenwand nicht selten ist (Volkens, Flora d. äg.-arab. W. pag. 46), findet eigentlich gerade das Gegentheil

statt: Eine Vermehrung der Oelproduction und Drüsen geht parallel mit einer Häufung von Trockenschutzeinrichtungen, sei es betreffs der Beschränkung der Verdunstung oder der Vergrösserung der Wasserzufuhr.

Unter diesen Umständen erscheint es berechtigt, an der Richtigkeit der unter der Bezeichnung der Tyndall'schen Hypothese zusammengefassten Anschauungen Zweifel zu hegen, umsomehr als die Herbeiziehung der pflanzengeographischen Facta keineswegs ein nur in dem Sinne dieser Theorie verwerthbares Resultat ergeben hat. Denn wenn man das Hervortreten der aromatischen Pflanzen in Steppen und Wüsten mit dem Wassermangel dieser Gebiete in Zusammenhang bringen will, so ist die Thatsache der Häufigkeit grosser Weidethiere daselbst a priori ein ebenso guter Grund für jene Annahme, welche in diesen aromatischen Stoffen ein chemisches Schutzmittel gegen Thierfrass erblickt, da bekanntlich auf unseren Rinder- und Schafweiden alle ölreichen Pflanzen nicht weniger gemieden werden, als Stachel- und Dornpflanzen. — Es kommen hierzu aber noch einige andere Thatsachen, welche dazu beitragen, die genannte Theorie als unwahrscheinlich erscheinen zu lassen, und die ich in Folgendem besprechen möchte.

Physikalisch-Klimatologisches.

W. Köppen macht in seinem „Versuche einer Classification der Klimate vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt“[1]) folgende Bemerkung: „Wiesner (pag. 84 [der Biologie von 1889]) vertritt die Ansicht, durch die reichliche Ausscheidung ätherischer Oele würden die betreffenden Wüstenpflanzen von einer Dunsthülle umgeben, die als Schirm die starke Sonnenstrahlung und dadurch auch die Verdunstung vermindert. Diese Erklärung ist, wenn überhaupt, wohl nur bei Windstille physikalisch zulässig; nun weht aber in Wüsten und Steppen um die Mittagszeit bei starker Sonnenstrahlung fast immer starker Wind; nur in der Nacht und in der kalten Jahreszeit sind Windstillen dort häufig. Die Dunsthülle könnte also höchstens gegen Ausstrahlung, nicht gegen Sonnenstrahlung wirksam sein“ (pag. 676).

Diese Angabe wird illustrirt auch durch eine Angabe Volkens über den „Chamsin“ der ägyptisch-arabischen Wüste: „Man versteht darunter einen periodischen, jährlich in der Zeit von Mitte März bis

1) Geographische Zeitschrift 1900, IV, pag. 593.

Mitte Mai[1]) wiederkehrenden Wind, der im Gegensatz zu den sonst vorwiegenden Nordwinden aus Süd und Südost, seltener aus Südwest kommt." — „Der Chamsin ist selten eine Luftbewegung von grösserer Intensität und Dauer. Sein stärkster Anfall ist bald vorüber, aber viele Stunden vor und nach ihm ist die Atmosphäre in einem uns abnorm vorkommenden Zustande, — es herrscht eine Schwüle, erstickende Hitze, die das Thermometer auf 40° (C.) steigen lässt, die relative Feuchtigkeit sinkt auf 15 und 10%. — Die austrocknenden Wirkungen des Chamsin auf die Vegetation in der Wüste sind bedeutende und ertödtende, zumal wenn er mehrere Tage hintereinander weht. Einjährige Pflanzen, die bis dahin der Hitze widerstanden haben, verdorren, mehrjährige büssen die frischen Triebe ein, welche die vorhergegangene Regenzeit emporschiessen liess." (pag. 15 und 16.)

Diese letztere Bemerkung über die eingreifenden Wirkungen des Chamsin auf die Vegetation könnte man gegen Köppen als Einwurf erheben, indem man sagte, dass Aphyllie, Kleinblättrigkeit u. s. w ebensowenig Nutzen gegen Insolation besässen wie die ätherischen Oele, weil sie ja in ihrer Gesammtheit nicht einmal die Pflanze vor dem Tode zu bewahren vermöchten, wenn man aber das nicht zugäbe, auch den ätherischen Oelen eine Trockenschutzwirkung nicht abzu sprechen sei, da ihre grosse Athermansie feststehe.

Darauf lässt sich jedoch erwidern, dass gegenüber einer Luftbewegung die Qualität des Schutzmittels von ausschlaggebender Bedeutung ist. Starke Cuticula- und Wandbildungen, Aphyllie und Behaarungen u. s. w. sind gegen Insolation wirksam bei ruhiger und bewegter Luft; eine Dampfhülle aber, welche das leisten soll, was ökologisch in diesem Falle von ihr zu erwarten wäre, setzt völlige Windstille voraus. Wenn nun aber gerade an jenen Orten und zu der Zeit, wo diese Hülle ein Vortheil sein könnte, Bedingungen eintreten, die ihre Existenz überhaupt problematisch machen, so ist von biologischem Standpunkte die Meinung gerechtfertigt, dass unter solchen Umständen die Entwickelung einer derartigen Einrichtung mit der angenommenen Bedeutung gar nicht hätte stattfinden können, sondern dass der Sinn dieser auffällig ausgebildeten Function in einer anderen Richtung zu suchen sei.

Tyndall[2]) stellte seine Versuche in der Weise an, dass er die Wärmestrahlen eines mit kochendem Wasser gefüllten Leslie'schen

1) Die Hauptvegetationszeit währt in jenen Gegenden von Ende Januar bis in den Mai (l. c. pag. 19).

2) Tyndall, Die Wärme (1867) p. 419.

Würfels durch ein vier Fuss langes, beiderseits mit Steinsalzplatten abgeschlossenes Messingrohr gehen und die austretenden Strahlen auf ein mit einem Galvanometer verbundenes Thermoelement fallen liess. Wurde die Röhre mit irgend einem Gase gefüllt, so konnte man die Absorption nach dem Ausschlage der Magnetnadel berechnen. Um ätherische Oele zu prüfen, wurde das Rohr evacuirt und der beim Beginne des Versuches eingeführte Luftstrom durch ein Glasröhrchen geleitet, dessen Wand ein mit dem betreffenden Oele getränktes Stück Filtrirpapier auskleidete (l. c. pag. 455). Bei dieser Versuchsanordnung gelangte Tyndall zu folgenden theilweise sehr hohen Absorptionswerthen (l. c. pag. 456):

Luft = 1, bei 1 Atmosphäre

Patchouli	30	Orangenöl	67
Sandelholz	32	(Wasserdampf . . .	72)
Geranium	33	Thymian	74 (68?)
Nelkenöl	33,5	Rosmarin	74
Knoblauchöl . . .	34	Lorbeeröl	80
Rosenöl	36,5 (37)[1]	Camillen (Blüthen)[1] .	87
Wermut	41[2]	Cassiaöl	109
Bergamot	44	Spike	355
Neroli	47	Nardenöl	355[1]
Lavandel	60	Anis	372
Citronenöl	65		

Von diesen Oelen kommen einige für uns nicht in Betracht, nämlich Citronen-, Bergamot-, Orangen- und Anisöl von Pflanzen mit inneren Drüsenorganen, ebenso Lorbeeröl aus den inneren Drüsen von Blättern, ferner Nelken-, Camillen-, Rosen- und Neroliöl (letzteres von Citrus-Arten) aus Blüthen, Sandelholzöl aus dem Holze von Santalum-Arten, Cassiaöl (Zimmtöl) aus der Rinde von Cinnamomum-Arten und endlich Knoblauch- und Nardenöl, letzteres in dem Rhizom der nordindischen Valerianacee Nardostachys Jatamansi DC.[3]) Die übrigen in dem Verzeichnisse genannten Oele sind ausser Wermut und dem aus Pelargonium-Arten gewonnenen Geraniumöl, Labiatenöle.

Wenn thatsächlich die Absorptionsfähigkeit dieser Dämpfe in einer Beziehung zu der Wasserökonomie der Pflanze stünden, so dürfte man erwarten, dass dieses Verhältniss auch in der Vertheilung der Absorptionsgrösse einen gewissen Ausdruck fände, in der Weise, dass

1) Diese Angaben aus Tyndall, Fragmente a. d. Naturwissenschaften. 1874.
2) Hier wurde statt des ölgetränkten Papieres das Kraut selbst benutzt.
3) Vgl. Flückiger, Pharmakognosie (1883) pag. 432.

den morphologisch am wenigsten xerophytisch ausgebildeten Arten die annähernd leistungsfähigsten Oele zukämen. Dass dieser Fall keineswegs eintrifft, lehrt ein Blick auf die Tabelle: Lavandula spica, ein Halbstrauch trockener Gegenden des Mittelmeergebietes, besitzt beiderseits mit Sternhaaren versehene, schmale Blätter, die am Rande etwas umgerollt sind, deren Epidermis oberseits eine Höhe von 20—24 μ hat mit einer Aussenwand von 5—6 μ, wovon 1—2 μ auf die Cuticula und ebensoviel auf die cutinisirte Zone fallen.[1]) Die Absorptionsfähigkeit des Oeldampfes dieser Pflanze ist 355 Mal so gross als die der Luft. — Thymus vulgaris, ein Halbstrauch desselben Gebietes, producirt ein Oel, dessen Dampf beinahe nur $^1/_5$ der Absorption des Spikeöles erreicht, nämlich 74, während die Höhe der Epidermis nur 12, die Dicke ihrer Wand 4 und die der Cuticula etwa 2 μ beträgt. — Das Rosmarinöl hat dieselbe Absorptionsgrösse, wie das vom Thymian, die Standorte beider Arten sind übereinstimmend, aber die morphologischen Schutzmittel der Blätter sind äusserst verschieden. Bei Rosmarinus ist die ganze 4—6 μ starke Aussenwand der Oberepidermis cutinisirt, die eigentliche Epidermis hat eine Höhe von 14—16 μ, wird aber — ein vereinzelter Fall unter den Labiaten, vgl. Solereder l. c. pag. 718 — durch ein mindestens ebenso hohes Hypoderm verstärkt und erreicht dadurch eine Dicke von 30—40 μ.

Bezüglich dieses Vergleiches darf man sodann fragen, welche Bedeutung den hohen Absorptionszahlen bei Oelen zukomme, die nach dieser Richtung hin niemals zur Wirkung gelangen können, weil sie von der Atmosphäre durch Einsenkung in das Gewebe der Pflanze und häufig noch durch Korkmembranen abgeschlossen sind, so dass nur eine Verletzung ihre Befreiung ermöglicht. Was nützt dem Rhizom der Nardostachys die Absorption von 355, den Früchten des Anis die von 372 und der Zimmtrinde eine von 109? — Ich glaube, dass diese Eigenschaft der ätherischen Oele ebenso wenig Bedeutung für das Leben der Pflanze hat, wie etwa die Farbe dieser Stoffe, ihr Verhalten zum polarisirten Lichte oder ihr specifisches Gewicht.

---

1) Diese Messungen nach einer mit L. vera DC. (= spica α L.) nicht identischen „Spica“ (= L. spica DC.) des hiesigen botanischen Gartens. Nach Flückiger (l. c.) wird aus der letzteren, der Vera sehr nahestehenden Form in Frankreich ein besonderes, von dem gewöhnlichen Lavendelöl verschiedenes Oel gewonnen. Andererseits liefert auch L. vera verschiedene Oelsorten (E. Schmidt, l. c. II, pag. 1195). Es lässt sich also nicht mit Sicherheit entscheiden, was Tyndall unter Spikeöl verstanden hat; es wurde oben angenommen, dass das Produkt der L. spica DC. (Prodromus) von ihm untersucht worden ist.

In dieser Ansicht bestärkt mich besonders der Einwurf, den Köppen bezüglich der Luftbewegung in den Steppen und Wüstengebieten gegen die Tyndall'sche Hypothese gemacht hat. Ausserdem möchte ich Folgendes in Erwägung ziehen. Setzt man voraus, dass eine der genannten Pflanzen sich in einem völlig windstillen Raume befände, so wären die physikalischen Bedingungen doch immerhin andere als die, welche in den Versuchen von Tyndall zur Geltung kamen. Denn erstens stehen der intakten Pflanze nicht solche Dampfmassen zur Verfügung, wie man sie erhält, wenn man in der von Tyndall eingeschlagenen Weise experimentirt. Das geht schon deutlich genug aus einer anderen Versuchsreihe hervor, die derselbe Forscher mit getrockneten Pflanzen an Stelle des mit Oel getränkten Papiers ausführte, und wo nach seiner Meinung nicht einmal die Wirkung des Wasserdampfes sicher ausgeschlossen war. Bei dieser Versuchsanstellung ergab nämlich Lavendelöl eine Absorption von 32 (gegenüber 60), Zimmtöl 53 (gegenüber 109). Und selbst die so erreichte Concentration der Dämpfe entspricht nicht der, welche im Umkreise einer intakten lebenden Pflanze herrscht, wie man sich durch den Geruch, der hier schliesslich der einzige Maassstab ist, leicht überzeugen kann. Nach Schmidt[1]) ergibt eine blühende Pflanze von Thymus vulgaris an Oel 1,5% des Trockengewichtes, und da sich dieses zum Frischgewicht wie 1 : 3 verhält,[2]) würde eine 600 g ölproducirende Theile besitzende, also ziemlich kräftige Pflanze, 3 g Oel ergeben. Diese Oelmenge verdampft aber ziemlich langsam und zudem in einem grossen, luftbewegten Raume, während ein mit Oel getränktes Stück Fliesspapier das Oel sehr schnell völlig verdunsten lässt. Dünnes Fliesspapier von 2 Zoll (5 cm) Länge und 1 Zoll Breite, von der Grösse, wie Tyndall es benutzte, nimmt etwa 80 mg Thymianöl auf, und diese ganze Masse würde in einem Tyndall'schen Versuche in kurzer Zeit in einem engen, abgeschlossenen Rohre zur Verdampfung gebracht werden.

Wenn nun ferner von Volkens angegeben wird, der Geruch von Artemisia judaica mache sich bereits auf mehrere Schritte Entfernung bemerkbar, so muss, falls man von etwaigen Luftströmungen absehen will, darauf hingewiesen werden, ein wie ausserordentlich feiner Indicator das Geruchsorgan ist.

Es kommt ausserdem noch hinzu, dass die Concentration der Dämpfe mit der Entfernung von der Pflanze ziemlich schnell ab-

1) Ernst Schmidt, Pharmazeutische Chemie 1901 II pag. 1218.

2) Pharmaz. Kalender 1902 pag. 76.

nehmen wird, so dass eigentlich kein Mantel einer gleichmässig absorbirenden Materie die Pflanze umgibt, und die Absorptionsvorgänge doch wesentlich andere sein müssen, als wenn die Wärmestrahlen wie in dem Tyndall'schen Apparate einen gleichartig mit der betreffenden Substanz erfüllten Raum passiren und dann erst die Pflanze resp. das Galvanometer treffen. Es scheint sogar, als wenn ein ätherische Dämpfe ausströmender Pflanzenstock in unbewegter Luft unter diesen Verhältnissen, wenn man noch die Wärmeleitung in Betracht zieht, stärker erwärmt würde oder wenigstens kräftiger transpiriren müsste als ein anderer, der diesen Wärmespeicher nicht um sich her erzeugte.

Ich habe versucht, den thermometrischen Unterschied festzustellen, der sich ev. ergeben könnte, wenn man hinter zwei flachen prismatischen Glasgefässen, von denen eins mit den Dämpfen irgend eines Oeles erfüllt war, die Insolationswärme abläse, oder wenn man je zwei Thermometer luftdicht in weite Glascylinder und den einen in eine beträchtlich weitere, Oeldämpfe enthaltende Glasglocke, den anderen dagegen unter eine ebensolche ohne Oel stellte. Jedoch konnten diese Versuche wegen ungünstigen Wetters nicht zu Ende geführt werden, und ich glaube allerdings auch, dass sie nur mit bedeutend feineren Apparaten brauchbare Resultate geliefert hätten.[1]) Leider habe ich in Tyndall's Schriften über diesen Gegenstand keine Temperaturangaben finden können; bedenkt man aber, dass viele Pflanzen eine Temperatur von einigen 50° C. zu ertragen vermögen, ohne abzusterben, und dass von Altenkirch (l. c. pag. 357 f.) auf den Geröllhängen der „Bosel" Lufttemperaturen bis zu 46°, Bodentemperaturen bis zu 48,9°, Temperaturen im Rasen bis zu 49° (am 30. Juli bei mässigem Winde) und am 19. August bei Wind 1 cm über dem Boden bis zu 55° C. beobachtet wurden, und dass Volkens (l. c. pag. 14) im besonnten Wüstensande 52 und 55° gemessen hat, so wird man an der Trockenschutzleistung der ätherischen Oele wohl noch mehr zweifeln müssen. Denn da es in der Wüste auch sehr viele perennirende Pflanzen gibt, die keine solchen Oele secerniren, und in der von Altenkirch untersuchten Geröllflora Sachsens nur Thymus serpyllum als solche auftritt, so darf wohl daraus geschlossen werden, dass die bekannten xerophilen Merkmale genügen, um der Insolation erfolgreich zu begegnen, oder dass sich der bei der Mehr-

---

1) Man vergleiche den von Tyndall l. c. beschriebenen und abgebildeten, sehr complicirten Apparat.

zahl der Xerophyten wenig massige und eine äusserst geringe Oberfläche darbietende, an ausstrahlenden Kanten und Spitzen aber reiche Körper überhaupt nicht oder nur in Ausnahmefällen auf eine tödtliche Temperatur erwärmt. Sicherlich kann man auch annehmen, dass die Differenz der absoluten Temperaturen, die man unter den in der Natur gegebenen meteorologischen Bedingungen an zwei Körpern erhielte, wenn man den einen mit einer Dampfhülle umgäbe, den anderen dagegen nicht, eine so minimale ist, dass sie von gar keinem biologischen Werthe sein würde, selbst dann nicht, wenn es sich um völlige Windstille handelte. Denn wenn ein Nutzen geboten werden sollte, müsste man wohl Temperaturunterschiede von wenigstens mehreren Graden erwarten dürfen.

Auf Grund dieser Ueberlegungen scheint mir auch die Bemerkung, welche Altenkirch betreffs einer ev. Bedeutung der Verdunstungskälte der Oele des Thymian (l. c. pag. 383) macht, problematisch zu bleiben, eine Vermuthung, welche vorher schon von Grisebach und Focke ausgesprochen worden war (vgl. oben). Wenn es sich so verhielte, könnten die xerophytischen Formationen überhaupt nur aus Oelpflanzen zusammengesetzt sein; es gibt aber sehr viele Xerophyten, die ihnen in Structur und Wasserversorgung durchaus gleichen und, obwohl sie keine ätherischen Dämpfe hervorbringen, dieselben Standorte mit ihnen theilen.[1])

Ich bin mir bewusst, eine directe physikalische Widerlegung der Tyndall'schen Theorie mit diesen Ueberlegungen nicht erbracht zu haben; vielmehr bin ich der Meinung, dass eine solche erst mit der Feststellung der absoluten Temperaturunterschiede bei Ein- und Ausschaltung der Oelatmosphäre gegeben wäre, Differenzen, deren Kenntniss eine stricte physikalische Entscheidung herbeiführen würde. Solche Versuche anzustellen war ich nicht in der Lage.[2])

---

1) Vgl. hierzu Pfeffer l. c. I pag. 501 Anm.: „Als Schutzmittel gegen zu starke Erwärmung dürfte die ansehnliche Absorption der dunklen Strahlen in den Dämpfen der ätherischen Oele kaum von hoher Bedeutung sein". Ferner pag. 220 Anm.: „Durch die Beimengung des Dampfes von ätherischen Oelen wird die Sonnenwirkung wohl nicht sehr erheblich vermindert." — Was den Schutz vor nächtlicher Abkühlung betrifft, so gilt die gleiche Ueberlegung.

2) Auch die von Grisebach angedeutete Wirkung der Verdunstungskälte und Transpirationsverzögerung kann ich aus diesem Grunde nicht erörtern, halte ihre biologische Bedeutung aber für äusserst unwahrscheinlich, da es sich nur um ganz minimale Differenzen handeln kann.

Physiologisches.

Nach einem Referate im Botanischen Centralblatte (1898 Bd. 76 pag. 137 u. 138) ist H. Henri Dixon der Meinung, „dass die ätherischen Oeldämpfe ähnlich wie CO_2 etc. durch Eindringen in die Intercellularen eine Verminderung der Transpiration resp. Verdampfung herbeiführen. Nach einigen vorläufigen Experimenten konnte dies sicher festgestellt werden, indem durch die von Artemisia absinthium ausströmenden Dämpfe eine Herabsetzung des Transpirationsverlustes von Syringa und Cytisus-Zweigen bewirkt wurde.“

Ich will die Richtigkeit der Ergebnisse Dixon's nicht bestreiten aber ich glaube, dass man sie keineswegs verallgemeinern darf, da meine Versuche einen anderen Schluss näher legen. Zunächst benutzte ich als Indicator für die Verdunstungsdifferenz die bekannte Probe mit Cobaltpapier, indem die zu prüfenden Blätter zwischen je zwei Stücke dieses Papieres und ausserdem zwischen zwei Glasplatten gelegt wurden. Verwendet wurden kräftige Sprosse der unten genannten Pflanzen, denen die Blätter bis auf zwei gegen- resp. nahestehende abgeschnitten wurden. Der in Wasser stehende Trieb wurde so aufgestellt, dass jedes Blatt in eine Krystallisirschale hineinragte, in welche es durch eine runde Glasplatte so eingeschlossen wurde, dass der Stiel durch einen schmalen Spalt unbehindert die Wasserzufuhr vermitteln konnte. In die eine dieser Schalen wurde ein kleines Gefäss mit dem zu benutzenden Oele unterhalb des Blattes aufgestellt, weil die Benutzung von lebenden Kräutern zur Produktion der Oeldämpfe wegen der Eigentranspiration derselben nicht anging.

Gebraucht wurden für diese Versuche Sprosse von Syringa vulgaris und Impatiens glanduligera. Bei Verwendung eines etwa linsengrossen Tropfens von Thymianöl (25—50 mg) im Schatten und in der Nähe eines Ostfensters (mittags) wurde nach vorherigem Vergleiche selbst nach mehrstündiger Exposition sowohl bei Syringa wie bei Impatiens kein Unterschied in der Transpiration wahrgenommen, obwohl die geringe Masse des Oeles in dem kleinen Raume eine stark duftende Dampfatmosphäre erzeugte.

Auch wenn unter sonst gleichbleibenden Bedingungen statt des kleinen Tröpfchens 2 ccm desselben Oeles eingeführt wurden, änderten sich die Ergebnisse bei zwei- bis dreistündiger Exposition nicht. Auch ein Unterschied in der Oeffnungsweite der Stomata war bei mikroskopischer Prüfung nicht festzustellen, einen Fall (Impatiens) ausgenommen, wo die Oelpflanze bedeutend engere Spalten aufwies als die Controlpflanze.

Es war anzunehmen, dass bei einer ökologisch wirksamen Herabsetzung der Transpiration durch Oeldämpfe ein mindestens unzweifelhafter Unterschied bei diesen Proben sich hätte herausstellen müssen, da in dem Cobaltpapier ein sehr empfindlicher Gradmesser für relative Feuchtigkeitsdifferenzen gegeben ist.

Das Ausbleiben derselben gab daher Veranlassung zu einer genaueren Nachprüfung der Dixon'schen Annahme und Experimente durch einige Wägungsversuche an Blättern und ganzen Pflanzen.

Bei diesen Versuchen fanden annähernd gleich grosse und unter möglichst gleichen Bedingungen an demselben Sprosse gewachsene Syringen-Blätter Verwendung (Syringa vulgaris). Sie wurden in kleine, mit Leitungswasser gefüllte und mit Olivenöl abgeschlossene Gläschen und sodann jedes für sich auf einen Teller unter eine Glasglocke oder ein grosses Becherglas gestellt. Dabei wurde Sorge getragen, dass je zwei zusammengehörige Blätter betreffs der Glocke, der Licht- und Temperaturverhältnisse etc. sich unter möglichst ähnlichen Bedingungen befanden.

Um die Wirkungen des Oeles festzustellen, wurde zeitweise ein Uhrschälchen mit dem Oele (Menthaöl, 25—50 mg) unter die betreffende Glocke gesetzt.

Zur Controle der Blattversuche wurde ein Vergleichsversuch an jungen Bohnenpflanzen (Phaseolus) mit völlig entwickelten primären Laubblättern ausgeführt. Die Pflanzen waren aus Samen in kleinen Töpfen erzogen worden und hatten sich in den Grössenmaassen fast gleich entwickelt. Die Töpfe erhielten bei Beginn des Versuches einen allseitigen Stanniolbelag.

Als Resultat der vorgenommenen Wägungen ergab sich, dass die Oeldämpfe eine merkliche Herabsetzung der Transpiration nur mit gleichzeitiger Schädigung der Blätter bewirken, wenigstens bei längerer Einwirkung.

Die folgenden Tabellen beziehen sich auf drei Versuchsreihen und geben die absoluten Gewichtsverluste (in mg) von Wägung zu Wägung an.[1])

A. (Syringa-Blätter):

Zeit:	4-5	5-6	10-11	11-12	12-1	1-2	2-3	3-4
I	354	416	1070	880	1060	730	475	0
II	468	**384**	*896	**534**	**410***	**180**	**100**	**0**

1) Die Sternchen in den Tabellen bezeichnen die Zeitpunkte, wo deutliche Schädigung der Pflanzen festzustellen war. Die fettgedruckten Zahlen bedeuten die Zeit der Oeleinwirkung.

B. (Syringa-Blätter):

Zeit:	3-4	4-5	5-6	6-7	9-10	10-11	11-12	12-3	3-4	4-5	5-7
I	60	30	35	0	55	75	75	250	10	45	50
II	55	65	30	5	80	90	**100**	**280**	**10**	**45**	**45**

C. (Bohnenpflanzen):

Zeit:	10-12	12-2	2-4	4-6	10-12	12-2	2-4	4-6	8-10	10-12	12-2	2-4	4-6	8-10	10-12
I	420	260	130	120	310	190	140	130	2350	1280	370	180	120	450	820
II	490	320	170	120	440	**230**	**150**	170	2545	**1170**	**380**	***350**	170	***380**	540

In jedem Falle wurde das stärker transpirirende Exemplar für die Einwirkung des Oeles bestimmt (II), das andere diente zur Controle (I).

In den Fällen A und C tritt die von Dixon angegebene Depression der Verdunstung nach Einwirkung der Oeldämpfe deutlich ein. Im Versuche A verlor II im Laufe der ersten Versuchsstunde 114 mg Wasser mehr als I. Nachdem dann das Oel eingeführt war, verlor in der nun folgenden Stunde (5—6 nachmittags) II 84 mg weniger, I aber 62 mehr als in der ersten Stunde. Darauf wurde das Oel entfernt und die Glocke sorgfältig gereinigt. Am nächsten Morgen zeigte sich Blatt II erschlafft, während I straff und frisch erschien. Die Schädigung zeigte sich auch darin, dass II am zweiten Tage mit einem 174 mg geringeren Verluste einsetzte als I. In den folgenden Stunden (11—4) wurde II wieder in die Oelatmosphäre gebracht. In der ersten dieser Stunden (11—12) verlor II 362 mg weniger als von 10—11 ohne Oel, I in der gleichen Zeit nur 190 weniger. Dann steigt bei I die Verdunstung zwischen 12 und 1 stark, um dann dauernd zu fallen, während sie bei II von 11 Uhr ab stetig und schnell zu sinken beginnt. Um 1 Uhr zeigten sich bei II abgestorbene und gebräunte Stellen.

In dem anderen Versuche mit Fliederblättern (B) wurde die Oelatmosphäre erst am zweiten Tage eingeführt und bis zum Ende des Versuches beibehalten. In diesem Falle war II von 9—10 Uhr stärker gefallen, von 10—11 langsamer gestiegen als I. Nach Einführung des Oeles um 11 Uhr nahm II jedoch langsam zu, während I gleich blieb (bis 12 Uhr). In den folgenden drei Stunden verliert II ebenfalls ein wenig mehr, um bis 4 eine geringe Herabsetzung zu erleiden und von da ab mit I übereinzustimmen. Ein bestimmter Zeitpunkt von Schädigung wurde hier nicht notirt.

Versuch C wurde mit ganzen Bohnenpflanzen ausgeführt. Das Oel wurde am zweiten Tage nach der zweiten Wägung eingesetzt

und wirkte vier Stunden (von 12—4 Uhr). Es zeigte sich eine sofortige Herabdrückung des Transpirationsverlustes bei II, indem diese Pflanze 210, die Controlpflanze in den ersten beiden Stunden (12—2) nur 120 mg weniger verlor als in den vorhergehenden. Auch in den folgenden zwei Stunden sinkt II schneller, aber um 4 Uhr, als das Oel entfernt wird, steigt es plötzlich, während I langsam weiter abfällt. Am dritten Tage setzte II wieder, wie im Anfang, mit höherer Transpiration ein. Um 10 Uhr wurde das Oel wieder eingestellt. Nun fielen beide in den folgenden Stunden schnell ab, II etwas rascher, und erreichten um 2 Uhr etwa dasselbe Niveau (10 mg Unterschied). Bei fernerem Verbleiben des Oeles in II (von 2—4 Uhr) fiel I nun aber schneller, nach Entfernung des Oeles (um 4 Uhr) aber wieder II beträchtlich schneller. Am nächsten Morgen zeigte II deutliche Erkrankung (Vergilbung und Kräuselung der Spreiten), während I völlig gesund blieb. An diesem Tage setzte II auch mit einer bedeutend tieferen Transpiration ein (70 mg weniger). Die Schädigung von II war aber bereits am zweiten Tage erkennbar, indem die Pflanze die nyktitropischen Bewegungen einstellte, während I bereits um 2 Uhr schlief.

Versuch A wurde im Freien bei Insolution, B und C wurden im Laboratorium am Fenster ausgeführt.

Aus diesen Erscheinungen, im Zusammenhange mit den folgenden Versuchen, glaube ich den Schluss ziehen zu dürfen, dass eine Herabsetzung der Transpiration durch Einwirkung ätherischer Oeldämpfe bis zu einem ökologisch wirksamen Niveau nur mit gleichzeitiger Schädigung der transpirirenden Organe stattfinden kann, welche, wie aus dem Folgenden hervorgeht, höchst wahrscheinlich in einer Vergiftung der Gewebe ihre Erklärung findet.

Die toxische Wirkung der ätherischen Oele auf Menschen und Thiere ist bekannt.[1]) Ich habe auch einige Versuche über die giftige Wirkung der Dämpfe auf Schnecken und Insekten gemacht, welche dasselbe ergeben haben. Fliegen, Bienen und Hummeln wurden in einer Atmosphäre von Menthaöl in einer bis mehreren Stunden betäubt und getödtet. Schnecken, die auf ein mit Gaze bedecktes, ölhaltiges (Mentha) Gefäss gesetzt worden waren, wurden äusserst unruhig, sonderten sehr viel Schleim ab und starben nach kurzer Zeit ab (Limax agrestis).

Die Giftwirkung dieser Dämpfe auf verschiedene Pflanzen wurde in folgender Weise ermittelt: Bei jedem Versuche wurden je zwei

1) Vgl. Husemann etc., Pflanzenstoffe (1882) I pag. 88.

möglichst gleiche, kräftige und mit gesunden Blättern versehene Sprosse verwendet, von denen jeder, in einem mit weissem Papier umwickelten Glase mit Wasser stehend, sich auf einem gleichfalls Wasser enthaltenden Teller befand, der mit einer ausreichend grossen Glasglocke oder mit einem Becherglase überdeckt wurde. Unter einer Glocke jedes Paares befand sich ausserdem ein Cylindergläschen mit irgend einem ätherischen Oele (etwa 1—2 ccm). Die Pflanze der mit Oel beschickten Glocke soll kurz die Oelpflanze, die andere die Controlpflanze genannt werden. Da ganz gleiche Triebe nicht zu erhalten sind, wurde der scheinbar kräftigere immer als Oelpflanze, und im Falle einer Ungleichheit der Glocken stets die grössere für dieses Exemplar benutzt.[1])

Es ergab sich Folgendes:

I. Versuche bei regnerischem Wetter oder schwacher Insolation.

1. Sinapis alba mit Pfefferminzöl, 26. 5. bis 3. 6. Am 19. 5. sind die jungen Blätter der Oelpflanze abgestorben, am 3. 6. ist sie völlig todt, während das Controlexemplar noch bis zur Entwickelung von Blüthenknospen (bis zum 20. 6.) aufbewahrt wurde. Es wurde dann gleichfalls mit demselben Oele behandelt und starb in einigen Tagen ab.

2. Syringa vulgaris mit Origanumöl, 12. 6. bis 17. 6. Am 17. 6. ist die Oelpflanze völlig todt (alle Blätter braun), die Controlpflanze noch vollständig gesund. (An einem Tage mittelstarke Insolation.)

3. Salvia officinalis mit Pfefferminzöl. Zwei Drittel der Blätter am Oelexemplar nach einigen Tagen ganz oder zum Theil getödtet, am anderen sämmtlich frisch.

4. Origanum vulgare mit Origanumöl. Nach 8 Tagen etwa (17. 6) sind an der Oelpflanze wenige kleine Stellen gebräunt, am 21. 6. mehrere Blätter todt, am 26. 6. fast sämmtliche. Die Luftpflanze ist am 29. 6. noch völlig grün.

5. Dictamnus alba mit Origanumöl, 17. 6. bis 20. 6. Zwei grosse Fiederblätter, das Oelblatt am 19. 6. bereits braun, am 20. vollständig abgestorben. Dagegen war das Controlblatt am 23. 6. noch ganz gesund und wurde noch einige Tage lang frisch erhalten und dann beseitigt.

6. Mentha viridis mit Pfefferminzöl, 17. 6. bis 21. 6. Am 21. 6. sämmtliche Blätter der Oelpflanze getödtet; am 26. 6. die andere noch

1) Die ev. Aufnahme von Oeldämpfen durch das Culturwasser hat keinen Einfluss auf das Gedeihen, wie ein vergleichender Versuch mit Lavandula vera in einer starken Emulsion erwies.

ganz gesund bis auf die Spitzen einiger unterer Blätter; nach mehrmaliger stärkerer Besonnung ist sie auch noch am 28. 6. zu zwei Drittel frisch geblieben.

II. Versuche bei starker Besonnung.

7. Lavandula vera mit Lavendelöl, 31. 5. bis 4. 6. Am 4. 6. sind mehrere Blätter unter der Oelglocke abgetödtet, am 2. 6. waren bereits mehrere gewelkt. Die Luftpflanze frisch geblieben.[1])

8. Syringa chinensis mit Origanumöl, 31. 5. bis 2. 6. Nach $^1/_4$stündiger Insolation ist die Oelpflanze gewelkt, die Controlpflanze ganz turgescent; am 2. 6. an der ersteren mehrere Blätter getödtet. Im Laufe einiger Tage starb der ganze Zweig auch nach Entfernung der Glocke ab, während der andere unter denselben Bedingungen grün blieb.

9. Origanum vulgare mit Origanumöl, 31. 5. bis 3. 6. Am 2. 6. zeigen sich an fast allen Blättern kleinere und grössere schwarzbraune, abgestorbene Partien, und am 3. 6. ist die Mehrzahl der Blätter todt. Die Controlpflanze ist noch mehrere Tage später frisch grün.

10. Salvia officinalis mit Origanumöl, 3. 6. bis 4. 6. Nach $^1/_2$stündiger Insolation ist das Oelexemplar deutlich gewelkt (Blätter schlaff und gekräuselt, Triebe überhängend), die Luftpflanze dagegen vollständig turgescent. Nach $2^1/_2$ Stunden die erstere völlig gewelkt, die zweite ein wenig angewelkt. In der Nacht zum 4. 6. hatte sich die Oelpflanze wieder erholt und war bis auf einige abgestorbene Hochblätter fast wieder ebenso straff geworden wie die andere.

11. Cladophora. Sehr einfach und deutlich ist die Giftwirkung der ätherischen Oele nachzuweisen, wenn man ein kleines Gefäss mit Cladophora-Fäden zusammen mit einem Uhrschälchen, das ein wenig ätherisches Oel enthält, unter eine Glasglocke stellt. Nach wenigen Stunden nimmt das Wasser so viel von den Oeldämpfen auf, dass es intensiv danach schmeckt, und nach 1—2 Tagen ist die Cladophora stark plasmolysirt und abgestorben, während das Controlglas frische, grüne Fäden enthält. Mit schwärmenden Algen, z. B. Gonium, ist das Experiment noch anschaulicher auszuführen, weil hier an der Bewegung ein Maassstab der Einwirkung gegeben ist.

Wie aus den angeführten Versuchen hervorgeht, lassen sich die ersten Anzeichen einer schädlichen Wirkung der Oeldämpfe gewöhnlich als Welkung erkennen, dann folgt ein durch Bräunung oder

---

1) Es hat den Anschein, als ob diese Pflanze gegen die Dämpfe des eigenen Oeles resistenter sei als gegen die anderer Arten. Vielleicht sind auch die stark aromatischen Arten überhaupt resistenter gegen diese Gifte (vgl. Versuch 10), was biologisch sehr wohl zu verstehen wäre.

Schwärzung bemerkbares Absterben discreter Stellen, die sich allmählich vergrössern und sich bis zu den stärkeren Blattnerven ausdehnen und endlich zusammenfliessend das ganze Blatt ergreifen. Bei durchsichtigen Blättern (Syringa, Impatiens, Menyanthes z. B.) war ausserdem eine deutliche Infiltration des Intercellularsystems zu erkennen.

Aus diesen Absterbeerscheinungen lässt sich schliessen, dass die Dämpfe durch die Spaltöffnungen in das Blatt eindringen und dann von den feuchten Zellmembranen wie durch Wasser absorbirt werden, so dass sie unmittelbar auf das Protoplasma einzuwirken vermögen.[1])

Ferner deuten die Plasmolyse bei Cladophora und die Infiltration der Blätter darauf hin, dass die Oele eine reichliche und schnelle Wasserauspressung veranlassen, was eine Anfüllung der Intercellularen mit Wasser zur Folge hat. Unter diesen Umständen wird die Verdunstungsfläche naturgemäss beträchtlich herabgesetzt, da das flüssige Wasser nur in der Nähe einer Spaltöffnung verdunsten kann, während unter normalen Bedingungen in den Wandungen des gesammten Intercellularsystems eine bedeutend grössere Fläche zur Verfügung steht.

Auf eine derartige Verstopfung der Intercellularen möchte ich die infolge der Oeldampfeinwirkung eintretende Depression der Verdunstung zurückführen. Bei dieser Annahme wäre auch ein anderes Verhalten (wie in den Versuchen B und C) verständlich, da der Infiltrationsprocess ganz ungleichmässig von statten gehen kann.[2])

Im Vergleiche zu der bekannten transpirationssteigernden Wirkung der Anästhetica[3]) böten danach die ätherischen Oele ein ganz anderes Verhalten, indem sie zwar auch eine stärkere Wasserausscheidung veranlassen, aber in flüssiger Form und infolgedessen scheinbar hemmend auf die Wasserabgabe einwirken.

2. Bedeutung der exogenen ätherischen Oele als Thierschutzmittel.

Obwohl schon von mehreren Forschern [vgl. z. B. Darwin; Kerner, Stahl[4])] die Bedeutung der Schutzmittel für die Artenstatistik der Viehweiden nachgewiesen wurde, so scheinen doch noch bei vielen

1) Ueber Aufnahme äther. Oele durch Membranen vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle pag. 226.

2) Vgl. auch die bei Salvia off. angegebene Erscheinung.

3) Vgl. Woods in Burgerstein, Materialien etc. der Transpiration der Pflanzen III, pag. 30, und Bot. Jahresber. XXI (1893) I pag. 15.

4) Darwin, Entstehung der Arten, Cap. 3. — Kerner, Pflanzenleben II. pag. 419, und Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste pag. 201, 204, 205. — Stahl, l. c. — Ueber Schnecken vgl. auch Ludwig, Beziehungen zw. Pflanzen u. Schnecken. Sammelref. Bot. C.-Bl. Beih. 1891 pag. 37.

Zweifel zu bestehen in Hinsicht wenigstens auf die sogenannten chemischen Schutzmittel, welche die auf den Weiden beobachteten Wirkungen hervorrufen sollen. Eine bloss theoretische Erwägung dieser Verhältnisse und vieler ähnlicher Schutzfragen führt allerdings oft zu einer Skepsis, die gegenüber den vorliegenden Beobachtungsergebnissen unberechtigt erscheint. Es ist jedoch nicht meine Aufgabe, mich mit dieser umfangreichen und schwierigen Frage im Allgemeinen zu befassen. Ich beschränke mich auf einen kleinen Antheil, indem ich zu erörtern suche, ob in der Annahme des Schutzes gegen Thiere ein befriedigenderes Verständniss der Bedeutung der exogenen Oele zu finden ist als in der Tyndall'schen Hypothese.

Wenn man absieht von der Möglichkeit, dass die ätherischen Oele ein Schutzmittel gegen parasitäre Pilze [1]) oder gegen Fäulniss [2]) seien, so kommt ausser der Lösung, welche die Tyndall'sche Auffassung dieser Frage gab, nur noch die Meinung in Betracht, dass in ihnen ein Schutzstoff gegen pflanzenfressende Thiere zu vermuthen sei.

Nachdem im Vorhergehenden einige Thatsachen angeführt worden sind, welche die Bedeutung der ätherischen Oele als xerophiles Hilfsmittel unwahrscheinlich machen, sollen jetzt die wichtigsten Erscheinungen besprochen werden, die man als eine Bestätigung der Thierschutztheorie ansehen darf.

Schutz der Reproductionsorgane.

Dieser Gegenstand ist von Kerner in seiner Abhandlung über „Die Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste" sehr eingehend behandelt und in den Hauptzügen erledigt worden.

Wenn man die Tyndall'sche Hypothese als zu Recht bestehend annimmt, so wird man auf die Vertheilung der Drüsen an der Pflanze

---

1) Gegen diese Annahme (Focke's) spricht die relativ sporadische Anordnung der Drüsen und die Isolirung des Inhaltes gegen die umgebenden Gewebe. Es bleibt überall genügend Spielraum für das Eindringen und die Entfaltung der kleinen Parasiten.

2) Eine solche Annahme hätte einen Sinn wohl nur bei Wasserpflanzen oder unterirdischen Organen. Bei letzteren sind die Oele aber verhältnissmässig selten (Labiaten etc.) und bei Acorus und anderen Pflanzen mit endogenen Behältern sind die Membranen häufig verkorkt und bleiben auch bei Fäulniss intact (s. oben Zacharias). — Nach dreieinhalbmonatlichem Faulen in Teichwasser fand ich auch die Drüsen an Blättern von Rosmarinus, Salvia officinalis, Mentha viridis und die Excretzellen in Blattstielstücken und -Querschnitten von Peperomia der Mehrzahl nach unverändert, obwohl die Theile fast bis auf die Cuticular- und Holzsubstanz zerstört waren.

kein Gewicht zu legen brauchen, da die schützende Dampfhülle sich bilden würde, mögen die Excretionsorgane am Stengel, an den Blättern oder Blüthen sich befinden. Hält man aber die Annahme einer Thierschutzwirkung für näher liegend, so wird man in vielen Fällen aus der Vertheilung der Schutzdrüsen eine Bekräftigung dieser Meinung entnehmen können.

Zwischen bestimmten Gruppen thierischer Pflanzenfeinde zu unterscheiden ist von grosser Wichtigkeit für das Verständniss der Schutzmittel. Es besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen der Art wie Weidethiere (die Hufthiere aller Zonen) die Existenz der Pflanze bedrohen und den Schädigungen, die von Seiten der Insekten und Schnecken ausgehen. Die Verschiedenheit liegt einmal in dem der Grösse und Lebensweise angemessenen Nahrungsbedarfe der Consumenten, andererseits in der Beschaffenheit der Mittel, mit deren Hülfe die Nahrung gewonnen wird. Wenn Hunderte von Blattläusen im Laufe mehrerer Monate nicht im Stande sind, ein einziges Pflanzenindividuum zu vernichten, so vermag eine Wegschnecke [1]) vielleicht deren viele zu zerfressen, und ganz unvergleichlich grösser sind im Verhältnisse dazu wiederum die Ansprüche, die ein grosses Weidethier an die Pflanzenwelt stellt.

Dass die in inneren Drüsenorganen gebildeten Oele in erster Linie als Schutzmittel fungiren, kann nach den vorliegenden Untersuchungen [2]) und besonders nach der Entdeckung der Entleerungsapparate der Rutaceendrüsen durch Haberlandt kaum noch in Zweifel gezogen werden. Dieser Forscher hat für mehrere Rutaceenarten (z. B. Ruta graveolens, Dictamnus alba) nachgewiesen, [3]) dass der Deckel der in den Blättern befindlichen Drüsen einen Bau besitzt, der es bewirkt, dass selbst bei geringen Krümmungen (wie man sich bei Ruta besonders leicht überzeugen kann), ja selbst beim blossen Schütteln der Pflanze das Excret ausgestossen wird und in einem Tropfen sich auf der Oberfläche des Blattes ablagert. Hier liegt es wohl sehr viel näher, an ein Schutzmittel gegen Thiere zu denken, als an die physikalische Wirkung einer Verdampfungsschicht oder an ein Lackiren der Blätter im Sinne von Volkens.

---

1) Ein Exemplar des Arion empiricorum zerstörte in etwa 14 Tagen fast vollständig ein kräftiges mehrstengeliges Lamium album (das in einigen Wochen übrigens sich wieder völlig regenerirt hatte).

2) Vgl. die oben citirte Litteratur. Kritische und vergleichende Experimente finden sich nur bei Stahl, l. c.

3) Haberlandt, l. c. Vgl. auch Stahl, l. c. pag. 47 Anm.

Die Bedeutung der Oele der Blüthen braucht nicht eingehender erörtert zu werden; es ist aber von Interesse, zu erwähnen, dass hier eines der zahlreichen Beispiele vorliegt, wo gewisse Stoffe auf verschiedene Organismen ganz heterogene Reize ausüben und demgemäss eine doppelte Function zu erfüllen im Stande sind. Denn während man die Bedeutung der Blumenduftstoffe, die meistens den ätherischen Oelen zugehören in allererster Linie in der Beziehung der Insekten zu den Pflanzen suchen muss, so ist doch von Kerner[1]) gezeigt worden, dass sie einen nicht unwesentlichen Schutz für diese Theile bedingen.

Bei fast allen unseren Geranium-Arten findet sich in der Blüthenregion an Blüthenstielen, Kelchen und Fruchtklappen eine reichliche Drüsenbehaarung, die besonders bei Geranium pratense stark entwickelt ist, dessen Drüsen einen sehr klebrigen und eigenthümlich schmeckenden Stoff absondern. Kleine Insekten haften daran fest (z. B. Aphiden). Wo die Drüsen, wie am Blüthenstiele von G. palustre fehlen oder schwach entwickelt sind, wie bei G. sanguineum, stellt sich eine Bekleidung von abwärtsgerichteten oder abstehenden Deckhaaren oder langen Borsten ein, deren Bedeutung bezüglich der Schnecken bekannt ist. Die borstigen Blüthenstiele werden selbst von der Weinbergs- und Ackerschnecke nicht gefressen.

Wie energisch die Wirkung des Oelexcretes von G. Robertianum auf Schnecken ist, dürfte bekannt sein.[2]) Man kann sich jederzeit leicht von dieser Wirkung überzeugen. In einem Fütterungsversuche mit der in den Gebüschen der Muschelkalkhänge bei Jena sehr häufigen Helix arbustorum waren die Blüthen und Knospen eines Sprosses von G. Robertianum zwar stark beschleimt — ein Zeichen, dass die Thiere die vorgelegten Stücke gefunden und bekrochen hatten —, aber Fressspuren waren nicht vorhanden, obwohl die Thiere ausgehungert waren. Diese Schnecke ist überhaupt ebenso empfindlich gegen chemische Schutzmittel wie Helix hortensis, die fast nur abgestorbene oder kranke Pflanzenstoffe geniesst.

Von hungernden Exemplaren der Helix pomatia dagegen wurden die Blüthen dieser Pflanze gefressen; sie enthalten also offenbar keinen dieser Art unangenehmen Stoff (wie z. B. die von Primula officinalis, die selbst von diesen überaus gefrässigen Thieren nur in Spuren bei grossem Hunger angegangen wurden), würden ihnen also ohne Weiteres zum Opfer fallen, wenn die Vegetationsorgane mit ihrem

1) Kerner, Schutzmittel der Blüthen pag. 204, 205.

2) Vgl. Stahl, Pflanzen und Schnecken pag. 46.

giftbewehrten Drüsenkleide sie nicht zurückhielten, die Pflanze zu besteigen. Ich habe auf G. Robertianum bisher keine Schnecke gesehen (vgl. die Versuche bei Stahl, l. c. pag. 46). Helix arbustorum hatte in dem obigen Versuche nach vier Tagen zwar die Fruchtkelche abgenagt, aber sie unberührt liegen lassen.

In einem anderen Falle wurde einigen Exemplaren von H. pomatia eine Stengelspitze des Geranium pyrenaicum mit Blättern und Blüthenknospen vorgesetzt. Am dritten Tage darauf war alles noch unberührt, obwohl die Thiere sicherlich sehr hungrig waren, wie daraus hervorging, dass sie an diesem letzteren Tage Blätter von Achillea millefolium sofort angingen und stark befrassen, während das Geranium noch zwei Tage später kaum berührt war. Man muss dabei berücksichtigen, dass die Schnecken die „Gewohnheit" haben, bei ihrer abendlichen und nächtlichen Nahrungssuche über vielerlei Gegenstände zu kriechen und überall, die Raspel stets in Bereitschaft, herumnagen und zunächst alles auffressen, was nicht sofort einen negativen Reiz auf ihre Fühler ausübt, wie etwa ein mit ätherischem Oele bestrichenes Möhrenstückchen oder die Drüsen von Robertianum. Ausserdem muss man bedenken, dass diese Thiere fast stets — wenigstens die Gehäuseschnecken — im Hungerzustande sind, wie ein Fütterungsversuch gleich nach dem Einfangen oft genug beweist. Dieser Umstand ist verständlich; denn bei starker Hitze und Trockenheit sind die Thiere bei der sehr hygrophilen Beschaffenheit ihres Körpers, dessen Schale offenbar zum guten Theile einen Trockenschutzapparat [1]) darstellt, oft Tage lang gezwungen, sich einzukapseln. Ihre Langsamkeit trägt das ihre dazu bei, so dass nur ein permanenter Hungerreiz und die Fähigkeit, sehr lange ohne Nahrung verharren zu können, den Thieren das Leben ermöglicht.

Diese Eigenschaften erklären es, warum man oft genug im Freien Schnecken an Pflanzentheilen fressen sieht, die der Theorie nach vor ihnen geschützt sein sollten. Eine momentane Beobachtung ist aber in allen diesen Fällen unzureichend. Verfolgt man irgend ein Individuum längere Zeit, so wird man dasselbe finden, wie die Versuche es ergeben: unter gleichzeitiger Darbietung zusagender und geschützter Pflanzennahrung wird letztere wohl berührt und hier und da wenigstens

---

1) Die Nacktschnecken sondern, wie Limax agrestis, entweder viel grössere Mengen oder aber einen zähen, gallertartigen Schleim ab: Limax maximus, Arion empiricorum.

von den grösseren Arten angefressen, einer völligen Vernichtung unterliegen aber nur die ersteren.[1])

Da wohl die meisten Schnecken sehr leistungsfähige Speicheldrüsen besitzen, so gelingt es ihnen nicht selten, selbst solche Dinge durch reichliche Bespeichelung „schmackhaft“ zu machen, die sie in einem weniger hungrigen Zustande, oder wenn grössere Auswahl vorhanden wäre, nicht angreifen würden. Die massige Entwickelung dieser Drüsen könnte als eine Gegenanpassung angesehen werden, wie die Fähigkeit, lange ohne Nahrung verbleiben zu können.

Das Resultat fast aller Versuche ist, dass es auf die Auswahl des Futters ankommt, und das alles ungeschützte eher und „lieber“ gefressen wird, während das Gegentheil eine Ausnahme bleibt, die sich aus der Lebensweise und den Anpassungen der Thiere erklärt.

Die Reproductionsorgane der Geranien sind vor Schnecken und ankriechenden Insekten in den meisten Fällen schon durch die Drüsenbehaarung der Stengel und Blätter geschützt, so dass die Excrete der Blüthenregion, die in besonders zahlreichen und langen Drüsenhaaren erzeugt werden, auch als Wehr gegen anfliegende Insekten und vor Allem gegen weidende Thiere in Betracht kommen.[2]) Denn die Geraniumarten, besonders der Wiesen, fruchten zu einer Zeit, wo die Gräser nicht mehr den Grad von Schmackhaftigkeit besitzen werden wie im Frühling und Vorsommer. Dementsprechend ist das grosse und auffallende G. pratense besonders gut an den Kelchen und den grünen, saftigen Fruchtschnäbeln mit diesen Schutzmitteln versehen, welche auch von Helix pomatia und Limax agrestis nicht gefressen werden.

Bei den Labiaten sind ganz ähnliche Einrichtungen betreffs der Verwendung der Drüsen zu bemerken. Im Folgenden sollen die grossen kugeligen für Labiaten charakteristischen, mehrzelligen Drüsenbildungen, die von de Bary[3]) für Thymus eingehender beschrieben wurden, als Serpyllum-Drüsen bezeichnet werden. Diese Art von Drüsen findet sich bei einer sehr grossen Anzahl von Labiaten an Stengel, Blättern, Blüthenstielen, Kelch und Krone, oder einem dieser Theile. Bei anderen Arten treten die Köpfchenhaare oft in grosser Anzahl

---

1) Vgl. Stahl, Bunte Laubblätter. Ann. d. Jardin Bot. de Buitenzorg XIII, 2. 1896 pag. 146: „Der Hungergrad der Thiere ist ein bei der Wahl der Nahrung wichtiger und bei der Deutung der Versuche in hohem Grade berücksichtigungswerther Faktor.“

2) Vgl. über Geranium: Kerner, Schutzmittel pag. 201, 211, 215.

3) De Bary, Vergl. Anatomie pag. 100, 101.

und Länge mehr hervor, oft finden sich beide Formen gemischt (z. B. Salvia-Arten, Teucrium botrys), wobei nicht selten die Köpfchenhaare die Blüthe besetzen. Bei manchen starren Krone, Kelch und Bracteen (meist aussenseits) von solchen klebenden Haaren, z. B. bei Eremostachys laciniata, verschiedenen Scutellarien, Lophantus scrophulariaefolius (hier mit scharfem Geschmacke). Salvia argentea gleicht einem Fliegenstocke, so klebrig ist sie von den Grundblättern bis zu den Spitzen der Blüthenstände und so viele Insekten der verschiedensten Ordnungen, (Käfer, Fliegen und Mücken, Aphiden etc.) fangen sich daran. Solche Drüsenhaare finden sich bei mehreren Salvia-Arten. Die Oberfläche der Unterlippe der Blüthen ist immer frei von Drüsen, so dass den bestäubenden Insekten die Möglichkeit des Anfluges nicht genommen ist; denn alle Insekten, die in Betracht kommen, sind sehr empfindlich gegen Beschmutzung mit Klebstoffen, besonders die Bienenarten.

Die Serpyllumdrüsen finden in der Blüthenregion, hauptsächlich am Grunde der Scheinquirle und an den Kelchen ihren Platz, manchmal auch an den Blüthen selbst. Nicht selten stehen sie auch auf der Innenseite der Kelchröhren, ein deutlicher Wink für ihre Bewerthung. Bei den einheimischen Lamium-Arten findet eine Häufung der überall auf der Pflanze vertheilten Drüsen an den Knoten unterhalb der Scheinquirle statt und zwar in einer Höhlung, welche jederseits zwischen den Blättern liegt und deren Epidermis reichlich mit rothem Farbstoffe und zahlreichen Spaltöffnungen versehen ist;[1]) ebenso reichlich sind die Drüsen an den Kelchen bis an die Spitzen der Zähne.

Ob die Ansammlung der Drüsen an den Knoten als ein Hinderniss für ankriechende Insekten und Schnecken zu deuten sei, wage ich nicht zu entscheiden, da man beide oben auf den Pflanzen antreffen kann. Ameisen (gewöhnlich Lasius niger) findet man sehr häufig in den jungen Fruchtkelchen von Lamium maculatum und album, wo sie die Nektarreste sehr eifrig betasten und belecken. Zu dem Nektarvorrathe der Blüthen können sie wegen der bekannten Reussenbildungen trotz ihrer Kleinheit nicht gelangen. Einen Schaden richten diese Thierchen nicht an, eher würde aus ihrem Vorhandensein das Fernbleiben schlimmerer Feinde, vor Allem der Schnecken, resultiren.

An einem sehr gut entwickelten Exemplare von Lamium purpureum hielt sich Tage lang eine von den gefrässigen, kleinen Ackernackt-

1) Ob hier Nektarien vorliegen, ist mir unbekannt.

schnecken (Limax agrestis) auf, tagsüber in der Erde versteckt und abends oben an den Blättern weidend; es fand sich keine Ameise auf dieser Pflanze und der Schneckenbesuch kostete sie mehrere grössere Blattwunden.

Dagegen lehren Fütterungsversuche mit Helix hortensis noch etwas anderes. Während nämlich durch Alkohol von dem ätherischen Oele befreite Pflanzen nach sorgfältiger Reinigung mit Wasser ohne Scheu gefressen werden, wurden frische Triebe nicht berührt. In anderen Versuchen blieben jedoch nur die stärker mit Drüsen besetzten Kelche mit den Knotenstücken übrig. Ein Stück des Blüthenstandes von Salvia pratensis wurde von der Achse aus zerfressen, die Kelche abgetrennt, aber kaum berührt; ebenso verhielt sich Helix arbustorum, während Helix pomatia alles vertilgte.

Ajuga reptans hat grosse Drüsen vom Serpyllum-Typus an den Knoten des Stengels und der Ausläufer, ebensolche an der Kronröhre und auf der Unterseite der Lippe und einige am Kelche. Das Excret ist bitter und hat einen scharfen Nachgeschmack. Der Blüthenstand wurde selbst von der Weinbergsschnecke kaum berührt.

Bei Lamium galeobdolon ist wie bei Salvia pratensis der Kelch auch innen, besonders am Rande, mit Drüsen versehen; desgleichen bei L. orvala. Thymus vulgaris hat Drüsen an den Blüthen, die ein scharfes Oel enthalten. Salvia sclarea und silvestris haben einen Besatz von Serpyllumdrüsen an Kelchen und Hochblättern. Salvia verticillata und Phlomis tuberosa, mit nur wenigen kleinen Drüsen am Kelche, haben daselbst, und erstere auch am Blüthenstiele, lange, starre Borsten.

Von 80 Labiaten-Arten, welche C. Schmidt[1]) bezüglich ihrer Behaarung untersucht hat, weisen 73 eine Drüsenbekleidung an der Blüthe auf (ohne Unterscheidung von Haar- und Serpyllumdrüsen gezählt), davon 36 an Kelch und Krone (unter diesen 6 auch mit Drüsen an der inneren Kronenröhren- oder Kelchseite), 29 nur am Kelche 8 nur an der Krone. An den Filamenten sind 18, am Griffel 2 Arten mit Drüsen versehen.

Aus dieser eigenartigen Vertheilung der Drüsen an den Blüthentheilen, wobei die Innenseite der Unterlippe stets freibleibt, darf man gewiss den Schluss ziehen, dass wir es mit Schutzeinrichtungen gegen Thiere zu thun haben, welche es letzteren einerseits unmöglich machen,

---

1) C. Schmidt, Vergl. Untersuchungen über die Behaarung der Labiaten und Boragineen. I.-D. Freiburg i. B. 1888.

die erwünschte Nahrung an diesen Pflanzen zu finden (Insekten und Schnecken) oder aber sie durch ihre unangenehmen Eigenschaften, oft schon durch ihren Geruch, abschrecken (Weidethiere).

Schutz der Blätter.

Es ist eine oft hervorgehobene Thatsache und bedarf deshalb keiner näheren Erörterung, dass die mit ätherischen Oelen versehenen Pflanzen (z. B. Thymus, Teucrium, Mentha, Calamintha, Origanum, Ballota, Lamium, Salvia, Geranium) zu jenen Arten gehören, die auf den vom Vieh begangenen Weiden, Wiesen und Triften regelmässig fast ungeschädigt zur Bildung von Blüthe und Frucht zu schreiten vermögen, während Gramineen, Leguminosen und andere oft wie geschoren daneben stehen. Den Weidethieren gegenüber sind also die exogenen Oeldrüsen gewiss von Bedeutung. [1])

Von den Schnecken gilt dasselbe. An den Muschelkalkhängen des Saalethales bei Jena gehören die Schnecken (Helix pomatia und arbustorum) zu den gefährlichsten Feinden der Vegetation, die in grosser Individuenzahl diese Triften bewohnen (vgl. über ihre Häufigkeit Stahl, Pflanzen und Schnecken pag. 20). Man darf bestimmt behaupten, dass eine grosse Menge von Arten auf's äusserste geschädigt würde, wenn es diesen Thieren ermöglicht wäre, sie ohne Weiteres zu fressen. Merkwürdigerweise ist aber gerade die Helix arbustorum, welche für die genannten Gegenden charakteristisch ist, auffallend empfindlich gegen ölhaltige Pflanzen. Während eines zweitägigen Versuches wurden z. B. Triebe von Teucrium botrys zwar stark beschleimt, aber nicht benagt; H. pomatia und hortensis verhielten sich ebenso.

Im Allgemeinen ergaben die Versuche, dass Blätter mit ätherischen Oelen (Labiaten, Geranium, Helianthemum) bei weitem besser gegen Schnecken geschützt waren als andere, denen sie fehlen. Nach Auswaschung des Oeles mit Alkohol wurden z. B. Blätter von Lamium purpureum von Helix hortensis sofort vertilgt; an Teucrium chamaedrys habe ich nur einmal eine Helix arbustorum fressen sehen.

Manche der in den Serpyllumdrüsen der Blätter enthaltenen Oele besitzen einen äusserst starken Geruch und überaus scharfen und oft pfefferartig brennenden Geschmack; es sei erinnert an Thymus, Teucrium montanum, chamaedrys und botrys, an Salvia officinalis, Satureja hortensis, montana und mutica, Glechoma hederacea, Ajuga

---

1) Vgl. Errera, Gradmann, Kerner, Kuntze, Ludwig, Stahl.

reptans, Dracocephalum Ruyschiana, Pulegium cervinum, Micromeria rupestris.

Die Entleerungsapparate der Rutaceenblattdrüsen sind von Haberlandt als Hilfsmittel gegen Thiere gedeutet worden, und ich glaube, dass die Leichtigkeit, mit der die bei frischen Labiatendrüsen in starker Spannung befindliche Cuticula zerplatzt, in derselben Richtung zur Geltung kommt. In einigen Fällen gelingt es auch (Thymus vulgaris, Satureja mutica, montana) durch starke Biegung des Blattes ein Platzen zu veranlassen, doch tritt das sicherlich ganz zurück gegenüber der anderen Eigenschaft der Drüsen sich entweder beim Ueberstreichen über das Blatt mit dem Finger oder der Zunge loszulösen (z. B. Teucrium chamaedrys) oder bei Blättern mit eingesenkten Drüsen bei demselben Versuche die Cuticula der letzteren zerreissen zu lassen. Bei jenen Labiaten, welche Serpyllumdrüsen nur unterseits an den Blättern tragen, scheint die Einsenkung derselben selten zu sein, und bei denen, welche wie Lamium überhaupt verhältnissmässig wenige entwickeln, stehen sie häufig auf den Nerven der Unterseite. An den Stengeln ist die Prominenz der Drüsen wohl die Regel; manchmal findet eine Häufung an den Kanten statt. Beide Vorkommnisse zielen vermuthlich darauf hin, dass schon die erste Berührung eines Thieres einen Stoss auf die Drüsen veranlasst und so der Geruch abschreckend auf den Feind wirkt, ohne dass eine bedeutendere Schädigung vorhergegangen wäre. In diesem Sinne sind wahrscheinlich Pflanzen mit äusseren Drüsen gegenüber denen mit inneren im Vortheil.

Dass die Stengeldrüsen vorwiegend oder immer prominent sind, auch wenn die der Blätter eingesenkt erscheinen, könnte gegenüber den Schnecken wohl in Betracht kommen.

Dictamnus bildet einen ähnlichen Fall, der weiterhin besprochen wird. Pulegium cervinum z. B. gehört hierher, dessen Stengeldrüsen nicht eingesenkt und leicht abzuwischen sind. Bei Satureja hortensis, montana und mutica fehlen diese Stengeldrüsen fast ganz; es treten dafür zahlreiche kleine abwärts gerichtete Borsten auf, die bei Pulegium sehr zurücktreten.

Labiaten, deren Blätter beiderseits reichlich mit Drüsen besetzt sind, tragen sie hier gewöhnlich in Einsenkungen. Diese Erscheinung, welche Hand in Hand geht mit einer weniger leichten Ablösbarkeit des Drüsenkörpers, könnte seine Erklärung vielleicht finden, entweder darin, dass auf diese Weise der unnütze Verbrauch des Oeles durch das Oeffnen der Drüsen beim Zusammenschlagen der windbewegten

Blätter und beim Ueberkriechen von Insekten vermieden wird, oder dass der Erguss des Oeles auf die Blattfläche selbst bei solchen Zufällen unterbleibt, indem es in der Drüsengrube haften bleibt, die ja oft mit einer dickeren Cuticula oder Epidermiswand belegt ist als die übrige Fläche. In letzteren Fällen könnte eine eventuelle Selbstvergiftung des Blattgewebes durch sein Oel, das selbst in sehr verdünnten Emulsionen (z. B. 1 : 200) eine starke Cuticula (Ilex, Mahonia) zu durchdringen vermag, nicht stattfinden. Bei prominenten Drüsen ist diese Gefahr geringer, da sie leicht als Ganzes abspringen.

Es wurde oben bereits gesagt, dass die bekannte thiergeographische Thatsache [1]) der Häufung pflanzenfressender Säugethiere in klimatischen Trockengebieten von vornherein einen ebenso einfachen Erklärungsgrund für die ebenfalls dort stattfindende Zunahme aromatischer Pflanzen böte als die von Tyndall constatirten Absorptionsgrössen der ihr Aroma bedingenden Oele. Da nun ein Vikariiren von morphologischen Trockenschutzeinrichtungen mit dem Vorhandensein von ätherischen Oelen nicht festgestellt werden konnte, dagegen die Vertheilung und der Bau der Aussendrüsen und zugleich die chemische Beschaffenheit der in ihnen erzeugten Oele als Schutzwehr gegen Thiere leicht zu verstehen sind, so liegt es offenbar viel näher in diesen als in den physikalischen Eigenschaften dieser Stoffe, ihre ökologische Bedeutung zu suchen. Vergisst man ferner die Ergebnisse der Weidestatistik nicht, also die thatsächliche Wirkung der Oele auf Thiere, und bedenkt, wie tiefgreifende Umgestaltungen viele thiergeographische Gebiete der Erde durch den Menschen erfahren haben (Mediterrangebiet, nordamerikanische Prairien), während ihr Vegetationscharakter bestehen blieb, so wird man gewiss in den organischen Existenzbedingungen der xerophilen Pflanzen einen ausreichend mächtigen Zuchtwahlfactor für die Ausbildung der in Rede stehenden Organe zu erkennen geneigt sein, mindestens aber die Nothwendigkeit eines Schutzes zugeben müssen.

Wenn trotzdem auch wohl geschützte Pflanzen von manchen jener Thiere angegriffen werden [Distel- und Dorngewächse von Esel

---

1) Vgl. Wallace, Geogr. Verbreitung der Thiere. Uebers. von A. B. Meyer, 1876. — Brehm's Thierleben 3. Aufl. III, pag. 335. — Cornelius, Zug- und Wanderthiere aller Thierklassen (Berlin 1865) pag. 31. — A. Kirchhoff, Pflanzen- und Thierverbreitung 1899 pag. 261. — Darwin, Reisetagebuch (Uebers. von A. Kirchhoff) pag. 89.

und Kameel, scharfe aromatische Kräuter von Ziegen [1])], so ist das selbstverständlich kein Widerspruch, denn wie eine Pflanze sich durch Anpassung des Thieres, so vermag letzteres sich durch sogenannte Gegenanpassung der Nahrungsnoth zu erwehren. Dieser Frage soll weiter unten Erwähnung gethan werden.

Im Zusammenhange mit dem Vorhergehenden möchte ich noch den Diptam als interessantes Beispiel einer durch ätherische Oele geschützten Pflanze besprechen.

Dictamnus alba.

Diese schöne, grosse Rutacee ist sowohl durch die Verschiedenheit der Drüsenbildungen als durch auffallenden Reichthum an solchen Organen ausgezeichnet. Auf der Ober- und Unterseite der Blätter liegen die Deckel zahlreicher innerer Drüsen mit Haberlandt'schen Entleerungsapparaten. Vom Grunde bis in die obere Blattregion ist der Stengel nur von Deckhaaren besetzt, welche bis zu den Blüthen als feine abstehende Borstenhaare sich finden. Oberhalb der Blattregion aber beginnt eine wesentlich andere Form von Drüsen aufzutreten, zuerst spärlich, auch zerstreut zwischen den oberen Blättern, innerhalb der langen lichten Inflorescens aber immer gedrängter auftretend, bis sie an den Blüthenstielen sich fast berühren. In derselben Menge bekleiden sie die Aussenseite des Kelches und den Fruchtknoten, wo sie theilweise auf Emergenzen angebracht sind. Auf der Unterseite der Blüthenblätter kommen sie nur zerstreut vor, innen fehlen sie daselbst ganz. Sodann aber häufen sie sich noch einmal an den Spitzen der Staubblätter dicht unter der Anthere in einer Zone von 5—10 mm und in einer Zahl von mindestens 50. Nach dem Grunde des Staubblattes zu lassen sie grössere Räume zwischen sich und erreichen nicht seine Mitte, oben sind sie so eng gestellt, dass sie sich berühren. Diese Drüsen sind die von Rauter abgebildeten, seine Figur ist aus der vergleichenden Anatomie von de Bary und Sachs' Lehrbuch bekannt; es sind auf winzigen Stielchen sitzende, bei der rothblühenden Form meist roth gefärbte, etwa birnenförmige oder fast kugelige Körper, auf deren freiem stumpfem Ende ein haarartiges Spitzchen von halber Länge der Drüse steht. Auf den Staubfäden sind ausserdem noch kleine Köpfchendrüsen zu bemerken, deren Bedeutung mir unbekannt geblieben ist.

---

1) Vgl. Lagerheim, Zur Frage der Schutzmittel der Pflanzen gegen Raupenfrass. Entomologisk Tidskrift 1900 pag. 215.

Die vorhergenannten kugeligen Drüsen aber, die man auf Grund ihrer Function als Spritzdrüsen bezeichnen könnte, scheinen ausschliesslich im Dienste des Thierschutzes zu stehen. Setzt man eine von den obengenannten Ackerschnecken auf die Innenseite eines Blüthenblattes, wo keine Drüsen stehen, so verhält sie sich nicht anders als auf einer Glasplatte oder auf der Erde. Beginnt sie sich aber fortzubewegen und gelangt dabei an die Unterseite, an ein Kelchblatt, den Fruchtknoten oder die Enden der Staubfäden, so zieht sie augenblicklich die Fühler ein, und wenn sie mit einer grösseren Fläche ihres Körpers die Drüsen berührte, scheidet die Haut sofort eine Menge von weissem Schleime aus, ein Zeichen, dass ein starker Reiz stattfindet. Vermag das Thier die freie Fläche des Blüthenblattes nicht wieder zu gewinnen, oder ersetzt man es etwa auf den Blüthenstiel oder Kelch, so lässt es sich sofort an einem langen Schleimfaden, ähnlich einer Raupe, herab.

An einer im Freien wachsenden Pflanze würde eine Schnecke aber niemals bis in die Blüthenregion gelangen können, da die ganze obere Hälfte des Stengels mit solchen Drüsen besetzt ist, deren Excret zwar für den Menschen einen angenehmen, citronenartigen Geruch besitzt, gleichzeitig aber einen äusserst scharfen Geschmack. Man kann sich durch einen einfachen Versuch davon überzeugen, dass die Schnecken, wenn sie überhaupt an der Pflanze emporklettern, über die Blattregion nicht weit hinauskommen. Man braucht zu diesem Zwecke nur einen entblätterten Stengel durch die Bodenöffnung eines umgekehrt in einer mit Wasser gefüllten Schale stehenden Blumentopfes zu stecken und auf den Topf einige Schnecken zu setzen. Ich benutzte dazu Helix pomatia, arbustorum und hortensis; keine überschritt die angegebene Grenze, während es sonst ihre Gewohnheit ist, an allen senkrechten Gegenständen, draussen und in der Gefangenschaft, emporzukriechen, eine Eigenschaft, die sie vor manchen Angriffen ihrer eigenen Feinde schützen wird.

In Fütterungsversuchen mit Blüthen blieben die Stiele, Kelche und Fruchtknoten und zumeist die Enden der Staubfäden unberührt. Bei dieser Gelegenheit möchte ich erwähnen, dass die Haut des Schneckenleibes bedeutend empfindlicher ist als die ihrer Lippen. Eine Schnecke frisst wohl in der Noth selbst die gelbe Schale einer Apfelsine, wenn man sie aber damit bespritzt[1]), zieht sie sich sofort

---

1) Wenn man Limax agrestis mit dem Oele einer Apfelsinenschale stark bespritzt, stirbt er in kurzer Zeit ab.

zusammen; im ersteren Falle kommt ihr die Einschleimung der Nahrungsstoffe zu Hülfe.

Nun könnte man einwerfen, dass immerhin die Blätter des Diptam den Schnecken erreichbar seien. Man kann das allerdings nicht bestreiten; aus meinen Versuchen muss ich aber den Schluss ziehen, dass es sicher nur dann geschieht, wenn keine besser zugängliche Nahrung zur Verfügung ist.

Ameisen sah ich öfter auf der Pflanze herumlaufen, aber immer nur auf den Blättern, obwohl zahlreiche Individuen des Insektes auf dem Boden vorhanden waren und in den Blüthen des Diptam der Nektar für Ameisen leicht zu erreichen wäre; jedoch die Thiere vermögen an dem drüsigen Stengel nicht emporzuklettern, da sie sofort verklebt werden, wenn auch nicht so wie bei der Salvia argentea, so doch dermassen, dass sie schnell die Flucht ergreifen. Mit künstlich auf die Blüthen gebrachten Thieren kann man das allerdings schwer zeigen, weil sie sich bei dieser Behandlung in der Regel fallen lassen. Es wurde deshalb ein Blüthenstand auf ein grosses, blüthenreiches Exemplar von Centaurea montana gelegt, das von Hunderten einer kleinen Ameise (Lasius niger) besucht wurde. Nach einiger Zeit fanden sich einige Ameisen, welche die Diptamblüthen erkletterten, andere gingen unmittelbar auf den Stengel. Es dauerte aber nicht lange, dann zogen sie sich eiligst zurück oder liessen sich fallen, ein Beweis, dass ihnen irgend etwas nicht zusagte.

Es war denn auch nicht schwer zu finden, dass es die Klebrigkeit des Excretes war, welche sie zur Flucht veranlasste; denn alle herabgefallenen oder davonlaufenden Thiere, die ich beobachten konnte, fingen an, sich mit ihren Beinen zu streichen und zu putzen.

Die soeben beschriebene Wirkung der Drüsen kommt nun folgendermassen zu stande.

Die Drüsen sind im intakten Zustande kugelig-birnförmig (Fig. 1) und glänzend glatt. Die Länge beträgt durchschnittlich (mit Ausschluss der Haarspitze 0,2—0,3, der grösste Querdurchmesser etwa 0,2 mm, die Länge des Schnabels oder der Haarspitze etwa 90 μ. Auf dem optischen Längsschnitt zeigt die Drüse einen glattrandigen Umriss, welcher von der Cuticula der gross- und flachzelligen Epidermis gebildet wird. Im Innern liegt ein grosser runder, etwa 0,1 mm Durchmesser haltender Oeltropfen. Der Zwischenraum zwischen ihm und der Epidermis wird von den secernirenden Zellen erfüllt, die im radialen Durchmesser flachgedrückt und in mehreren Schichten vorhanden sind. Der Schnabel bildet einen aus etwa fünf cylindrischen

Zellen gebildeten haarartigen Fortsatz mit sehr dünnen Zellwänden (Fig. 1, 3, 5 und 6). Seine Aussenwandungen lassen in Chlorzinkjod fast nur die Cutinreaction erkennen. In Chrom- und Schwefelsäure bleibt die Cuticula des Schnabels wie der ganzen Drüse in deutlichen Umrissen erhalten.

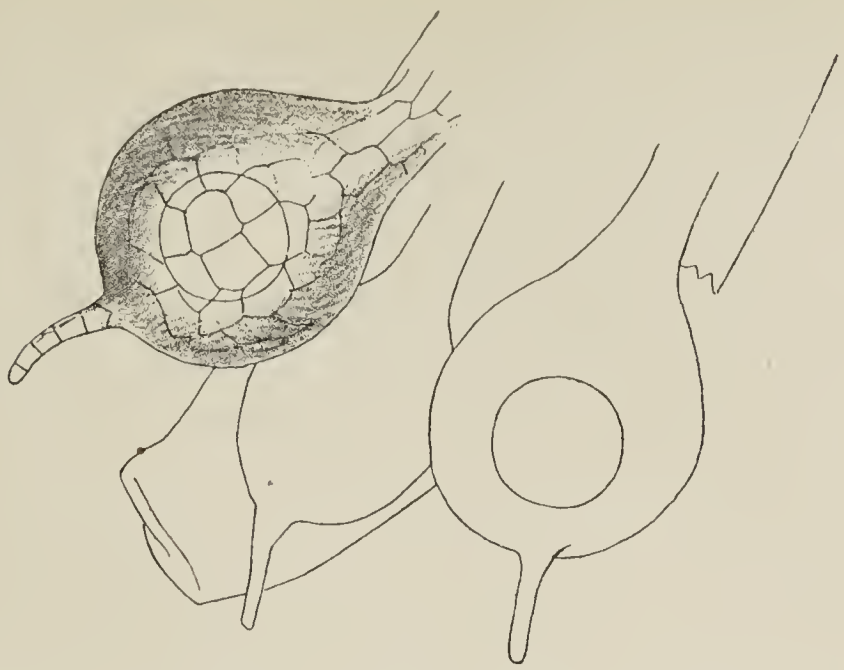

Fig. 1 (Vergr. 43). Ende eines antherenlosen Staubfadens mit drei intakten Drüsen; links und rechts der Umriss des durchschimmernden Oeltropfens angedeutet.

Das soeben beschriebene Aussehen zeigt jedoch nur die intakte Drüse. Untersucht man die Drüsen eines Staubfadens, den man vorher unvorsichtig behandelt hat so bietet sich ein ganz anderes Bild dar. Der Schnabel pflegt alsdann ganz oder theilweise zu fehlen, die ganze Drüse ist zusammengeschrumpft und zeigt eine runzelige Oberfläche, das Oel ist verschwunden.

Fig. 2 (Vergr. 43). Dieselben Drüsen wie in Fig. 1, aber durch Berühren des Schnabels mit einer Nadel zum Ausspritzen des Oeles veranlasst. Links hat sich der Oeltropfen an der Drüse heruntergezogen, in der Mitte u. rechts ist er an der Spitze hängen geblieben; rechts sieht man noch die abgebrochene Schnabelspitze.

Unter dem Mikroskop oder bei stärkerer Lupenvergrösserung kann man sich leicht die Erklärung für diese Veränderung verschaffen. Berührt man nämlich die Drüse mit einer Nadel, ohne sie anzustechen, so wird sie unverändert bleiben, so lange man nur den kugeligen Körper anstösst. Hier kann man verhältnissmässig kräftige Stösse anwenden, ohne die Cuticula zu verwunden. Sobald man jedoch den Schnabel trifft, so genügt die leiseste Streifung, besonders an der Spitze, um ein sofortiges Abbrechen zu veranlassen, worauf ein plötzlicher Erguss des Oeles erfolgt, das alsdann

in einigen grossen Tropfen an dem Schnabelstumpfe hängen bleibt oder die Nadel und die Drüse benetzt. Gelegentlich erfolgt auch ein Fortspritzen des Excretes in kleinen Tröpfchen; gewöhnlich aber kann man die Nadel nicht schnell genug entfernen.

Nach der Schnelligkeit des Ausflusses zu schliessen, muss in der Drüse ein verhältnissmässig hoher Druck bestehen, dessen Ursache in der Turgescenz des Drüsenparenchyms und der Gegenspannung von Epidermis und Cuticula zu suchen ist.

Nach dem Ausstossen des Excretes nämlich zeigen die Parenchymzellen eine Verlängerung ihres radialen Durchmessers und füllen die Lücke aus, welche der Oeltropfen hinterlässt. Gleichzeitig verändern auch die Epidermiszellen ihre Gestalt, indem sie ihre Aussenwand hervorwölben und ihren Flächendurchmesser verringern. Auf diese Weise entsteht bei der entleerten Drüse die gerunzelte Oberfläche.

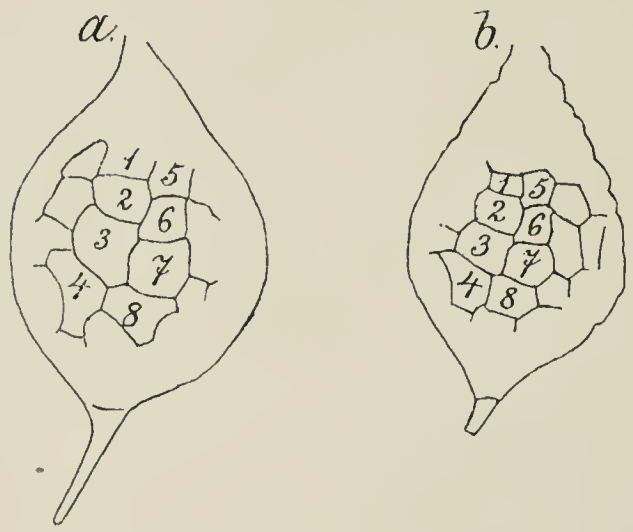

Fig. 3 (Vergr. 43). *a* zeigt die Umrisse der Epidermiszellen einer intakten Drüse, *b* die derselben, aber entleerten Drüse. Die entsprechenden Zellen sind mit gleichen Ziffern versehen. Der Umriss der Drüsen ist bei tieferer Einstellung gezeichnet.

Von dem Verhalten der Epidermiszellen bekommt man eine gute Anschauung, wenn man mit Hilfe eines Zeichenapparates die etwa gleichzeitig einstellbaren Zellen in ihren Umrissen nachzeichnet (Fig. 3 a). Bringt man darauf die Drüse zur Entleerung und zeichnet dieselben Zellenumrisse noch einmal (Fig. 3 b), so hat man einen unmittelbaren Vergleich für die genannte Flächenverringerung. Durch Messung von Länge und Breite der Drüsen erhält man gleichfalls ein deutliches Bild der vorgegangenen Veränderung. Es folgen einige solche Angaben, die an vier verschiedenen Drüsen vor und nach der Entleerung gemacht wurden:

		I	II	III	IV
Länge	vorher	7	6	7	8
	nachher	6	5	6	7
Breite	vorher	6	5	5	6
	nachher	5	4,5	4,5	5 [1])

1) In Theilen des Ocularmikrometers angegeben (1 = 0,0375 mm).

In dem Schnabel der Drüsen haben wir gleichzeitig einen Oeffnungsnebel und eine Spritzeinrichtung vor uns. Die Länge des Schnabels und seine Sprödigkeit, welche durch das fast vollständige Zurücktreten der Cellulose verursacht wird, geben die Möglichkeit, dass selbst kleine und leichte Thierchen, etwa Ameisen, ein Abbrechen veranlassen, und die enge Oeffnung, welche so entsteht, bedingt eine grosse Ausflussgeschwindigkeit des unter starkem Drucke stehenden Oeles, so dass ein schnell vorbeilaufendes Insekt mit ihm bespritzt werden kann.

Bei Behandlung mit plasmolysirenden Mitteln oder beim Verdrocknen der Drüsen tritt eine Oeffnung nicht ein, die Drüse verliert ihren Turgor und das Oel bleibt an seiner Stelle. Aus diesem Grunde

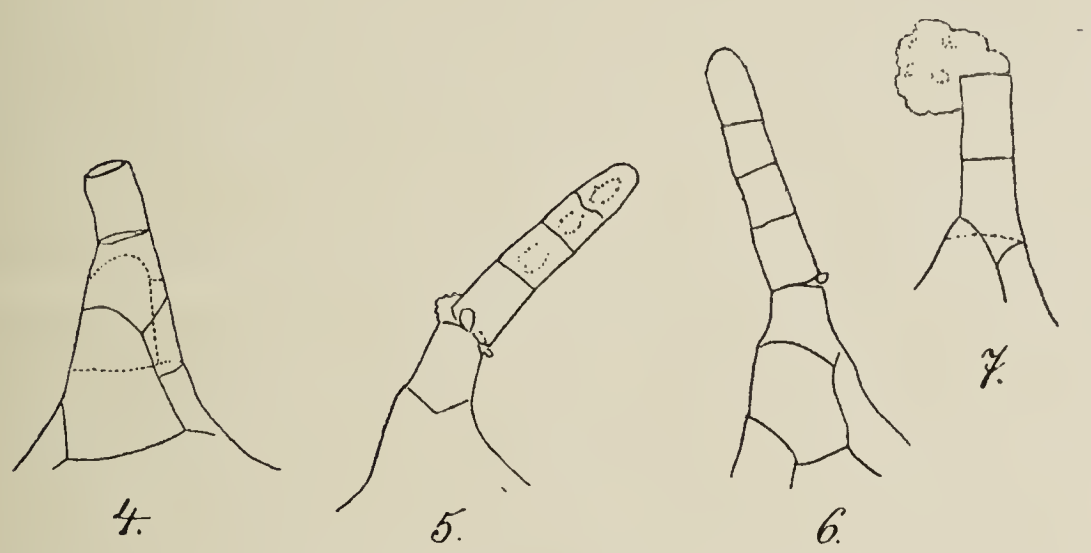

Fig. 4—7 (Vergr. 166). Vier Drüsenschnäbel, die durch Berührung mit einer Nadel zum Abbrechen veranlasst wurden. 4 u. 7 mit völlig abgesprungener Spitze, 5 u. 6 nur angebrochen, Excret aber trotzdem entleert. Bei 5, 6, 7 Excretreste.

ist es auch nicht nöthig, das beliebte Experiment, mit Hilfe eines brennenden Streichholzes den Blüthenstand der Pflanze in Brand zu setzen, nur bei Sonnenschein oder absoluter Windstille auszuführen. Es gelingt immer dann, wenn eine genügende Anzahl intakter und turgescenter Drüsen vorhanden ist; dabei verbrennen die Schnäbel und das ausspritzende Oel entzündet sich.

Die Bedeutung der beschriebenen Einrichtung möchte ich darin sehen, dass Schnecken und andere ankriechende Thiere, besonders nektarsuchende Ameisen (für die der Nektar sonst leicht erreichbar wäre), abgehalten werden, die Pflanze zu schädigen. An den Fruchtknoten und Früchten erhalten sich die Drüsen sehr lange. Ueberhaupt ist der Drüsenreichthum schon deshalb verständlich, weil der Diptam eine recht trägwüchsige Pflanze ist.

In besonderer Weise werden die Drüsen der Filamente wirken. Durch die unter der Anthere stattfindende Häufung der Drüsen ist ein weit vorragender Schutzapparat geschaffen, dessen Nutzen ich in der Abwehr pollenraubender Insekten erblicken möchte. Wenigstens beobachtete ich, dass eine pollenfressende Schwebfliege lange vor den Antheren stand, sich ihnen schwebend näherte und wieder zurückwich. An einer kleinen Bienenform [1]) habe ich dasselbe sehen können. Die auf allen Blüthen der verschiedensten Familien sonst so häufigen kleinen Käfer waren auf Diptam nie zu finden.

Die eigentlichen Bestäuber, als welche H. Müller [2]) Hummeln, Knuth [3]) ausserdem die Honigbiene und einige andere Apiden angibt, werden durch den Drüsenbesatz der Staubfäden kaum behindert werden. Wenn die Thiere nämlich normal anfliegen, d. h. so, dass Fremdbestäubung erfolgen kann, dann müssen sie, wie die genannten Autoren angeben, über die Antheren fortstreifend, zum Nektar gehen. Nun ist die Blüthe aber protandrisch, so dass sich verschiedene Verhältnisse ergeben.

Im sogenannten männlichen Zustande der Blüthe biegen sich die Staubfäden am oberen Ende derartig empor, dass die stäubende Anthere über ihnen steht. Unter diesen Umständen würde das sammelnde Insekt nur die letzteren beim Anfluge berühren, um sich am drüsenfreien unteren Theile der Staubfäden niederzulassen, wo es vor einer Berührung mit den gefährlichen Drüsen sicher ist, da die Filamente den drüsenbesetzten Fruchtknoten bedecken und erst im Grunde der Blüthe, dort, wo die Nektarabsonderung stattfindet, auseinanderweichen und zwischen sich den Nektar offen hervortreten lassen.

Im zweiten (weiblichen) Stadium der Blüthe haben sich die Staubfäden gerade gestreckt und der anfangs gerade Griffel hat sich emporgebogen. Jetzt kann das Insekt, ohne die Antheren zu berühren, unmittelbar in die Blüthe hineinfliegen, wobei die Narbe gestreift wird. Ausserdem ist, wie gesagt, die Innenseite der Blüthenblätter frei von Drüsen.

Andere ähnliche Gebilde.

An dieser Stelle sei kurz auf einige Einrichtungen an anderen Pflanzen hingewiesen, die vermuthlich in dieselbe oder eine ähnliche

1) Ein kleiner Halictus, nach gütiger Angabe von Herrn Entomologen H. Friese in Jena.

2) H. Müller, Befruchtung der Blumen durch Insecten, pag. 159.

3) Knuth, Handbuch der Blüthenbiologie II, 1 pag. 250.

Kategorie von Oekologismen gehören wie die Haberlandt'schen Entleerungsapparate und die oben beschriebenen Diptamdrüsen.

Die Bedeutung der sogenannten Milchsafthaare ist bereits festgestellt. [1])

Ferner finden sich nach Solereder bei einigen Crotoneen „becher- und birnförmige", über die Epidermis hervorragende Excretzellen und solche, die in einem Grübchen der Epidermis endigen (l. c. Fig. 180 A—C). Den ersteren könnte eine ähnliche Function zukommen wie den Milchsafthaaren, letztere ergiessen vielleicht bei Biegungen des Blattes ihr Excret.

Ausserdem besitzen andere Arten derselben Gruppe sternförmige Büschelhaare, an deren Grund sich grosse Excretzellen befinden (l. c. Fig. 180 F). Bei Aristolochia sericea wurden Haare mit basaler Excretzelle ebenfalls beobachtet (l. c. Fig. 166 A). Für diese Fälle wäre es nicht unwahrscheinlich, dass beim Umlegen der Haare durch Stoss oder Druck die Excretzellen geöffnet würden.

Als Entleerungsmechanismen, welche bei Biegungen der Blätter in Thätigkeit treten, dürften vielleicht auch die verdünnten Stellen nachgewiesen werden können, welche nach Solereder (l. c. pag. 771 und 793) bei Aristolochia-Arten (Fig. 166 B und C) und der Lauraceen-Gattung Umbellularia an der Aussenwand der Excretzellen vorkommen.

Eine andere merkwürdige morphologische Erscheinung wird von Volkens [2]) beschrieben. Sie findet sich bei der Rutacee Haplophyllum tuberculatum. Die stark mit Wachs bedeckten Blätter dieser Pflanze zeigen beiderseits zahlreiche Höcker, denen je eine mit einem scharfen ätherischen Oele erfüllte Drüse entspricht, welche einen „Deckel" wie andere Rutaceen besitzen. Auffallend aber ist der Umstand, dass die Basis dieser Drüsen von einem „Tracheidenmaschwerke" umsponnen wird, welches im Zusammenhang mit den Gefässen des Blattes steht. — Dass dieser anatomische Befund mit den Stoffwechselprocessen der Drüse in Beziehung stünde, ist wohl kaum anzunehmen. Dagegen läge die Vermuthung nahe, dass es sich um die Herstellung eines möglichst grossen Druckes in der Drüse handele, wie er nach Haberlandt verschiedentlich vorkommt, um ein kräftiges Ausstossen des Excretes zu veranlassen.

---

1) Vgl. Stahl, l. c. pag. 121. — Kerner, Schutzmittel. — Kny, Ueber die Milchsafthaare der Cichoraceen. Sitzgsber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1893.

2) Volkens, Flora der äg.-arab. Wüste pag. 115 u. Taf. XIV, Fig. 2. — Vgl. auch Solereder, l. c. pag. 202.

Angebliche Mimicry bei Lamium album.

Es dürfte hier vielleicht am Platze sein, der von manchen Forschern angenommenen Mimicry bei Blattorganen eine Bemerkung zu widmen, für die ein mehrfach in der ökologischen Litteratur genanntes Beispiel die Aehnlichkeit zwischen den Blättern von Urtica dioica und Lamium album ist, und wo in Lamium der nachahmende Theil gesehen wird.[1]) Um diese Deutung berechtigt erscheinen zu lassen, müsste sich nachweisen lassen, dass die von der Taubnessel erworbene Aehnlichkeit durch solche Eigenschaften zu stande kommt, welche eine Täuschung der in Betracht kommenden Feinde ermöglichen.

Die Urtica besitzt ein ausgezeichnetes Schutzmittel gegen pflanzenfressende Säuger in ihren Brennhaaren, und es ist ein im Thierreiche häufiger Fall, dass ausgezeichnet gut bewaffnete Arten Nachahmer finden, die auf Kosten des Instinktes der Verfolger verschont bleiben. Dass bei letzteren ein solcher „warnender" Instinkt besteht, ist offenbar die Voraussetzung für die Züchtung der eigentlichen Mimicry. So läge es auch bei Urtica nahe, nach Imitatoren zu suchen. Die Nachahmer jedoch hätten sich bestimmten Bedingungen zu unterwerfen, denn eine Schutzwirkung entsteht nicht aus irgend einer beliebigen, sondern nur aus einer solchen Aehnlichkeit, die durch Mittel hervorgerufen wird, welche der Natur des Feindes entsprechen und infolge dessen durch einen ähnlichen Reiz eine identische Wirkung erzielen. Es muss also eine ganz bestimmte Aehnlicheit zwischen den beiden Componenten des Mimicryverhältnisses vorhanden sein, durch welche eine Täuschung des Nachstellers herbeigeführt wird. Kennt man die Natur des Feindes, so lässt sich vorausbestimmen, welcher Art die Aehnlichkeit sein muss, und gleichzeitig lässt sich entscheiden, ob in irgend einem angenommenen Falle thatsächlich oder nur scheinbare Mimicry vorliege. Nun weiss jedermann, dass bei allen unseren grösseren Pflanzenfressern (Pferd, Rind, Ziege, Kaninchen etc.) der Hauptwegweiser für die Wahl der Nahrung nicht das Auge, sondern die Nase ist; die optische Aehnlichkeit müsste wenigstens eine ganz besonders ausgeprägte sein, um zur Wirkung zu kommen.[2])

---

1) Vgl. Ludwig, Lehrb. d. Biologie, pag. 314: „Wie Lamium album, Campanula trachelium und andere nesselblätterige Pflanzen thatsächlich von Menschen und Thieren wegen ihrer Aehnlichkeit mit Brennesseln vermieden werden, so wird Linaria vulgaris vielleicht deshalb gemieden, weil sie der Euphorbia cyparissias gleicht", und neuerdings wieder Hansgirg, Phyllobiologie (Leipzig 1903) pag. 4.

2) Vgl. Stahl, Bunte Laubblätter pag. 141.

Letzteres setzte voraus, dass die pars imitanda eine solche besässe. Da nun aber der Brennessel hervorstehend ausgebildete Farben etc. fehlen, sie im Gegentheil rein optisch mit sehr vielen Pflanzen einige Aehnlichkeit besitzt, so müsste demzufolge das tertium comparationis einem anderen Empfindungsgebiete der Pflanzenfresser entsprechen, und da bei letzteren die Nase besondere Wichtigkeit hat, wäre es auf dem der Geruchsreize zu suchen, und zwar nur hier, weil der Geschmack selbsverständlich nicht in Betracht kommen kann. Die Brennesseln haben nun allerdings einen ganz spezifischen Geruch, der sich für eine feine menschliche Nase schon an der unverletzten Pflanze bemerklich macht, um so mehr für die der Thiere, und es ist sehr wahrscheinlich, dass auf diese Weise mindestens alle die Individuen von der Berührung mit dem gefährlichen Gewächse abgehalten werden, die bereits seine Waffe gefühlt haben; denn im Erinnerungsvermögen haben die höheren Thiere ihre wirksamste Gegenanpassung erworben.

Man steht also vor der Frage, ob Lamium für die Nase der genannten Thiere einen der Urtica ähnlichen Geruch besitze.

Eine Beantwortung ist zunächst natürlich nur auf dem Wege der Analogie möglich, und wenn man, weil nichts anderes übrig bleibt, die Entscheidung der menschlichen Nase anheimstellt, so dürfte das Ergebniss negativ ausfallen, da Lamium album einen ganz eigenthümlichen, durch seine ätherischen Oele bedingten Geruch aufweist, der mit dem von Urtica dioica gar nicht zu verwechseln ist.

Eine Bestätigung dieses Geruchsunterschiedes gab ein einfacher Fütterungsversuch mit Kaninchen. Einem Thiere, das einen Tag lang keine Nahrung erhalten hatte, wurde eine Mischung von Urtica- und Lamiumpflanzen vorgelegt. Sofort ging das Thier daran zu fressen, biss aber in einen Urticaspross hinein und verbrannte sich tüchtig, wie die bekannten Bewegungen mit den Vorderfüssen bewiesen. Nichtsdestoweniger kam es dann wieder näher, um nach einigem vorsichtigen Schnüffeln unverzüglich die Taubnesseln aus dem Haufen herauszufressen.

Andere, gesättigte Kaninchen benahmen sich ebenso. In einem Falle wurden einer grösseren Zahl freilaufender Kaninchen drei Haufen Futter vorgelegt, einer davon aus Lamium, der andere aus Urtica, der dritte aus einer Mischung beider bestehend. Der Erfolg war, dass Urtica unberührt oder fast unberührt blieb, während der reine Lamiumhaufen ganz gefressen und das Lamium aus der Mischung herausgesucht worden war.

Dieses Verhalten der Thiere beweist einerseits die oben behauptete ausschlaggebende Bedeutung des Geruchsorganes, [1]) andererseits die völlige Bedeutungslosigkeit der morphologischen Aehnlichkeit bei den Pflanzen. [2]) Die reine Speculation leistet eben auch im Gebiete der Oekologie nichts, weil sie allzu oft und leicht zur Vernachlässigung wichtiger Factoren führt.[3])

III. Die Relativität der Thierschutzmittel.

Alle eingehenderen Untersuchungen und Beobachtungen, die seit Darwin über die Existenzbedingungen der Organismen angestellt worden sind, lassen es überflüssig erscheinen, immer wieder die Thatsache besonders zu betonen, dass jede Art einer unabsehbaren Reihe von Beeinflussungen seitens der mitlebenden Organismen unterlegen haben muss, von deren Wirkung, Verwickelung und Geschichte man eine zureichende Vorstellung sich zwar nicht zu bilden im Stande ist, deren Nothwendigkeit und tiefgehende Bedeutung man aber anerkennen muss, wenn man allein die Thatsache bedenkt, dass im Grunde alles höhere Leben die Voraussetzung seiner Existenz in der Thätigkeit der assimilirenden Pflanze findet. Verfolgt man unter diesem Gesichtspunkte ausserdem die verschiedenartigen Eigenschaften und Bildungen, welche den Thieren ihren Nahrungserwerb erleichtern oder ermöglichen, so wird man unwillkürlich auf die Frage gelenkt werden, wie es bei einer so ausserordentlich langen und ereignissreichen Geschichte der organischen Entwickelungen der Pflanze möglich blieb, sich in einer so grossen Mannigfaltigkeit und Fülle zu erhalten.

Beschränkt man sich bei solchen Untersuchungen auf die Feststellung jener Eigenschaften, welche eine Vernichtung der Pflanzen durch thierische Angriffe verhinderten, dann ergeben sich nach den bisherigen Erfahrungen zwei Hauptgruppen solcher Schutzmittel. Von

---

1) Vgl. Stahl, Bunte Laubblätter pag. 144.

2) Ueber die Verschiedenheiten der Blätter beider vgl. Anheisser, Ueber die aruncoide Blattspreite. Ein Beitrag zur Blattbiologie. Flora 1900 (87. Bd.). (Sep.-Abdr. pag. 13.)

3) Vgl. auch Hildebrand, Ueber Aehnlichkeiten im Pflanzenreich. (Leipz. 1902) pag. 2, 21. — Wie fein Kaninchen sehr ähnliche Pflanzen am Geruche unterscheiden, zeigen auch die Versuche von C. E. J. Lohmann (Ueber die Giftigkeit gew. Equisetumarten. Joural für Landwirthschaft von B. Tollens, 1902, pag. 398).

diesen bildet die eine jene Fälle, wo eine ausserordentliche Reproductions- und Regenerationsfähigkeit die Erhaltung der Arten trotz grosser Schädigungen bewirkt, während die andere Abtheilung durch alle Einrichtungen vertreten wird, welche einen directen oder positiven Schutz leisten (mechanische und chemische Schutzmittel; adverse Anpassungen).

Schon die einfache Thatsache der Abhängigkeit des thierischen Lebens von den Leistungen der Pflanze lässt eine unbedingte oder absolute Wirkung irgend eines Schutzmittels von vornherein als unwahrscheinlich erkennen, und es wird immer eine Unter- oder Ueberschätzung in dieser Hinsicht stattfinden, wenn man den Zusammenhang der beiden grossen Lebenssphären nicht genügend würdigt und vergisst, dass zu den Existenzbedingungen der Pflanzen auch die Lebensbedürfnisse der Thiere gehören. Die Regel ist die Relativität aller Schutzmittel.[1]) Es handelt sich für die Pflanzenschutzfrage nicht um den Nachweis, dass irgend ein Individuum einer mit Schutzmitteln versehenen Art in irgend einem Falle geschädigt wird oder nicht, sondern das Hauptmoment ist, zu ermitteln, ob es solche Einrichtungen überhaupt gibt, ob sie ausreichen, eine Pflanzenart als Ganzes — zeitlich und räumlich — zu schützen, und ob sie als mitwirkende Ursache für die gegenwärtige Existenz der Art bezeichnet werden dürfen, mit anderen Worten, ob die Existenzbedingungen einen derartigen Schutz erforderten oder heute noch nöthig machen.

Wegen häufiger Missverständnisse bezüglich der Thierschutzfrage möchte ich einige Punkte noch besonders hervorheben.

Zunächst muss darauf hingewiesen werden, dass in der Mehrzahl der Fälle ganz bestimmte Bedingungen der Localität und Lebenssphäre in der Weise ineinander greifen, dass man im Allgemeinen nichts über die Wirksamkeit des Schutzmittels ausmachen darf. So wäre es z. B. ganz falsch, von irgend einem Falle bestimmt nachgewiesener Blattmimicry ausgehend, in allen derartigen Aehnlichkeiten ebenfalls Mimicry erblicken zu wollen, oder umgekehrt mit der Widerlegung eines oder einiger solcher Fälle eine auf Blattisomorphismus beruhende Schutzwirkung überhaupt von der Hand zu weisen. Die Natur des Feindes zu kennen ist das erste Erforderniss für die Entscheidung.

Man wird es z. B. nicht für einen Beweis der Nutzlosigkeit der

---

1) Vgl. auch Weismann, Vorträge über Descendenztheorie. Jena 1902, I, pag. 72, 92.

Brennhaare halten, wenn unsere Nesseln von etwa 70 Insektenarten[1]) heimgesucht werden, von denen einige sogar ausschliesslich von ihnen zehren. Dass die Brennhaare vielmehr ein specifisches Schutzorgan gegen Säugethiere sind, bedarf keiner Bestätigung. Wie man sich leicht überzeugen kann, werden die Nesseln von Kaninchen unter Umständen ganz wohl gefressen, nämlich dann, wenn die Blätter gealtert sind oder sonstwie ihre Turgescenz verloren haben. Experimentirt man etwa im Herbste, wo viele der ausgewachsenen Blätter in der distalen Hälfte bereits etwas eingetrocknet sind, so wird dieser Theil auch von wohlgefütterten Thieren gefressen, während die proximalen Abschnitte und besonders die noch kleinen Blätter der Nebenachsen stehen bleiben. Ein solcher Versuch zeigt, dass diese Pflanzen ohne ihre giftigen Haare sicherlich gefressen würden, da sie sonst abschreckende Stoffe nicht zu enthalten scheinen. Somit wird der Kreis der Feinde durch den Besitz der Brennhaare beträchtlich eingeschränkt und gerade die gefährlichsten, die grossen Pflanzenfresser, werden ausgeschaltet. Die Insekten sind im Verhältnisse dazu weit weniger zu fürchten. Einmal ist ihr Vorkommen von der Localität viel abhängiger, und andererseits verfällt nicht jedes Pflanzenindividuum sämmtlichen Insektenarten, die auf der Art überhaupt angetroffen werden. „Nicht überall, wo Sedum album wächst, kommt der Apollo (Parnassius apollo) vor, sondern nur da, wo seine sonstigen Existenzbedingungen — sonnige Kalkberge — geboten sind.“ [2])

Es scheint mir deshalb auch nicht berechtigt, wenn Haberlandt[3]) die Schutzwirkung der ätherischen Oele in folgender Weise in Frage stellt. Er sagt: „Ob diese Bedeutung eine so hervorragende ist, wie Stahl (Pflanzen und Schnecken) annimmt, dürfte zu bezweifeln sein. Werden doch auch sehr secretreiche Pflanzen von zahlreichen Thieren gefressen; so nähren sich z. B. von den Blättern von Thymus serpyllum nach Kaltenbach (Pflanzenfeinde) 2 Käferarten, die Raupen von 27 Schmetterlingsarten und die Larven einer Fliegenspezies (Trypeta serpylli); dazu kommt noch ein Schnabelkerf (Aphis-serpylli) nnd eine Milbe (Calycophthora serpylli).“ Ferner in der Anmerkung zu dieser Stelle: „Stahl lässt das von mir angeführte Beispiel von Thymus serpyllum nicht gelten, indem er behauptet, dass

---

1) Vgl. Kaltenbach, Pflanzenfeinde.

2) E. Hofmann, Die Raupen der Grossschmetterlinge Europas (Stuttg. 1873) pag. XXIII.

3) Haberlandt, Phys. Pflanzenanatomie 2. Aufl. pag. 436.

durch das Secret jedenfalls viele omnivore Thiere von dieser Pflanze abgehalten werden. Er meint, dass es für eine Pflanze von grösster Bedeutung sein kann, einen Feind mehr oder weniger zu haben, und führt als Beispiel die Reblaus an. Es ist ganz richtig, dass ein specifischer Feind, der nur einer einzigen Pflanzenart angepasst ist, dieser verderblich werden kann, allein gerade der Thymian lehrt, dass manche Pflanze trotz solcher specifischen Feinde ganz gut weiter gedeiht. Ein omnivores Thier hat aber wohl noch niemals die Existenz einer bestimmten Pflanzenart gefährdet." (Anm. 12 zu pag. 436.)

Zunächst muss auf diese Einwände entgegnet werden, dass die genannten Feinde weder gleichwerthig noch specifisch sind. Von den Insekten, die Kaltenbach für Thymus angibt, scheinen nur sechs auf die Pflanze angewiesen zu sein, nämlich die beiden Käfer (Apion atomarium und Cryptocephalus pygmaeus), ein Kleinschmetterling (Botys sanguinalis) und ausserdem die oben angeführte Fliege, Aphide und Milbe. Von den 25 (nicht 27) von Kaltenbach aufgezählten Schmetterlingen ist also nur einer Specialist für Thymus, dagegen sind 16 polyphag und 6 wenigstens nicht auf Thymus beschränkt. (Zwei Schmetterlinge sind mir zweifelhaft geblieben; von Botys porphyralis sagt Kaltenbach, dass sie auch an Thymus „vermuthet" werde (pag. 480) und von Acidalia scutulata heisst es bei Hofmann, dass die Raupe an „feuchten Orten, Bachufern und in Gärten" gefunden werde, woraus man wohl kaum entnehmen wird, dass sie ausschliesslich auf Thymus lebe.)

Danach gewinnt man ein ganz anderes Bild von den Feinden des Thymus serpyllum, als man nach Haberlandt's Auffassung annehmen müsste. Sechs specifische Feinde zu haben — und so verhältnissmässig ungefährliche — ist für eine so überaus lebenskräftige Pflanze wie Thymus serpyllum keine bedenkliche Gefahr. Es kommt ausserdem hinzu, dass die Verbreitung der nicht häufigen Käferarten eine weit engere ist, als die der Pflanze.[1]) Die Botys sanguinalis frisst nach Kaltenbach „vorzüglich" an den (nicht von Drüsen besetzten) Blüthen und bewohnt gleichfalls nicht das ganze Areal der Pflanze.[2]) — Ueber die Schädlichkeit, Häufigkeit und Verbreitung der übrigen drei Specialisten habe ich Genaueres nicht ermitteln können. Die von ihnen herrührenden Verbildungen der Sprossspitzen

---

1) Calwer-Stierlin, Naturgeschichte der Käfer Europas. Stuttg. 1893.

2) Vgl. Staudinger und Wocke, Katalog der Lepidopteren des europäischen Faunengebietes. Dresden 1871.

sind zwar nicht selten, aber man hat nicht den Eindruck, dass sie den ausdauernden Halbstrauch merklich bedrohen könnten.

Bezüglich der Bemerkung, welche Haberlandt über die Bedeutug der Omnivoren macht, sei erwähnt, dass Versuche mit Schnecken und die Beobachtung der Lebensweise dieser Thiere zu anderen Ergebnissen führen.

Allem Anscheine nach würden gerade die omnivoren Thiere die grössten Schädigungen verursachen, wenn die Pflanzen ihnen schutzlos gegenüberstünden; so aber werden die Thiere gezwungen, entweder Specialisten zu werden — denn diese sind unzweifelhaft das Secundäre und eine Gegenanpassung —, wie die Pilzschnecken oder die Gartenschnecke (Helix hortensis, die man in diesem Sinne als einen Specialisten für faulende oder abgestorbene Pflanzentheile bezeichnen könnte), oder aber die Thiere müssen omnivor bleiben und sein, um existiren zu können.

Das letztere jedoch bedeutet nicht eine Ueberlegenheit des Thieres, sondern ein Aushilfsmittel, welches darin besteht, dass nicht eine Pflanze gänzlich, sondern gezwungener Maassen von vielen etwas gefressen wird, nach der Gewohnheit etwa von Helix pomatia und Limax agrestis. Das rastlose Wandern der Schnecken dürfte gleichfalls in Zusammenhang damit stehen.

So kommt es allerdings zu dem Ergebnisse, dass die Omnivoren die Existenz einer Pflanzenart in den seltensten Fällen gefährden; nicht freilich deshalb, weil sie in ihrer Gewohnheit, von Allem etwas zu fressen, unschädlich wären, sondern weil die Schutzmittel der Pflanzen ihnen eine solche Lebensweise aufgezwungen haben, so dass sie thatsächlich von einer Pflanze nicht mehr nehmen können als dem Bestehen der Art ihrer Gesammtheit nach zuträglich ist und war.

In den eigentlichen Specialisten hat man das Resultat einer Gegenanpassung (gegen die Schutzmittel der Pflanzen) zu erkennen, wie besonders der Nachweis ergibt, dass gerade jene Eigenschaften, welche andere Feinde abstossen, die „conditio sine qua non“ bilden für die Angriffe des Specialisten.[1]) Damit ist die Heterogenität aller derartigen Fälle dargelegt und gleichzeitig die Unzulässigkeit der Anführung von Specialisten für die Unwirksamkeit von Schutzmitteln. Hier kann in jedem einzelnen Falle nur das Experiment entscheiden.

---

1) Stahl, Pflanzen und Schnecken pag. 14 (Pilzschnecken, Wolfsmilchschwärmer).

Vermeidet man, sich an Einzelheiten zu halten, sondern legt sich die rein historische, auf die betreffende Pflanzenart als Ganzes gerichtete Frage vor: Aus welchen Ursachen sie trotz der unausgesetzten Angriffe und des gewaltigen Bedarfes der Thiere ihre Existenz bewahren konnte, so wird man bei dem Gesammtbilde der gegenwärtig bestehenden Beziehungen zwischen Pflanzen- und Thierleben sowohl die Wirksamkeit von Schutzmitteln als die Nothwendigkeit ihres Vorhandenseins anerkennen müssen.

Gleichzeitig wird man aber 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.

In diesem Sinne glaube ich die exogenen ätherischen Oele zu werthvollen und wirksamen Schutzmitteln der Pflanzen rechnen zu dürfen, besonders gegen Schnecken und Weidethiere xerophiler Formationen. Bezüglich der letztgenannten Thiere ist es aber auch von Wichtigkeit, die historischen Wandlungen nicht zu vergessen, denen viele der heutigen thiergeographischen Bezirke unterlegen haben, vor Allem infolge menschlicher Eingriffe.

Litteratur.

Halacsy, E. de, Conspectus Florae Graecae. Vol. II. Leipzig, Wilhelm Engelmann. 1902.

Der erste Band dieses wichtigen Werkes, welches einen sehr werthvollen Beitrag zur Kenntniss der Mittelmeerflora bildet, wurde Bd. 90 pag. 346 besprochen. Mittlerweile sind zwei weitere Hefte, welche den zweiten Band bilden, erschienen. Derselbe enthält die Compositen und den Rest der Calycifloren sowie die gesammten Corollifloren. Der Stoff wird in derselben Weise behandelt wie im ersten Bande. In Bezug auf die Einzelheiten muss auf das Original verwiesen werden. Ein ausführliches Verzeichniss bildet den Schluss des Bandes. H. Ross.

Der Neolamarckismus und seine Beziehungen zum Darwinismus. Von **Dr. Richard von Wettstein,** Prof. an der Universität Wien. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Preis 1 Mk.

Die kleine Schrift gibt mit Anmerkungen und Zusätzen vermehrt den Vortrag wieder, den Wettstein in der allgemeinen Sitzung der Naturforscherversammlung in Karlsbad gehalten hat. In gewandter und anregender Darstellung