

Anatomische und physiologische Beobachtungen

an den

Blättern einiger Eucalyptus-Arten.

Von

Dr. *G. Mielke*.

Mit 1 Tafel Abbildungen.

Einleitung.

Die Myrtaceen-Gattung *Eucalyptus* nimmt unter den baumartigen Charakterpflanzen der australischen Flora an Artenzahl erst die zweite Stelle ein, verleiht aber einzelnen Teilen Australiens durch ihr Vorherrschen ein eigenartiges Gepräge. Im Jahre 1788 entdeckte L'Héritier die erste Eucalyptusart auf Tasmanien, die er *Eucalyptus obliqua* nannte.¹⁾ Am 6. Mai 1792 stand La Billardière bewundernd vor der Riesengestalt des *Eucalyptus globulus*.²⁾ Pyramus Decandolle beschrieb im Jahre 1828 schon 52 Arten.³⁾ Durch die unermüdliehen Forschungen F. von Müller's in Melbourne sind wir mit 135 Arten der Gattung bekannt geworden, von denen er einen großen Teil in seiner „Eucalyptographia“ ausführlich systematisch beschrieben und abgebildet hat.⁴⁾ Die auf Veranlassung Müller's versuchte und mit großem Erfolge durchgeführte Anpflanzung der Gum- oder Fieberheilmäume in den Mittelmeerländern hat eine Flut französischer Schriften über die Akklimatisation der Eucalypten hervorgerufen, unter denen ich als die wichtigsten nenne: Sahut, Les Eucalyptus, Montpellier 1888; Raveret-Wattel, L'Eucalyptus, Paris 1872, die aber weder in systematischer, noch in anatomischer und physiologischer Hinsicht zu dem verdienstvollen Werke Müller's etwas Neues hinzuzufügen vermochten.

Die Eucalypten sind über Tasmanien und den ganzen Kontinent von Australien verbreitet, dem sie mit wenigen Ausnahmen ausschließlich angehören. Nur eine Art, *Eucalyptus alba* Reinwardt, bis zu 2 m Höhe erreichend, findet sich auf Timor, drei auf Neu-Guinea und eine noch nicht näher bestimmte Art, „Ydisi“ genannt, soll in Tonkin vorkommen.⁵⁾

In den feuchten Thalschluchten des östlichen Australiens, den „Fern-tree gullies“ erreichen einzelne Arten, wie *Eucalyptus amygdalina* Labill., die oft erst in einer Höhe von 300 Fuß über dem Boden ihre weithin sich ausbreitende Laubkrone entfalten, die Riesenhöhe von 450 Fuß. „Sie machen den Eindruck strotzender Gesundheit und

1) Sahut, Les Eucalyptus, Montpellier 1888. p. 7.

2) de la Billardière, Relation du voyage à la recherche de la Pérouse. Paris 1799.

3) Prodromus III.

4) Eucalyptographia. A descriptive Atlas of the Eucalyptus, Melbourne 1879.

5) Sahut, l. c. pag. 24.

unerschütterlicher Festigkeit und gleichen eben so vielen Tausenden von Riesensäulen, die für die Ewigkeit geschaffen und dazu berufen zu sein scheinen, das Firmament zu stützen“.¹⁾

Die gewaltige Ausbildung des Stammes, Folge rapiden Wachstums²⁾, dient offenbar der Wasserspeicherung; bei den strauchartigen Formen des Malleeshrubs übernehmen die Nebenwurzeln diese Funktion.

Das periodische Abwerfen der Rinde, „die oft in langen Streifen herabhängt, und deren Fetzen, unter eigentümlichem Geräusch zusammenschlagend, in gemessener Behaglichkeit sich pendelnd hin- und herbewegen wie Lianen im tropischen Urwalde“³⁾, kann kaum eine andere Bedeutung haben, als den Baum von den gewaltigen Kinomengen zu befreien, die als ein Umwandlungsprodukt des gerbsäurereichen Saftes sich in der Rinde ansammeln, um während der Vegetationsruhe in der trockenen Jahreszeit den Stamm vor dem Austrocknen zu schützen, beim Wiedererwachen der Vegetation aber mit der Rinde abgestoßen werden.

In größeren Höhen der Australalpen und blauen Berge treten Formen von strauchartigem Wuchse auf, die der Kälte und den Stürmen besser zu widerstehen vermögen, teils Abarten von stattlichen Formen der Ebene (*Eucalyptus Gunnii* J. Hooker), teils von eigenartiger Beschaffenheit (*Eucalyptus stricta*). Charakteristisch für einige Gebirgsformen sind lineal-lanzettliche Blätter, mit stark verdickten Außenwänden der Epidermiszellen, und ein Spaltöffnungsapparat, der sonst nur bei Eucalypten der trockensten Gegenden zu finden ist. (*Eucalyptus coccifera* Hooker, *pauciflora* Sieber).

Wenn wir von der Ostküste aus die Eucalypten des Innern aufsuchen, so finden wir noch gigantische Formen an wasserreichen Stellen. *Eucalyptus robusta* Smith zeigt die periodisch sich mit Wasser füllenden und austrocknenden Becken, Creeks, an.

Zwerg- und strauchartige Formen sind charakteristisch für jene unermeßlichen Einöden, die sich bis zur Westküste hinziehen.

Eucalyptus incrassata F. v. M., *dumosa* Cunningham, *uncinata* F. v. M., *gracilis* F. v. M. verleihen der trockenen Malleewüste, die sich, 100 engl. Meilen von der Südküste entfernt, über eine Fläche von 9000 engl. Quadratmeilen als „an uninterrupted waving prairie of *Eucalyptus dumosa*“⁴⁾ bis zum Murray ausbreitet, ihr eigentümliches Gepräge; *Eucalyptus Preissiana* Schauer und *obcordata* Turczaninow, deren noch öfter Erwähnung geschehen wird, gehören West-Australien an.

1) Isis 1877 Krone, Bilder aus Australien.

2) Eucalyptus Mülleri Naudin erreichte in der Nähe von Antibes in sieben Jahren eine Höhe von 17 m, und 1 m über dem Erdboden einen Umfang von 90 cm. Sahut l. c. p. 113.

3) Isis l. c. 163.

4) J. E. Woods Geological observations in South-Australia 1862, p. 33.

Anatomischer Bau des Blattes.

I. Allgemeines.

Die Unterschiede im anatomischen Bau des Stammes der Eucalypten sind, wie aus den Untersuchungen Lignier's¹⁾ hervorgeht, nicht sehr auffälliger Natur. Anders die Blätter. Sie sind als Organe der Assimilation und als Vermittler der Transpiration in weit höherem Maße den klimatischen Einflüssen ausgesetzt, und alle Forscher, welche sich mit den Beziehungen zwischen dem anatomischen Bau der Pflauzen Australiens und den auf sie einwirkenden klimatischen Verhältnissen beschäftigt haben, konnten solche am häufigsten an den Assimilationsorganen nachweisen. Auch die Blätter der verschiedenen Eucalyptusarten zeigen, entsprechend der weiten Verbreitung durch den, einem schroffen Wechsel zwischen äußerster, monatelang andauernder Dürre und flutartigen Regengüssen, besonders in seinem Innern, unterworfenen Kontinent, auffällige Abweichungen im anatomischen Bau, besonders des Spaltöffnungsapparates.

Die Blätter der Eucalypten variiren, was Anordnung und Gestalt anbetrifft, wie selten in einem genus. Man trifft neben decussirten Blättern, wie sie den Myrtaceen eigentümlich sind, häufig alternirende Blätter an, sitzende Blätter wechseln mit mehr oder weniger langgestielten ab, selbst schildförmige (*Eucalyptus peltata* Bentham), stengelumfassende und sogenannte durchwachsene (*Eucalyptus gamophylla* F. v. M.) kommen vor.

¹⁾ Lignier, Anatomie der Myrtaceen, Calycanthaceen und Melastomaceen, Archives botaniques du Nord de la France 1887, p. 1–455, XVIII Tafeln.

Die Form des Blattes zeigt alle möglichen Übergänge von lineal-lanzettlich (*Eucalyptus pauciflora* Sieber) bis breitherzförmig (*Eucalyptus Preissiana* Schauer). Blätter mit dünner Epidermis finden sich bei Arten, die in feuchten Gegenden leben, während die Eucalypten der trockenen Wüstengegenden eine Epidermisverdickung zeigen, wie sie fast einzig im Pflanzenreiche dasteht (*Eucalyptus Preissiana* Schauer, *obcordata* Turczaninow).

Die Zahl der Spaltöffnungen, die Tschireh in Beziehung zu den klimatischen Verhältnissen bringen zu können glaubte,¹⁾ variiert allerdings innerhalb weiter Grenzen²⁾ (*E. Cloeziana* F. v. M. hat 311 000, *E. Preissiana* Schauer 35 000 Spaltöffnungen auf den englischen Quadratzoll), kann aber nur in Hinblick auf den gesamten anatomischen Bau des Blattes in Betracht gezogen werden, zumal wenn man berücksichtigt, daß $\frac{1}{8}$ der Eucalyptusarten Spaltöffnungen nur auf der Unterseite, $\frac{1}{8}$ auf beiden Seiten, aber in größerer Zahl auf der Unterseite, der Rest Spaltöffnungen auf beiden Seiten in ungefähr gleicher Zahl besitzt, wodurch der anfangs allerdings überraschende Unterschied einigermaßen ausgeglichen wird.

Auf die Heterophylie der Blätter der Eucalyptusarten und ihren verschiedenen Bau machte zuerst Magnus³⁾ in einem kurzen Vortrage aufmerksam. Er begnügte sich damit, die Thatsache festzustellen, daß *Eucalyptus globulus* Labill. bis zum dritten Jahre horizontal ausgebreitete, sitzende Blätter entwickelt, die durch einen dichten, weißen Wachsüberzug geschützt sind und Spaltöffnungen nur auf der Unterseite tragen.

Beim Beginne des vierten Jahrestriebes werden langgestielte, sichelförmig gekrümmte Blätter angelegt, welche Spaltöffnungen auf beiden Seiten in ungleicher Zahl besitzen. Dem entsprechend entwickelt sich auf beiden Seiten Palisadenparenchym, während die jugendlichen Blätter ein Palisadenparenchym auf der oberen, Schwammparenchym und Spaltöffnungen auf der Unterseite zeigen. Groszlik⁴⁾ gelang es durch sinnreich angestellte Versuche, indem er junge horizontale Blätter von *Eucalyptus globulus* Labill. von beiden Seiten her beleuchtete, die zentrale Blattform künstlich herzustellen. Dabei machte er die

1) Tschireh: Über einige Beziehungen zwischen dem anatomischen Bau der Assimilationsorgane zu Klima und Standort mit specieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. Linnæa 43, pag. 175, 1881.

2) Eucalyptographia First Decade.

3) Separatabdruck aus den Sitzungsberichten des botanischen Vereins der Provinz Brandenburg XVIII, 1875, p. 20.

4) Über den Einfluß des Lichtes auf die Entwicklung des Assimilationsgewebes. Botanisches Centralblatt 1884, II, p. 374.

interessante Beobachtung, daß die jungen Blätter, ehe sie sich horizontal entfalten, in ähnlicher Weise zentral gebaut sind, wie die Blätter der symmetrischen Formen.

Im Jahre 1885 hat Leclere du Sablon¹⁾ ohne, wie es scheint, von der Arbeit von Groszlik Kenntnis gehabt zu haben, in Eucalyptuspflanzungen Frankreichs ähnliche Beobachtungen an einer großen Anzahl Eucalyptusarten gemacht. Er kommt zu denselben Resultaten wie Groszlik. Durch diese Untersuchungen, die nur Stahl's schon früher geäußerte Ansicht bestätigten, daß das Palisadenparenchym das für starke Lichtintensitäten, das Schwammparenchym das für geringere Intensitäten angemessenste Zellgewebe ist,²⁾ ist die Frage nicht beantwortet worden, durch welchen Faktor die Drehung des Blattstieles und damit die senkrechte Stellung der Eucalyptusblätter, die erst die erwähnte Wirkung des Lichtes möglich macht, herbeigeführt wird. Die ursprüngliche Ursache der senkrechten Blattstellung der Eucalyptusarten soll nach Raveret-Wattel³⁾ wegen der geringen Biegefestigkeit in Austrocknung begriffener Blätter eine Anpassung an Sturm und heftig niederstürzenden Regen sein. Diese Ansicht läßt sich im Hinblick auf die meist horizontale Ausbreitung der Blätter tropischer Bäume, die ebenso heftigen Stürmen und Regengüssen ausgesetzt sind, wie die australischen, nicht aufrecht erhalten. Es bleibt wohl nur die Möglichkeit, in der durch Drehung des Blattstieles herbeigeführten senkrechten Stellung der Blätter ein Schutzmittel gegen zu starke Verdunstung zu suchen.

Bei der anatomischen Untersuchung der Eucalyptusblätter muß die Verschiedenheit der Jugendform von der definitiven Form wohl berücksichtigt werden, um keinerlei Irrtümern ausgesetzt zu sein.

Ich habe nur Blätter aus der Blütenregion untersucht, auch bei den Arten, die nur dorsiventrale Blätter ausbilden; die strauchartigen und Zwergformen der Eucalypten gelangen schon wenige Meter hoch zur Blüte und weisen dann die auf beiden Seiten gleich ausgebildete, sogenannte symmetrische Blattform auf.

Um den anatomischen Bau der Blätter festzustellen, stand mir frisches Material von *Eucalyptus amygdalina* Labill., *globulus* Labill., *resinifera* Smith, *Gunnii* J. Hooker und *rostrata* Schlechtendal aus dem

1) Leclere du Sablon. Sur la symétrie foliaire chez les Eucalyptus et quelques autres plants. (Bulletin de la Société bot. 2e Sc. 1885.)

2) E. Stahl. Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Bot. Zeitung 1880 No. 51.

3) Raveret-Wattel l. c. p. 12.

Hamburger botanischen Garten zur Verfügung; leider waren die Pflanzen so jung, daß die definitive Blattform bei keiner der angeführten Arten ausgebildet war. Außerdem habe ich Herbarmaterial meinen Untersuchungen zu Grunde gelegt, das ich der Güte des Herrn Professor Dr. Sadebeck verdanke; sämtliche Eucalypten dieser Sammlung sind von F. von Müller selbst bestimmt und erwiesen sich auch in Übereinstimmung mit seinen Beschreibungen und Abbildungen in der *Eucalyptographia*.

Die das Blatt erfüllenden Inhaltsstoffe, Gerbsäure, aetherisches Öl und Harz, bereiten der Untersuchung Schwierigkeiten, indem es fast unmöglich zu sein scheint, Schnitte zu erhalten, die den anatomischen Bau in seinen Einzelheiten erkennen lassen. In den meisten Fällen ist die Masse des Blattes braun gefärbt und selbst in feinen Schnitten undurchsichtig durch zersetzte Gerbsäure oder verharzt in Folge von Oxydation des aetherischen Öles. Man würde, wenn man diese Umstände unberücksichtigt läßt, leicht zu ganz falschen Vorstellungen von manchen Eigentümlichkeiten im anatomischen Bau der Eucalyptusblätter, besonders des Spaltöffnungsapparates gelangen, weil die Vorhöfe oft dicht mit Harzkörnchen angefüllt sind, wodurch zarte Cuticularegebilde verdeckt werden können.

Folgendes Verfahren erlaubt, wenigstens bei einigen Arten, tadellose Präparate herzustellen: Blattabschnitte werden längere Zeit mit destillirtem Wasser gekocht (mit dem Wasserdampf entweicht noch unverändertes, wenn auch eingedicktes aetherisches Öl, wobei der charakteristische Geruch nach Eucalyptol auftritt), darauf werden die Blattteile längere Zeit mit allmählich dünnem Alkohol digerirt und, wenn nötig, von Zeit zu Zeit erwärmt. Durch dieses Verfahren gelingt es, aber nicht bei allen Eucalyptusblättern, das Harz größtenteils zu lösen. Aether, Benzol und Schwefelkohlenstoff erwiesen sich als vollkommen unbrauchbar zur Entfernung des Harzes. Merkwürdig ist, daß auch die Gerbsäure sich nur spurenweise löst, und nach der Einwirkung von Wasser und Alkohol noch eine intensive Reaktion mit saurem chromsaurem Kali und Eisenchlorid zu erzielen ist. Versucht man die Inhaltsstoffe in Alkalien, z. B. in Ammoniak zu lösen, so entstehen braune Lösungen und Braunfärbung des Blattes, die nicht mehr zu entfernen ist. Zur schließlichen Aufhellung der Schnitte selbst eignet sich bei einigen Blättern Eau de Javelle und Clorwasser, während andere in Berührung mit diesen Reagentien in Folge von Oxydation der Gerbsäure oder des Harzes sich rotbraun färben.

Die bisher veröffentlichten Abbildungen von Eucalyptusblättern¹⁾ lassen deutlich erkennen, daß die wichtige Rolle, welche Cuticular-

¹⁾ Müller *Eucalyptographia*.

gebildet an den Spaltöffnungen einiger Eucalyptusblätter zukommt, von den früheren Beobachtern ganz übersehen worden ist. Tschirch¹⁾ hat, dem Zwecke seiner Untersuchung entsprechend, sich, wie es scheint, mit dem Studium von Querschnitten begnügt, bei den uns interessirenden Pflanzen aber giebt die Analyse von Querschnitten erst dann eine richtige Vorstellung von dem Baue der Spaltöffnungen, wenn man auch Flächenbilder zur Vergleichung heranzieht.

II. Spezielle Untersuchungen.

A. Das Zellgewebe des Blattes.

Der Rand des Eucalyptenblattes ist von einer bei den zentral gebauten Formen besonders breiten Collenchymsichel eingenommen, die wie ein fester, mit den Rändern übergreifender Rahmen das Blattgewebe aufzunehmen hat. Die Collenchymschichten gehen allmählich ins Blattparenchym über; unter ihnen liegt der marginale Nerv.

Die Oberhaut ist auf beiden Seiten des Blattes, am stärksten auf der morphologisch oberen Seite verdickt (*Eucalyptus dumosa* A. Cunningham $15\ \mu$ resp. $22,5\ \mu$), so daß die Blätter eine lederartige Beschaffenheit annehmen, während bei den dorsiventral gebauten Blättern sich die Verdickung der Oberhaut in mäßigen Grenzen hält, oft kaum bemerkbar ist.

Auf die Oberhaut folgt eine Schicht meist isodiametrischer oder wenig parallel der Oberfläche gestreckter Epidermiszellen; nur bei einigen Formen, deren Oberfläche höckerig und zugleich wellig gebogen ist, sind die Epidermiszellen senkrecht zur Oberfläche gestreckt und keilen sich gegen die Oberhaut hin aus.

Die Epidermis der Oberseite und Unterseite ist abwechselnd mit den Gefäßbündeln durch eine, je nach dem Umfange des Basttheiles derselben wechselnde Anzahl senkrecht aufsteigender Zellreihen verbunden, deren Zellen lückenlos an einander schließen. Chlorophyll in kaum nennenswerter Menge führen und von verschiedenster Form, bald rundlich, bald parallel, bald senkrecht zur Oberfläche gestreckt sein können. (Fig. 10). Man könnte sie mehrschichtige Strebewände nennen, auf denen die auf der Außenseite stark verdickten Epidermiszellen ruhen, ohne auf das bei allen Eucalyptenblättern dünnwandige Palisadenparenchym einen Druck ausüben zu können. Nach oben gehen die Zellen der Strebewände allmählich in die Epidermiszellen über, sie unter Umständen modifizierend, nach unten in die Scheidezellen der

¹⁾ Tschirch l. c.

Gefäßbündel. Denkt man das assimilierende Palisadengewebe aus dem Blatte herausgelöst, so würde das Blatt aus vielen einzelnen Kammern zusammengesetzt erscheinen, deren Wände ein Gitterwerk darstellen. Diese Beziehungen zwischen den Strebewänden einerseits und den Epidermis- und Palisadenzellen andererseits lassen sich am besten auf Querschnitten des Blattes, die eine Ader der Länge nach treffen, erkennen. Ein Schnitt quer durch die Ader zeigt die Breite der Strebewand an und läßt uns bei zentralgebauten Formen von der Ober- und Unterseite ausgehend mehrere Schichten Palisadenzellen erkennen, von denen die obersten auf beiden Seiten dicht geschlossen sind, während die darauf folgenden größere Intercellularräume zwischen sich lassen. Die Zellen der mittleren Schichten besitzen nur teilweise die typische Palisadenform, meist sind sie als Sammelzellen ausgebildet. Bei den dorsiventral gebauten Blättern sind nur ein oder zwei Schichten Palisadenzellen ausgebildet, das übrige Gewebe besteht aus Schwammparenchym. Auf Flächenschnitten, die nach Ablösung der Epidermis durch das Palisadenparenchym geführt sind, sieht man die lumina der Strebewandzellen, die in 3 oder 4 Reihen, den Adern entsprechend, verlaufen (denn sie steigen von den Gefäßbündeln nach der Epidermis auf). Zwischen diesen, sich als helle Streifen abzeichnenden Strebewänden sind bündelweise die dünnwandigen Palisadenzellen eingeschaltet. Auf den von den Palisadenzellen eingenommenen, engbegrenzten Gebieten der Oberhaut liegen die Spaltöffnungen mit je einem meist in den Schlingen der Gefäßbündel eingebetteten Ölbehälter. Dieser Verteilung des chlorophyllführenden Palisadenparenchyms zwischen dem durchsichtigen Gewebe der Strebewände verdanken die Blätter der Eucalypten wahrscheinlich ihre eigentümlich gelb- bis blaugrüne Färbung.

Die Wände der Strebewandzellen sind entsprechend der Dicke der Oberhaut, die sie zu tragen haben, von verschiedener Stärke und mit wenigen rundlichen Tüpfeln versehen. Manchmal, besonders wenn sie sich bogenförmig an die benachbarten anlegen, nehmen sie die bekannte Form der Strebezellen an, wie sie Tschirch¹⁾ bei *Hakea* beschrieben hat. Die bei einzelnen Arten besonders stark verdickten Wände der Strebezellen (*Eucalyptus dumosa* A. Cunningham 15 μ , Fig. 9) sind nur spärlich durch dünne Hautstellen unterbrochen. Die Kommunikation zwischen zwei benachbarten Zellen wird noch dadurch erschwert, daß gerade an den dünnhäutigen Stellen, besonders der seitlichen Wände, die Verdickungen wulstartig hervortreten, infolgedessen nur eine feine rundliche Öffnung in den Tüpfelraum hineinführt. Diese Tüpfel geben

¹⁾ l. c. p. 166.

der Bewegung des Wassers die Richtung an, setzen ihr aber ein Hindernis entgegen, indem sie ähnlich wie die schmalen, abwechselnd oben und unten angebrachten Öffnungen in den Kondensationskammern chemischer Fabriken es nur langsam von Zelle zu Zelle gelangen lassen. Bei der oben erläuterten Verteilung des Palisadenparenchyms sind die assimilierenden Zellen allseitig von immer feuchten Wänden umgeben und dadurch wirksam gegen das Austrocknen geschützt.

Die Eucalyptusblätter besitzen also eine zwiefache Schutzeinrichtung, um das Palisadenparenchym zur Zeit der Dürre hinreichend feucht zu erhalten, die Einbettung in geschlossene Kammern und die spärliche Tüpfelbildung an den verdickten Zellwänden der mehrschichtigen Strebewände, was um so merkwürdiger ist, als andere australische Pflanzen nur auf eine der angegebenen Arten geschützt sind. *Hacca* besitzt nach Tschirch nur isoliert unter der Epidermis auftretende Strebezellen, daneben aber ringförmige Intercellulargänge, die dem Wasserdampf nur langsam einen Ausweg nach den Spaltöffnungen gestatten.¹⁾

Die Anordnung des Palisadenparenchyms in gesonderten Kammern zeigt in einer noch eigentümlicheren Weise das Blatt von *Kingia australis* R. Brown. Nach Tschirch²⁾ kann das Palisadenparenchym einzelner Kammern vertrocknen, ohne das assimilierende Gewebe der übrigen in Mitleidenschaft zu ziehen oder das Leben der Pflanze zu gefährden. Ich nehme keinen Anstand, auch bei den Eucalyptusblättern in der Anordnung des chlorophyllführenden Palisadenparenchyms in gesonderten Kammern eine ähnliche Schutzeinrichtung zu suchen.

B. Bau der Gefäßbündel des Blattes.

Die Familie der Myrtaceen ist durch den Besitz bicollateraler, d. h. einen inneren Bastteil führender Gefäßbündel ausgezeichnet.

Jedes Blatt empfängt nur einen in der Art sich verzweigenden Gefäßstamm, daß von dem Hauptnerven je ein Randnerv sich bis zur Spitze des Blattes erstreckt. Schräg, manchmal auch bogenförmig verlaufende Seitennerven verbinden den Hauptnerv mit dem Randnerv jeder Seite.

Ein Querschnitt des Blattstieles von *Eucalyptus globulus* Labill. zeigt eine Schicht Epidermiszellen mit verdickten Außenwänden, Spaltöffnungen und Ölbehältern, die mit denen der Blätter im Bau über-

¹⁾ Tschirch l. c. p. 165.

²⁾ Tschirch. Der anatomische Bau des Blattes von *Kingia australis* R. Brown Sitzungsber. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg 1881.

einstimmen; nach innen folgt eine Grundgewebsmasse, in der ein Gefäßstamm eingebettet ist. Der Gefäßstamm besteht, auf dem Querschnitt gesehen, aus einem morphologisch unteren, Gefäß- und Siebteil führenden Bogen und zwei oberen Bündeln, die ebenfalls Gefäß- und Siebteil erkennen lassen. Beide Bestandteile, die oberen Bündel und der untere Bogen sind gleich gebaut und zeigen, von außen nach innen, sich folgendermaßen zusammengesetzt:

$$\begin{array}{l} \text{äußerer Bast} \left\{ \begin{array}{l} \text{primärer} \\ \text{secundärer Bast} \end{array} \right. \\ \text{Gefäßteil} \left\{ \begin{array}{l} \text{secundäres} \\ \text{primäres Holz} \end{array} \right. \\ \text{innerer Bast.} \end{array}$$

Der innere Bastteil geht secundär aus einer an der Innenseite des primären Holzes sich bildenden Cambiumschicht hervor und ist teils faserig, teils parenchymatisch mit stark entwickeltem Siebteil. Die beiden oberen Bündel bilden, wie besonders deutlich bei *Eucalyptus globulus* Labill. zu beobachten ist, eine Fortsetzung des unteren Bogens, dessen Enden sich nach vorn umbiegen.

Denselben Bau zeigen die Gefäßbündel des Blattes, mit dem Unterschiede, daß das Grundgewebe über und unter denselben die eigentümliche Form der Strebewände annimmt und in dem Hauptnerven die oberen Bündel von dem unteren, den größten Teil der Breite des Nerven einnehmenden Gefäßbogen sich teilweise isolieren und über demselben zu liegen kommen. Die Seitennerven besitzen ein Gefäßbündel, welches aus der Vereinigung zweier Abzweigungen des Hauptnerven hervorgeht, indem sich ein Ast vom Rande des unteren Bogens, ein zweiter, schmalerer, von dem entsprechenden Rande des benachbarten oberen Bündels löst, die dann mit einander verschmelzen. In derselben Weise lösen sich schon in der Nähe des Blattgrundes von dem Gefäßstamme des Blattstieles Teile los, um den marginalen Nerv jeder Seite zu bilden.

An den lateralen und marginalen Nerven zeigen die Bastteile als Bastsichel, je nach der Dicke der Epidermis des Blattes und der Strebewandzellen, eine mehr oder minder starke Entwicklung. Die breitere Bastsichel entspricht immer der morphologischen Unterseite des Blattes. Die Gefäßbündel der Seitennerven mit ihren zur Epidermis aufsteigenden Strebewänden erhöhen die Druck-, aber nicht die Zugfestigkeit des Blattes. Holz und innerer Bastteil liegen in der neutralen Achse des Trägers und sind keinerlei Spannungen ausgesetzt. Die feineren Verzweigungen der Nerven unterscheiden sich in dem Baue ihrer Gefäßbündel nicht von dem der Seitennerven, nur ist die Bastsichel

auf beiden Seiten verhältnismäßig schwach ausgebildet und fehlt schließlich ganz; dafür steigen die von ihnen ausgehenden, zuletzt einschichtigen Strebewände am höchsten empor. Als Sammelzellen sind zwischen dem Palisadenparenchym und den Gefäßbündelenden dickwandige, parenchymatische, mit Tüpfeln versehene Zellen eingeschaltet. Die Scheiden der Gefäßbündel zeigen nichts von dem gewöhnlichen Baue Abweichendes.

C. Bau des Spaltöffnungsapparates.

Die Verteilung der Spaltöffnungen auf den Blättern der meisten Eucalyptusarten ist, wie oben angegeben, durch F. v. Müller festgestellt worden. Er teilt die Spaltöffnungen je nach der Zahl und Anordnung auf der Ober- und Unterseite des Blattes ein in: stomata hypogenous, isogenous und heterogenous. Die Entwicklung der Spaltöffnungen, die nach den sehr früh abfallenden Haaren und den Ölbehältern angelegt werden, haben Lignier¹⁾ und Briosi²⁾ ausführlich beschrieben. Die Spaltöffnungen aller von mir untersuchten Eucalyptusblätter, selbst der mit verhältnismäßig dünner Oberhaut versehenen, dorsiventral gebauten, können als überwallte bezeichnet werden, wie sie von den Gattungen *Hakea* und *Protea* seit den Untersuchungen Mohls³⁾ bekannt sind. Löst man die Oberhaut von *Eucalyptus Cloeziana* F. v. M. oder *Ravertiana* F. v. M. ab, Formen des feuchten tropischen Ostens, welche Spaltöffnungen nur auf der Unterseite tragen und eine kaum verdickte Oberhaut besitzen, so sieht man das Zellgewebe an den Stellen, wo Spaltöffnungen eingeschaltet sind, von einem vollkommen geschlossenen Ringwall von scharfer Umgrenzung unterbrochen (Fig. 1), der zu den Schließzellen führt. Derselbe entsteht durch eine auf die Umgebung der Spaltöffnung beschränkte Verdickung der äußeren Epidermiszellwände und ist an seinem Außenrande allseitig von einer Vertiefung der Oberhaut eingeschlossen, wie sehr deutlich auf Querschnitten durch die Spaltöffnungen zu erkennen ist (Fig. 2). Die Schließzellen liegen in der Höhe der Epidermiszellen, ihre Wände sind nur oben verdickt, sonst gleichmäßig dünn und bieten nichts Bemerkenswertes dar. Auch die benachbarten Epidermiszellen zeigen keine auffallende Verschiedenheit von den übrigen. Nebenzellen, wie sie Lignier bei *Eucalyptus siderophloia* Benthams angiebt, habe ich nicht

1) Lignier l. c. p. 422.

2) Giovanni Briosi, Contribuzione alla Anatomia della Foglie p. 7.

3) Hugo von Mohl, Vermischte Schriften. Tübingen 1845. p. 245 ff. Tafel VII, Abb. 8; Tafel VIII, Abb. 10.

erkennen können. In dem Bau der Schließzellen und der benachbarten Epidermiszellen, die manchmal mit ihren der Atemhöhle zugekehrten Enden unter die Schließzellen heruntergreifen, stimmen alle Eucalyptusblätter überein.

Die Bewegungen der Schließzellen in den Spaltöffnungen jugendlicher Blätter beschreibt Schwendener¹⁾ folgendermaßen: „Bei *Eucalyptus cordata* und *tereticornis* befindet sich im Gelenk auf der Außenseite der Epidermiswand eine rinnenförmige, von der Cuticula ausgekleidete Vertiefung, welche der von innen vorspringenden ungefähr entspricht. Die Bewegung des Öffnens und Schließens der Spaltöffnung wird einzig und allein durch diese gelenkartige Verbindung ermöglicht.“

Ich habe nur wenige Eucalypten auffinden können, die diesen einfachen, im jugendlichen Zustande allen zukommenden Bau des Spaltöffnungsapparates während des ganzen Lebens behalten. Neben *Eucalyptus Raverdiana* F. v. M. ist noch *Eucalyptus Cloeziana* F. v. M. und zum Teil *Eucalyptus robusta* Smith zu nennen, alle feuchten Gegenden angehörige Formen.

Das erwähnte Gelenk ist auch an Blättern mit dicker Oberhaut angedeutet, aber dann jedenfalls funktionslos.

Bei den übrigen Eucalypten tritt mit der Verdickung der Oberhautzellen auch eine Modification des Spaltöffnungsapparates ein; in welcher Weise aber diese Veränderungen, welche mit der Verdickung der Außenwand der Epidermiszellen verknüpft sind, die Bildung von Vorhöfen, Cuticulargebilden u. s. w. vor sich gehen, habe ich leider nicht feststellen können, weil mir nur ältere Blätter zur Verfügung standen.

Die mit stärker verdickten Außenwänden der Epidermiszellen versehenen Formen (stomata heterogenous und isogenous) zeigen Schließzellen, welche in einen meist cylindrischen Vorhof eingesenkt sind.

Mit der Einseukung der Schließzellen Hand in Hand geht eine schwächere (*Eucalyptus globulus*) oder stärkere (*Eucalyptus inerassata* Labill., *gracilis* F. v. M., *Preissiana* Schauer, *obcordata* Turczaninow) Entwicklung der die Oberhaut überziehenden cuticularisirten „Außenschicht“²⁾, die sich noch über den Wall hinaus von allen Seiten nach der Mitte hin ausbreitet, so daß der die Spaltöffnung umschließende Ringwall von einer dünnen Haut überdeckt wird. Die Cuticula liegt

1) Schwendener. Bau und Mechanik der Spaltöffnungen (Monatsberichte der Königlich-Preussischen Academie der Wissenschaften zu Berlin. Juli 1881).

2) Ihre Löslichkeit in Kaliumhydroxyd und Gelb- bis Braunfärbung mit Chlorzinkjod kennzeichnet sie als Cuticula.

nicht genau in der Höhe der höchsten Erhebung des Ringwalles, sondern wölbt sich von dem inneren Rande des Walles aus schwach nach der Mitte hin in die Höhe. In der Mitte ist die Cuticula kreisförmig oder schlitzartig unterbrochen, wodurch ein schmaler Eingang in den Vorhof hergestellt wird. Bei den dorsiventral gebauten Blättern habe ich nie einen solchen Cuticularüberzug der Spaltöffnung beobachtet (Fig. 6 und 8). Er scheint erst bei ausgiebiger Verdickung der oberen Epidermiszellwände einzutreten. Am weitesten nach innen erstreckt sich die Cuticula über die Wallöffnung bei den den trockensten Gegenden Australiens angehörenden Eucalypten des Malleeshrubs und Westaustraliens (Fig. 4 und 7).

Eucalyptus globulus Labill. (in den Wäldern des Ostens und in Tasmanien heimisch) lässt die Vorwölbung der Cuticula zwar deutlich erkennen, dieselbe bildet aber nur ein verhältnismäßig schmales concentrisch kreisförmiges oder elliptisches Band auf der Innenseite der Wallöffnung (Fig. 5). Das Bild dagegen, welches die Oberhaut von *Eucalyptus incrassata* darbietet, ist wahrhaft frappierend (Fig. 4). Die dicke durchscheinende Oberhaut läßt bei tiefer Einstellung des Mikroskops das darunter liegende Zellgewebe der Epidermis hervortreten, bei höherer Einstellung verschwindet dasselbe, und man sieht dann allein den Ringwall, in dessen Mitte die feine Cuticula eine Öffnung in Form eines Kreises, einer Ellipse oder einer unregelmäßig conturierten Spalte besitzt; bei höchster Einstellung wird auch der Umriss des Ringwalles undeutlich, und der innere Rand der Cuticularöffnung bleibt schließlich allein sichtbar. Daß in dieser Weise die Spaltöffnungen zu deuten sind, ergiebt die Analyse der Bilder, welche Flächenschnitte durch die Epidermisverdickung allein darbieten. Die dünne Oberflächenschicht, die unter diesen Umständen für sich allein, befreit von den störenden Seitenwänden der Epidermiszellen, betrachtet werden kann, erscheint bedeckt mit kraterförmigen Öffnungen, die mit einer dünnen, in der Mitte durchbrochenen Haut überkleidet sind. Die Cuticula, die auf solchen Bildern am deutlichsten hervortritt, überzieht die ganze Oberfläche des Blattes und überwölbt die Öffnung des Ringwalles, ist aber an vielen Stellen durch Risse zersprengt, so daß sie nicht an allen Spaltöffnungen in gleich charakteristischer Weise wahrgenommen werden kann.

Der feine Spalt in der die Wallöffnung bedeckenden Cuticula führt in den Vorhof hinein, dessen Grund bei einigen Formen von der oberen Wand der Schließzellen gebildet wird, so daß diese von der Unterseite der Epidermisverdickung herabhängen, abweichend von der sonst zu beobachtenden Einrichtung, daß „das Schließzellenpaar, an

beiden Enden unbeweglich festgehalten, einem Brückenbogen gleich, der sich beiderseits gegen feste Widerlager stützt¹⁾. Aus diesem Grunde werden die Schließzellen nicht sehr beweglich sein (das vorhin erwähnte Gelenk kommt wegen der starken Verdickung der äußeren Epidermiszellwände hier nicht mehr in Betracht); die Turgescenz der Schließzellen allein vermag die Öffnung der Centralspalte herbeizuführen.

Auch auf Querschnitten muß sich diese über die Spaltöffnung wölbende Cuticula deutlich zeigen. Tschirch²⁾ nennt sie Cuticularleiste; seine Abbildung aber zeigt, daß er sie nicht, losgelöst von der verdickten Oberhaut, als ein selbständiges Gebilde angesehen hat.

Ich bin auf den ungewöhnlichen Bau der Spaltöffnungen der Eucalyptusblätter dadurch aufmerksam geworden, daß auf Querschnitten des Blattes von *Eucalyptus incrassata* Labill. *dumosa* A. Cunningham, *uncinata* F. v. M., die genau die Mitte der Spaltöffnung trafen, der Vorhof als ein cylindrischer Kasten erschien mit einem feinen oberen Deckel, der nur in der Mitte unterbrochen war. Schnitte, die nicht genau die Mitte trafen, zeigten natürlich einen vollständig geschlossenen Vorhof.

Eine Überdeckung der Spaltöffnung durch die Cuticula läßt auch die von Mohl³⁾ abgebildete Spaltöffnung von *Clivia nobilis* erkennen. Spaltöffnungen von ähnlichem Bau mit überdeckender „Außenschicht“ finden sich ferner besonders schön ausgebildet bei den *Restiaceen*, wie Pfitzer⁴⁾ nachgewiesen und Gilg⁵⁾ an besserem Material bestätigt hat.

Ersterer glaubte in der Außenschicht wegen ihrer Cellulose-reaction eine durch tangentialer Teilung aus den Epidermiszellen hervorgegangene zweite Zellenreihe zu erkennen, deren Wände bis zum Verschwinden der lumina sich verdickt hätten, Gilg dagegen wies nach, daß die Außenschicht der *Restiaceen*blätter sich aus einseitig, fächerartig ausgebreiteten Trichomen mit kaum erkennbaren, pfropfenartigen Stielzellen zusammensetze. Da meines Wissens an den Blättern von Eucalyptusarten die erwähnte Bedeckung der Spaltöffnungen durch eine cuticularisierte Außenschicht noch nicht bekannt war, dehnte ich die

1) Schwendener l. c. p. 841.

2) Tschirch l. c. Tafel II. Fig. 12 und 14.

3) Mohl, botanische Zeitung XIV, Tafel XIII.

4) Pfitzer, Über das Hauptgewebe einiger *Restiaceen*. Pringsheims Jahrbücher VII, 561.

5) Gilg, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der *Restiaceen*. Englers bot. Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie XIII, 572.

Untersuchung auf eine große Anzahl von Eucalyptusblättern aus, durch deren vergleichende Beobachtung es mir, trotz des schwierig zu behandelnden Herbarmaterials, gelang, die beschriebene Eigentümlichkeit festzustellen. Das ununterbrochene Wachstum der Cuticula¹⁾ gestattet, die Wallöffnung mehr oder weniger zu verschließen, bis bei den extremen Formen nur ein schlitzförmiger Spalt übrigbleibt, der dem Entweichen des Wasserdampfes bedeutende Hindernisse in den Weg legt.²⁾ In Übereinstimmung mit den Ergebnissen der Forschungen Schimper's über die Hochgebirgsflora von Java³⁾, „daß nicht der niederen Temperatur die alpine Flora ihr höchst eigenartiges Gepräge verdankt, sondern den Schutzmitteln gegen Transpiration“ nähern sich auch die Gebirgsformen der Gattung Eucalyptus (*Eucalyptus pauciflora* Sieber und *coccifera* Hooker) hinsichtlich des Baues der Spaltöffnungen den „Wüsteneucalypten“. Der trichterförmige oder cylindrische Vorhof ist allen centralgebauten Formen eigen.

Die Bildung eines zweiten Vorhofes, der als ein weiteres Schutzmittel zur Herabsetzung der Transpiration angesehen werden muß, wie bei *Hakea suarcolens*⁴⁾, tritt bei *Eucalyptus incrassata* Labill., *Preissiana* Schauer, *obcordata* Turczaninow var. *platypus* ein. Der zweite Vorhof zeigt sich aber erst deutlich, nachdem alle die Vorhöfe füllenden und färbenden Stoffe aus dem Blatte auf die in der Einleitung angegebene Weise entfernt worden sind. Ob die Cuticularüberwölbung des zweiten, kleineren Vorhofes auch eine zusammenhängende dünne Haut mit einer Öffnung in der Mitte oder „Cuticularleisten“ sind, habe ich nicht feststellen können. Größere Wahrscheinlichkeit hat die erste Annahme, weil die Cuticula beider Vorhöfe von gleicher Stärke ist.

1) „Die cuticula bedeckt als eine dünne, überall eng anliegende hyaline Haut die ganze Außenfläche der Epidermis, die Haarbildungen miteinbegriffen. Sie erscheint ausgeschieden auf der Außenfläche der Cellulosewände auf der jungen wenigzelligen Embryoanlage und bekleidet hinfort diese, den Vegetationspunkt des Stammes und alle an ihm vortretenden Glieder, dem Wachstum derselben stetig folgend durch entsprechenden Flächenzuwachs und unter verschwindend geringer Diekenzunahme bis zur eventuellen Abwerfung der Epidermis“ de Bary, Anatomie p. 78.

2)		E. gracilis	E. dumosa	E. Preissiana
		F. v. M.	A. Cunningham	Schauer
	Breite des Vorhofes.....	20 μ	25 μ	22.5 μ
	Breite der Cuticulaöffnung....	10 μ	16 μ	12.5 μ

3) A. F. W. Schimper, Über Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, besonders in der Flora Javas, Sitzungsberichte der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1890 Heft VII.

4) Haberlandt, physiologische Pflanzenanatomie p. 309 Abb.

Die Spaltöffnungen der „Wüsten-Eucalypten“ sind häufig dicht mit Pilzsporen oder schon entwickelten Pilzfäden besetzt, besonders aber mit Harzkörnchen so angefüllt, daß dieselben von dem oberen Rande der Seitenwände des Vorhofes bis zur Centralspalte wie Sandkörnchen in einer Grube liegen. Die Harzmassen drücken die den Vorhof überragende Cuticula auf die Schließzellen herab, so daß sie den Blicken entzogen wird.

Der zweite Vorhof, den ich nur bei *Eucalyptus incrassata* Labill., *Preissiana* Schauer und *obcordata* Turczaninow gefunden habe, (*Eucalyptus gracilis* F. v. M. und andere zeigen eine Andeutung desselben) hat auf dem Querschnitt ungefähr rhombische Gestalt mit nach oben gerichteter Spitze. Blattquerschnitte, die nicht genau die Mitte der Spaltöffnung treffen, zeigen die beiden Vorhöfe über einander, den oberen von meist zylindrischer Form und entweder quadratischem Querschnitt (*Eucalyptus incrassata* Fig. 3) oder, bei stärkster Verdickung der Außenwände der Epidermiszellen, von rechteckigem Querschnitt (*Eucalyptus Preissiana* und *obcordata*), den unteren von der Form eines Doppelkegels. Schwierig ist es, Bilder zu erhalten, die alle in Betracht kommenden Teile solcher Spaltöffnungen: äußere Cuticula mit Öffnung, zylindrischen Vorhof, innere Cuticula mit Öffnung, doppelt kegelförmigen Vorhof und die Schließzellen zugleich zeigen.

Bei *Eucalyptus obcordata* Turczaninow war es mir möglich, eine genaue Messung aller Teile einer Spaltöffnung vorzunehmen:

Epidermisverdickung außerhalb der Spaltöffnungen	52,5 μ
„ „ bis zu den Schließzellen	80 μ
Dicke der äußeren Cuticula	2,5 μ
Tiefe des ersten Vorhofes	32,5 μ
Dicke der inneren Cuticula	2,5 μ
Tiefe des zweiten Vorhofes	15 μ

Nun folgt noch eine, nur an den Spaltöffnungen bemerkbare Verdickung von 27,5 μ , so daß die Schließzellen selbst 80 μ tief unter der Oberhaut liegen.

Durch die geschilderte zwifache Bedeckung der Vorhöfe über den Schließzellen werden die Arten der uns hier interessierenden Gattung auch in bezug auf den Spaltöffnungsapparat zu „Eucalypten“.

Die Atemhöhle wird entweder von auseinanderweichenden Palisadenzellen gebildet, oder letztere legen sich mit verbreitertem Fuß an die Epidermiszellen an, so daß sie, ringförmig angeordnet, einen zylindrischen Hohlraum frei lassen.

Eine eigenartige Anordnung zeigen die Spaltöffnungen älterer Blätter aus der Blütenregion von *Eucalyptus obcordata* Turcz. Auf

einem Flächenschnitte sieht man die durchscheinende Oberhaut vielfach unterbrochen, aber von einer gleichmäßigen Cuticula überzogen. Unter der Cuticula verlaufen, den Unterbrechungen der Epidermis entsprechend, unregelmäßig gewundene Gänge, durch welche eine größere Anzahl von Spaltöffnungen in Kommunikation tritt. Die dünne deckende Schicht der Cuticula wird von einzelnen stehengebliebenen, senkrechten Pfeilern der Epidermisverdickung in ihrer Lage erhalten. Über jeder einzelnen Spaltöffnung zeigt die Cuticula eine rundliche Öffnung. Daneben kommen unveränderte Spaltöffnungen vor, die, wie angegeben, von einem Ringwall umgeben und mit einer dünnen Cuticula überzogen sind, in der anfangs eine rundliche, später durch Zerreißen unregelmäßig eckige Öffnung in den Vorhof führt. Häufig sind diese eingerissenen Reste der cuticula zurückgebogen, so daß der Anblick höchst befremdend ist. Ich glaube nicht, daß die unter der Cuticula verlaufenden Gänge, die Spaltöffnungen in größerer Zahl bergen, mit den in Rinnen eingesenkten Spaltöffnungen der Proteaceen (*Banksia*) zu vergleichen sind. Es macht ganz den Eindruck, als wenn eine Desorganisation der Spaltöffnungen vorliegt. Die Verdickungsschichten der Oberhautzellwände sind in eine körnige Masse umgewandelt, die zum Teil in den Vorhof hineingesunken ist und bei der Untersuchung der Spaltöffnungen große Schwierigkeiten bereitet. Es scheint, als ob die auf die Spitze getriebene Verdickung der Außenwände der Epidermiszellen und andere Factoren (übermäßige Anfüllung mit zu Harz oxydirtem aetherischen Öl), die ursprünglich den Schutz des Blattes gegen zu schnelles Austrocknen bezweckten, sich schließlich als den Blättern nachtheilig erweisen.

Durch Auflösung der Epidermisverdickung, deren Cuticula unverändert bestehen bleibt, wird wieder eine leichtere Communication mit der Atmosphäre hergestellt.

D. Die Ölbehälter.

Regellos im chlorophyllführenden Palisadenparenchym verteilt und zugleich mit demselben in die durch die Strebewände abgegrenzten Kammern eingeschlossen, finden sich in den Blättern der Eucalyptusarten die bekannten, allen Myrtaceen, unter Ausschluß der Baringtonieen, Napoléoneen und Puniceen (nach Baillon) eigentümlichen Behälter ätherischen Öles von bauchiger, nach einer Seite meist verjüngter Form. Die von mehreren Seiten, der Verzweigung der Nerven entsprechend, zusammenstoßenden Strebewände gehen unmerklich in die langgestreckten bogenförmigen Scheidezellen über, welche den Öl-

behälter umgeben, so daß derselbe in unveränderlicher Lage, an den Seiten und von unten gestützt, erhalten wird.

Auf der einen Seite sind die Ölbehälter durch wenige Zellschichten von der Epidermis getrennt, mit der Epidermis der anderen Seite sind sie durch eine unter der Öllücke sich erstreckende Fortsetzung der Strebewände verbunden. Wie ersichtlich, kam mir ein besonders günstig geführter Querschnitt, der ein Gefäßbündel und seine Strebewand der Länge nach durchschneidet, die Lage der Ölbehälter deutlich zeigen. Daher sind auch die Beziehungen zwischen den Ölbehältern und den Gefäßbündeln den bisherigen Beobachtern entgangen. Lignier¹⁾ sagt von den Ölbehältern von *Acmena floribunda*, die sich denen von *Eucalyptus* vollkommen analog verhalten sollen:

„Les massifs glanduleux sont très-frequeument situés en faee des ramifications libéro-ligneuses. Cependant jamais nous n'avons observé de modifications indiquant des rapports intimes entre le tissu libéro-ligneux et les massifs“.

Auf Längsschnitten durch das Palisadenparenchym centralgebauter Blätter erscheinen bei schwacher Vergrößerung die starkverdickten Strebewandzellen und die unter ihnen liegenden Gefäßbündel als helle weiße Streifen, während die gelblichen Ölbehälter wie rundliche Trauben entweder an den Enden dieser Zellenzüge sitzen oder in den Winkeln ihrer Verzweigungen eingeklemmt sind, immer aber ist ein direkter Übergang der Strebewandzellen in die meist zweireihige Scheide der Ölbehälter wahrzunehmen. An den von den Strebewänden freigelassenen Seiten sind die Ölbehälter von chlorophyllhaltigem Palisadenparenchym umgeben, das in der Nähe derselben lockerer wird. Ich will hier gleich bemerken, daß das Öl selbst oder der Dampf desselben hauptsächlich durch Vermittelung der Strebewandzellen bis zu den Epidermiszellen und den Spaltöffnungen gelangt, denn gerade diese Zellen sind mit den das Licht stark brechenden Tropfen desselben erfüllt; außerdem erfüllt das Öl fast regelmäßig nur den bauchigen Teil des Ölbehälters, nicht den der Epidermis näheren, verjüngten.

In den Ölbehälter und Epidermis verbindenden, mehrschichtigen Zellenzug der Strebewand eingeschaltete rundliche Zellen sind offenbar an der gleichmäßigen Verteilung des Öles an die Epidermiszellen beteiligt. Die Epidermiszellen sind sehr häufig mit Tropfen des aetherischen Öles angefüllt, in einigen Fällen fand ich es auch, in Harz umgewandelt, als eine außerordentlich dünne Schicht auf der Oberfläche und konnte es durch Alkannatinctur nachweisen.

¹⁾ l. c. pag. 411.

Auf Querschnitten sieht man unter Umständen die letzten Verzweigungen der Spiralfasertracheen die Ölbehälter von unten umfassen. Nähere Beziehungen zwischen den Gefäßbündeln resp. den Sammelzellen derselben und den Ölbehältern treten erst auf sehr feinen Schnitten hervor. Man sieht dann tonnenförmig gestaltete, getüpfelte Sammelzellen, die ihrerseits mit den Spiralfasertracheen in unmittelbarem Zusammenhange stehen, je nach der Orientirung des Schnittes sich seitlich oder von unten an die den Ölbehälter umgebenden Scheidezellen anlegen.

An horizontal gebauten Blättern finden sich die Ölbehälter ebenfalls nur im Palisadenparenchym. Die Schwammzellen schließen sich dann an den Ölbehälter gerade so an, wie an ein Gefäßbündel.

Die Ölbehälter sind, wie durch Frank's Untersuchungen ¹⁾, die von denen Ligniers und Briosi's ²⁾ nur in unwesentlichen Punkten abweichen, sicher festgestellt ist, schizogenen Ursprungs. Eine Epithelschicht, wie bei den Harzgängen der Coniferen, die das Öl absondert, ist nirgend wahrzunehmen.

III. Physiologische Beobachtungen.

A. Eigenschaften, Entstehung und physiologische Bedeutung des aetherischen Öles.

Die Zusammensetzung des aetherischen Öles der Eucalypten (Eucalyptol $C_{10}H_{18}O$ Siedepunkt 176°) und die Isomerie mit Borneol machen es wahrscheinlich, daß es zu den Abkömmlingen des Benzols zu rechnen ist. In frischem Zustande läßt es sich durch Alkohol, in dem es leicht löslich ist, aus den Blättern entfernen; das wahrscheinlich durch Oxydation aus dem aetherischen Öl entstehende Harz ist nur teilweise in Alkohol löslich. Überosmiumsäure, die gewöhnlich als Erkennungsmittel für aetherische Öle angegeben wird, ist zur Nachweisung des Eucalyptols nicht verwendbar, weil der gleichzeitig in den Blättern vorhandene Gerbstoff dieselbe Reaction, wie das aetherische Öl, nämlich Braunfärbung, hervorruft. Eau de Javelle färbt in Harz übergehendes aetherisches Öl röthlich braun. Über die Entstehung des aetherischen Öles in den Eucalyptenblättern ist so gut wie nichts bekannt. Die über allen Zweifel sicher festgestellte schizogene Entstehung der Ölbehälter schließt die früher angenommene Bildung des Öles durch

¹⁾ Franck Beiträge zur Pflanzenphysiologie p. 125.

²⁾ Lignier l. c. p. 411. Biori l. c. p. 9.

Auflösung und Umwandlung der den Raum des Ölbehälters ursprünglich erfüllenden Zellen, wie bei den Rutaceen ¹⁾ aus. Ebensovienig kann es als ein Desorganisationsprodukt von Zellwänden angesehen werden, denn gerade während der lebhaftesten Bildung des aetherischen Öles in jugendlichen Blättern sind die Scheiden der Ölbehälter unversehrt.

Die nahen Beziehungen des Schwammparenchyms bei den horizontalen Blättern und der Sammelzellen bei centralgebauten Blättern der Eucalypten zu den Ölbehältern läßt der Vermutung Raum, daß die Bildung des aetherischen Öles ähnlich wie die des Gerbstoffes ein Prozeß ist, der neben der Assimilation einhergeht und mit demselben in engstem Zusammenhange steht ²⁾.

Über die Bedeutung des aetherischen Öles für das Leben der Eucalyptusarten wie für das Leben der Pflanzen überhaupt gehen die Ansichten der Forscher auseinander. Grisebach ³⁾ nimmt an, daß das aetherische Öl beschränkend auf die Abgabe des Wasserdampfes einwirkt. Volekens ⁴⁾ fand die Secretion leichtflüssiger aetherischer Öle als eine Eigentümlichkeit solcher Wüstenpflanzen, deren Epidermis mit einem Haarfilz bekleidet ist: „In allen Fällen legt sich der Filz über den Bildner des aetherischen Öles, so daß dessen Dampf innerhalb des Haarfilzes festgehalten wird.“ Er schreibt mit Tyndall dem aetherischen Öl, das durch Verdunstung eine Atmosphäre um die Blätter bildet, die Wirkung zu, die nächtliche Wärmestrahlung zu hindern. Eine Haarbekleidung fehlt den ausgewachsenen Eucalyptusblättern, nur *Eucalyptus citriodora* besitzt nach Lignier ⁵⁾ poils-glanduleux. Die einzelligen Haare, die an jugendlichen Blättern vor den Ölbehältern und den Spaltöffnungen angelegt werden, fallen sehr frühzeitig ab. Die Epidermis, deren Außenwand bei den centralgebauten Formen auch über den Ölbehältern stark verdickt ist, zeigt nirgend eine Öffnung zum Austritt des flüssigen Öles, dessen hoher Siedepunkt auch eine ansgiebige Dampf bildung nicht sehr wahrscheinlich macht. Selbst bei jungen Blättern mit dünner Oberhaut tritt der charakteristische Geruch nach Eucalyptol erst dann stärker hervor, wenn das Blatt durchschritten oder zwischen den Fingern zerrieben wird. Geringe Mengen des Öles mögen durch Vermittelung der

1) de Bary Anatomie p. 217.

2) Kraus, Grundlinien zu einer Physiologie des Gerbstoffes p. 8. Wage, Über das Vorkommen des Phloroglucins in der Pflanze (Ber. d. bot. Ges. VIII. 1890. p. 273).

3) Vegetation der Erde, I. p. 443.

4) Volekens, die Flora der aegypt.-arab. Wüste, Separatdruck aus den Sitzungsberichten der Königlich preussischen Academie der Wissenschaften, 1887. p. 46.

5) Lignier, l. c. p. 396.

Epidermiszellen, wie oben angegeben, zu den Spaltöffnungen gelangen, sich als dünne Schicht über die Oberfläche verbreiten oder als Dampf entweichen, der aber Blätter und Blüten nicht dicht genug umhüllen kann, um sie vor zu starker nächtlicher Wärmestrahlung zu schützen. Der größte Teil des aetherischen Öles bleibt im Blatte und häuft sich in den Ölbehältern unter Umständen so an, daß diese straff angefüllt sind.

Unsere Kenntnisse von der Bedeutung des aetherischen Öles für das Leben der Pflanzen sind in neuester Zeit durch Stahl ¹⁾ erweitert worden, der durch sinnreich angestellte Versuche bewies, daß das in den Blättern mancher Pflanzen enthaltene aetherische Öl ein wirksames Schutzmittel gegen Tierfraß ist. Nachträglich auf Veranlassung Stahls im botanischen Institut zu Jena vorgenommene Fütterungsversuche mit Eucalyptusblättern haben in überraschender Weise gezeigt, daß omnivore Schnecken in keiner Weise zu bewegen sind, frische Eucalyptusblätter anzurühren, ²⁾ dagegen durch Alkohol und siedendes Wasser von dem aetherischen Öle befreite Blätter als Nahrung nicht verschmähen.

Die Bildung des aetherischen Öles ist nicht zu allen Jahreszeiten dieselbe: von *Eucalyptus oleosa* F. v. M. wenigstens sagt F. v. Müller: „the development of oil during autumn is considerably diminishing.“ ³⁾ Weitere Angaben liegen leider nicht vor.

An älteren Blättern oblitesciren die Ölbehälter sehr zeitig. Zuerst werden die Scheidezellen zerstört und in eine körnige Masse umgewandelt, dann die benachbarten mit dem Ölbehälter in derselben Kammer eingeschlossenen Palisadenzellen; ebenso unterliegen der Zerstörung die die Ölbehälter und Gefäßbündel verbindenden Sammelzellen, während das übrige assimilirende Gewebe des Blattes unversehrt bleibt. Häufig verschwindet (*Eucalyptus Preissiana*, *incrassata*) vor dem Beginne der Zerstörung das Öl aus den Behältern, dann aber zeigen die mit dem Ölbehälter im Zusammenhange stehenden Spiralfasertracheen und der Gefäßteil des benachbarten Gefäßbündels sich mit bräunlichgefärbter, harziger Masse angefüllt. Fügen wir noch die Thatsache hinzu, daß *Eucalyptus Preissiana* Schauer und *incrassata* Labill. gerade so wie *Tristania mucrophylla* ⁴⁾ Ölbehälter im Marke besitzen, deren Inhalt schwerlich an Ort und Stelle entstanden sein kann, so läßt sich die Möglichkeit einer gelegentlichen Fortleitung des

1) Stahl, Pflanzen und Schnecken. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft und Medicin Bd. 22. 1888.

2) In welcher Weise diese Versuche anzustellen sind, ergibt sich aus dem angeführten Werke.

3) Müller, Select extratropical Plants p. 157.

4) Lignier l. c. pag. 372.

Öles nicht von der Hand weisen, wenn auch Frank sie für *Myrtus communis* unter keinen Umständen gelten lassen will.¹⁾

B. Korkbildungen in den Blättern der Eucalyptusarten.

Korkwucherungen finden sich häufig an Eucalyptusblättern. Ich habe leider nur fertige Zustände untersuchen können; an den lebenden Eucalypten des botanischen Gartens zeigten sie sich nicht. Auch Lignier, dem frisches Material aus französischen Parkanlagen und aus Algier zur Verfügung stand, erwähnt sie nur von *Eucalyptus siderophloia*.²⁾

Poulsen³⁾ hat zuerst auf diese Gebilde aufmerksam gemacht. Bachmann⁴⁾ und Lignier haben ihre Entwicklungsgeschichte studirt, kommen aber zu ganz entgegengesetzten Resultaten. Nach Lignier²⁾ bildet sich die Korkambiumschicht bei *Aemena floribunda* und in Übereinstimmung damit auch bei *Eucalyptus siderophloia* unter einer Spaltöffnung, während Bachmann die von Stahl aufgefundenen⁵⁾, charakteristischen Beziehungen der Lenticellen zu den Spaltöffnungen an den Korkwucherungen von *Eucalyptus globulus* und *Gunnii* nicht hat beobachten können. Da derartige Wucherungen, wie ich bei *Eucalyptus dumosa* A. Cunn. beobachtet habe, auch in der Collenchymisichel am Rande des Blattes auftreten können, ist ein Vergleich mit Lenticellen ausgeschlossen. Es kommt vor, daß von genau gegenüberliegenden Stellen der Ober- und Unterseite des Blattes aus Korksegmente sich bilden, bis sie schließlich in der Mitte zusammenstoßen (*Eucalyptus globulus*). Ein Aufbrechen der Oberhaut ist bei weiter fortgeschrittenen Zuständen oft schon mit bloßem Auge wahrzunehmen. Lignier⁶⁾ scheint nur junge Blätter untersucht zu haben, denn er sagt: „Jamais nous n'avons observé, contre ces noyaux de rupture des tissus superficiels.“

Daß dabei auch eine oder mehrere Spaltöffnungen in Mitleidenschaft gezogen werden, erscheint nicht auffällig. Nur einmal be-

1) Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie p. 163.

„Sicher weiß ich, daß in den Blättern von *Myrtus communis* der einmal in den Behältern gebildete Saft nicht wieder verschwindet oder abnimmt und noch darin enthalten ist, wenn die genannten Organe von der Pflanze abgeworfen werden.“

2) Lignier l. c. p. 411,

3) V. Poulsen, om Korkdannelse paa Blade. Kjöbenhavn 1875.

4) Bachmann, Über Korkwucherungen auf Blättern. Pringsheims Jahrbüchle XII. 191.

5) Stahl, bot. Zeitung 1873.

6) Lignier l. c. p. 411.

obachtete ich an *Eucalyptus globulus*, daß die Korkschichten bogenförmig einen Ölbehälter umfaßten, häufiger dagegen konnte ich constatiren, daß die Korkwucherung sich mit ihrem Rande an einen Ölbehälter heranlegte. Überhaupt scheint die Auflösung der Ölbehälter mit der Bildung der Korkknoten Hand in Hand zu gehen. Die äußeren Korkschichten, in denen man selbst Reste von Sammelzellen erkennen kann, sind mit braunen, harzähulichen Inhaltsmassen angefüllt und werden successive abgestoßen. Die ganze Korkwucherung besonders die innersten Lagen derselben geben mit saurem chromsaurem Kali und mit Eisenchlorid intensive Gerbstoffreactionen.

Beim Anblick eines aus Florenz stammenden sichelförmig gekrümmten Blattes, das zu einem Blütenstande gehörte und mit Korkwucherungen wie besäet war, (kein Blatt aus dem Eucalyptenherbarium des botanischen Museums zeigte etwas Ähnliches) konnte ich mich des Gedankens nicht erwehren, daß hier eine krankhafte Bildung vorliegen müsse. Vielleicht tritt eine Korkwucherung an den Eucalyptenblättern dann ein, wenn durch zu reichliche Bildung des aetherischen Öles und Verharzung desselben die assimilirende Thätigkeit des Blattes gefährdet wird. Sie scheint den Zweck zu haben, einzelne Ölbehälter von dem Palisadengewebe zu isoliren, resp. deren Inhalt nach außen zu befördern. Es ist ein letzter energischer Versuch, das Blatt oder Teile desselben lebensfähig zu erhalten.

Zusammenfassende Bemerkungen.

Die Blätter der Eucalyptusarten sind durch „Strebewände“, welche von den Gefäßbündeln zur Epidermis der Ober- resp. Unterseite aufsteigen, in Kammern geteilt, in denen chlorophyllführendes Palisadenparenchym und Ölbehälter eingebettet sind.

Die Spaltöffnungen der Eucalyptusblätter sind von verschiedenem Baue, dergestalt, daß die extremen Formen durch Uebergänge verbunden sind.

Die Spaltöffnungen aller Eucalyptusblätter sind von einem geschlossenen Ringwall umgeben, d. h. einer auf die Umgebung der Spaltöffnungen beschränkten oder hier besonders stark hervortretenden Verdickung der äußeren Epidermiszellwände. Bei den, feuchten Gegenden angehörenden, zugleich horizontalgebauten Formen, (*Eucalyptus Ravertiana*, *Cloeziana*) sowie bei den Jugendformen aller Eucalyptusblätter ist keinerlei Vorhof oder Cuticularüberzug an den Spaltöffnungen wahrzunehmen.

Den Uebergang zu der folgenden Gruppe bildet *Eucalyptus robusta*.

Ein verhältnißmäßig breiter cylindrischer oder (seltener) trichterförmiger Vorhof stellt sich bei centralgebauten Formen ein. Zugleich wölbt sich vom Innenraude des Ringwalles die Cuticula nach der Mitte der Spaltöffnung vor. Die den trockensten Gegenden Australiens angehörenden Eucalypten zeigen die sich über die Spaltöffnung wölbende Cuticula nur durch eine spaltförmige Öffnung unterbrochen.

Den Übergang zur folgenden Gruppe bildet *Eucalyptus gracilis*.

Ein zweiter Vorhof ist bei *Eucalyptus incrassata* und *Preissiana* zu beobachten.

Die extremste Form mit stärkst verdickter Oberhaut, am tiefsten eingesenkten Schließzellen und schlotförmigem ersten Vorhofe wird durch *Eucalyptus obcordata* Turcz. repräsentirt.

Die mit aetherischem Öl angefüllten Behälter in den Eucalyptenblättern stehen in Beziehung zu dem Assimilationsgewebe und zu den Gefäßbündeln.

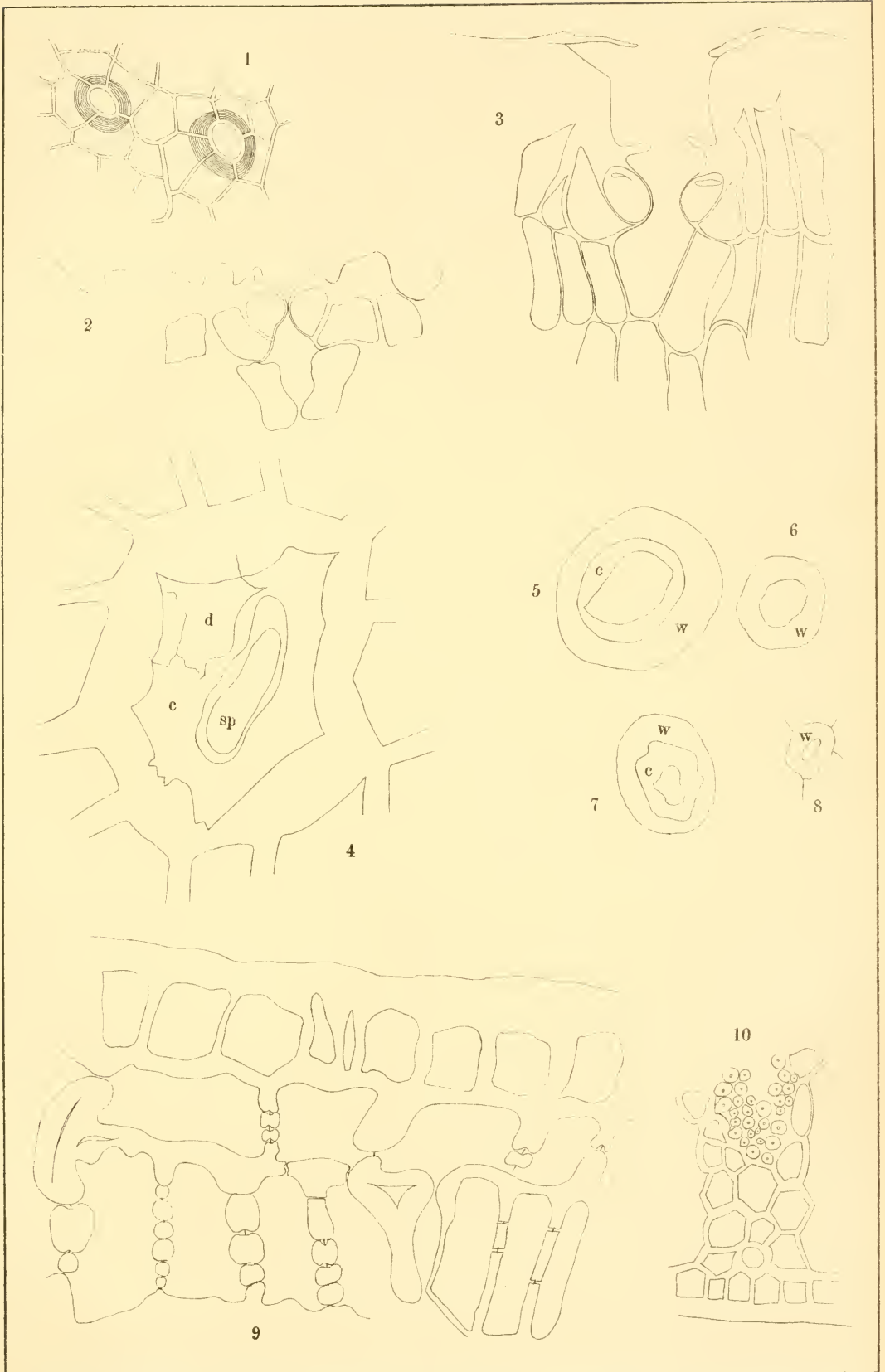
Die physiologische Bedeutung des aetherischen Öles ist zum großen Teil darin zu suchen, daß es Blätter und Blüten gegen Tierfraß schützt.

Die Korkwucherungen werden angelegt, um dem mit aetherischem Öl durchtränkten, zum Teil verharzten Gewebe Luft zu schaffen.

Erklärung der Abbildungen.

1. Oberhaut von *Eucalyptus Cloeziana* }
 2. Spaltöffnung von *Eucalyptus Raveretiana* } Unterseite $\frac{400}{1}$
3. Spaltöffnung von *Eucalyptus incrassata* $\frac{400}{1}$
4. Oberhaut von *Eucalyptus incrassata* $\frac{600}{1}$
 e Cuticula, d Unterbrechung in derselben.
 sp Spalt in derselben.
5. Spaltöffnung auf der Oberhaut von *Eucalyptus globulus* $\frac{400}{1}$ w = Ringwall
 e = Cuticula
6. Spaltöffnung auf der Oberhaut (Unterseite) von *Eucalyptus robusta* $\frac{400}{1}$
7. Spaltöffnung auf der Oberhaut von *Eucalyptus dumosa* $\frac{400}{1}$
8. Spaltöffnung von *Eucalyptus resinifera* (frisches Blatt) $\frac{400}{1}$
9. Strebewand von *Eucalyptus dumosa* $\frac{600}{1}$
10. Strebewand von *Eucalyptus resinifera* (frisches Blatt) $\frac{400}{1}$
-

Mielke: *Eucalyptus*.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten](#)

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: [9-2](#)

Autor(en)/Author(s): Mielke Gerhard

Artikel/Article: [Anatomische und physiologische Beobachtungen an den Blättern einiger Encalyptus-Arten. 1-27](#)