

Die Lithocysten der Gattung *Ficus*.

Von

Dr. O. Renner, München.

Mit 21 Abbildungen im Text.

Bei der Betrachtung der Cystolithen ist natürlicherweise von jeher diesen merkwürdigen Zellinhaltskörpern viel mehr Aufmerksamkeit geschenkt worden als ihren Behältern, so sehr, daß der Name Lithocyste, den Radlkofer¹⁾ für die Behälter geschaffen hat, sich bis heute nicht hat einbürgern können; es ist von den „Cystolithenzellen“ (De Bary) so wenig die Rede, daß ein kurzer Name für sie im allgemeinen nicht nötig erscheint. Der Grund dafür, daß man die Zelle, die den Cystolithen beherbergt, für sich so wenig betrachtet, liegt wohl darin, daß bei dem alten, in keinem Lehrbuch und in keinem Praktikum verlassenen Musterbeispiel, bei *Ficus elastica*, die Lithocyste als etwas vom Cystolithen ganz Untrennbares, der Behälter samt Inhalt als Zellelement *sui generis* sozusagen erscheint. Allerdings finden sich schon früh Versuche, die „Cystolithen“ von *Ficus*, d. h. genau genommen die Lithocysten, auf in ihrer Verbreitung weniger beschränkte Gebilde, auf irgend eine Trichomform zurückzuführen. So denkt Schleiden,²⁾ ohne trichomatische Lithocysten von *Ficus* zu kennen, an eine Beziehung zu den Brennhaaren der Urticaceen, indem er auf die Kalkhaare der Boragineen hinweist: die Haarspitze wird rückgebildet, der weite Basalteil des Brennhaares bleibt erhalten, und das Sekret wird durch Kalk ersetzt. Die Ansicht, daß die Lithocysten gerade von Brennhaaren herzuleiten sind, hat nicht viel für sich. Aber die Trichomnatur der Lithocysten sämtlicher *Ficus*-Arten läßt sich, wie ich hoffe, wahrscheinlich machen. Der sehr naheliegende Gedanke ist schon mit Bestimmtheit von Möbius³⁾ ausgesprochen

¹⁾ Radlkofer, Über die Gliederung der Familie der Sapindaceen. (Sitzungsber. math.-phys. Kl. k. bayr. Akad. Wiss. Bd. XX. 1890. p. 119.)

²⁾ Schleiden, Grundzüge der Botanik. 2. Aufl. Bd. I. p. 329.

³⁾ Möbius, Beitrag zur Anatomie der *Ficus*-Blätter. (Ber. Senckenberg. Ges. Frankfurt a. M. 1897. p. 135.)

worden, sogar noch früher, und zwar in einer Fassung, auf die unten zurückzukommen sein wird, in einer sehr selten zitierten Arbeit von Chareyre¹⁾.

Der Hauptzweck der vorliegenden Mitteilung ist, die reichen Variationen in der Ausbildung der Lithocysten, wie sie mir bei einer systematischen Arbeit²⁾ zu Gesicht gekommen sind, zur Kenntnis zu bringen und damit das Belegmaterial für die von den genannten älteren Autoren vertretene Auffassung zu vermehren. Über die Cystolithen wird nur ausnahmsweise zu berichten sein, weil sie ziemlich einförmig entwickelt sind, von Eigentümlichkeiten der inneren Struktur vielleicht abgesehen, die aber hier nicht berücksichtigt werden sollen. Bezüglich der Synonymie und der Abgrenzung der Sektionen verweise ich auf die genannte Arbeit.

Zunächst folgt eine Erklärung der Figuren, auf die dann der weitere Text nur unter kurzer Verweisung Bezug nimmt. Es

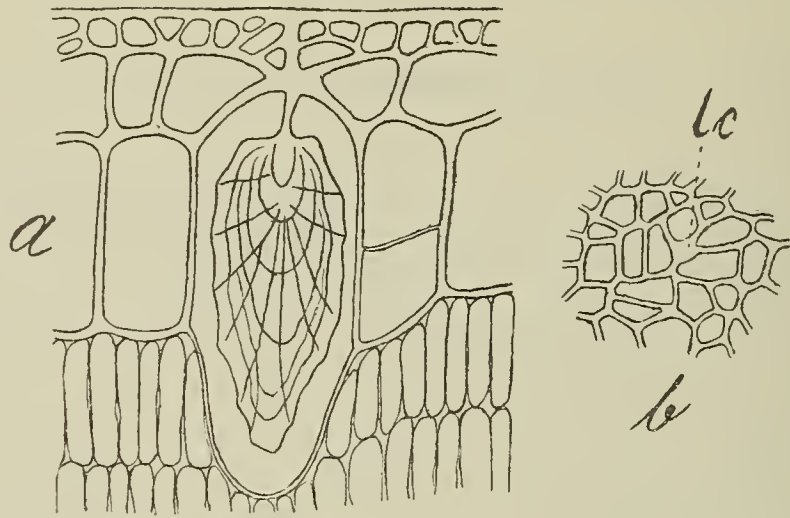


Fig. 1.

handelt sich überall nur um den Querschnitt des Blattes bzw. die Flächenansicht der Blattepidermis. Ist die Außenwand der Epidermiszellen im Bild des Querschnittes nach oben gekehrt, so liegt ein Stück des Hautgewebes der Oberseite vor, wenn nach unten, der Unterseite.

Fig. 1. *Ficus* (Sektion *Urostigma*) *elastica* Roxb. Die Lithocyste, die eine ungeteilt gebliebene Zelle des im übrigen mehrfach tangential geteilten Hautgewebes darstellt (vgl. Die Entwicklungsgeschichte bei De Bary, Vergleichende Anatomie. p. 110), ist von der Oberfläche abgedrängt. Das schmale lange Membranstück, das sich in der Verlängerung des Cystolithstiels zwischen den kleinen Epidermiszellen hindurch erstreckt, ist die freie Außenwand der Lithocyste. Wie klein das Stück ist, mit dem die Lithocyste sich an der Bildung der Oberfläche beteiligt, zeigt die Flächenansicht, Fig. 1, b, wo lc dieses Stück bezeichnet. Unterseits finden sich ganz ähnliche Lithocysten, nur kleiner und seltener.

¹⁾ Chareyre, Nouvelles recherches sur les cystolithes. (Revue d. scienc. natur. Montpellier 1884. p. 523; 1885. p. 5.)

²⁾ Renner, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Artocarpeen und Conocephaleen, insbesondere der Gattung *Ficus*. (Englers Botan. Jahrb. Bd. 39. 1907. p. 319—448.)

Fig. 2. *F. (Urostigma) rhododendrifolia* Miq. Die freie Außenwand der Lithocysten ist viel weniger dick als bei *F. elastica*, aber ebenfalls sehr klein, flach, ohne Spitze (2, *a*, *b*). Die Lithocysten der Oberseite dringen meist tief ins Mesophyll ein; wo sie in das mechanische Gewebe der Nerven eingelassen sind, sind sie weniger tief (2, *c*) dafür meist in der Richtung des Nervenverlaufs

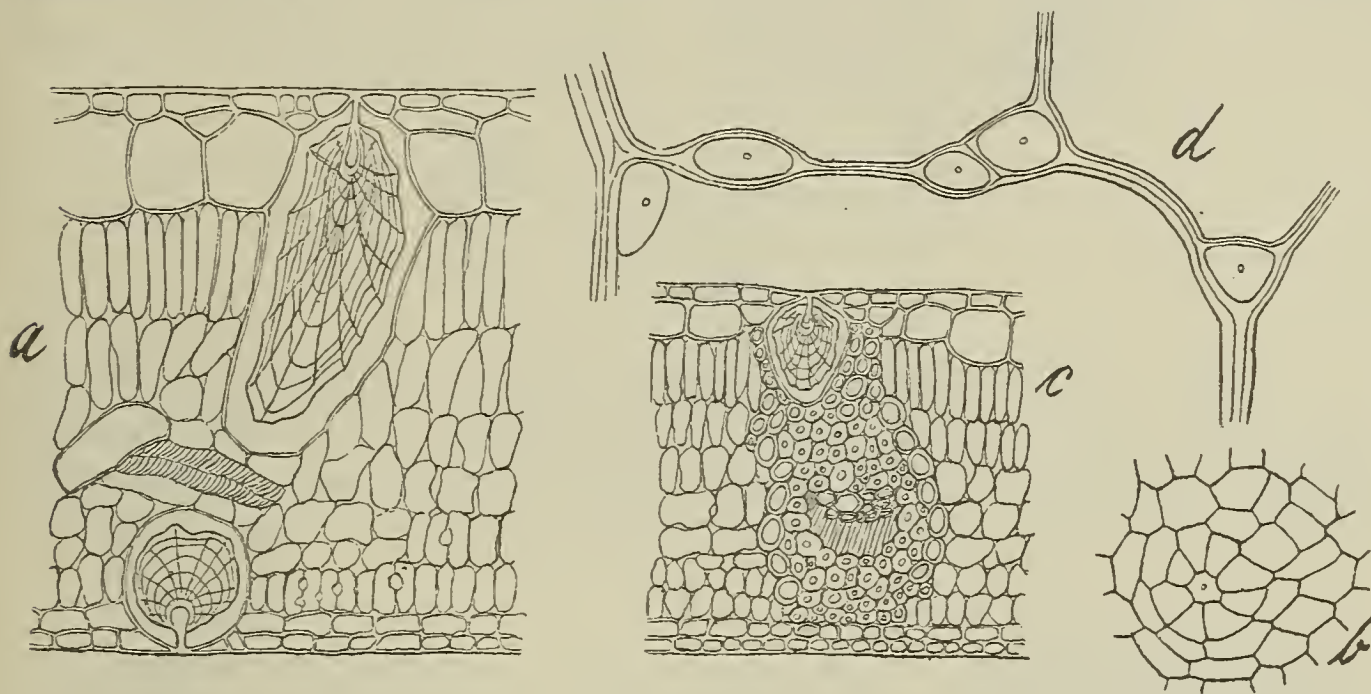


Fig. 2.

gestreckt (Fig. 2, *d*, die ein Stück des Nervennetzes bei Betrachtung von oben wiedergibt). Die Lithocysten der Unterseite (2, *a*) annähernd kugelig oder kurz ellipsoidisch, viel häufiger als bei *F. elastica*. *F. rhod.* kann nach der Ausbildung der Lithocysten als Typus der Sektion *Urostigma* gelten, abgesehen von der Eigen-

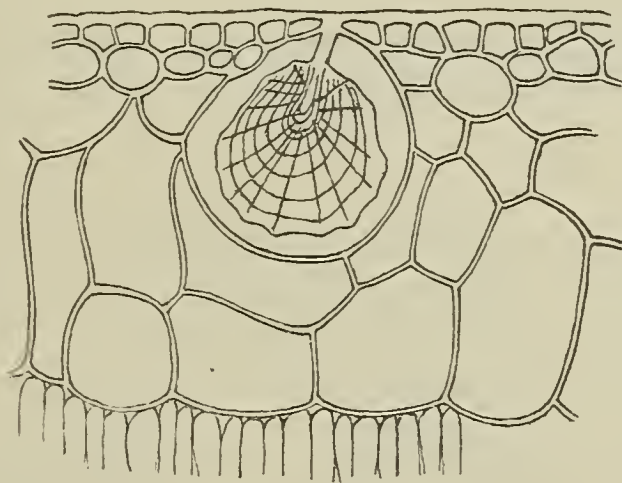


Fig. 3.

tümlichkeit, daß die Lithocysten sich so häufig in die Nerven einbohren.

Fig. 3. *F. (Urostigma) rubiginosa* Desf. Lithocysten kurz ellipsoidisch, aus dem tiefen Hypoderm gewöhnlich nicht heraustretend. In der Figur ist ein Ausnahmefall abgebildet; die Innenwand der Lithocyste erreicht das Palisadengewebe nicht, sondern stößt an Hypodermzellen an. An eine Umwachsung der Lithocyste durch das Hypoderm ist nach der Beschaffenheit der Wände nicht

wohl zu denken, die Lithocyste hat sich also erst differenziert, als die tangentialen Teilungen in der Epidermis schon begonnen hatten.

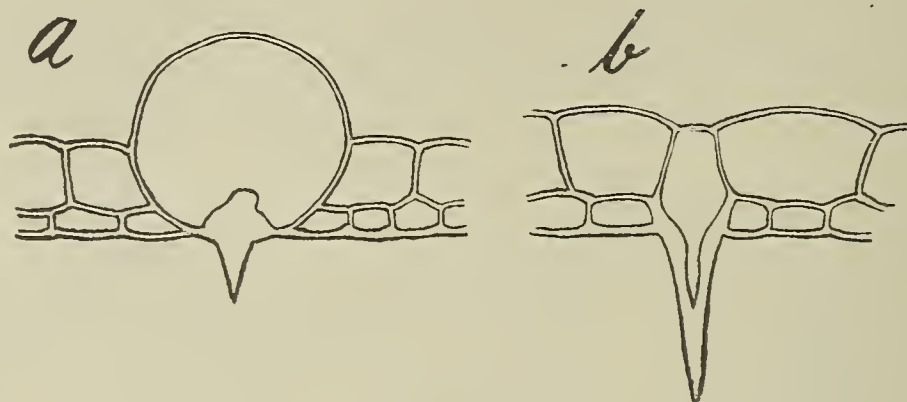


Fig. 4.

Fig. 4. *F. (Urostigma) glaberrima* Bl. Ganz ähnlich wie *F. rhodendrifolia*, nur die Lithocysten der Unterseite (a) oft mit ziemlich großem, verdicktem, in eine Haarspitze auslaufendem Außenstück. Daneben auch längere und kürzere Haare (b).

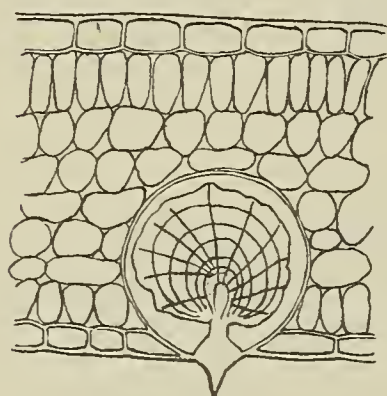


Fig. 5.

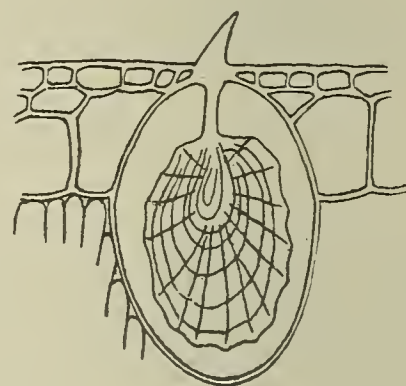
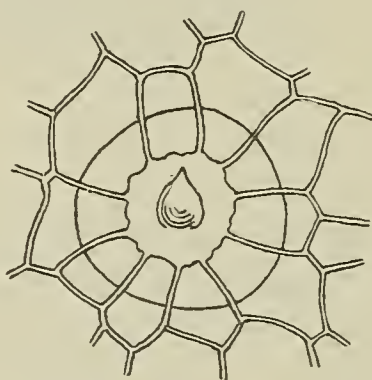


Fig. 6.

Fig. 5. *F. (Urostigma) nervosa* Heyne. Lithocysten nur unten, kugelig, das freie Flächenstück groß, mit kurzer, derber Haarspitze.

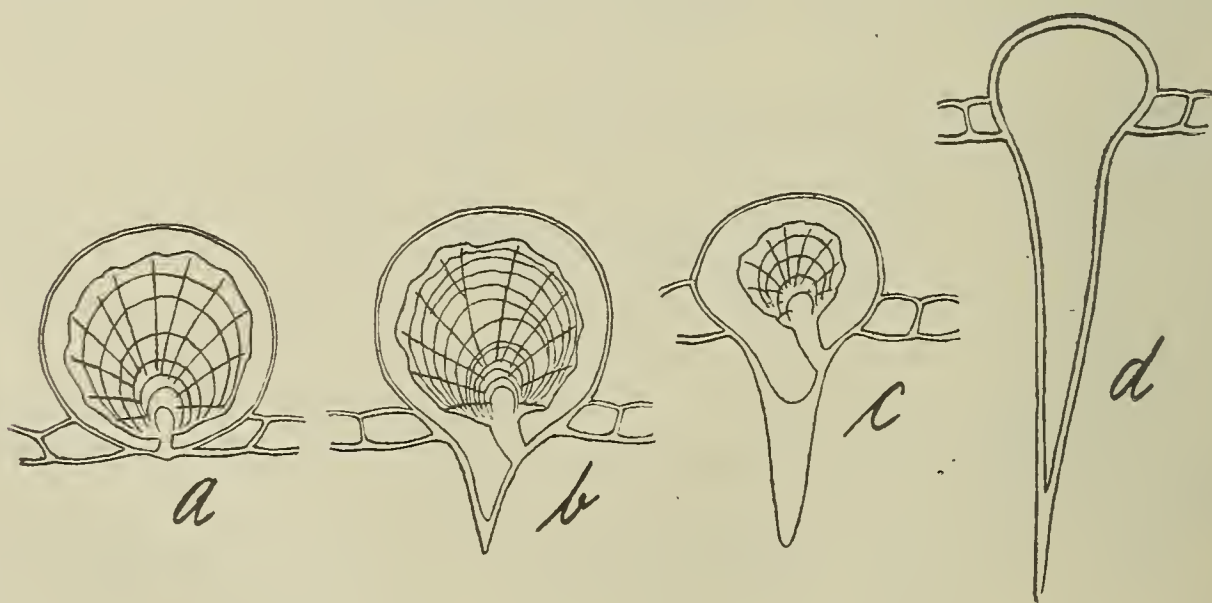


Fig. 7.

Fig. 6. *F. (Pharmacosyce) anthelminthica* Mart. Lithocyste von der Oberseite mit Haarspitze.

Fig. 7. *F. (Eusyce) silhetensis* Miq. Schönes Beispiel für den von Kohl¹⁾ bei *F. carica* beobachteten Antagonismus zwischen Trichomspitze und Cystolith: Große Lithocysten mit gut ausgebildetem Cystolith (*a*) haben einen winzigen Höcker auf dem ziemlich großen Außenstück; je kleiner der Cystolith und die ihn umhüllende Zellblase ist (*b, c*), desto besser ist die Haarspitze entwickelt; längere Haare endlich (*d*) enthalten keine Spur eines Cystolithen.

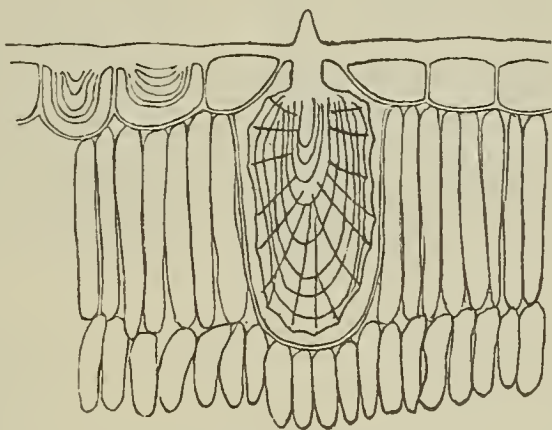


Fig. 8.

Fig. 8. *F. (Eusyce) macropoda* Miq. Tiefe Lithocyste mit Haarspitze von der Oberseite. Es ließe sich eine ähnliche Reihe zusammenstellen wie bei *F. silhetensis*. In zwei Zellen der Epidermis cystolithische, verkieselte Membranwucherungen.

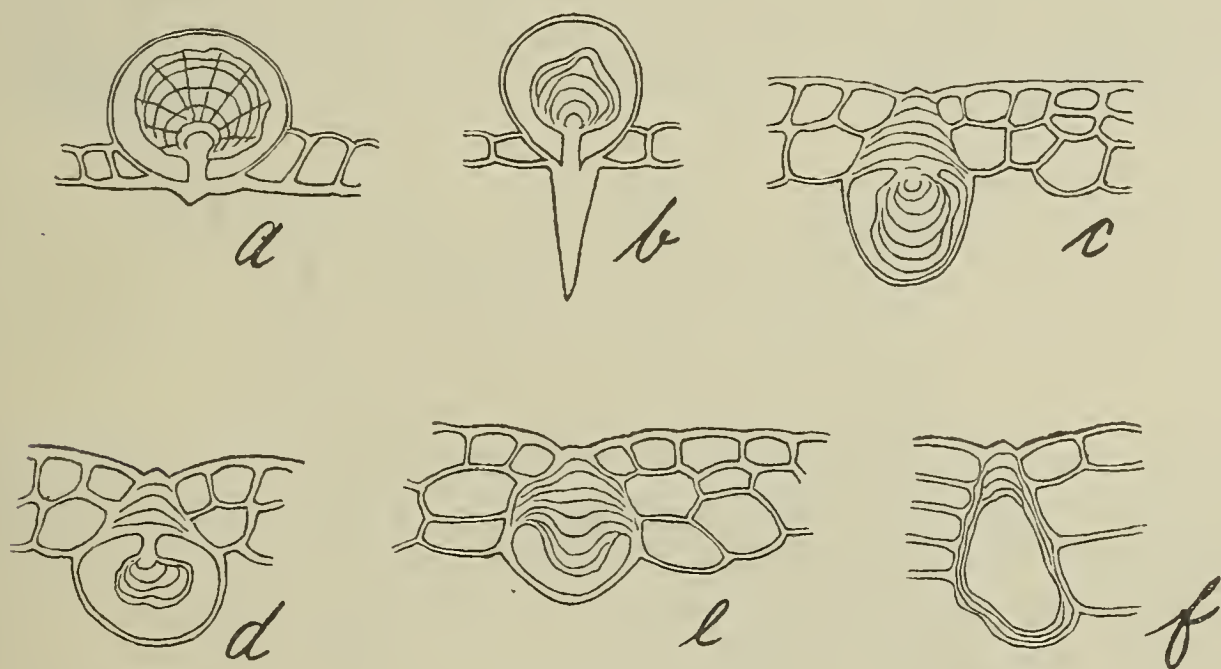


Fig. 9.

Fig. 9. *F. (Eusyce) villosa* Bl. *a* und *b* Lithocysten von der Unterseite, an denen sich wieder die Korrelation zwischen Haar und Cystolith zu erkennen gibt. *c, d, e, f* die kleinen unregelmäßigen Lithocysten der Oberseite mit rudimentären Cystolithen oder ohne solche; die Außenwand mächtig verdickt, in einen winzigen Höcker vorgezogen.

¹⁾ Kohl, Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. 1889. p. 125.

Fig. 10. *F. (Sycidium) Pseudopalma* Blanco. Lithocysten der Oberseite (*a*, *b*) tief und schmal, mit ziemlich großer, freier Fläche und kurzem Höcker; Cystolithen von ausgezeichneter Gestalt: Die Hauptmasse wird von einem schlank kegel- oder belemnitenförmigen, mit breiter Basis ansitzenden, verkieselten Zapfen gebildet; dieses dem Stiel normaler Cystolithen entsprechende Stück wird nur von einer dünnen, nicht verkieselten Hülle überzogen, in der sich kein Kalk nachweisen läßt und die sich mit Jod und Schwefelsäure gelbbraun färbt, also wohl zur Hauptsache aus Callose besteht. Dieselben Reaktionen zeigen übrigens auch die Cystolithen der Unterseite, von der gewöhnlichen kugelig-traubigen Form, in dünnwandigen, unregelmäßig kurz ellipsoidischen oder kugeligen Lithocysten (*c*, *a* in *e*), deren freies Membranstück groß und ver-

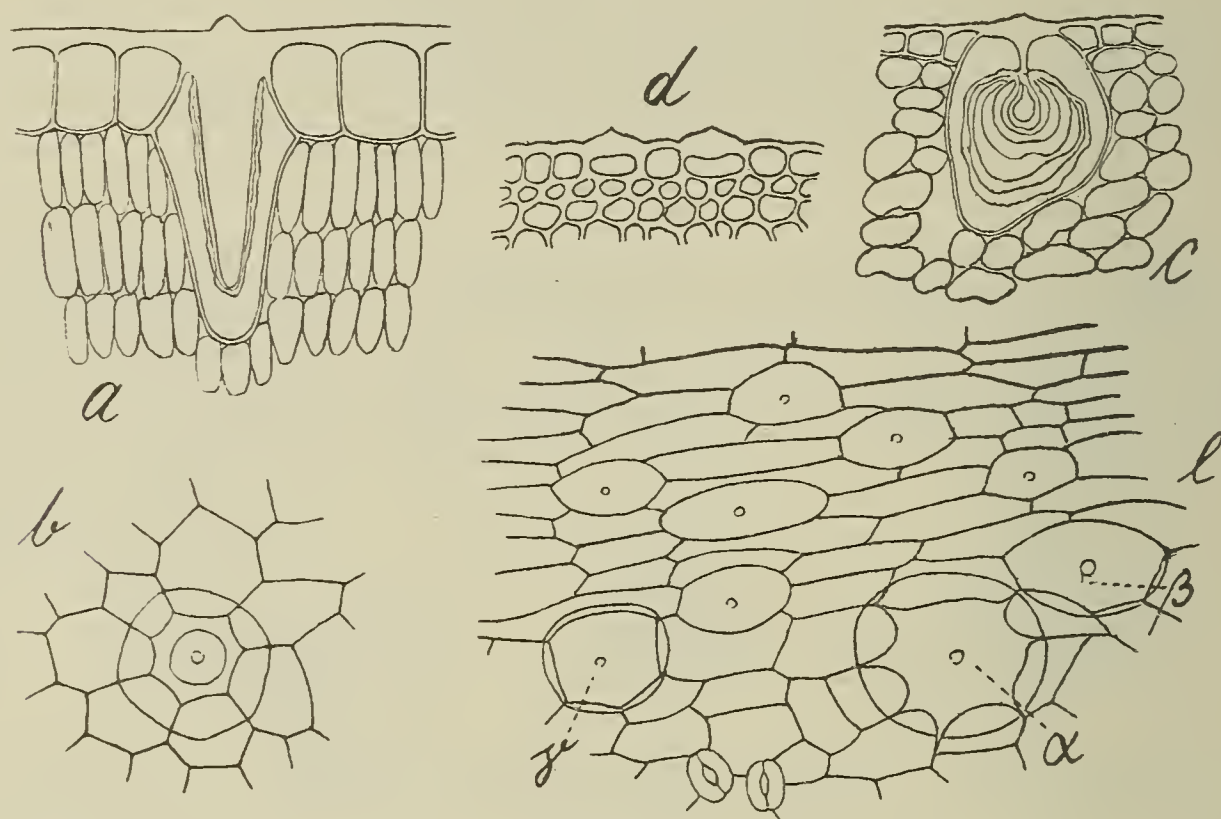


Fig. 10.

dicke ist und eine kleine aufgesetzte Spitze trägt. An den Nerven gehen die Lithocysten der Unterseite in kleine flache Trichome mit winzigen Spitzchen über (*d*); die Zellen β und γ in Figur *e* enthalten noch Cystolithen, haben aber schon geringeren Durchmesser als die typische Lithocyste *a*; die übrigen von der Fläche gesehenen elliptischen Trichome würden sich im Längsschnitt so darstellen wie die auf dem Nervenquerschnitt *d* getroffenen.

Fig. 11. *F. (Sycidium) sikkimensis* Miq. Die Lithocysten *lc* (nur unterseits) sind schmal sackförmig, dünnwandig und enthalten große Cystolithen; ihre freie Außenwand ist wenig ausgedehnt, dünn, kegelförmig gewölbt und trägt ein kleines Spitzchen; die anstoßenden, rosettenartig gelagerten Epidermiszellen (*b*) sind breit und wenig zahlreich. Daneben finden sich, ebenso zahlreich wie die Lithocysten, flache Trichome (*tr*) ohne Cystolithen, breit und niedrig, mit dickerer Wand; das freie Außenstück ist groß, verdickt, ziemlich flach mit aufgesetztem Spitzchen und kleinen Knötchen, die

anstoßenden Rosettenzellen sind schmal und zahlreich. Die Lithocysten erstrecken sich meistens durch das ganze Mesophyll bis zur oberen Epidermis, so daß auf einer kleinen Fläche, dem Stielansatz der Cystolithen gegenüber, sogar die Palisadenzellen von der Epidermis verdrängt erscheinen (*a, c*), mithin die ganze Blattdicke an solchen Stellen von zwei Epidermiszellen gebildet wird.

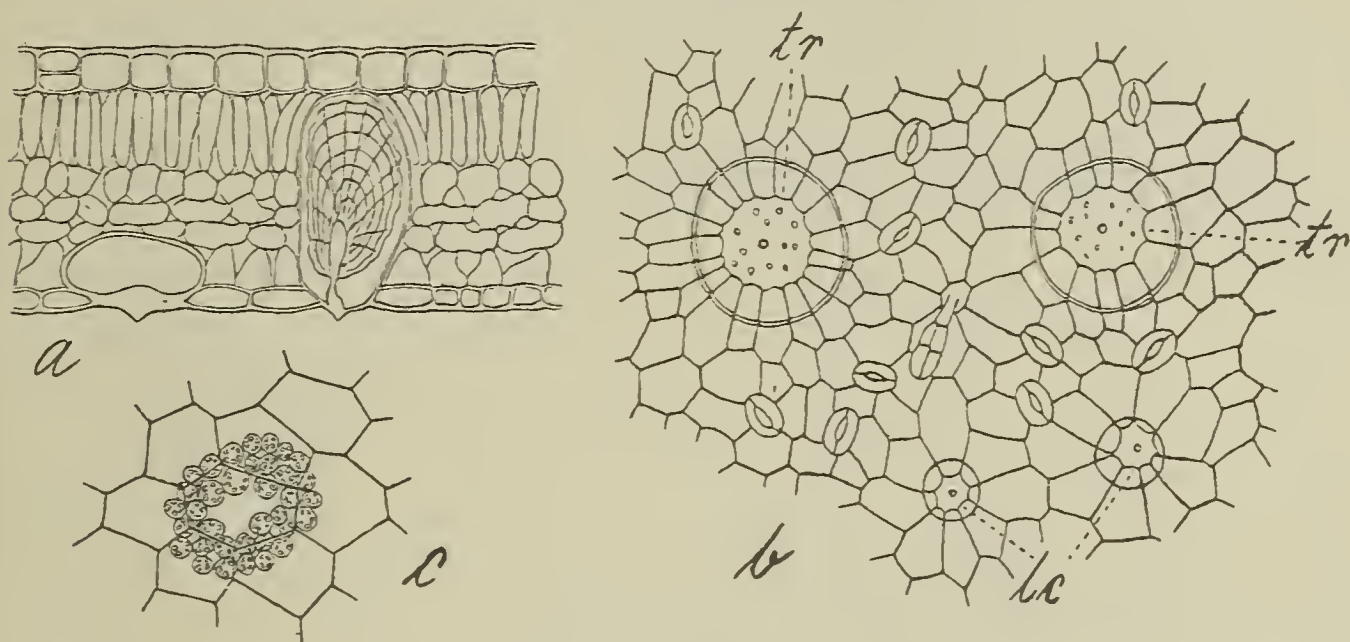


Fig. 11.

Fig. 12. *F. (Sycidium) subulata* Bl. Der vorigen sehr ähnlich. Nur führen auch die flachen Trichome (β) Cystolithen, allerdings von viel weniger regelmäßiger Form als die sackförmigen, dünnwandigen Lithocysten α . Das Blatt ist dicker als bei *F. sikkimensis*, die tiefen Lithocysten dringen höchstens bis zum Palisadengewebe

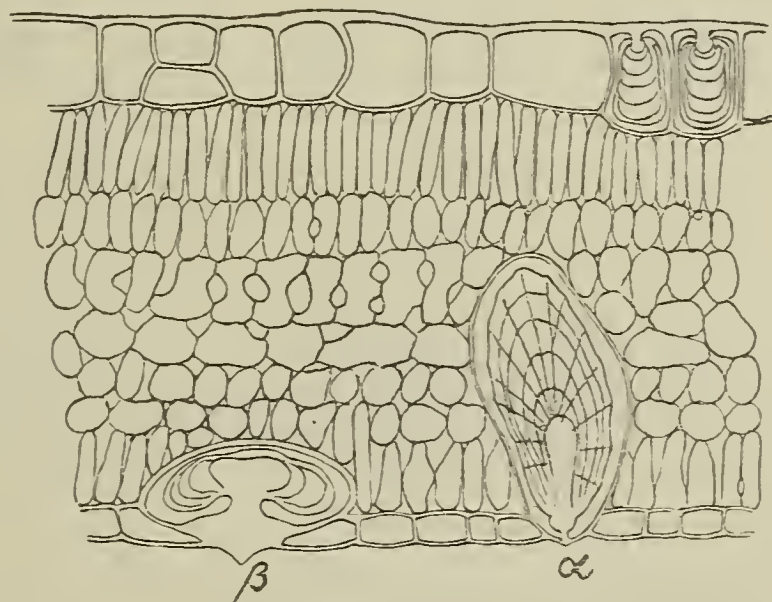


Fig. 12.

vor. Auf der Oberseite sind zwei Cystolithen in gewöhnlichen Epidermiszellen gezeichnet, der Außenwand mit kurzem Stiel angeheftet.

Fig. 13. *F. (Sycidium) clavata* Wall. Beiderseits kleine flache Trichome mit großem Außenstück und kleinem Spitzchen, oben (*c*) meist ohne, unten (*b*) fast immer mit (unregelmäßig geformten) Cystolithen. Die anstoßenden Rosettenzellen bald mehr,

bald weniger zahlreich, länger oder kürzer. Die Trichome sind schon unterseits (b) sehr häufig, oben (c) so zahlreich, daß sie einen bedeutenden Teil der Epidermis ausmachen.

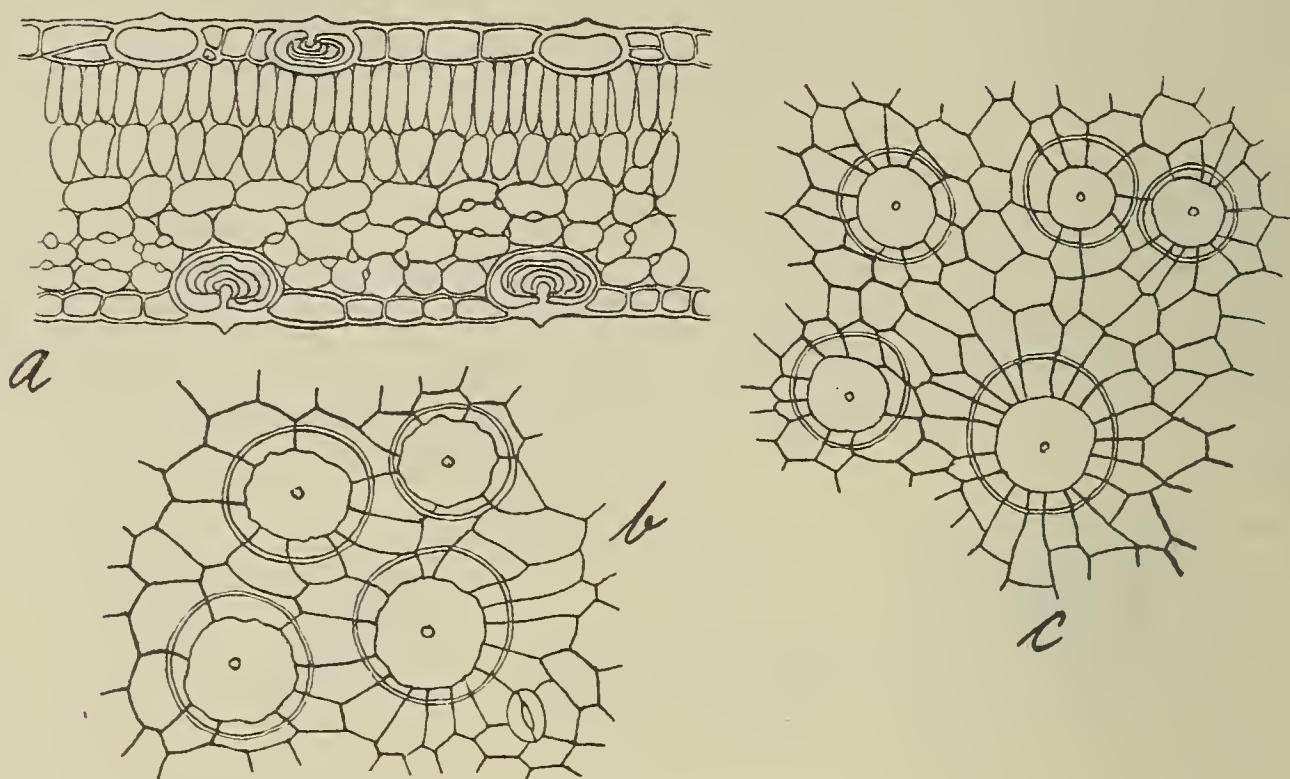


Fig. 13.

Fig. 14. *F. (Sycidium) lasiocarpa* Miq. Flache Trichome als Lithocysten nur unterseits, auf die Nähe der Nerven beschränkt, rasch in eine ziemlich lange, feine, massive, verkieselte Spitze

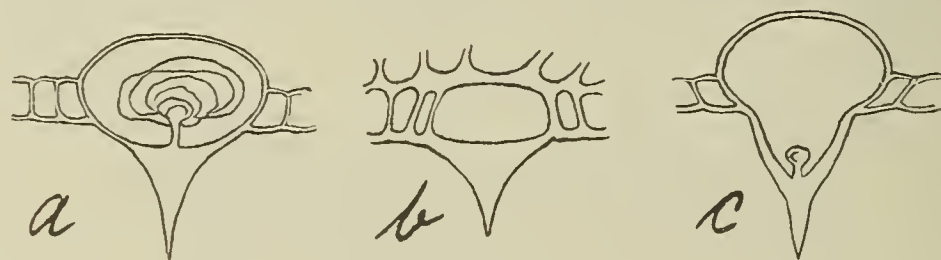


Fig. 14.

ausgezogen (a). Oft ohne Cystolithen, so regelmäßig über den Nerven (b). Manchmal mit längerer Spitze, in die das Lumen sich hineinerstreckt (c), als Übergang zu gewöhnlichen Borstenhaaren.

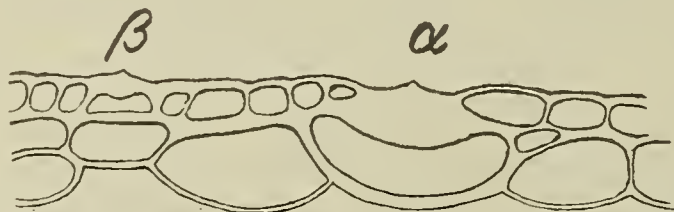


Fig. 15.

Fig. 15. *F. (Sycidium) gibbosa* Bl. Oberseits ähnliche Trichome wie bei *F. clavata*, auch ebenso häufig, nie mit Cystolithen. Die größeren (α) immer ans Mesophyll grenzend, die kleinsten (β) ausnahmsweise von Hypodermzellen unterlagert.

Fig. 16. *Artocarpus scandens* Renner (*Prainea scandens* King). Ganz ähnliche Trichome, nie mit Cystolithen.

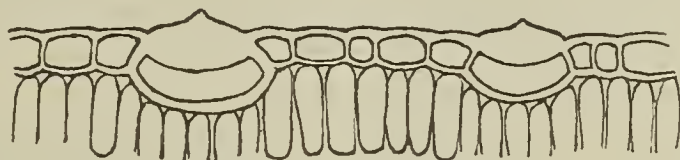


Fig. 16.

Fig. 17. *F. (Sycidium) scabra* Forst. Oberseits kurze, aber sehr breite, dickwandige Trichome, teilweise mit Cystolithen. Im abgebildeten Fall ist der Cystolith ausnahmsweise der Innenwand angeheftet.

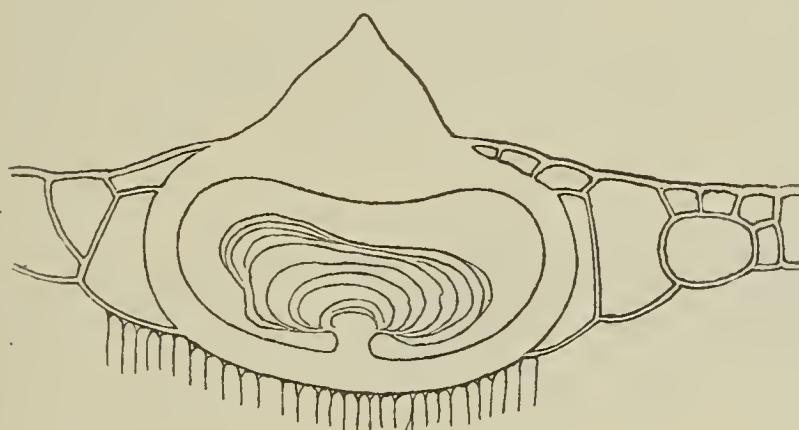


Fig. 17.

Fig. 18. *F. (Sycidium) asperrima* Roxb. Starkes Haar von der Oberseite mit seitlich angeheftetem Cystolith.

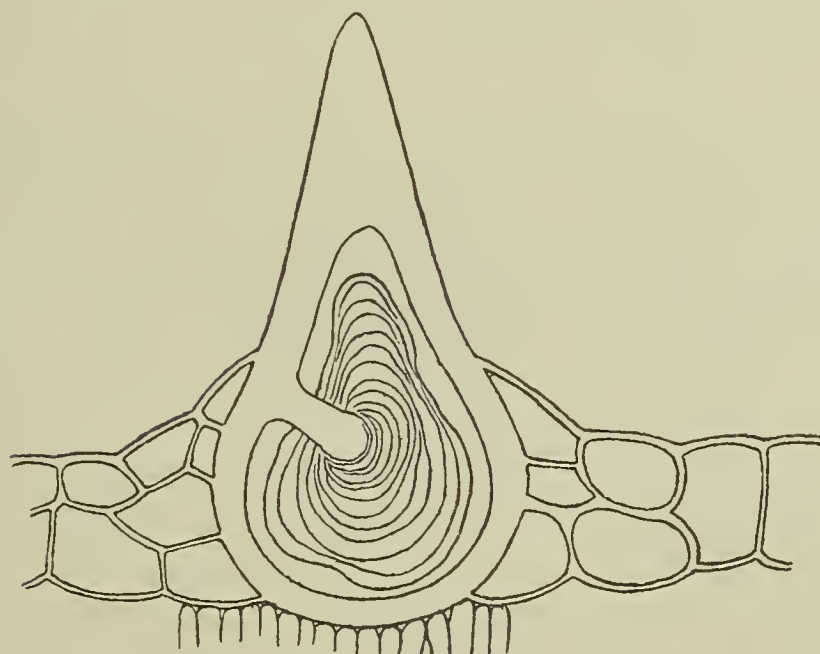


Fig. 18.

Fig. 19. *F. (Urostigma) salicifolia* Vahl. In den meisten Zellen der sehr groß- und tiefzelligen oberen Epidermis (*a, b*) kurz gestielte Cystolithen, der Außenwand ansitzend, nicht selten zu zweien in einer Zelle, oder zwei ursprünglich getrennte zu einem einzigen, an zwei Stielen aufgehängten verschmolzen, in ihrer Ge-

stalt der beherbergenden Zelle oft vollständig angepaßt. In der unteren Epidermis (*c*) große kugelige Lithocysten (*lc*) mit großem freien Flächenstück, außerdem gelegentlich auch Cystolithen in gewöhnlichen Epidermiszellen, wie oben, mit Vorliebe in nächster

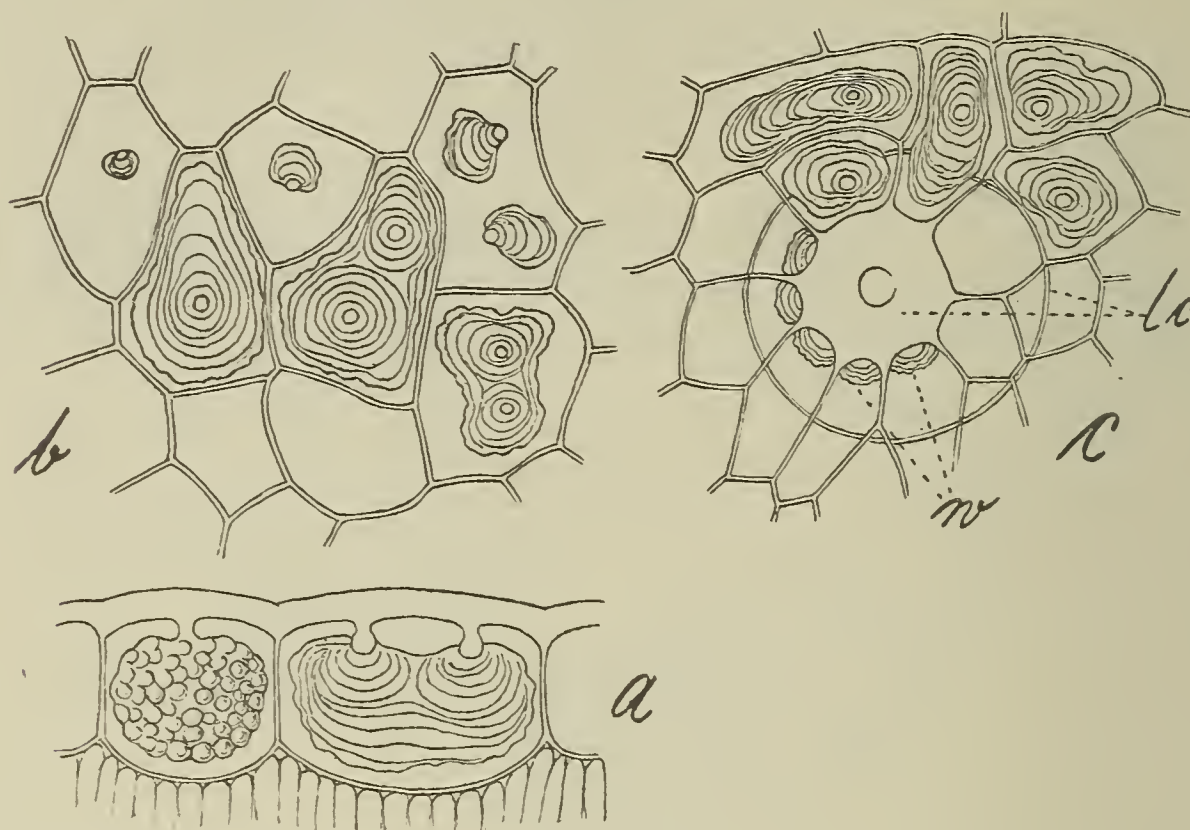


Fig. 19.

Nähe der eigentlichen Lithocysten; bei *w* in *c* ist in fünf Zellen, die an die große Lithocyste anstoßen, anstatt eines gestielten Cystolithen eine kleine, nicht abgesetzte Membranwucherung aufgetreten.

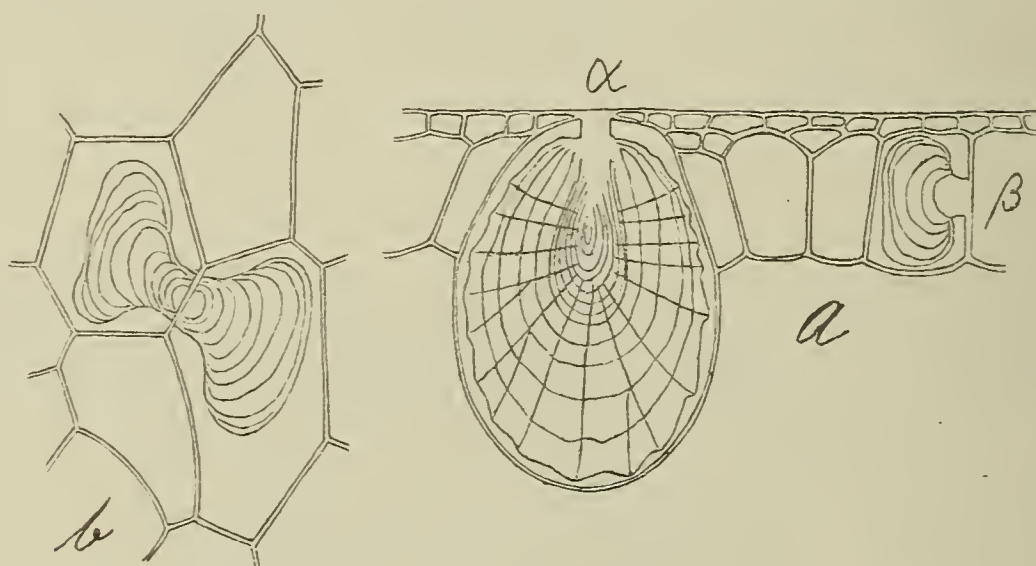


Fig. 20.

Fig. 20. *F. (Urostigma) populifolia* Vahl. Oberseits große Lithocysten (*a*) ohne Spitze, mit sehr regelmäßig gebauten Cystolithen. Außerdem im Hypoderm in gewöhnlichen Zellen kleinere Cystolithen (*β*) von unregelmäßiger Form, meist gepaart (*b*), in zwei benachbarten Zellen der gemeinsamen, zur Blattfläche senkrechten Wand mit dickem, kurzem Stiel angewachsen.

Fig. 21. *F. (Eusyce) diversifolia* Bl. Lithocysten auf der Unterseite kugelig, mit winzigem Spitzchen, oft mit zwei Cystolithen von unregelmäßiger Form.

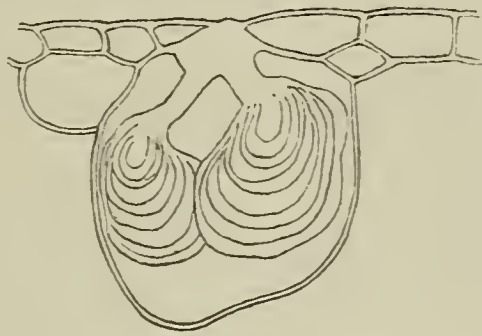


Fig. 21.

Damit sind die wichtigsten Typen der Zellen, die bei *Ficus* Cystolithen beherbergen, erschöpft. Um die Verbreitung dieser Typen innerhalb der Gattung zu illustrieren, sind sämtliche untersuchte Arten nach dem Vorkommen der Cystolithen in Tabellenform zusammengestellt.

I. Cystolithen fehlen:

- a. Beiderseits Hypoderm. *Urostigma*: *F. mangiferoides* Warb.
- β. Epidermis beiderseits einfach oder oben größtenteils zweischichtig.
Eusyce: *F. chrysocarpa* Reinw., *fulva* Reinw., *hirta* Vahl, *lepidosa* Wall., *alba* Reinw., *toxicaria* L.

II. Cystolithen vorhanden:

A. Cystolithen in länglichen oder kugeligen Lithocysten ohne Spitze.

a. Lithocysten beiderseits.

- a. Beiderseits Hypoderm. *Urostigma*: *F. rhododendrifolia* Miq., *Benjamina* L., *retusa* Miq., *elastica* Roxb., *Binnendijkii* Miq., *obtusifolia* Roxb., *bengalensis* L., *pilosa* Reinw., *xylophylla* Wall., *truncata* Miq.; *acrocarpa* Steud., *glumosa* Delile.; *Guadalajarana* Wats., *Jaliscana* Wats.
- β. Oben Hypoderm, unten einfache Epidermis. *Urostigma*: *F. Dekdekana* A. Rich., *lanceobracteata* Warb., *macrosperma* Warb.; *ligustrina* K. et Bonpl., *subtriplinervia* Mart., *sapida* Miq., *pertusa* L. fil., *longifolia* Schott, *Bonplandiana* Miq., *Pringlei* Wats., *populnea* Willd., *lentiginosa* Vahl, *fagifolia* Miq. *Sycidium*: *F. adenosperma* Miq.

b. Lithocysten nur oben.

- a. Beiderseits Hypoderm. *Urostigma*: *F. rubiginosa* Desf., *Rumphii* Bl., *abutilifolia* Miq., *populifolia* Vahl, *Pringsheimiana* J. Br. et K. Sch., *subapiculata* Miq.
- β. Oben Hypoderm, unten einfache Epidermis. *Urostigma*: *F. crocata* Mart., *tomentella* Miq., *clusiaefolia* Schott, *amazonica* Miq., *enormis* Mart., *paraënsis* Miq.
- γ. Oben größtenteils zweischichtige, unten einfache Epidermis. *Urostigma*: *F. lancifolia* Hook. et Arn.

c. Lithocysten nur unten.

- Beiderseits einfache Epidermis. *Urostigma*: *F. saxophila* Bl., *religiosa* L., *Tjakela* Burm., *infectoria* Roxb., *glabella* Bl.; *salicifolia* Vahl, *lutea* Vahl.

B. Cystolithen oben in länglichen Lithocysten ohne Spitze, unten in kugeligen Lithocysten mit Spitze.

Beiderseits Hypoderm. *Urostigma*: *F. glaberrima* Bl.

C. Cystolithen in länglichen oder kugeligen Lithocysten mit kürzerer oder längerer Spitze.

a. Lithocysten beiderseits.

α. Beiderseits Hypoderm. *Pharmacosyce*: *F. anthelminthica* Mart., *Radula* Willd.

β. Oben Hypoderm, unten einfache Epidermis. *Pharmacosyce*: *F. grandaeva* Mart., *adhatodaefolia* Mart. *Sycidium*: *F. Decaisneana* Miq. *Eusyce*: *F. scandens* Roxb., *recurva* Bl., *ramentacea* Roxb., *villosa* Bl.

γ. Beiderseits einfache oder oben größtenteils zweischichtige Epidermis. *Sycidium*: *F. Pseudopalma* Bl. *Eusyce*: *F. macropoda* Miq., *Sycomorus* L. fil. *Covellia*: *F. cuneata* Miq.

b. Lithocysten nur oben.

Oben größtenteils zweischichtige, unten einfache Epidermis. *Eusyce*: *F. gnaphalocarpa* Steud.

c. Lithocysten nur unten.

α. Beiderseits Hypoderm. *Eusyce*: *F. excavata* King. *Synoecia*: *F. aurantiaca* Griff., *punctata* Thunb., *callicarpa* Miq.

β. Oben Hypoderm, unten einfache Epidermis. *Eusyce*: *F. pumila* L., *lanata* Bl., *diversifolia* Bl.

γ. Oben größtenteils zweischichtige, unten einfache Epidermis. *Urostigma*: *F. pubinervis* Bl. *Eusyce*: *F. foveolata* Wall., *nemoralis* Wall., *riparia* Hochst., *barbicaulis* Warb. *Covellia*: *F. fistulosa* Reinw., *cunia* Ham., *myriocarpa* Miq. *Neomorphe*: *F. glomerata* Roxb., *Roxburghii* Wall.

δ. Beiderseits einfache Epidermis. *Urostigma*: *F. nervosa* Heyne, *vasculosa* Wall. *Eusyce*: *F. laevis* Bl., *erecta* Thunb., *silhetensis* Miq., *carica* L., *virgata* Roxb., *corylifolia* Warb., *stellulata* Warb. *Covellia*: *F. hispida* L. fil., *sacmocarpa* Miq.

D. Cystolithen in jedenfalls teilweise abgeflachten Lithocysten mit Spitze: *Sycidium*.

a. Lithocysten beiderseits.

α. Oben Hypoderm, alle Lithocysten abgeflacht: *F. gibbosa* Bl., *brevicuspis* Miq.

β. Beiderseits einfache oder oben teilweise zweischichtige Epidermis.
αα. Alle Lithocysten abgeflacht: *F. quercifolia* Roxb., *clarata* Wall., *obscura* Bl.

ββ. Lithocysten oberseits abgeflacht, unten teils abgeflacht, teils kugelig: *F. pisifera* Wall., *obscura* Wall.

b. Lithocysten nur unterseits; beiderseits einfache oder oben stellenweise zweischichtige Epidermis.

α. Alle Lithocysten abgeflacht: *F. parietalis* Bl., *lasiocarpa* Miq., *urophylla* Wall., *rostrata* Lam., *cuspidata* Reinw.

β. Lithocysten teils abgeflacht, teils länglich: *F. subulata* Bl., *sikkimensis* Miq.

E. Cystolithen wenigstens teilweise in derben, meist kurzen Haaren; oben größtenteils zweischichtige, unten einfache Epidermis: *Sycidium*.

- a. Cystolithen beiderseits in Haaren: *F. heterophylla* L. fil., *asperrima* Roxb.
- b. Cystolithen oben in kurzen Haaren, unten in kugeligen oder abgeflachten Lithocysten mit kürzerer Spitze: *F. scabra* Forst., *ampelas* Burm.
- F. Cystolithen außer in Lithocysten auch in gewöhnlichen Zellen des Hautgewebes.
 - a. In der Epidermis.
 - α. Beiderseits. *Urostigma*: *F. salicifolia* Vahl.
 - β. Nur oben. *Urostigma*: *F. saxophila* Bl. *religiosa* L., *Tjakela* Burm., *infectoria* Roxb. *Sycidium*: *F. clavata* Wall., *ampelas* Burm., *subulata* Bl.
 - b. Im Hypoderm der Oberseite. *Urostigma*: *F. populifolia* Vahl. *Sycidium*: *F. breviscuspis* Miq., *gibbosa* Bl.

Aus dem in den Figuren und in der Tabelle gegebenen Material lassen sich einige allgemeine Sätze gewinnen, die nur durch die Mitteilung einiger weiterer, in die Tabelle nicht aufgenommener Beobachtungen ergänzt zu werden brauchen.

Weitaus die Mehrzahl der Arten von *Ficus* ist durch den Besitz von Cystolithen ausgezeichnet. Cystolithen fehlen nur bei einer kleinen Zahl unter sich nahe verwandter Arten der Sektion *Eusyce* und sind auch bei einer afrikanischen Spezies von *Urostigma* nicht gefunden worden.

Die Cystolithen gehören immer dem Hautgewebe an. Bei allen untersuchten Materialien wurde nie ein Cystolith im Mesophyll angetroffen, während Kieselfüllungen (nicht Membranwucherungen mit Kieselimprägnation) hier gelegentlich auftreten.¹⁾

Gewöhnlich liegen die Cystolithen in Epidermiszellen von besonderer Größe und eigentümlicher, oft deutlich trichomatischer Form, den Lithocysten, seltener in längeren Haaren oder in gewöhnlichen Zellen der Epidermis oder des Hypoderms, das letztere nur bei einigen Arten, die auch typische Lithocysten besitzen.

Normaler Weise treten die Cystolithen in den sie beherbergenden Zellen in Einzahl auf und sind der Außenwand angeheftet. Ausnahmsweise kann aber auch eine Zelle zwei vollständig getrennte oder im weiteren Verlauf des Wachstums verschmolzene Cystolithen enthalten, oder der Cystolith kann aus der Innenwand der Lithocyste entspringen. Regelmäßig der Seitenwand angewachsen sind die Cystolithen im Hypoderm von *F. populifolia*.

Ist das Hautgewebe mehrschichtig, so unterbleibt in der zur regulären Lithocyste werdenden Zelle gewöhnlich die tangential Teilung, wie es auch bei den Trichomen die Regel ist, die Innenwand der Lithocyste stößt also ans Mesophyll an. Ausnahmsweise finden sich aber Lithocysten, die von Hypodermzellen unterlagert sind (vgl. Fig. 3 und 15); die zur Lithocyste „bestimmte“ Zelle hat sich hier also tangential geteilt, das äußerste Teilstück hat sich zur Lithocyste differenziert. Der umgekehrte Fall, daß typische

¹⁾ Vergl. Renner, l. c. p. 355.

Lithocysten in den inneren Schichten eines mehrschichtigen Hautgewebes auftreten, ist mir nicht zu Gesicht gekommen, auch Strasburger, Prakt. 3. Aufl. p. 171, erwähnt nichts. Bei Solereder¹⁾ ist ein solches Vorkommnis von *F. elastica* abgebildet; aber es kann sich hier nur um eine sehr seltene Anomalie handeln, wenn die Zeichnung nicht gar nach einem Schnitt angefertigt ist, der eine normale Lithocyste mit bis zur Oberfläche reichender Außenwand nicht genau median getroffen hatte. In gewöhnlichen Hypodermiszellen, die nach ihrer Gestalt den Lithocysten nicht ähnlich sind, kommen dagegen Cystolithen vor, wie oben (Fig. 20) von *F. populifolia* geschildert.

Lithocysten finden sich fast regelmäßig da, wo das Hautgewebe mehrschichtig ist. Oberseits sind gut ausgebildete Lithocysten dagegen selten, wenn die Epidermis einfach ist (*F. macropoda*, *Pseudopalma*), unten sind sie fast immer vorhanden, bei einfachem wie mehrschichtigem Hautgewebe. Die Unterseite des Blattes ist deshalb von den Lithocysten gegenüber der Oberseite deutlich bevorzugt, wenn man die ganze Zahl der Arten betrachtet. Bezüglich des Lageverhältnisses der Lithocysten zu den Nerven ist zu bemerken, daß sie im allgemeinen die Nerven meiden, also sich in diesem Punkt umgekehrt wie die Haare verhalten. Allerdings gibt es Arten (z. B. *F. urophylla*, *parietalis*), bei denen die Lithocysten auf die Zellstreifen in nächster Nähe der Nerven beschränkt sind, aber sie sind doch auch hier kaum über den Nerven selbst anzutreffen. Eine Ausnahme macht dagegen *F. rhododendrifolia* (Fig. 2).

Die typischen Lithocysten sind nur ausnahmsweise, wenn sie über Nerven zu liegen kommen (z. B. bei *F. rhododendrifolia*), parallel zur Blattfläche walzenförmig gestreckt (was sie bekanntlich in vielen anderen Fällen, z. B. bei *Conocephalus*, regelmäßig sind). In normaler Ausbildung ist ihre Projektion auf die Blattfläche kreisrund oder polygonal. Dabei kann die größte Ausdehnung in die zur Blattfläche senkrechte Richtung (längliche Lithocysten von *F. elastica*) oder in die Richtung der Blattfläche fallen (abgeflachte von *F. clavata*); am häufigsten nähert sich ihre Form der Kugel.

Wo Lithocysten auf beiden Blattseiten auftreten, sind sie gewöhnlich in ihrer Ausbildungsform einigermaßen verschieden. Oben sind sie nämlich, soweit nicht deutlich trichomatisch, länglich, unten mehr oder weniger kugelig (vgl. *F. rhododendrifolia*, *Pseudopalma*). Man kann sich vorstellen, daß die Kugelform die zunächst „angestrebte“ ist. Unterseits, im lockeren Schwammgewebe, ist diese bei bedeutendem Volumen wohl leichter zu erreichen als oben, wo das Palisadengewebe der seitlichen Ausdehnung vielleicht einen stärkeren Widerstand entgegensetzt.

Selten finden sich ungleiche Lithocystenformen auf einer und derselben Blattseite, wenn man von der weit verbreiteten Erscheinung absieht, daß die Lithocysten gegen die Nerven hin in cystolithenlose Trichome übergehen. Es sind hier nur einige Arten von *Sycidium* zu nennen, bei denen längliche bzw. kugelige dünnwandigeneben abgeflachten dickwandigen Lithocysten vorkommen (Fig. 11, 12).

¹⁾ Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. 1899. p. 869.

Die Form der Lithocysten von *F. elastica* ist eine ganz extreme und kehrt bei keiner von mir untersuchten Art wieder.

Für die nächsten Verwandten von *F. elastica*, d. h. zahlreiche Angehörige der Sektion *Urostigma*, sind Lithocysten mit viel weniger dicker, aber noch flacher Außenwand charakteristisch, wie sie von *F. rhododendrifolia* und *populifolia* (Fig. 2 bzw. 19) abgebildet sind. Bei wenigen Arten von *Urostigma* (z. B. *F. glaberrima* und *nervosa*, Fig. 4 bzw. 5) tragen die Lithocysten, wenigstens teilweise, eine kleine massive Haarspitze. Und in der Sektion *Pharmacosyce*, die mit *Urostigma* sehr nahe verwandt ist, sind nur solche Lithocysten mit Haarspitze beobachtet worden. Auch in allen übrigen Sektionen sind die Lithocysten fast ausnahmslos mehr oder weniger deutlich trichomatisch. Am häufigsten sind Formen wie in Fig. 7, *a* und *b*, 10, *c*. Abgeflachte Lithocysten (Fig. 11—14), oft ohne Cystolithen, treten nur in der Sektion *Sycidium* auf, hier aber bei den meisten Arten.

Fast überall, wo die Lithocysten deutliche Haarspitzen tragen, sind Übergänge zwischen Lithocysten und cystolithenlosen längeren Haaren aufzufinden.

Eine Beziehung zwischen Cystolithen und Epithemhydathoden, in dem Sinne, daß beiderlei Gebilde in ihrem Auftreten sich gegenseitig ausschließen, besteht nicht. Es wäre ja denkbar, daß durch die Sekretionstätigkeit der Hydathoden, die bei *Ficus* sehr verbreitet sind, kohlensaurer Kalk in Lösung aus den Blättern herausgeschafft würde, eine Aufspeicherung des Kalkes in den Cystolithen also nicht erfolgen könnte. Aber in dem von den Hydathoden ausgeschiedenen Wasser ist bis jetzt kohlensaurer Kalk in wesentlichen Mengen nie gefunden worden, und dem entspricht, daß sehr wohl in einer und derselben Epidermis Cystolithen und Epithemhydathoden vorkommen können (z. B. *F. Ribes, cuneata*). Ebenso wenig gibt sich ein Antagonismus zwischen Cystolithen und oxalsaurem Kalk zu erkennen. Doch ist darauf hinzuweisen, daß die Lithocysten nicht notwendig gut ausgebildete Cystolithen, und die Cystolithen nicht notwendig viel Kalk führen müssen, sondern auch vorwiegend Kieselsäure enthalten können.

Wir können uns jetzt der Hauptfrage zuwenden. In den sämtlichen Sektionen, außer *Urostigma*, ist der Zusammenhang zwischen Lithocysten und Haaren unverkennbar. Wenn die Lithocysten, die große Cystolithen enthalten, auch manchmal den Trichomcharakter kaum noch in einer schwachen Andeutung erkennen lassen, so finden sich doch auch in solchen Fällen meistens kontinuierliche Übergangsreihen zu cystolithenlosen Haaren. Und in der Sektion *Sycidium* entsprechen sogar gewöhnlich die Lithocysten nicht Trichomen, vielmehr sind sie sämtlich noch Trichome, entweder von der Form eines nadelförmigen Striegelhaares, oder Trichome mit stark entwickeltem Basalteil und sehr reduzierter Spitze. Denn dieselben Gebilde können z. B. bei *F. clavata* Cystolithen enthalten oder nicht.

Solche flachen, nicht mehr haarartigen Trichome dürften in vielen Fällen der Ausgangspunkt für die Lithocystenbildung ge-

wesen sein. Im einfachsten Fall werden diese Cystoidhaare, wie ich sie nennen möchte,¹⁾ die mit ihren stark verdickten und verkieselten Außenwänden wohl in erster Linie mechanischen Funktionen dienen, ohne morphologische Veränderung zur Kalkspeicherung herangezogen; so bei *Ficus clavata*. Schon hier sehen wir, daß nicht alle Trichome in den Dienst der neuen Funktion treten, aber die Differenzierung liegt nur auf physiologischem Gebiet. Bei *Ficus sikkimensis* ist dann die Trennung auch im Morphologischen vollzogen: die als Lithocysten dienenden Trichome wachsen zu dünnwandigen Säcken aus, die übrigen behalten die ursprüngliche Form bei. *Ficus subulata* schließt sich ganz nahe an *F. sikkimensis* an; die Differenzierung der Trichome erfolgt im selben Sinn, aber die ursprünglich für Cystolithbildung disqualifizierten flachen Cystoidhaare werden aushilfsweise auch zur Kalkspeicherung herangezogen.

Nun werden allerdings auch die ganz spitzenlosen Lithocysten ganz allgemein bis zu beträchtlicher Größe vor der Anlegung der Cystolithen ausgebildet, und infolgedessen manchmal ohne diese, wenn die Bedingungen zur Cystolithenbildung nicht gegeben sind. Und so könnte man vielleicht daran denken, die cystolithlosen flachen Trichome von *Sycidium*, die sich von den gewöhnlichen Typen der Deckhaare doch weit entfernen, seien „sterilisierte Lithocysten“, und nicht die Lithocysten „fertilisierte Trichome“. Aber gegen diese Auffassung spricht die Tatsache, daß Trichome, wie sie bei *Sycidium* bald mit, bald ohne Cystolithen auftreten, im Verwandtschaftskreis von *Ficus* eine große Rolle spielen, ohne daß hier irgendwo Cystolithen vorhanden wären: unter den Artocarpeen sind sie in den Gattungen *Artocarpus* (vgl. Fig. 16), *Balanostreblus*, *Sahagunia* zu finden, unter den Conocephaleen sogar sehr häufig bei der Mehrzahl der Gattungen, bei *Musanga*, *Coussapoa*, *Pourouma*, vor allem bei *Cecropia*.

Es bleiben also nur die vollkommen spitzenlosen Lithocysten der Urostigmen übrig, bei denen Übergänge zu gewöhnlichen Trichomen meist fehlen. Hier ist eine Art wichtig, *F. glaberrima*, die durch Hypodermbildung auf beiden Seiten sich als typisches *Urostigma* ausweist und dabei unterseits stark trichomatische Lithocysten besitzt, während die Lithocysten der Oberseite ganz denen von *F. rhododendrifolia* gleichen. Nimmt man dazu noch, daß bei einigen hypodermlosen *Urostigma*-Arten und in der ganz nahestehenden Sektion *Pharmacosyce* nur trichomatische Lithocysten vorkommen, und weiter, daß umgekehrt in der Sektion *Sycidium*, in der die Cystolithhaare so weit verbreitet sind, eine Art, *F. adenosperma*, gänzlich spitzenlose Lithocysten auf beiden Seiten aufweist, so liegt der Analogieschluß nahe, daß auch der Lithocystentypus von *Urostigma* auf irgend eine Trichomform zurückzuführen ist, d. h. daß auch diese Lithocysten ihre Entstehung ursprünglich nicht der Umformung einer gewöhnlichen Epidermiszelle, sondern

¹⁾ Der Name hat natürlich nur Sinn in einem Verwandtschaftskreis, dem Lithocysten nicht fremd sind.

einer in ihrem Wachstumsvermögen schon selbständigen, emanzipierten Trichomzelle verdanken.

Daß die Differenzierung innerhalb der Epidermis (von den Spaltöffnungen natürlich abgesehen) überhaupt mit Vorliebe den Umweg über das typische Trichom einschlägt, ist nicht zu verkennen. Es sei zur Illustration nur noch auf einen sehr bekannten Fall hingewiesen, auf die Wasserblasen der Mesembrianthemen. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß wir in den kugeligen, oft jeder Andeutung einer Haarspitze entbehrenden Blasen von *Mesembrianthemum crystallinum* Trichome vor uns haben, deren Basalteil mächtig erweitert und so zur Wasserspeicherung befähigt ist, während der funktionslose Spitzenteil, ursprünglich das eigentliche Haar, oft vollkommen unterdrückt wird, doch oft noch als Anhängsel auf dem Scheitel der Blase erscheint. Es gibt nämlich Arten,¹⁾ bei denen die Blasen ihre Trichomnatur immer deutlich manifestieren, und sogar solche, die anstatt der wie Tautropfen glänzenden Blasen ein grauliches Haarkleid tragen. Als Vorläufer der Blasen weisen sich diese Haare aber dadurch aus, daß ihr Basalteil beträchtlich angeschwollen ist. Die Mesembrianthemen und ihre Verwandten besitzen also genau genommen nicht Blasen, die zur Haarbildung neigen, wie Solereder,²⁾ jedenfalls ohne irgendwie zu der aufgeworfenen Frage Stellung zu nehmen, sich ausdrückt, sondern Haare, die zur Blasenbildung neigen.

Von einer allgemeinen Giltigkeit der oben ausgesprochenen Regel kann natürlich keine Rede sein. Es liegt z. B. kein Anhaltspunkt vor, die Lithocysten der Acanthaceen und Hernandiaceen oder die epidermalen Sekretzellen der Hernandiaceen, Piperaceen, Aristolochiaceen von Trichomen herzuleiten.

Ganz anders, als es im Vorstehenden geschehen ist, faßt Chareyre³⁾ die Beziehung zwischen Lithocysten und Trichomen auf. Er beobachtet bei *Ficus carica* und *repens*, daß nebeneinander gut ausgebildete Cystolithen in großen, kaum mehr trichomatischen Lithocysten und kleine Cystolithen in längeren Haaren vorkommen. Und nun begnügt er sich nicht damit, zwischen diesen Formen den ideellen Zusammenhang zu konstatieren, dem nur bei phylogenetischer Betrachtung in gewissem Sinn Realität zuzuschreiben wäre, sondern er sieht in den verschiedenen Formen die Stadien einer in der Ontogenie vor sich gehenden Entwicklung. Jede Lithocyste wird nach seiner Auffassung als Haar angelegt; dann bildet sich im Lumen des Haares eine cystolithische Wucherung, das Haar resorbiert sich langsam von der Spitze her, und der sich vergrößernde Cystolith wird abwärts geschoben. Sich von diesem Vorgang eine genauere Vorstellung zu machen, scheint Chareyre nicht versucht zu haben, sonst hätte er z. B. fragen müssen, was bei dieser fortwährenden Einschmelzung der Spitze aus der Kutikula

¹⁾ Die Aufzeichnungen über die untersuchten Gewächshausmaterialien sind verloren gegangen.

²⁾ Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. 1899. p. 469.

³⁾ Chareyre, Nouvelles recherches sur les cystolithes. (Revue sci. nat. Montpellier 1884. p. 586.)

wird. Natürlich kommt diese veritable Umwandlung von Cystolith-haaren in typische Lithocysten nicht vor. Chareyre hat sich wahrscheinlich durch das Auseinanderweichen der Haare beim Flächenwachstum des Blattes¹⁾ eine absolute Verminderung der Zahl der Haare vortäuschen lassen. Was Chareyre für die Lithocysten vom Typus von *Ficus elastica* selbst angibt, nämlich, daß hier eine Abkürzung der Entwicklung, ein Ausfallen des Haarstadiums vorliege, das gilt für sämtliche nicht mehr stark trichomatische Lithocysten und ebenso für die Cystoidhaare. Die „primitiveren“ Stadien dieser abgeleiteten Trichomformen sind in der Phylogenie, nicht in der Ontogenie zu suchen. Eine Resorption von Trichomen gibt es nicht.

Als Hauptresultat der Untersuchung hat sich ergeben, daß deutlich trichomatische Lithocysten in der Gattung *Ficus* viel häufiger sind als absolut spitzenlose, daß unter den atypischen spitzenlosen Formen die extremste, am weitesten abgeleitete Modifikation bei *Ficus elastica* zur Erscheinung kommt, und daß sämtliche Lithocystenformen, soweit sie nicht mehr geradezu Haare sind, sich mit einiger Wahrscheinlichkeit teils von haarförmigen, teils von schon modifizierten Trichomen herleiten lassen.

München, Botanisches Museum,
Herbst 1906.

¹⁾ Vgl. Renner, Zur Morphologie und Ökologie der pflanzlichen Behaarung. (Flora. Bd. 99. 1908. p. 127.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [BH_25_1](#)

Autor(en)/Author(s): Renner Otto

Artikel/Article: [Die Lithocysten der Gattung Ficus. 183-200](#)