Über Wachsdrüsen auf den Blättern und Zweigen von Ficus.

Von **O. Renner**, München.

(Mit 16 Textfiguren.)

Als extranuptiale Nektarien beschreibt Antonietta Mirabella[1]) drüsige Flecke mit Palisadenepithel, die auf der Unterseite der Blätter verschiedener Arten von Ficus vorkommen, teils auf dem Mittelnerv an der Stelle, wo der Blattstiel in die Lamina übergeht, teils in den Winkeln zwischen dem Mittelnerv und den Seitennerven oder auch in den Winkeln der höheren Nervenverzweigungen. In einem Fall wurden ihr ebensolche Drüsen auf dem Zweig, paarweise neben den Insertionen der Blattstiele, bekannt. Wenn die Verfasserin glaubt, daß vor ihr niemand auf die Drüsen aufmerksam geworden sei, und daß sie sogar dem Monographen der asiatischen Arten von Ficus, King, entgangen seien, so ist das ein Irrtum. Schon Blume[2]) kennt das auffallendste Beispiel, wenn er F. diversifolia beschreibt mit „foliis glandulis saepe atropurpureis in axillis venarum notatis". Einer anderen Spezies gibt er nach derselben Eigentümlichkeit den Namen: F. biglandula Bl. „foliis subtus biglandulosis"[3]). Von Wallich stammen dann die Speziesnamen F. glandulifera und F. uniglandulosa. Diese Beobachtungen beziehen sich auf die mehr in die Augen fallenden Drüsen in den Nervenwinkeln. Dagegen hat Miquel[4]) die mediane Drüse auf dem Mittelnerv bei Urostigma tomentellum bemerkt, wenn er schreibt: „petioli . . . ubi in costam transeunt macula nunc pallida collapsa, quasi e glandula exsiccata, notati".

---

1) A. Mirabella, I nettarî extranuziali nelle varie specie di Ficus. Nuovo Giornale Botanico Italiano II (1895), pag. 340.

2) Blume, Bijdragen tot de Flora van Nederlandsch Indië (1825), pag. 456.

3) Blume, ibid., pag. 475.

4) Miquel, Urticineae in „Martii Flora Brasiliensis", Vol. IV, pars I (1853), pag. 94.

Bei Bentham und Hooker[1]) ist die Angabe Blumes über F. diversifolia zitiert. Solms-Laubach[2]) findet, daß die Blätter von F. diversifolia „mit schön gelben Punkten verziert“ sind. King[3]) erwähnt die Drüsen ebenfalls nur bei F. diversifolia und berichtet ausführlich: „The leaves . . . glandular at the base“ (vom Verf. nicht beobachtet) und dazu „the midrib bifurcating . . . with a dark coloured gland in the bifurcations“ bezw. „glands in the axils of 2 or 3 of the lower lateral nerves“ bei den verschiedenen Blattformen, denen die Pflanze ihren Namen verdankt. Die erste Form ist sogar auf Tafel 175 mit den Drüsen abgebildet. Daß King die Drüsen aber nur bei der angeführten Art gekannt hat, ist sehr unwahrscheinlich. Schon die angegebenen Speziesnamen der älteren Autoren mußten ihn auf die weitere Verbreitung der „glands“ aufmerksam machen. Was ihn veranlaßte, von der Berücksichtigung dieser Organe in der Speziesbeschreibung abzusehen, war wohl der Umstand, daß die Drüsen am Herbarmaterial oft außerordentlich schwer zu finden sind und seine Arbeit rein praktisch systematischen Zwecken dient.

Nach A. Mirabella sind die „extranuptialen Nektarien“ noch bei Hansgirg[4]) erwähnt. Es heißt hier: „Die Gattung Ficus umfaßt eine größere Anzahl von Arten mit myrmekophilen Blättern, welche mit zwei Nektardrüsen an der Blattbasis (F. asperior, diversifolia u. a.) oder mit zahlreichen nektarsezernierenden Drüsen an der Blattunterseite (in den Winkeln der Seitennerven mit dem Medianus) versehen sind (F. populifolia, bengalensis, Daemonum u. a.)“. Daß F. populifolia und bengalensis eine einzige mediane Drüse besitzen, ist schon bei Mirabella zu lesen. Wie Hansgirg zu der falschen Darstellung kommt, läßt sich leicht erraten, hat aber hier für uns kein Interesse.

Noch ist zu bemerken, daß auch bei Mirabella einige unrichtige Angaben sich finden, die auf Fehlern in der Bestimmung des Gartenmaterials beruhen müssen. F. infectoria soll nämlich mehrere seitliche Drüsen, F. pandurata Hance und F. Abelii Miq. (= pyriformis Hook. et Arn.) eine mediane Drüse besitzen. F. pandurata ist dem Verf. zwar nicht bekannt, kann aber nach der Stellung im System keine mediane Drüse besitzen.

---

1) Bentham et Hooker, Genera Plantarum, Vol. III, pars I (1880), p. 369.

2) Solms-Laubach, Die Geschlechterdifferenzierung bei den Feigenbäumen. Bot. Zeit. 1885, pag. 519.

3) King, The species of Ficus of the Indo-Malayan and Chinese countries. Annals of the Royal Botanic Garden, Calcutta, Vol. I (1887—88), pag. 139 und tab. 175.

4) Hansgirg, Phyllobiologie (1903), p. 248.

Auf den Drüsen fand Fräulein Mirabella „un tenue strato di materia, che ha l'aspetto di una forfora bianca e che al tatto si disfà in una polvere finissima". Von der Überzeugung ausgehend, daß Organe wie die vorliegenden nur Nektarien sein könnten, untersuchte sie das Sekret mit der unverrückbaren Absicht, Zucker darin zu finden — daß die Ausscheidung von Zucker in fester Form, bezw. die Ausscheidnng von Zucker ohne dadurch bedingte Wassersekretion etwas sehr Merkwürdiges wäre, wurde übersehen —, und die Folge war, daß die Beobachtungen so weit mißdeutet wurden, bis im Endresultat die fragliche Substanz als Zucker erschien und damit die Drüsen als extranuptiale Nektarien identifiziert waren. Wie gleich jetzt bemerkt werden mag, handelt es sich in Wirklichkeit um Wachs. Der Gegenstand scheint dem Verf. von allgemeinerem Interesse, und er hält es deshalb nicht für überflüssig, die Verhältnisse ausführlich zu schildern, auch soweit sie schon von Fräulein Mirabella dargestellt sind. Die Zeichnungen, die die anatomischen Daten erläutern sollen, sind bei Mirabella derart schematisiert, daß der Verf. sich auch hier berechtigt glaubt, die Darstellung so zu gestalten, als ob die erste Untersuchung nicht vorhanden wäre.

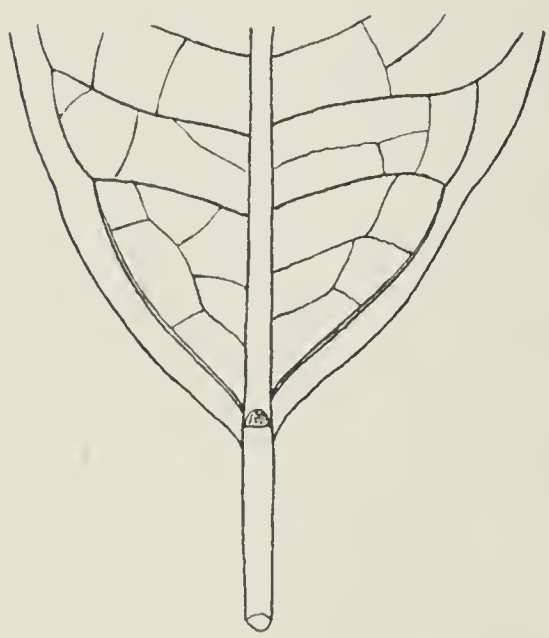


Fig. 1.

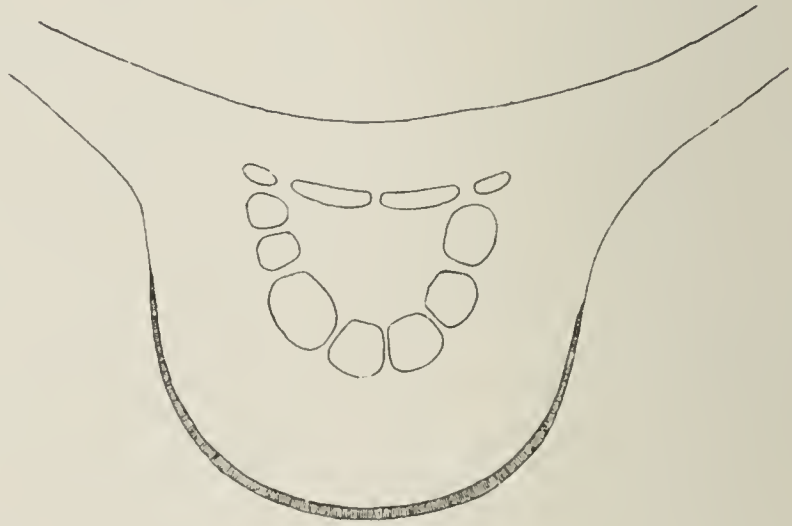


Fig. 2.

Fig. 1, 2. Ficus (Urostigma) sp. Drüse auf dem Blatt punktiert, im Querschnitt schraffiert, wie bei den folgenden.

Bei verschiedenen Arten der Sektion Urostigma von Ficus, z. B. bei F. religiosa, bengalensis, ist auf der Blattunterseite an der Basis des Mittelnervs ein rundlicher, auffallend matter Fleck zu sehen (Fig. 1). Durch Schaben mit dem Fingernagel lassen sich von diesem Fleck weißliche Schüppchen entfernen, oder es löst sich beim ersten Druck vom Rande her ein zusammenhängendes Plättchen los, und darunter kommt nun eine nicht scharf umgrenzte, glänzend glatte, hellgrüne Fläche zum Vorschein, die sich von dem angrenzenden Gewebe ebenso deutlich abhebt

wie vorher das matte Feld. Der Fleck ist immer breiter als hoch, greift seitlich ziemlich weit auf die Seiten des Nervs hinunter und ist, in eine Ebene ausgebreitet gedacht, entweder queroval (z. B. bei F. bengalensis, Zeichnung bei Mirabella) oder halbkreisförmig mit nach oben gerichtetem Bogen (z. B. bei F. religiosa, auch bei der in Fig. 1 dargestellten unbestimmten Art). Ein Querschnitt durch den Mittelnerv an der drüsigen Stelle (Fig. 2, 3, 5) zeigt, daß die glänzende Fläche von Epidermiszellen gebildet wird, die viel schmäler und höher sind als die Zellen der übrigen Epidermis und die sich durch auffallenden Plasmareichtum als typisches Drüsenepithel kennzeichnen. Die Cuticula zieht über die Außenwände der ganzen Epidermis in unveränderter Stärke weg, aber die Cuticularschichten sind an den Außenmembranen der Drüsenzellen

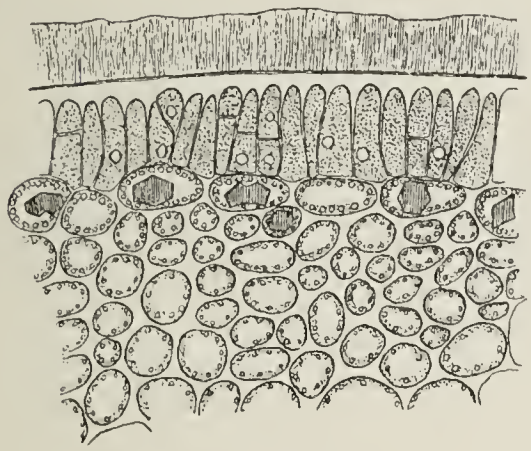


Fig. 3.

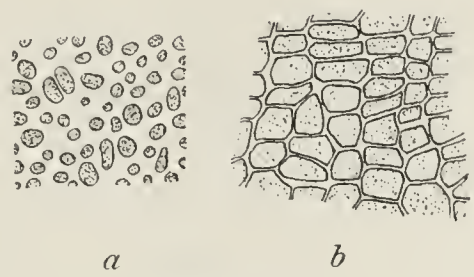


Fig. 4.

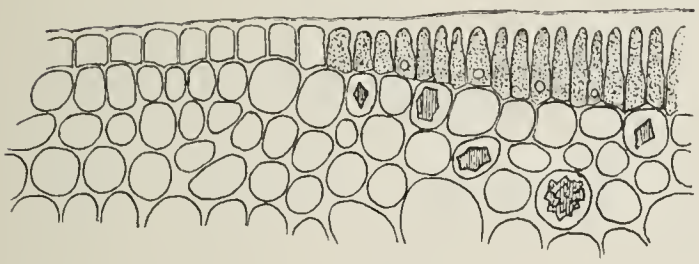


Fig. 5.

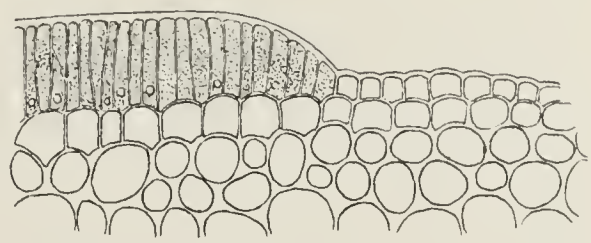


Fig. 6.

Fig. 3 Ficus (Urostigma) sp. Fig. 4 F. bengalensis. Fig. 5 F. religiosa. Fig. 6 F. glomerata. In Fig. 3 das Sekret eingezeichnet.

viel mächtiger entwickelt als sonst. Die Seitenwände sind jedenfalls in ihrem untersten Teil immer sehr zart, dagegen setzen sich die Cuticularschichten von oben her oft in bedeutender Stärke ein Stück weit auf sie fort, um sich dann rasch auszukeilen (Fig. 5). Daher rührt das eigentümliche Oberflächenbild des Drüsenepithels (Fig. 4a); die Zellumina erscheinen meist annähernd kreisrund und durch breite Membranpartien voneinander getrennt, während die Zellen der benachbarten Epidermis von der Fläche gesehen sich größer, polygonal und ziemlich dünnwandig zeigen (Fig. 4b). Der Übergang der breiten, niedrigen, nichtdrüsigen Epidermiszellen in die Palisadenform der Drüsenzellen erfolgt ganz allmählich (Fig. 5.)

Bei F. religiosa ist überdies die ganze Epidermis der unteren Blattseite zur Ausscheidung eines dünnen reifartigen Wachsüberzuges befähigt, so daß hier in den Drüsen die Funktion der Wachsbildung nicht neu erscheint, sondern nur gesteigert auftritt. Der Kern der Drüsenzellen liegt meist nahe dem Grund, geformte Inhaltsbestandteile sind in dem dichten Plasma nicht zu beobachten; nur ausnahmsweise wurden kleine Oxalatkristalle gefunden. Nicht selten sind die Epithelzellen durch eine zarte, oft schief ansetzende Querwand geteilt.

Unter dem Drüsenepithel folgt chlorophyllführendes, nicht sehr dünnwandiges Parenchym, das bald in das ebenfalls noch mit Chlorophyll versehene Kollenchym übergeht. Wasserleitende Bahnen sind in der Nähe der Drüse nie zu beobachten, wenn man die alle Blattteile durchziehenden Milchröhren nicht als solche betrachten will; die großen Bündel des Nervs sind von der Epidermis durch eine mächtige Lage von Kollenchym und Parenchym getrennt (Fig. 2). Zucker und Fett waren im subepithelialen Gewebe ebensowenig nachzuweisen wie in den Drüsenzellen, und auch Stärke tritt nicht in nennenswerten Mengen auf, trotzdem das Parenchym, wie bemerkt, ziemlich viel Chlorophyll besitzt. Im Epithel fehlt Stärke jedenfalls vollständig. Die der Epidermis zunächst benachbarten Zellen enthalten oft einen großen Kalkoxalatkristall.

Das jeder Drüse aufliegende Schüppchen, dessen Dicke selten den Längsdurchmesser der Epithelzellen erreicht, besteht aus einer zuerst durchsichtigen Substanz, die sich als optisch anisotrop erweist, also kristallinisch ist, auch undeutliche stengelige Struktur erkennen läßt, und die beim Drücken splittert und dabei weißlich wird. Die Substanz ist in Wasser unlöslich, ja nicht einmal benetzbar, unlöslich auch in kaltem Alkohol und in Äther, löslich in kochendem Alkohol und in Chloroform. Beim Erwärmen in Wasser schmilzt sie ziemlich weit unter dessen Siedepunkt, wobei farblose, stark lichtbrechende Tropfen auftreten, die beim Erkalten zu einer trüben, kristallinischen Masse erstarren. Durch Kochen in Natronlauge wird sie verseift. Es liegt also jedenfalls ein fettartiger Körper vor. Ob es sich um ein Glyzerid oder um einen Fettsäureester eines anderen Alkohols handelt, war bei der sehr geringen Menge nicht zu entscheiden, ist aber bei der bis jetzt ganz ungenügenden Kenntnis über die chemische Konstitution der sog. Pflanzenwachse[1]) nicht von besonderem Belang. Als Wachs wird die Substanz auch dann bezeichnet werden müssen, wenn sie sich als Gly-

1) Vergl. Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreichs, Bd. I, 1900. Czapek, Biochemie der Pflanzen, Bd. I, 1905.

zerid identifizieren läßt, was nach Wiesner[1]) bei den meisten Wachsüberzügen der Fall sein soll. Czapek[2]) hebt ja ausdrücklich hervor, daß „wir den Begriff Pflanzenwachs mehr als biologische Bezeichnung als als chemische Gruppenbezeichnung auffassen müssen". Nach der von De Bary[3]) für die verschiedenen Formen der Wachsüberzüge geschaffenen Terminologie gehört das Sekret der Wachsdrüsen von Ficus zu den Wachskrusten, bei denen nach Wiesner (l. c.) optische Anisotropie allgemein verbreitet ist.

Der Typus der einzelnen medianen Drüse ist auf die Sektion Urostigma beschränkt. In den übrigen Sektionen sind die Drüsen immer in den Winkeln zwischen den Nerven zu finden und daher, wie zu erwarten, in der Regel zu beiden Seiten des Mittelnervs. Sehr auffällig ist das Drüsenpaar, das jedes Blatt von Ficus Cannoni N. E. Br. zwischen dem Mittelnerv und den ersten Seitennerven trägt (Fig. 7).

Fig. 7.

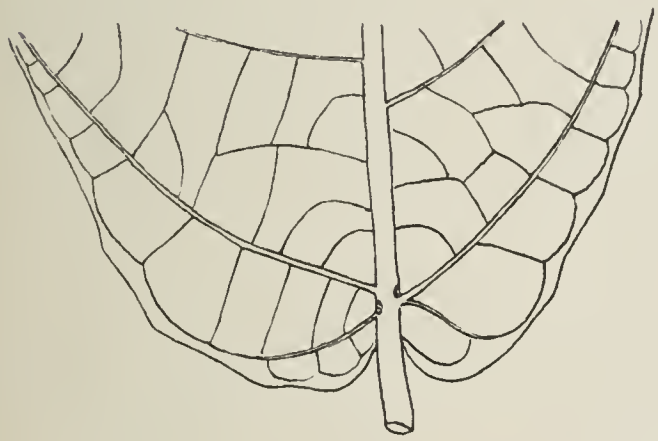
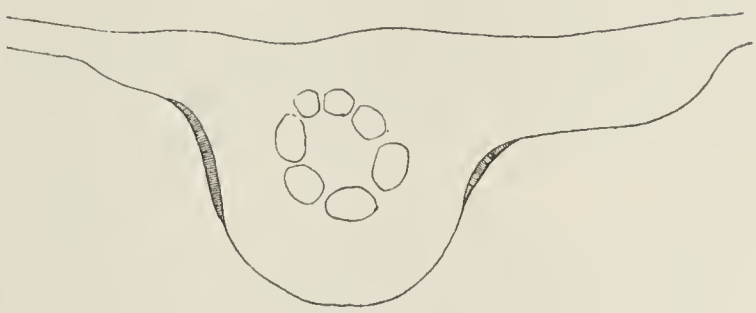


Fig. 8.



Ficus Cannoni.

Die Drüsen sind zwar klein, heben sich aber von der durch Anthokyan dunkelrot gefärbten Umgebung durch grüne Farbe scharf ab. Das Drüsenepithel ist nämlich von Anthokyan vollkommen frei, und weil auch das Wachs, solange es fest aufliegt, ziemlich durchsichtig ist, schimmert das chlorophyllreiche subepitheliale Gewebe hellgrün durch. Vollends glänzend grün erscheinen die Drüsen nach Entfernung des Wachses, das sich schon bei gelindem Druck als zusammenhängendes Schüppchen vollkommen glatt ablöst. Aus dem Querschnitt (Fig. 8) ist zu ersehen, daß die Drüsen weit auf den Mittelnerv hinaufgerückt sind, während sie in anderen noch zu besprechenden Fällen im eigentlichen

1) Wiesner, Über die kristallinische Beschaffenheit der geformten Wachsüberzüge pflanzlicher Oberhäute, Bot. Zeit. 1876, pag. 225.

2) Czapek, Biochemie, Bd. I, pag. 184.

3) De Bary, Über die Wachsüberzüge der Epidermis, Bot. Zeit. 1871. Auch vergl. Anatomie der Vegetationsorgane (1877), pag. 87.

Winkel zwischen den Nerven auf der dünnen Spreite sich ausbilden. Das Drüsenepithel hat denselben Bau wie bei F. religiosa, das anschließende chlorophyllreiche Parenchym ist kleinzellig und dünnwandig.

Die Blätter von F. Cannoni sind meist deutlich asymmetrisch. In dem in Fig. 7 dargestellten Fall geht die Verschiedenheit zwischen den Blatthälften so weit, daß die Seitennerven, die das erste Paar bilden, von deutlich verschiedener Stärke sind. Und im Zusammenhang damit ist die Drüse auf der (in der Zeichnung) linken Seite über dem ersten, auf der rechten über dem zweiten Seitennerv zur Ausbildung gekommen. Hier wie in den übrigen ähnlichen Fällen, die bald zu erwähnen sein werden, ist die breitere Seite der an plagiotropen Zweigen in zweizeiliger Anordnung stehenden, kurz gestielten Blätter dem tragenden Zweig immer abgewendet. Und nach Beobachtungen an Herbarmaterial scheint in der Gattung Ficus dieses Verhalten bei asymmetrischer Blattbildung Regel zu sein.

Bei F. urophylla (Sektion Palaeomorphe) geht die Asymmetrie noch einen Schritt weiter. Eine Wachsdrüse wird überhaupt nur noch auf der geförderten Seite gebildet (Fig. 9, 10). Die Drüse ist auf der eigentlichen Blattfläche im Winkel zwischen dem Mittelnerv und dem

Fig. 9.

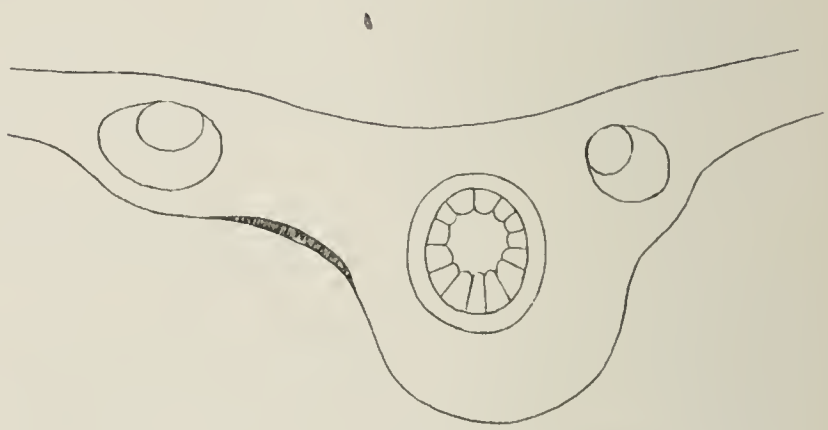


Fig. 10.

Fig. 9 u. 10. Ficus urophylla.

ersten Seitennerv angebracht und hat infolgedessen dreieckigen Umriß. Unter dem hohen Epithel liegen zwei Schichten sehr kleiner, dünnwandiger, chlorophyllreicher Parenchymzellen, an die unvermittelt dickwandiges, großzelliges, mit weniger Chlorophyll versehenes Kollenchym sich anschließt.

Ganz besonders stark ausgeprägt ist die Asymmetrie des Blattes von F. Cunia (Sektion Covellia). In Fig. 11 strahlen am Grunde des Mittelnervs nach links vier starke Seitennerven aus, nach rechts geht ein einziger ab. Die einzige Drüse liegt als großer kreisrunder Fleck auf

der Grenzzone zwischen dem Blattstiel und den sechs divergierenden Nerven, doch nicht median wie bei Urostigma, sondern deutlich nach der geförderten Seite hin verschoben, zwischen den Mittelnerv und den stärksten Seitennerv der linken Seite gerückt. An alternden Blättern erscheinen die Drüsen tief dunkelbraun gefärbt. Der Farbstoff hat seinen Sitz in den mächtig verdickten Außenwänden und äußeren Partien der Seitenwände der Drüsenzellen.

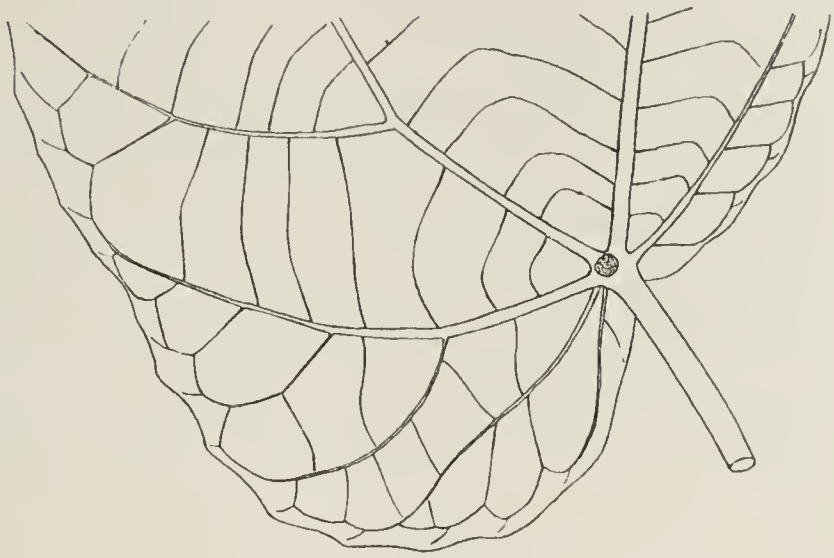


Fig. 11. Ficus Cunia.

Waren in den bis jetzt geschilderten Fällen die Drüsen ein konvex gewölbtes (Urostigma) oder schwach konkaves Feld (F. Cannoni,

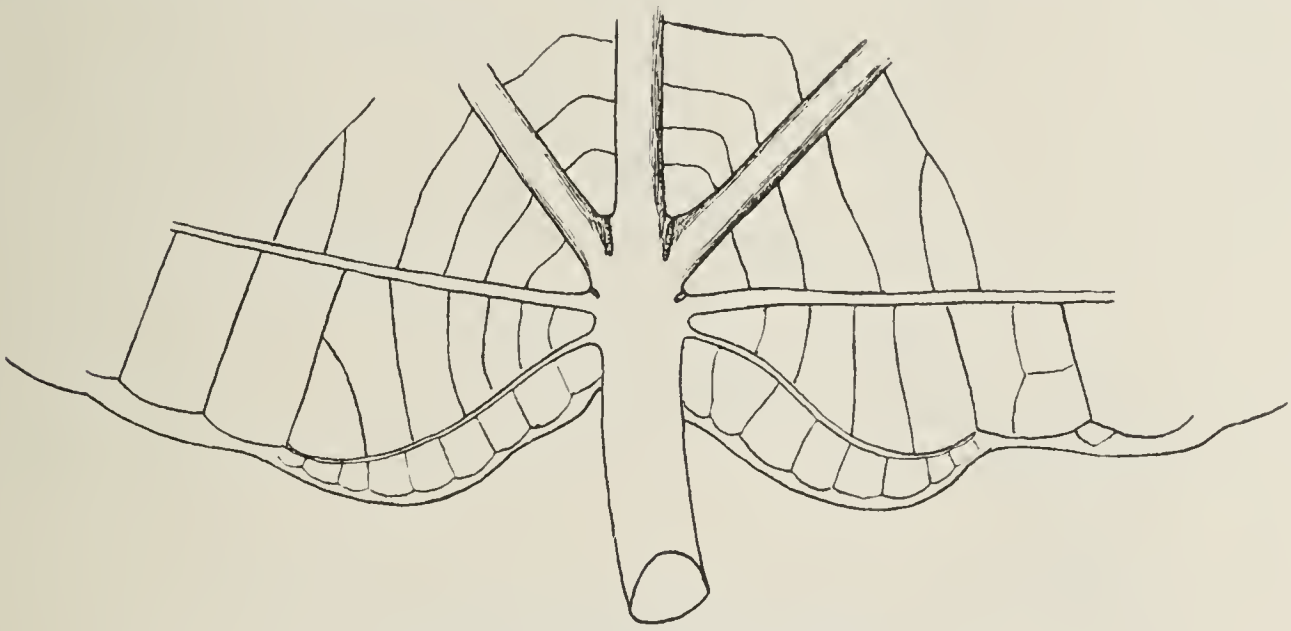


Fig. 12. Ficus Roxburghii.

urophylla, Cunia), so haben sie bei F. glomerata (Sektion Neomorphe) die Form tiefer Rinnen (Fig. 13). Die Nerven springen unten stark vor, und die enge tiefe Bucht zwischen dem Mittelnerv und den spitzwinklig einfallenden ersten Seitennerven ist ihrer ganzen Länge nach, fast bis zum Scheitel des Mittelnervs (vergl. die ganz

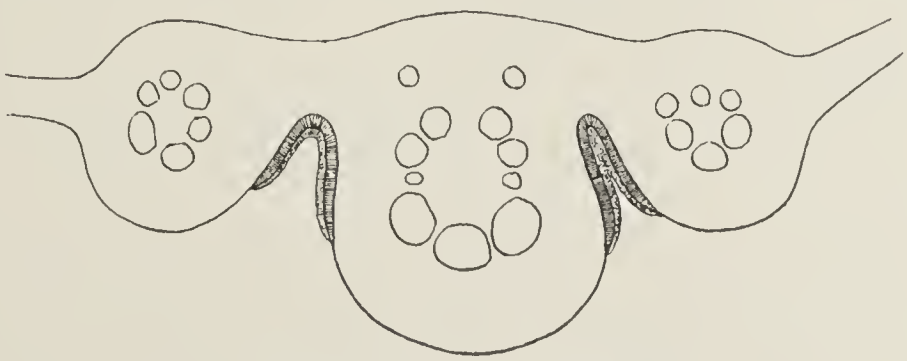


Fig. 13. F. glomerata.
Sekret eingezeichnet und punktiert.

entsprechenden Verhältnisse bei F. [Neomorphe] Roxburghii, Fig. 12) von Drüsenepithel überzogen, das nicht wie bei den zuerst beschriebenen Formen flach in die nichtdrüsige Epidermis übergeht, sondern scharf abgesetzt und weit vorgetrieben ist (Fig. 6). Die Außenwände der Drüsenzellen sind bei F. glomerata ziemlich dünn, bei F. Roxburghii viel dicker und im Alter, wie bei F. Cunia, dunkelbraun gefärbt.

Mit F. Roxburghii ist schon eine Art genannt, die mehr als zwei Drüsen auf dem Blatt besitzt. Fig. 12 gibt nur den untersten Teil der Spreite wieder, aber schon hier sind zwei Paar Drüsen zu sehen, und weitere finden sich in den Winkeln zwischen dem Mittelnerv und den nächsten starken Seitennerven. Bei F. hispida (Sektion Covellia) fehlen

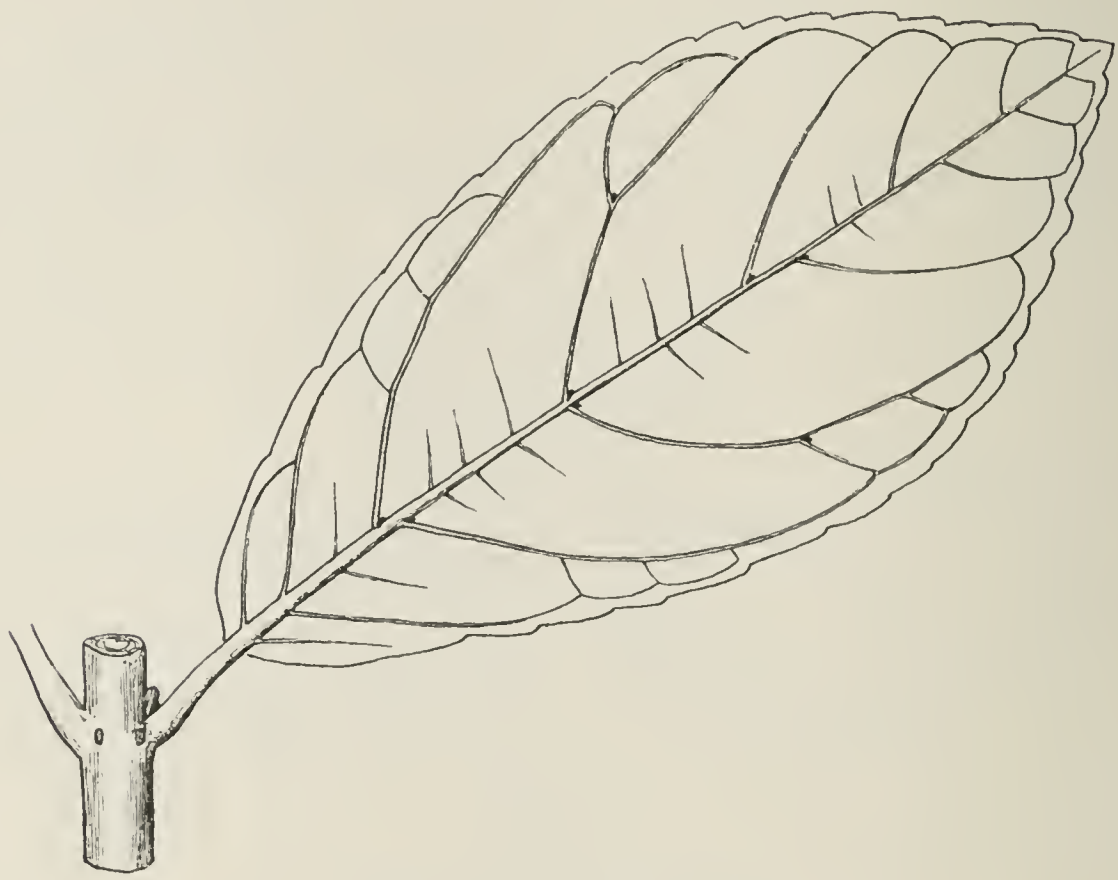


Fig. 14. Ficus hispida.

Drüsen an den ersten Paaren von Seitennerven, dafür werden die Ansatzstellen der meisten oberen Seitennerven und ebenso noch die Winkel der Sekundär- oder sogar Tertiärverzweigungen von kleinen strichförmigen Drüsen eingenommen (Fig. 14), so daß die Zahl der Drüsen auf einem Blatt 14 betragen kann. F. obscura (Sektion Sycidium) und F. pisifera (Sektion Palaeomorphe) verhalten sich ähnlich, doch sind die Drüsen nur am Mittelnerv, nicht in den Sekundärverzweigungen, und dazu nur auf der breiteren Seite der schiefen Blätter entwickelt, auch bedeutend größer und dreieckig, ähnlich wie die einzige Drüse von F. urophylla. Den drei genannten Arten ist gemeinsam, daß die untersten Seitennerven nicht die stärksten sind (vergl. Fig. 14), und damit mag

das Fehlen der Drüsen am Spreitengrund zusammenhängen. Besonders eigentümlich ist die Lagerung der Drüsen bei F. subulata (Sektion Palaeomorphe). Hier sind es nämlich in der Regel die Winkel am ersten und vierten Seitennerv der breiteren Seite des asymmetrischen Blattes, die von einer großen dreieckigen Drüse ausgekleidet sind.

Endlich ist der Vollständigkeit halber noch der am längsten bekannte Typus der Lokalisation zu nennen, die unpaare gabelständige Drüse von F. diversifolia (Sektion Eusyce). Die Pflanze trägt bald lanzettliche fiedernervige Blätter, bald keilförmige, deren Mittelnerv, nachdem er eine Anzahl schwacher Seitennerven abgegeben hat, sich gabelt. Die beiden Gabeläste können sich in den großen breiten Blättern der var. Kunstleri[1]) noch wiederholt dichotomisch teilen. Die fiedernervigen Blätter besitzen nun zwei oder (nach King) mehr Drüsen zu beiden Seiten des Medianus, die gabelnervigen sind regelmäßig durch eine große dreieckige Drüse in der Gabelung ausgezeichnet (Fig. 15 *a*). Nach King treten bei der Varietät Kunstleri auch in den sekundären Dichotomierungen Drüsen auf. In Fig. 15 *b* ist ein Blatt wiedergegeben, das außer der gabelständigen Drüse noch eine seitliche besitzt. Worauf die, wie es scheint, auffällige Färbung der Drüsen beruht — nach Blume und King sind

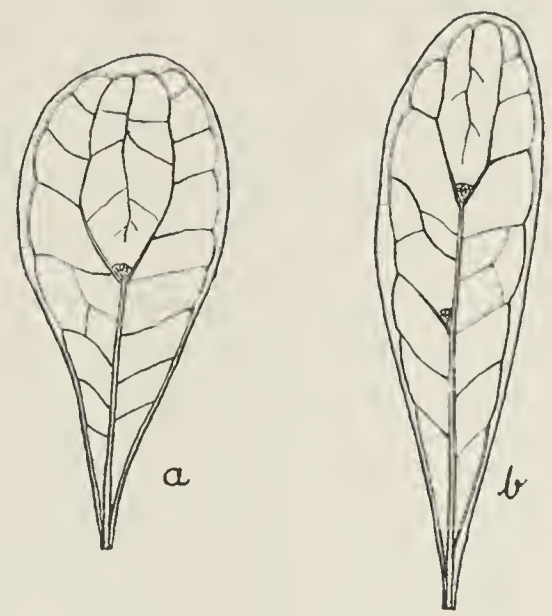


Fig. 15.

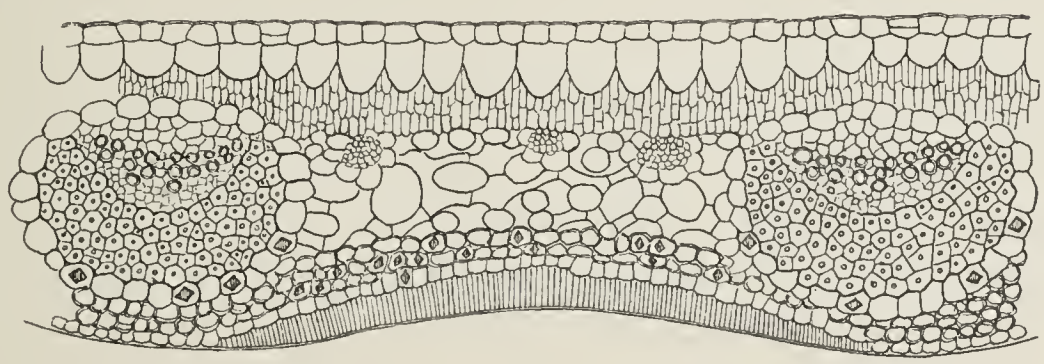


Fig. 16. Etwas schematisiert; der wagrechte Schnitt muß die beiden Nerven in Wirklichkeit schief treffen.

Fig. 15, 16 Ficus diversifolia.

sie, wie oben zitiert, dunkel, nach Solms-Laubach gelb —, müßte an lebendem Material geprüft werden, das dem Verf. nicht zur Verfügung stand. Der Querschnitt durch die Drüse (Fig. 16) zeigt, daß das Drüsen-

1) King, l. c. tab. 175.

epithel vom lockeren Schwammgewebe durch eine 3—4 Zellen dicke Schicht dichten, nach innen fast kollenchymatischen Gewebes getrennt ist. Auffallend ist wieder das reichliche Auftreten von Kalkoxalat. Die wasserleitenden Bahnen sind hier wie in allen anderen Fällen von der Drüse weit entfernt. Dieser anatomische Charakter dürfte geeignet sein, die Wachsdrüsen an totem Material von Nektarien zu unterscheiden. Denn der Verdacht, daß unter den als Nektarien angesprochenen Organen auch anderswo Wachsdrüsen zu finden sein könnten, ist vielleicht nicht ganz grundlos.

Mirabella berichtet, wie schon erwähnt, daß bei F. hispida die Drüsen auch auf dem Zweig auftreten, paarweise neben den Blattstielen (Fig. 14). Außer bei der genannten Art hat der Verf. dasselbe Vorkommen nur noch bei F. leucantatoma (ebenfalls zur Sektion Covellia gehörig) beobachtet, und zwar sind die Drüsen hier meist nur auf einer Seite der Blattstiele ausgebildet. Bei dem Zustand der betreffenden Herbarzweige war über einen etwaigen Zusammenhang dieser Lagerung mit den übrigen Symmetrieverhältnissen nichts zu ermitteln. Das Drüsenepithel unterscheidet sich bei F. leucantatoma von der auf den Blättern verbreiteten Ausbildungsform nur dadurch, daß die langgestreckten Zellen größtenteils zwei bis vier zarte Querwände aufweisen, wie Mirabella auch von F. hispida angibt. Das Parenchym und Kollenchym der primären Rinde zeigt unter der Drüse keine Besonderheiten. Die Peridermbildung — in der unmittelbar unter der Epidermis liegenden Rindenschicht — beginnt unter den Drüsen augenscheinlich viel später als in der übrigen Rinde und erfolgt nicht simultan in der ganzen Ausdehnung der Drüse, sondern schreitet allmählich von den Rändern her nach innen fort, bis die ganze Drüse abgeschnürt ist.

Das Drüsensekret hat überall dieselben physikalischen und chemischen Eigenschaften wie bei Urostigma. An alternden Blättern von F. urophylla, Roxburghii, Cunia erscheinen weiße feinpulverige Überzüge am Rand der ebenfalls weißlich gewordenen Sekretmasse, wodurch die Drüsenflecke viel auffälliger werden als an jungen Blättern. Es tritt hier nämlich fast regelmäßig ein Schimmelpilz auf, dessen Mycel das Wachs durchwuchert, also wohl zersetzt und für seine Ernährung verwertbar macht, und in einiger Entfernung vom Drüsenrand zur Konidienbildung gelangt. Vielleicht hatte Mirabella derart verändertes Wachs vor sich, wenn sie daran beobachtete, daß es bei Berührung zu Pulver zerfiel.

Die Sekretion beginnt bei F. glomerata und Cannoni schon bevor das Blatt ganz ausgewachsen ist. Ob die Ausscheidung, wenn das Sekret

nicht von Zeit zu Zeit entfernt wird, ständig fortdauert, solange das Blatt kräftig vegetiert, ist bei dem geringen Maß der Wachsproduktion im Gewächshaus schwer festzustellen. Nach Entfernung des Sekrets tritt an nicht zu alten Blättern regelmäßig Regeneration des Wachsüberzuges ein, sogar bei mehrmaliger Wiederholung, und ebenso wenn das Blatt abgeschnitten und in Wasser gestellt wird, wie wenn es im Zusammenhang mit der Pflanze bleibt. An kräftigen Urostigmablättern war die glänzende Glätte der Drüsen schon nach zwei Tagen von einem feinen Reif überzogen. Durch Eintauchen der Drüsen in Wasser wird die Regeneration des Wachses nicht verhindert. Der Erfolg war vorauszusehen nach der Beobachtung, daß die vom Sekret befreite Drüsenfläche unbenetzbar ist.

Die Spezies, bei denen der Verf. Wachsdrüsen an den Exemplaren des Münchener Herbars entdeckt hat, sind im folgenden zusammengestellt.

I. Eine einzige Drüse auf dem Mittelnerv an dessen Basis. Nur bei der Sektion Urostigma. Asiatische Arten: F. bengalensis L., glabella Bl., glaberrima Bl., infectoria Roxb., religiosa L., Rumphii Bl., saxophila Bl., Tsjakela Burm., truncata Miq. — Afrikanische: F. acrocarpa Steud., Dekdekana A. Rich., lanceobracteata Warb., lutea Vahl, mangiferoides Warb., platyphylla Kotschy, populifolia Vahl, salicifolia Vahl. — Amerikanische: F. amazonica Miq., crocata Mart., fagifolia Miq., Guadalajarana Wats., lentiginosa Vahl, ligustrina Kunth et B., longifolia Schott, populnea Willd., Pringlei Wats., subtriplinervia Mart., tomentella Miq.

II. Ein Paar seitlicher Drüsen am Grund. Urostigma-Asien: F. nervosa Heyne, pubinervis Bl. — Pharmacosyce: F. adhatodaefolia Schott. — Palaeomorphe: F. gibbosa Bl., lasiocarpa Miq., parietalis Bl. — Sycidium: F. quercifolia Roxb. — Eusyce: F. alba Reinw., diversifolia Bl. var. lutescens King, erecta Thunb., fulva Reinw., pyriformis Hook. et Arn., silhetensis Miq. — Sycomorus: F. barbicaulis Warb., stellulata Warb., Sycomorus L. — Covellia: F. myriocarpa Miq., Pseudopalma Blanco. — Neomorphe: F. glomerata Roxb. — Synoecia: F. aurantiaca Griff.

III. Eine einzige seitliche Drüse am Grund. Palaeomorphe: F. Decaisneana Miq., urophylla Wall. — Sycidium: F. clavata Wall., sikkimensis Miq. — Covellia: F. Cunia Buch. Ham.

IV. Mehrere seitliche Drüsenpaare. Eusyce: F. hirta Vahl, laevis Bl., ramentacea Roxb., recurva Bl., scandens Roxb., toxicaria L. — Sycomorus: F. corylifolia Warb., gnaphalocarpa Steud. — Covellia: F.

hispida L., lepicarpa Bl., leucantatoma Poir. — Neomorphe: F. Roxburghii Wall. — Synoecia: F. punctata Thunb.

V. Mehrere seitliche Drüsen einseitig. Palaeomorphe: F. pisifera Wall., subulata Bl. — Sycidium: F. obscura Bl.

VI. Eine Drüse in der Gabelung des Mittelnervs: F. diversifolia Bl. var. ovoidea King.

VII. Drüsen auf dem Zweig am Grund der Blattstiele. Covellia: F. hispida L., leucantatoma Poir.

Daß die eine oder andere unter II. aufgeführte Art in Wirklichkeit zu III. oder zu IV. gehört, ist nicht ausgeschlossen. Die Untersuchung an Herbarmaterial macht oft bedeutende Schwierigkeiten.

Bekanntere Arten, denen die Wachsdrüsen fehlen, sind z. B. F. carica, elastica, retusa, pumila, pertusa. Im übrigen ist die Zahl der Arten ohne Drüsen sicher nicht klein. Die makroskopische Musterung des Herbarmaterials ist aber wenig zuverlässig, und der Verf. hat darauf verzichtet alle so erhaltenen negativen Resultate durch anatomische Untersuchung zu verifizieren. Es genügt ja zu wissen, daß der Besitz von Wachsdrüsen kein für die ganze Gattung konstantes Merkmal ist.

Das gesamte Verbreitungsgebiet der in der Liste zusammengestellten durch Wachsdrüsen ausgezeichneten Arten ist sehr bedeutend, aber in der Hauptsache, wie das der Gattung Ficus überhaupt, auf den Tropengürtel beschränkt. Es erstreckt sich in Asien vom Himalaya über Ceylon, Hinterindien und den ganzen indischen Archipel bis zu den Philippinen, sogar bis Japan, und begreift im Süden noch Neu-Guinea, Nordaustralien und Queensland in sich. In Afrika sind bis jetzt nur isolierte Bezirke bekannt, Abessinien und Kamerun. In Amerika umfaßt das Areal Westindien, Mexiko, Guatemala und Brasilien.

Wenn zum Schluß die Frage nach der mutmaßlichen Funktion der Wachsdrüsen berührt werden soll, so kann es sich vorläufig nur um negative Bestimmungen handeln. Die Bildung diffuser Wachsüberzüge wird von den Ökologen in erster Linie zum Gaswechsel in Beziehung gebracht [1]). Wachsüberzüge sollen in den Fällen der einen Art bei starker Ausbildung die Transpiration herabsetzen, in den anderen Unbenetzbarkeit bedingen und so die Verstopfung der Spaltöffnungen, also Sistierung der stomatären Transpiration durch Regen, verhindern; andererseits werden nach Kerner und Delpino gewisse Stengelorgane durch Wachs für aufkriechende Tiere schlüpfrig und damit unwegsam.

1) Vergl. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie (1904), pag. 99 und die dort zitierte Literatur.

Bei der lokal so eng begrenzten Sekretion der Wachsdrüsen von Ficus kann von einer derartigen Wirkung natürlich nicht die Rede sein.

Die einzigen bekannten Gebilde, mit denen die Wachsdrüsen zusammengestellt werden könnten, bleiben die extranuptialen Nektarien. Auf die Verwandtschaft zwischen den beiderlei Organen weist hauptsächlich die Entdeckung Wettsteins[1]) hin, daß bei gewissen Orchideen der florale Nektar durch Blütenwachs ersetzt ist, das von den die Bestäubung vermittelnden Insekten abgeholt wird. Ob ein Besuch der Wachsdrüsen von Ficus durch Insekten stattfindet, wird ein Amtsfreund des Verf. demnächst in den amerikanischen Tropen festzustellen suchen. Im Gewächshaus ist die Menge des ausgeschiedenen Wachses auch im günstigsten Fall so gering, daß die angedeutete Möglichkeit nicht gerade viel Wahrscheinliches hat. Auch läßt sich das Wachs von den großen Drüsen von Urostigma oft nur in kleinen Portionen, aus den tiefen Rinnen, wie sie bei Neomorphe vorkommen, nicht ohne Anwendung von Gewalt entfernen.

Daß die Wachsdrüsen im Bereich des rein Physiologischen eine Rolle spielen sollten, ist vorläufig nicht einzusehen. Hat doch auch niemand den Versuch gemacht, das so weit verbreitete Phänomen der diffusen Wachsausscheidung nach seinen etwaigen physiologischen Zusammenhängen zu erklären. Eine notwendige Wirkung der Überführung von Kohlehydraten in Fett bezw. Wachs ist ja zweifellos der Gewinn von Sauerstoff. Und die Ausscheidung des so gebildeten sauerstoffarmen Körpers, anstatt seiner Magazinierung im Zellinnern, würde diesen Gewinn zu einem absoluten, dauernden machen. Aber bei dem Überfluß, den gerade das Laubblatt an Sauerstoff hat, ist mit dieser Tatsache nicht die geringste weitere Einsicht gewonnen.

Ob die Sekretion organischer Substanz als solche physiologisch etwas zu bedeuten hat, ist jedenfalls noch völlig dunkel. Falls eine solche Bedeutung bestände, kämen die Wachsdrüsen mit den Nektarien in eine Kategorie zu stehen. Aber wahrscheinlicher ist doch, daß die primäre Funktion der extranuptialen Nektarien in der Ausscheidung von Wasser besteht, die durch Sekretion einer osmotisch wirksamen und sekundär auch ökologisch manchmal bedeutungsvollen Substanz gefördert wird. Für die physiologische Motivierung der Wachsausscheidung fehlt, wie gesagt, jeder Anhaltspunkt.

---

1) Porsch, Beiträge zur histologischen Blütenbiologie, Österreich. Bot. Zeitschrift 1905, pag. 253.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: 97

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

Artikel/Article: Über Wachsdrüsen auf den Blättern und Zweigen von Ficus 24-37