Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Alnus alnobetula und Betula.

Von **Josef Wolpert.**

(Mit Tafel I und 32 Abbildungen im Text.)

Über die Anatomie und die Blütenentwicklung der Familie der Betulaceen, welche durch die überraschenden Resultate Nawaschins bei dem Studium über die Befruchtung und den Weg des Pollenschlauches ganz besonders interessant wurde, besitzen wir außer einer Reihe schätzbarer Beiträge vor allem die Untersuchungen von Schacht[1]), Nawaschin[2]) und Boubier[3]).

In allen vorhandenen Arbeiten ist Alnus alnobetula (Ehrh.), Hartig (Alnus viridis D. C.) meist nur flüchtig erwähnt. Der Zweck der vorliegenden Arbeit ist es, die Ergebnisse der genauen Untersuchung zu bringen und im Anschlusse daran eine vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Betula und Alnus alnobetula, welch letztere ein Übergangsglied zwischen den beiden Gattungen bildet, aufzustellen.

Die Anregung zu diesen Untersuchungen empfing ich von meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Goebel, unter dessen Leitung die Arbeit im pflanzenphysiologischen Institute in München ausgeführt wurde. Für seine mir in liebenswürdigster Weise zuteil gewordene Unterstützung spreche ich meinen herzlichsten Dank aus.

Seit 1695, als Leuwenboek[4]) die getüpfelten Wände der Gefäße beschreibt, ist die Familie der Betulaceen Gegenstand der anatomischen

---

1) Schacht, Beiträge zur Anatomie und Physiologie (1854), pag. 43—50.

2) S. Nawaschin, Zur Embryologie der Birke. Vorläufige Mitteilung im Bull. Acad. St. Petersbourg, XIII (1893). — Kurzer Bericht meiner fortgesetzten Studien über die Embryologie der Betulineen. Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, XII (1894), pag. 163—169. — Über die gemeine Birke und die morphologische Deutung der Chalazogamie. Mém. acad. St. Petersbourg, VII, Ser. XLII (1894), Nr. 12. — Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen Corylus avellana L. Bull. acad. St. Petersbourg, X (1899). — Über die Befruchtungsart bei der Erle. Sitzung der bot. Sekt. der Naturforschergesellsch. in St. Petersburg. Protokoll der Sitzung vom 15. Sept. 1893. — Die Entwicklung der Samenknospe und über den Weg des Pollenschlauchs bei Alnus viridis. Ref. Bot. Zentralblatt (1899), pag. 77.

3) Boubier, Anat. syst. des Betulacees-Corylacees. Malpighia (1896), pag. 349—436.

4) Leuwenboek, Arcana naturae detectae. Delphis Batavorum (1695).

Untersuchung. Im ersten Teile der Arbeit möchte ich die anatomischen Verhältnisse zwischen Alnus alnobetula und Betula beschreiben.

Bei unseren einheimischen Birken sind alle Sprosse mit spiralig gestellten Blättern besetzt[1]), nach $^1/_3$ und nicht selten nach $^5/_8$[2]), bei Betula lenta und nigra dagegen nur der Hauptsproß. Die Seitensprosse sind zweizeilig beblättert, ebenso verhält sich Alnus viridis[3]).

Was die anatomischen Verhältnisse anbelangt, so herrschen zwischen den beiden Gattungen: Betula und Alnus keine besonders tiefgreifende Unterschiede. In nachfolgender Tabelle seien diejenigen Eigenschaften angeführt, welche bei der Trennung der beiden Gattungen in Betracht kommen.

Die meisten Betula-Arten besitzen verschleimte Epidermiszellen.	Bei Alnus finden wir gleichsam zum Ersatze eine Hypodermschicht.
Betula besitzt zweierlei Haare: außer den einzelligen Haaren noch mehrzellige Drüsenhaare.	Die meisten Alnus-Arten (mit Ausnahme von Alnus Brembana und cordifolia) dagegen dreierlei.
Das Mesophyllgewebe gliedert sich deutlich in Palissaden- und Schwammparenchym.	Bei Alnus ist kein deutlicher Unterschied vorhanden.
Die Gefäßbündelanlage in dem Blattstiel aller Betula-Arten bildet immer einen nach oben offenen Bogen mit mehr oder weniger divergierenden Ästen.	Bei den Alnus-Arten kommen durchwegs geschlossene Bündel vor, nur das von Alnus Brembana gleicht dem Betula-Typus.
Der Kork der Birke besteht aus abwechselnden Schichten derbwandiger plattenförmiger und dünnwandiger nicht so flacher Zellen, welche Betulin enthalten.	Der Kork von Alnus ist fast ausschließlich aus plattenförmigen, bald derb-, bald dünnwandigen Zellen aufgebaut.
Alle Betula-Arten besitzen viereihige Markstrahlen.	Die Markstrahlen von Alnus sind ein-, höchstens zweireihig.
Der Hof der Gefäßtüpfel von Betula beträgt 0,0017 mm im Durchmesser.	Der Hof der Alnus-Arten beträgt 0,003—0,004 mm.
Die Form des Markes bei Betula ist stark flach, zwei- bis viereckig.	Bei den Alnus-Arten deutlich dreieckig.

1) Döll, Flora von Baden.
2) Wydler, Berner Mitteilungen (1870), pag. 248.
3) Goebel, Organographie der Pflanzen, pag. 82.

Die Epidermis des Blattes von Alnus alnobetula ist wie bei Betula von polygonalen Zellen gebildet, welche in Form und Größe variieren. Im Gegensatz zu Betula ist dieselbe von einer ziemlich starken Cuticula überzogen, was wahrscheinlich durch die Standortsverhältnisse bedingt ist. Wie bei der Gattung Betula stellt Boubier bei Alnus alnobetula verschleimte Epidermiszellen fest. Boubier[1]) schreibt darüber: „Wenn man die Epidermis einer Betula (und Alnus viridis) auf trockenem Materiale prüft, indem man zuerst kocht, dann mit Eau de Javelle entfärbt, mit Genfer Reagenz[2]) behandelt und in Glyzeringelatine überträgt, findet man in jeder Zelle eine strahlenbrechende Linie, welche die Gestalt einer sehr dünnen Wand besitzt, wodurch die Epidermiszellen in zwei übereinanderliegende Zellen geteilt erscheinen usw.“ Radlkofer[3]) hat in seiner Monographie der Sapindaceen bei der Gattung Serjania einen ähnlichen Schleim entdeckt. Er hat solchen Schleim in einer Anzahl von Familien angetroffen, im Gegensatz zu Boubier nicht bei Betula fruticosa. Auch ich konnte Boubier's Angabe bei der von mir untersuchten Alnus alnobetula weder nach seiner Vorschrift noch mit anderen Reagentien, wie z. B. Gummigutti und Tusche, bestätigen. Es dürfte dies vielleicht mit den Standortsverhältnissen in Zusammenhang stehen.

Die Epidermis von Alnus alnobetula hat wie jene von Betula zwei Arten von Haaren, während die übrigen Alnus-Arten, mit wenigen Ausnahmen (Alnus Brembana und cordifolia), dreierlei Haare besitzen. Außer den einfachen einzelligen Haaren, welche sich namentlich auf der Epidermis der Blattnerven befinden, besitzt Alnus alnobetula, wie die ganze Familie der Betulaceen, noch mehrzellige Drüsenhaare, welche namentlich in der Knospenlage in sehr großer Menge vorhanden sind, im Laufe der Entwicklung jedoch allmählich verschwinden oder doch ihre Funktion eingestellt haben. Diese Drüsenhaare entstehen, wie Boubier genau beschreibt, aus einer einzigen Epidermiszelle, welche die benachbarten ein wenig überragt, sich bald vergrößert, durch eine Längsscheidewand in zwei Schwesterzellen teilt, in welch jeder eine neue Wand auftritt. Diese ist schief und zerschneidet die Zelle keilförmig. Durch wiederholte Längsteilungen und Querteilung entsteht ein körbchenartiges sezernierendes Gebilde. Die Absonderung, welche eine harzige Substanz ist, häuft sich zwischen Cuticula und Zellwand

1) Boubier l. c.

2) Genfer Reagenz. Sol. légerement ammoniacale de congo et de chrysoidine.

3) Radlkofer, Monographie der Sapindaceen-Gattung Serjania. München 1875, pag. 99—105.

der Drüsenschuppe an, sprengt dann die Cuticula, überzieht die anliegenden Zellen und gewährt dem jungen Blatte Schutz gegen Austrocknung. Das Mesophyll besteht deutlich aus zwei Teilen, wir können bei Alnus alnobetula im Gegensatz zu anderen Alnus-Arten deutlich Pallisaden- und Schwammparenchym unterscheiden, sie sind gewöhnlich von gleicher Stärke.

Die Blattnerven. Ein Querschnitt durch den Hauptnerv zeigt, wie bei Betula, auf der unteren Seite eine blasenförmige Hervorragung, auf der oberen eine Einstülpung.

Die Blattform ist bei den meisten Spezies von der der Birke verschieden, nur an einer Stelle (auf der „Hochalm“ im Karwendel) konnte ich mehrere Sträucher von Alnus alnobetula mit birkenähnlichen Blättern finden.

Bei allen Betula-Arten bildet die Gefäßbündelanlage einen nach oben offenen Bogen mit mehr oder weniger divergierenden Ästen, während dieselbe bei den Alnus-Arten geschlossen ist, doch ist auch hier durch Alnus Brembana, eine tessinische Art von Alnus viridis, ein Übergang geschaffen [1]).

Während der Kork der Birke aus abwechselnden Schichten derbwandiger, plattenförmiger und dünnwandiger nicht so flacher Zellen, die mit weißen Körnchen von Betulin erfüllt sind, zusammengesetzt ist, ist der von Alnus alnobetula fast ausschließlich aus plattenförmigen, bald derb-, bald dünnwandigen Zellen aufgebaut. Setzt man einem Querschnitte durch den Kork von Alnus alnobetula Salzsäure zu, so erhält man innerhalb der Zellen eine blutrote Färbung, dieselbe Reaktion tritt ein, wenn man das Präparat mit Vanillin, Schwefelsäure und Alkohol behandelt. Ich schließe deshalb auf die Anwesenheit von Phlorogluzin, welches neben Gallussäure durch Spaltung aus Gerbstoffen auftritt [2]). Das gleiche hat Weinzierl [3]) im Jahre 1876 für Betula alba nachgewiesen. Der anatomische Bau der Rinde ist bei den Gattungen Betula und Alnus übereinstimmend, doch bildet der Bau der Markstrahlen ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal. Sie sind, wie bei allen Alnus-Arten, auch bei Alnus alnobetula ein- höchstens zweireihig, während sie bei Betula stets drei- bis vierreihig sind.

Auch das Holz der beiden Gattungen zeigt auf Längs- und Querschnitt übereinstimmende Struktur. Die Gefäße sind meist Netzgefäße.

---

1) Boubier l. c.

2) Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Lief., pag. 7.

3) Weinzierl, Über die Verbreitung des Phloroglucins im Pflanzenreiche. Österreich. bot. Zeitschr. 1876, Nr. 9.

Konstant ist die meist stark geneigte Scheidewand und die leiterförmige Perforation, welche bei Alnus alnobetula an den Enden in netzförmige Durchbrechung der Gefäßwände übergeht. Wo sich die Gefäße berühren besitzen sie gehöfte Tüpfel. Nach Solereder[1]) dient beim Holze der beiden Gattungen als Unterscheidungsmerkmal nur die Eigenschaft, daß bei allen Arten von Betula der Hof der Gefäßtüpfel weit kleiner ist (0,0017 mm) als bei den Arten von Alnus, bei welchen derselbe 0,003—0,004 mm beträgt. Bei Alnus alnobetula beträgt der Durchmesser wie bei Betula 0,0017 mm. In der Form des Markes unterscheidet sich Alnus alnobetula von allen anderen Alnus-Arten, welche ein dreieckiges Mark besitzen, und gleicht Betula[2]).

Blütenverhältnisse im allgemeinen.

Die bei der ganzen Familie eingeschlechtlichen Blüten sind auf eingeschlechtliche Kätzchen verteilt (d. h. einfach ährige oder aus ährig geordneten Dichasien aufgebaute Blütenstände).

Wie bei Betula so stehen auch bei Alnus alnobetula die männlichen Kätzchen büschelig gestaucht am Gipfel vorjähriger Zweige, wo sie schon im Mai des vorhergehenden Jahres, also zu der Zeit, wo die männlichen Kätzchen für das laufende Entwicklungsjahr noch nicht gestäubt, angelegt werden. Eines davon ist terminal, die anderen entspringen in den Achseln von zur Blütezeit abgefallenen Blättern.

Die weiblichen Blütenkätzchen von Alnus alnobetula befinden sich weiter abwärts wie bei Betula an armblättrigen Kurzzweigen, meist zu zweit bis viert gestaucht, dagegen die von Betula einzeln am Ende heuriger Triebe, sie werden gleichfalls im Vorjahr angelegt, verharren aber im Gegensatz zu allen anderen Alnus-Arten, deren weibliche Blüten wie die männlichen nackt überwintern, wie bei Betula den Winter durch in ein- bis dreiblättrigen Knospen und kommen erst mit dem neuen Laub (Mai bis Juni) zum Vorschein. Der weibliche Blütenstand von Alnus alnobetula ist von dem von Betula nur dadurch unwesentlich verschieden, daß außer dem Gipfelkätzchen auch noch achselständige vorhanden sind, während Betula nur ersteres besitzt[3]).

Bau der männlichen Blüten.

An der Achse der männlichen Blütenkätzchen sind die Schuppen bei Alnus und Betula nach 5/13 oder 8/21 geordnet. Das Deckblatt

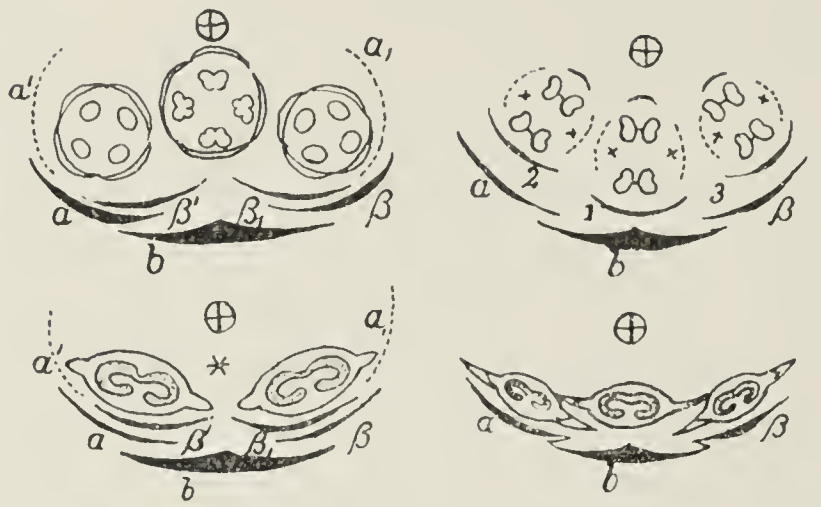
---

1) Solereder, Über den systematischen Wert der Holzstruktur bei den Dicotyledonen. München 1885, pag. 250.

2) Schröter, Pflanzenleben der Alpen, 1. Lief.

3) Wydler, Berner Mitteilungen 1870, pag. 248.

trägt auf der Innenseite zwei Vorblätter, die zu Deckblättern der Seitenblüten werden. Letztere haben im Gegensatz zu den anderen Alnus-Arten keine entwickelten Vorblätter mehr. Sie sind an der Deckschuppe hinaufgewachsen[1]). Innerhalb der Achseln der Deckschuppen befinden sich normalerweise drei Blüten. Wie Döll[2]) für Alnus gezeigt hat, „ist eine solche Gruppe als dreiblütiges Dichasium anzusehen, dabei repräsentiert die Schuppe *b* das Deckblatt der Mittelblüte, die Seitenschüppchen α und β deren Vorblätter, welche zugleich als Deckblätter der Sekundanblüten fungieren, an diesen sind ebenfalls je zwei Vorblätter α', β' und α_1, β_1 anzunehmen, von denen aber nur die β-Vorblätter entwickelt sind usw." (vgl. Fig. 1). Doch zeigt die Entwicklungsgeschichte, daß sowohl der Fall eintreten kann, daß die Mittelblüte wohl angelegt, später jedoch fehl schlägt, als auch der, daß die Mittelblüte überhaupt nicht zur Anlage kommt (Tafel I Fig. 5 u. 6). Und wäre dies ein Analogon zu den weiblichen Alnus-Blüten.



A Fig. 1. *B*

A Alnus glutinosa. Diagramm: 1. des männlichen, 2. des weiblichen Dichasiums.

B Betula alba. Diagramm: 1. des männlichen, 2. des weiblichen Dichasiums.

(Nach Eichler.)

Die Blüten von Alnus haben in der Regel ein vierteiliges Perigon und vier den Perigonblättern superponierte Staubblätter, während bei Betula und Alnus alnobetula häufig die seitlichen Perigonblätter oder alle bis auf das vordere fehlen[3]). Die hinteren verkümmern also oft oder werden durch den Druck der Blütenachse oder der Seitenblüten unterdrückt, was auch Hartig[4]) beobachtete, indem er schreibt: „Jede Schuppe trägt 12 Staubgefäße. Bei Alnus ovata (i. e. Alnus viridis), nitida und nepalensis sind die Staubfäden nicht geordnet, sämtlich von einer gemeinschaftlichen acht- bis zwölfblättrigen Blumenkrone umstellt.

---

1) Eichler, Blütendiagramme, 2. Teil, pag. 11 ff.

2) Döll, Zur Erklärung der Laubknospen der Amentaceen, pag. 10 ff.

3) Engler u. Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, III, pag. 1.

4) Hartig, Naturgeschichte der forstlichen Kulturpflanzen Deutschlands 1851, pag. 333.

Auf diesen Unterschied gründet Spach die Gattung Alnus einerseits, die Gattungen Clethopsis und Alnaster andererseits."

Wie aus Taf. I Figuren 10—15 ersichtlich, schwankt bei Alnus alnobetula die Zahl der angelegten Staub- und Perigonblätter der Mittelblüte zwischen drei und sechs, während die der Seitenblüten oft auf drei reduziert ist. Nach Wydler[1]) und Döll[2]) ist die Mittelblüte zuweilen auch fünf- und sechszählig, die seitlichen kommen dann und wann auch dreizählig vor.

Während vom Androceum bei Alnus alnobetula wie bei den anderen Alnus-Arten meist vier Staubgefäße entwickelt sind, finden wir in der männlichen Blüte von Betula durchschnittlich nur zwei ausgebildet, welche hier allerdings gleichsam zum Ersatz bis beinahe zum Grunde in zwei monothezische Hälften gespalten sind, so daß man beim ersten Ansehen vier Staubblätter in jeder Blüte vor sich zu haben glaubt[3]). Alnus alnobetula dagegen besitzt ungespaltene Filamente (Fig. 2). Die Antheren sind intrors und entlassen durch Längsspaltung die Pollenkörner, welche hier, wie bei allen Windblütlern, in großer Menge gebildet werden. Im Gegensatz zu Betula, bei deren Pollenkörnern drei Poren konstant sind, besitzen die von Alnus alnobetula, wie die meisten der Gattung Alnus, fünf Poren. Hartig[4]) hatte diese Eigenschaft als einen der wichtigsten Unterschiede zwischen den beiden Gattungen angeführt, nach Schacht[5]) schwankt jedoch die Zahl der Poren an den Pollenkörnern von Alnus zwischen drei und fünf. Bei den Pollenkörnern sämtlicher von mir untersuchten Alnus- und Betula-Arten war der Zahlenunterschied konstant. Nach der Bestäubung fallen die männlichen Blütenkätzchen ab.

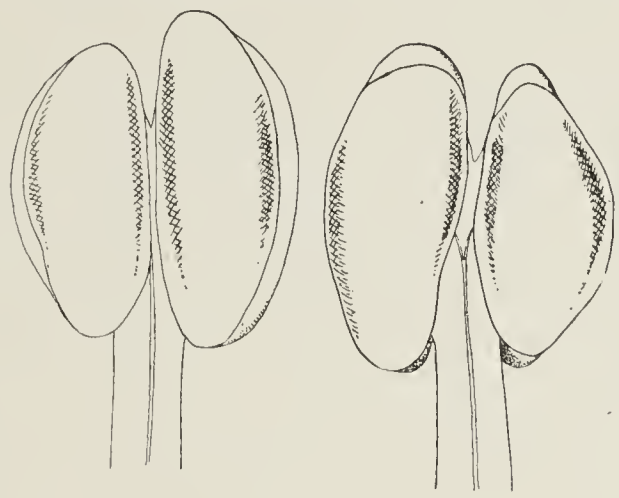


Fig. 2.
Anthere von Alnus alnobetula.

Entwicklung der männlichen Blüte.

Will man die Entwicklung der männlichen Blüte von Alnus alnobetula von ihrem ersten Anfang an studieren, so ist man überrascht,

1) Wydler, Flora 1851, pag. 440 und Berner Mitteilungen 1870, pag. 248.
2) Döll l. c.
3) Eichler l. c.
4) Hartig l. c.
5) Schacht l. c.

wie weit man mit dem Untersuchungsmaterial zurückgehen muß. In den Literaturangaben findet man die Anlage meist auf den Spätsommer des vorhergehenden Jahres verschoben, während man die allerersten Stadien schon im Mai suchen muß, wo sie in Knospen eingeschlossen sind. Werden die Schuppen wegpräpariert, so sieht man bereits die kleinen Blütenkätzchen. Auf Querschnitten kann man dann leicht die einzelnen Entwicklungsstadien finden. Das Gipfelkätzchen ist den lateralen in der Entwicklung etwas voraus, während die einzelnen Blüten eines Kätzchens auf gleicher Entwicklungsstufe stehen.

Der zunächst abgerundete Höcker, der in der Achselhöhle des Deckblattes sitzt, flacht sich von außen nach innen ab (Taf. I Fig. 1, 2). Man sieht an ihm einige Tage später drei kleine Hervorwölbungen, die Vegetationspunkte der Einzelblüten des Dichasiums, auftreten (Taf. I Fig. 3). Manchmal kann man beobachten, daß sich nur zwei Höcker abgliedern (Taf. I Fig. 5), oft verkümmert aber auch die bereits angelegte Mittelblüte (Taf. I Fig. 6). Es entsteht dann ein zweiblütiges Dichasium, das gleiche Bild, wie wir es für gewöhnlich an den weiblichen Alnus-Blüten haben. Die beiden Seitenblüten nehmen nach oben etwas an Umfang zu, wie z. B. bei den Papilionaceen. Man kann bei vorgeschritteneren Blüten die Entstehung der Vorschuppen sehen, welche an den beiden Seitenblüten auftreten und schon in ganz jungem Zustand mit harzabsondernden Drüsen ausgerüstet sind (Taf. I Fig. 9). Noch etwas später findet man die drei Höcker für sich abgegliedert und so die drei Einzelblüten angelegt. An ihnen entstehen dann die Perigon- und Staubblätter als kleine Höcker und zwar meist in Vierzahl, wobei eine Förderung der Außenseite eintritt, die sich auch noch später ausspricht. Die Staubblätter stehen stets vor den Perigonblättern, sie sind je in einem Kreise angelegt, nur bei Ausbildung von fünf oder sechs Staub- und Perigonblättern macht es den Eindruck von zwei Doppelcykeln und zwar ist der äußere dem inneren etwas in der Entwicklung voraus, indem man bei den äußeren Staubblattanlagen eine Einschnürung bemerkt, während die inneren noch vollständig abgerundete Höcker darstellen. Die Zahl der Staub- und Perigonblätter schwankt schon in der Entwicklung, indem wir drei, vier, fünf oder sechs finden. In der Regel sind es soviel Staubblätter wie Perigonblätter, doch findet man hier und da die letzteren überwiegend, daß man also, wie z. B. Taf. I Fig. 13 zeigt, fünf Perigon- und vier Staubblätter angelegt findet.

Bau der weiblichen Blüte.

Der weibliche Blütenstand ist bei beiden Gattungen ziemlich gleich. Gewöhnlich trägt bei Alnus alnobetula, wie bei allen anderen Alnus-Arten jedes Deckblatt des weiblichen Kätzchens ein durch Unterdrückung der Mittelblüte zweiblütiges Dichasium, doch sind dreiblütige Dichasien nicht selten. A. Schulz[1]) berichtet von Alnus glutinosa und incana: „.... Bei der Mehrzahl der Bäume ist in einigen — nie fand ich sie in allen — Dichasien einzelner, bei manchen sogar zahlreicher, vielleicht aller Kätzchen eine Mittelblüte in einem mehr oder weniger entwickelten Zustande vorhanden. Sie befindet sich nicht, wie bei Betula, hinter den beiden Seitenblüten, sondern zwischen denselben. Gewöhnlich besteht sie nur aus einem Fruchtblatt mit einem Griffel, welcher aber meist ebenso kräftig entwickelt ist, wie jeder der beiden in der normalen Seitenblüte. Selten sind beide Griffel ausgebildet und bilden diese Mittelblüten zwar meist kleine aber dem Aussehen nach vollständig keimfähige Früchte aus.“ Wie die Entwicklung zeigt wird auch bei Alnus alnobetula eine Mittelblüte öfters angelegt (Taf. I Fig. 20). Bei Betula ist die Ausbildung der Mittelblüte regelmäßig, also in beiden Geschlechtern ein dreiblütiges Dichasium vorhanden. Allerdings nicht ganz konstant, denn mitunter schlägt im weiblichen Dichasium die Mittelblüte fehl und findet sich dann das Verhalten von Alnus[2]). Es darf also streng genommen auch der Aufbau des weiblichen Blütenstandes nicht als konstanter Unterschied gelten.

Die weiblichen Blüten stimmen, abgesehen von der Zahl der Vorblätter, mit den männlichen im wesentlichen überein. Sie tragen auf der Innenseite vier Vorblätter, die zu Deckblättern der Sekundanblüten werden. Zur Blütezeit sind die Vorschüppchen noch klein und grundständig, in der Reife wachsen sie an dem Deckblatte empor und verholzen mit ihm, wodurch der Fruchtstand zapfenartig wird. Die Blattränder der Kätzchenschuppen sind mit großen, reichlich Harz absondernden Drüsen besetzt (Taf. I Fig. 27), wodurch der Zapfen äußerlich und innerlich verklebt bleibt. Die Schuppen bleiben mit der Spindel, wie bei den anderen Alnus-Arten, in Verbindung. Es liegt hierin ein durchgreifender Unterschied der Erlen und Birken, indem bei letzteren die Schuppe bei der Samenreife sich von der Spindel trennt und mit dem reifen Samen gleichzeitig abfällt. Doch gibt es

---

1) Schulz, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Blüten. Berichte der Deutschen bot. Gesellsch., Bd. X.

2) Eichler's Blütendiagramme.

auch eine Birke mit persistenten Schuppen: die Betula lenta Willd.[1]). Die Blüten bestehen aus einem nackten aus zwei Fruchtblättern zusammengesetzten Fruchtknoten mit zwei Narben, welche bei Alnus alnobetula zur Stäubezeit intensiv rot gefärbt sind. Obwohl die Bestäubung durch den Wind erfolgt, also die Färbung als Lockmittel nicht in Betracht kommt. Nach Goebel ist es sehr wahrscheinlich, daß die bei Hervorbringung der Fortpflanzungsorgane vielfach auftretende charakteristische Färbung mit bestimmten Stoffwechselvorgängen in Verbindung steht[2]). An einigen Präparaten waren an dem Fruchtknoten hörnchenartige Fortsätze sichtbar, welche man für ein unterdrücktes Perigon halten kann (Fig. 3). Die Wände des Fruchtknotens verdicken sich und erhärten. Es entsteht ein Nüßchen mit großen, wie bei Betula und im Gegensatz zu anderen Alnus-Arten, durchsichtigen Flügeln[3]), welche zur Verbreitung der Frucht vorteilhaft sind. Dieselben werden schon an dem Fruchtknoten der jungen Blüte entwickelt und fallen in die gleiche Richtung wie die Fächer. Sie bestehen aus zwei Lamellen und bilden eine direkte Fortsetzung der Epidermis des Fruchtknotens. Derartige Einrichtungen dienen nach Goebel's[4]) Ansicht zunächst als Transpirationsapparate für die reifende Frucht, besitzen sie ja namentlich an dem den Narben, also dem von den Schuppen nicht bedeckten Teile eine große Menge Spaltöffnungen.



Fig. 3. Weibliche Blüte von Alnus alnobetula. Anlage des Perigons.

Alnus alnobetula ist proterogyn und beträgt der Zeitunterscheid ca. 4—5 Tage[5]).

In der Mehrzahl der Blüten der Betulaceen ist weder im jugendlichen noch im entwickelten Zustand der Überrest eines zweiten Geschlechtes zu entdecken. Nach Schulz[6]) besitzt jedoch fast jede der Pflanzen der Betulaceen einzelne oder zahlreiche weibliche Kätzchen, in welchen sich namentlich im basalen Teile hermaphroditische Blüten

---

1) Eichler l. c.
2) Goebel, Organographie der Pflanzen.
3) Schröter, Pflanzenleben der Alpen, 1. Lief.
4) Goebel l. c., pag. 746.
5) Kerner, Pflanzenleben, Bd. II, pag. 311.
6) Schulz, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Blüten. Berichte der Deutschen bot. Gesellsch., Bd. X, pag. 304.

finden. Auch Bail[1]) beobachtete solche. Mir sind bei der Untersuchung der Blüten von Alnus alnobetula nie solche begegnet.

Die Frucht.

Die Frucht der Betulaceen ist ein Nüßchen, gebildet aus dem aus zwei Fruchtblättern bestehenden Fruchtknoten, welcher an beiden Kanten Flügel besitzt, und zwar sind dieselben, wie bereits oben erwälmt, bei Alnus alnobetula und Betula groß und dünn. Die reife Frucht fällt aus dem sich öffnenden verholzten Deckblatte heraus, während bei Betula sich die Deckschuppen mit dem Samen loslösen. Der Samen besteht fast nur aus dem Embryo, dessen Kotyledonen reichlich fettes Öl enthalten.

Entwicklung der weiblichen Blüte und der Samenanlagen.

Die erste Entwicklung der weiblichen Blüte gleicht vollständig der der männlichen. Hier ist die Präparation etwas schwieriger, da sich die einzelnen Stadien nicht leicht auf Querschnitten studieren lassen, sondern die einzelnen Blütenanlagen frei präpariert werden müssen.

Wie bei den männlichen Blüten findet man als erstes Stadium an der Deckschuppe ein gleichmäßig abgerundetes Gewebepolster (Taf. I Fig. 16), an dem sich meist zwei Höcker abgliedern (Taf. I Fig. 17), welche zu Einzelblüten der weiblichen Dichasien werden, doch findet man, wie Taf. I Fig. 20 zeigt, auch drei angelegt, wie es normal in dem Dichasium von Betula aufzutreten pflegt. Die beiden Vorblätter sind hier schon als kleine Wulste vorhanden. Die Höcker nehmen an Größe zu und lassen dann an ihren leicht eingesenkten Oberflächen wieder zwei Hervorwölbungen sehen, die Anlagen der beiden Fruchtblätter. Etwas später stellen sie stumpfe Erhebungen dar, welche einander gegenüber stehen und das apikale Grübchen begrenzen (Taf. I Fig. 21 u. 22). Mit diesem Zustand haben die weiblichen Blüten den Zustand erreicht, in welchem sie in die Ruheperiode eintreten. Der Fruchtknoten ist noch unentwickelt und sind weder Fruchtknotenhöhle noch Samenanlagen vorhanden.

Wenn im Frühling die ersten männlichen Blüten zu stäuben beginnen, dann regt es sich in den noch in den Knospen eingeschlossenen weiblichen Blüten. Die Knospen brechen auf und entlassen ihre Schützlinge. Zu gleicher Zeit entfalten sich einige Laubblätter. Die Narben treten als dünne rote Fäden zwischen den grünen Deckschuppen hervor. Die weitere Entwicklung beruht nun darauf,

1) Bail, Botan. Ztg. 1870, Sp. 400.

daß der untere Teil des Fruchtknotens sein begonnenes Wachstum fortsetzt, während Narben und Griffel ihre Entwicklung abgeschlossen haben.

Untersucht man einen jungen Fruchtknoten, an dem die Narben aus den Deckschuppen hervorragen, so findet man bereits die Samenanlagen als abgerundete Höcker an einer wandständigen Plazenta angelegt. Meine Befunde in bezug auf die Plazentation stimmen im großen und ganzen mit denen Schacht's[1]) überein. Die Plazentation bei den Betulaceen ist eine wandständige, während Nawaschin[2]) von einer Zentralplazenta spricht. In nachfolgenden Zeilen möchte ich die Beweise für meine Annahme erbringen.

Ursprünglich werden in dem Fruchtknoten der Betulineen, wie bei Corylus[3]), meiner Meinung nach, auf jeden Fall vier Samenknospen angelegt, also an jeder wandständigen Plazenta zwei, welche zwei und zwei einander gegenüber stehen und werden erst durch nachträgliche Verdrängung eine oder zwei Samenanlagen unterdrückt. Die Angabe Schacht's[4]), welcher einen fruchtbaren und einen unfruchtbaren Samenträger unterscheidet, ist hierin allerdings unrichtig, denn bei genauer Untersuchung zeigt sich, daß beide Plazenten normalerweise Samenanlagen hervorbringen. Selten entwickeln sich alle vier Samenanlagen gleichmäßig, doch läßt es sich in einer größeren Anzahl von Blüten beobachten. Wenn die Unterdrückung bezw. Nichtanlage, was vielleicht aus dem vorigen durch eine Reihe von Entwicklungsperioden eine erbliche Eigenschaft geworden ist, zwei Samenanlagen berührt, so sind es bald zwei der gleichen Plazenta oder häufiger eine von jeder Plazenta, die rechtsseitige von der einen und die linksseitige von der anderen oder umgekehrt. Daraus folgt, daß die Spalte zwischen den Samenanlagen, welche man auf dem Querschnitte findet, anstatt geradlinig zu bleiben, in zwei kleinen Bögen erscheint, die Ende gegen Ende gesetzt sind oder auch in der Form eines S. Wenn die beiden Plazenten sich in der Mitte des Fruchtknotens vereinigt haben, stellt dieser zwei Fächer dar und die Samenanlagen, die sie einschließen, gehören entweder derselben oder zwei verschiedenen Plazenten an (Taf. I Fig. 24 *a—d*). Die Untersuchung der Plazentation an freipräparierten Samen-

1) Schacht l. c., pag. 33 ff.

2) Nawaschin, 1. Über die gemeine Birke l. c. 2. Kurzer Bericht über die Studien der Embryologie der Betulineen. Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft, Bd. XII, pag. 163.

3) Baillon, Traité du développement de la fleur et du fruit.

4) Schacht l. c., pag. 49.

anlagen hat Nawaschin auf jeden Fall irregeleitet, wenn er pag. 10[1]) schreibt: „Die anatomische Untersuchung der abnorm ausgebildeten Fruchtknoten zeigte mir weiter, daß die Fähigkeit der Erzeugung von Samenknospen dem Schacht'schen unfruchtbaren Samenträger überhaupt abgeht, denn derselbe trägt keine Samenknospe, auch da wo die letzteren in dem Fruchtknoten in Mehrzahl erzeugt werden usw."; ich verweise zur Wiederlegung nur auf die Taf. I Fig. 24 *a—d*). Aus den Figuren, welche mit denen Nawaschin's vollständig übereinstimmen, läßt sich die wandständige Plazentation und die spätere Verwachsung der beiden Samenträger deutlich zeigen. Es dürfte, wenn die Samenknospen an einer Zentralplazenta entständen, an den Zeichnungen (Taf. I Fig. 29—31), welche nach freipräparierten Samenanlagen entworfen, die Linie *x* nicht vorhanden sein. Dann schreibt Nawaschin: „Die zentrale Plazenta nimmt ihrer ganzen Länge nach eine zentrale Stellung ein und enthält zwei nach der Mediane orientierte Gefäßbündel." Es zeigt gerade die Figur, die Nawaschin zur Erklärung hierfür gibt, daß die linke Samenknospe der oberen, die rechte der unteren Plazenta angehört. Nach dieser Anordnung der Plazenten und Samenanlagen brauchen wir keine Erklärung „weshalb die Samenanlagen wirklich zum Teil der äußeren Wand des Fruchtknotens angewachsen sind" und „weshalb die Samenknospen laterale Stellung einnehmen", sondern dies erklärt sich von selbst und stimmt die Lage der Gefäßbündel mit der wandständigen Plazentation vollständig überein. „Der wulstförmige Fortsatz des Füllgewebes, welcher auf der inneren Wand des Fruchtknotens entsteht und die Furche zwischen den beiden Brückchen ausfüllt", ist wirklich ein zu-

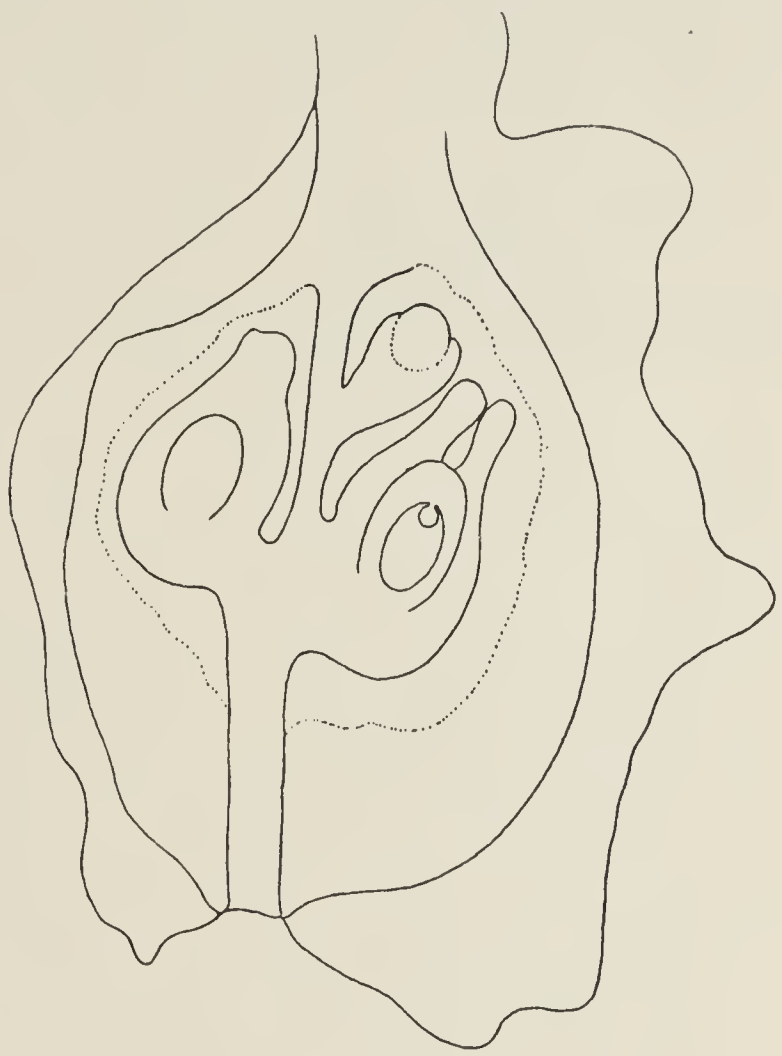


Fig. 4.
Eigentümliche Stellung der Samenanlagen.

1) Nawaschin, Über die gemeine Birke, pag. 10 u. 11.

fällig unfruchtbarer Samenträger. Sehr schön geht dies aus der Zeichnung Nawaschin's Nr. 69 hervor.

Noch deutlicher tritt uns die Verwachsung der beiden wandständigen Plazenten bei der Birke entgegen, „die wulstförmig sich erhebende äußere Wand des Griffelkanals, die in ihrem unteren Teile den „fruchtbaren" Samenträger Schacht's darstellt und welche bis auf die Plazenta

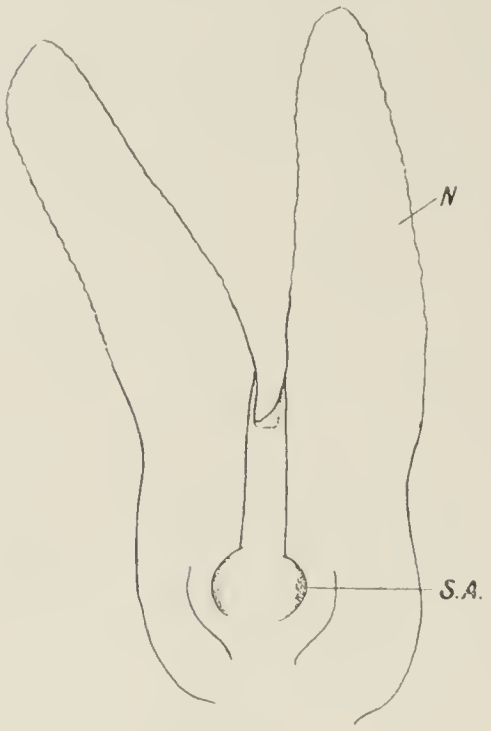


Fig. 5.

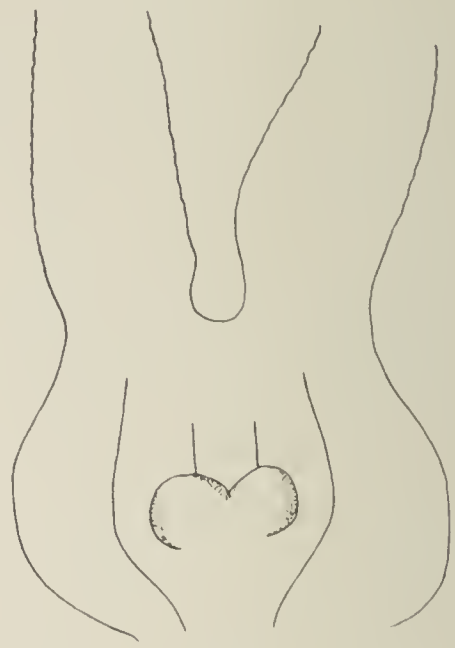


Fig. 6.



Fig. 7.

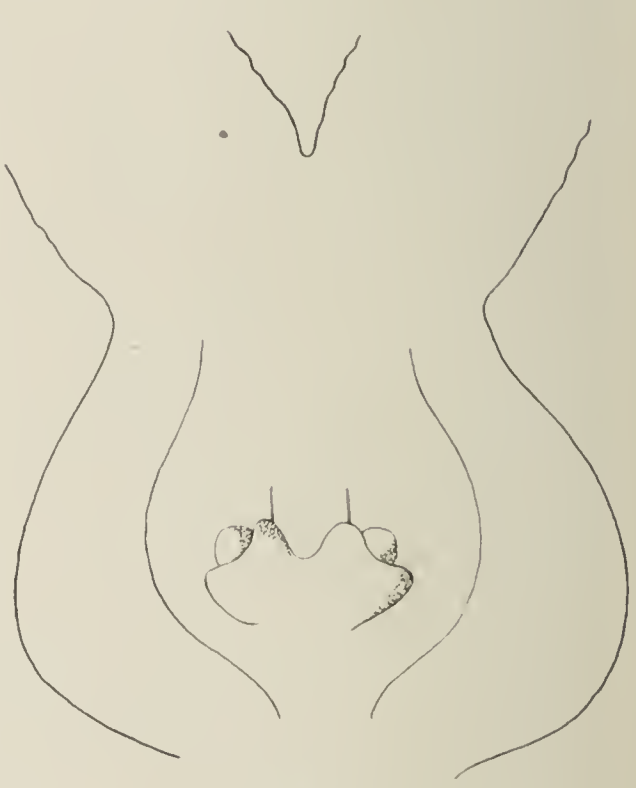


Fig. 8.

Fig. 5—8. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien der Samenanlagen. *SA* Samenanlagen; *N* Narben.

hinabreicht und mit derselben verschmilzt". Durch Verschmelzung der beiden Samenträger resultieren die „Brückchen".

In dem Fruchtknoten, den Fig. 4 darstellt, ist die dritte Samenanlage höher inseriert als die beiden anderen, während sonst alle in gleicher Höhe stehen.

Was nun die aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien der Samenanlagen betrifft, so sind dieselben zunächst halbkugelförmig, zur Achse transversal gestellt, dann werden sie konisch und steigen schräg abwärts, dann eiförmig und nehmen nun erst ihre definitive anatrope Lage ein (Fig. 5—8). Die massigen Samenanlagen werden von einem Integument umgeben, das eine allerdings funktionslose Mikropyle umschließt. Haben die Samenknospen diese Entwicklungsstufe erreicht, so beginnt im Nucellus die Anlage des Embryosacks. Der Nucellus, an welchem man an mit Eau de Javelle aufgehellten Präparaten deutlich einen peripherischen und einen inneren Teil unterscheiden kann, kann in seinen einzelnen Entwicklungsstadien in seinen Dimen-

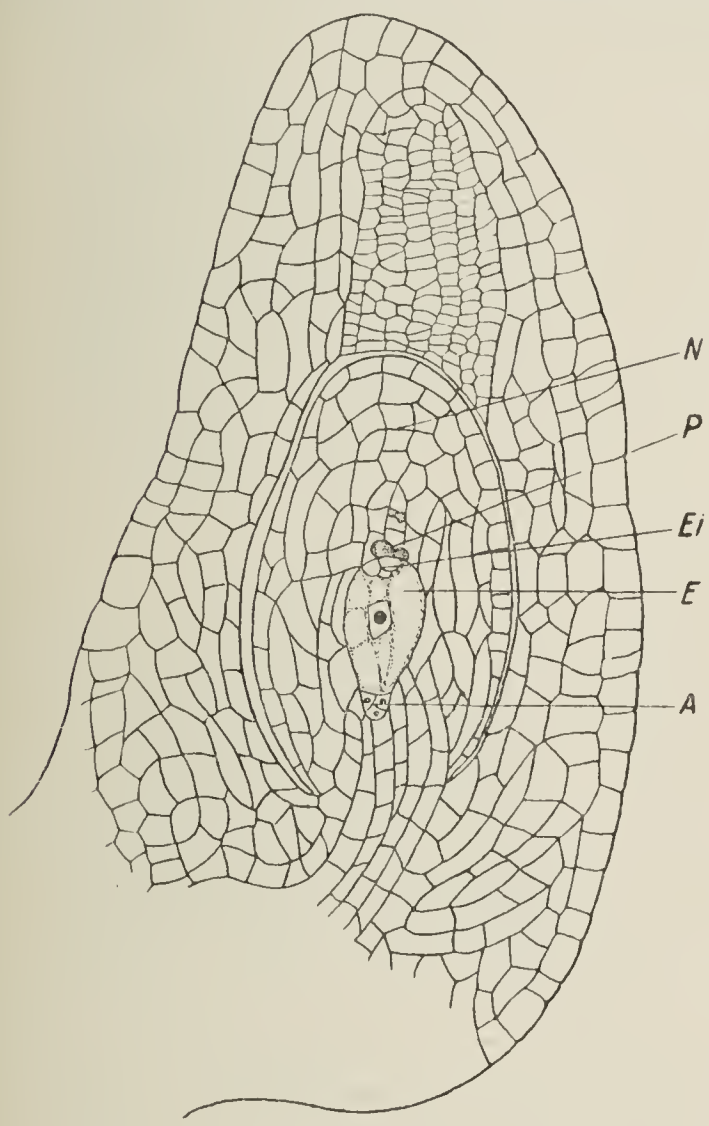


Fig. 9.

Fig. 9. Längsschnitt durch eine Samenanlage.
N Nucellus; *E* Embryosack; *Ei* Eiapparat; *A* Antipoden; *P* Pollenschlauch.

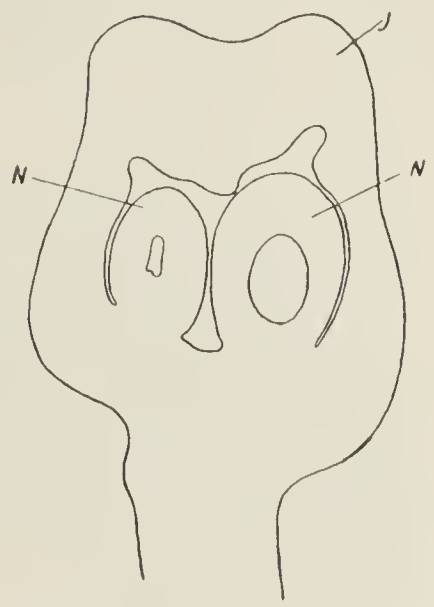


Fig. 10. Ausbildung von zwei Nucelli innerhalb eines Integuments.
N Nucellus; *J* Integument.

sionen stark variieren. Der zentrale Teil ist nach unten in einen kurzen Fuß verschmälert, der bis an die Chalaza reicht und stimmt in seinem Aufbau vollständig mit dem von Betula überein [1]) (Fig. 9).

Einen eigentümlichen Fall stellt Fig. 10 dar, es sind innerhalb eines einzigen Integuments zwei Nucelli ausgebildet.

---

1) Nawaschin, Zur Embryobildung der Birke. Melanges biologiques. Bull. de l'acad. d. sc. d. St. Petersbourg, Tome XIII.

Entwicklung des Embryosackes.

Die Entwicklung des Embryosackes von Alnus alnobetula erfolgt im wesentlichen genau wie die von Betula alba nach dem den meisten Angiospermen typischen Modus. Man könnte durch das Referat in dem „Botan. Zentralbl.“[1]) über Nawaschin's Vortrag, das ich hier wörtlich wiedergebe, leicht zu falscher Anschauung kommen. Es heißt dort: „Durch die Bildung der Samenknospe nähert sich Alnus viridis Corylus und Carpinus, weil auch hier sich zwei bis drei Embryosäcke entwickeln usw.“ Wenn auch hier und da, mir ist es nur in zwei Präparaten begegnet, zwei Embryosäcke innerhalb einer Samenanlage zur Ausbildung gelangen, so ist doch die Anlage von nur einem Embryosack als normal zu bezeichnen, während Nawaschin die Anlage von



Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.

Fig. 11—14. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien des Embryosacks.

zwei bis drei Embryosäcken bei Alnus viridis als konstant angibt[2]), und ist das sporogene Gewebe, aus dem sich der Nucellus von Corylus reichlich zusammensetzt, bei Alnus alnobetula auf eine, hier und da auf zwei Zellen beschränkt.

Die unter der Epidermis des Nucellus gelegene Zelle, die Mutterzelle des Embryosackes, welche sich durch besondere Größe auszeichnet,

1) Botanisches Zentralbl., Bd. LXXVII, pag. 106. Bericht über die Sitzungen der botanischen Sektion der Naturforscherversammlung in Kiew.

2) S. Nawaschin, Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen. Corylus avellana. Bulletin de l'acad. impériale des sciences de St. Petersbourg, Tome X, Nr. 4, April 1899.

und deren Zellkern bedeutende Dimensionen erreicht, zerfällt durch eine periklin gerichtete Wand in zwei Hälften (Fig. 11). Durch wiederholte Teilung der unteren größeren Zelle entstehen aus der Embryosackmutterzelle vier Zellen (Fig. 12—14). Die unterste dieser Zellen fängt

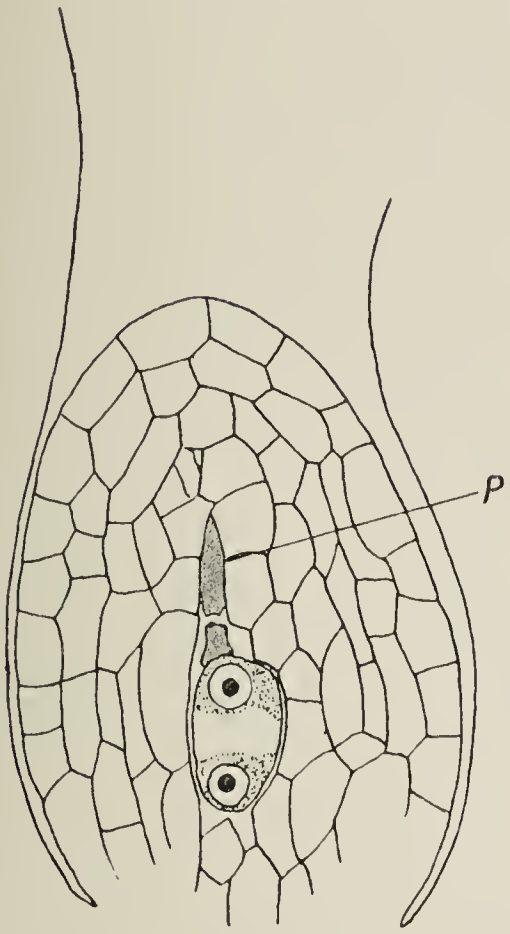


Fig. 15.

sich zu strecken an und teilt sich der Zellkern, ohne daß dabei eine weitere Zellteilung eintritt. Es lagern sich die beiden Kerne an die Enden des Embryosackes innerhalb einer Plasmaansammlung (Fig. 15). Auf dieses Stadium folgt eine Verdoppelung der Kerne (Fig. 16). Dann teilen sich die vier Kerne nochmals, so daß vier Kerne im oberen, vier im unteren Ende des Embryosackes zu liegen kommen (Fig. 17). Mit diesem letzten Teilungsschritt ist eine

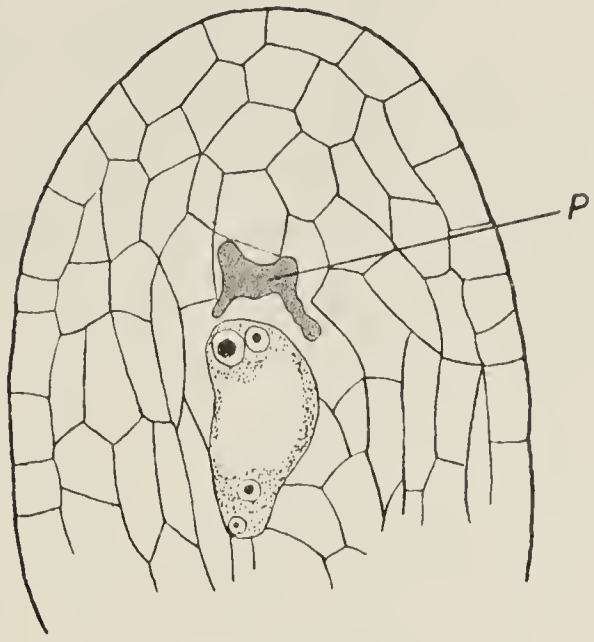


Fig. 16.

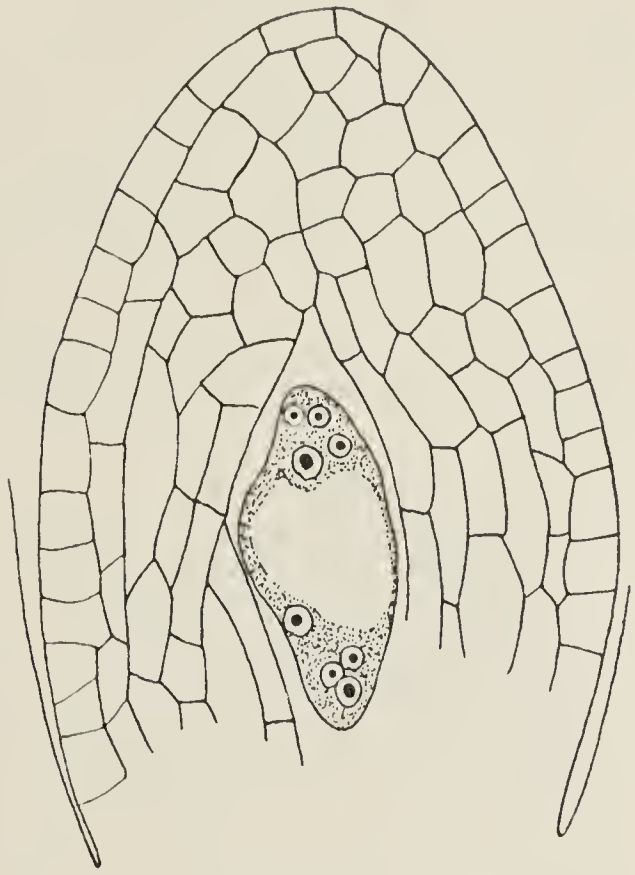


Fig. 17.

Fig. 15—17. Kernteilung im Embryosack.
P Pollenschlauch.

Differenzierung von Zellen um je drei der Kerne in den beiden Enden des Embryosackes verbunden (Fig. 18). Der wachsende Embryosack dringt mit seinem unteren zugespitzten Ende in das Nucellargewebe ein, die Zellen des letzteren verdrängend. Zu gleicher Zeit werden

auch die seitlichen Zellen verdrängt. Eine Verdrängung der Schwesterzellen des Embryosackes in gleich hohem Maße war nie bemerkbar, daß also der Embryosack die Epidermiskappe erreicht hätte.

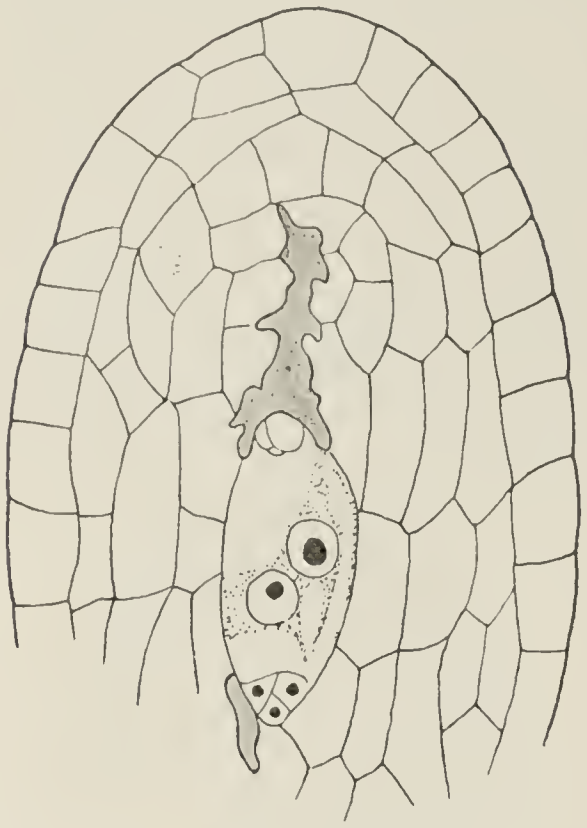


Fig. 18. Ausgebildeter Embryosack mit Pollenschlauch.

Das obere Ende des Embryosackes füllen die beiden Synergiden aus, an dieselben anschließend entsteht das etwas tiefer inserierte Ei, während der Schwesterkern des Eikernes als freier Embryosackkern in die Embryosackhöhlung zu liegen kommt. Das untere, in der Regel zugespitzte Ende wird von den drei Antipoden, welche in zwei Reihen (zwei in der oberen, eine in der unteren) angeordnet sind, eingenommen, während der vierte Kern des unteren Teiles ebenfalls in das Innere des Embryosackes gewandert ist. Diese beiden Kerne sieht man in einem starken Plasmastrang eingelagert (Fig. 18), wo sie dann nach vollständiger Ausbildung des Embryosackes verschmelzen. Der sekundäre Embryosackkern tritt dann in Teilung ein

Fig. 19 u. 20. Ausbildung von zwei Embryosäcken innerhalb eines Nucellus.

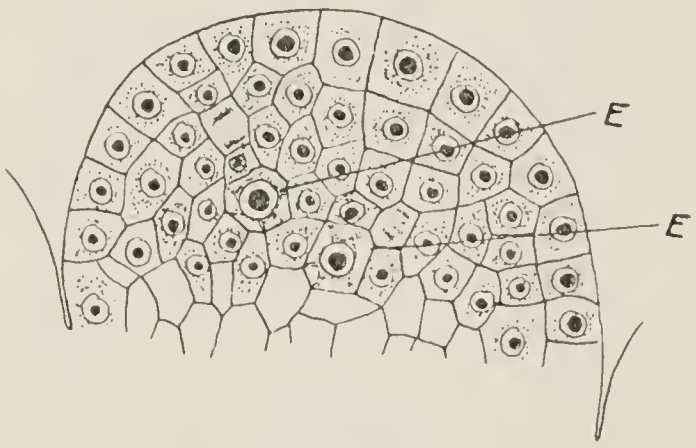


Fig. 19.

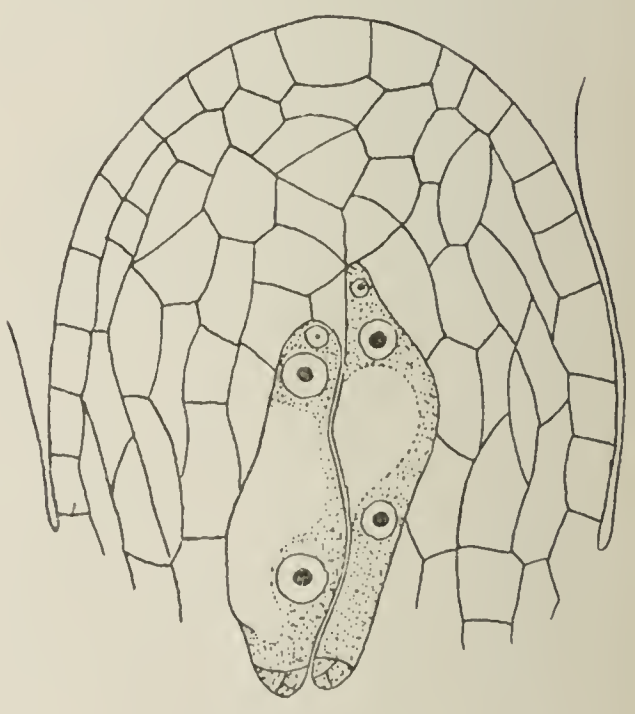


Fig. 20.

und wird die Zahl der Kerne durch weitere Teilung vermehrt, welche strahlenförmig von Protoplasma umgeben sind und zur Bildung des Endosperms führen.

Die Figuren 19 u. 20 zeigen die Entstehung zweier Embryosäcke in einem Nucellus und findet sich hier ein ähnlicher Fall, wie ihn

Straßburger[1]) für Lamium maculatum beschreibt, daß nämlich zwei völlig gleiche subepidermoidale Zellen gleichberechtigt die Rolle der Embryosackmutterzelle übernehmen können. Diese Zellen gehen in oben beschriebener Weise die charakteristischen Teilungen ein.

Bestäubung und Befruchtung.

Wie Nawaschin bereits für Betula beschrieb, erfolgt auch bei Alnus alnobetula die Bestäubung noch lange bevor die Samenanlagen entwickelt sind, sie stellen zu dieser Zeit schwache Hervorwölbungen an der Plazenta ohne irgend welche Gliederung dar. Die Pollenkörner bleiben an den klebrigen papillenartig ausgebildeten Epidermiszellen der Narbe hängen. Sie treiben Schläuche, welche oft erst nach vielen Windungen zwischen die Zellen der Epidermis eindringen und dann zwischen den lockeren langgestreckten Zellen der Narbe abwärts wachsen, um, wie ich aus der mir von Prof. Nawaschin gütigst überlassenen Skizze ersehen konnte, in das Gewebe des Fruchtknotens zu gelangen. Indem der Pollenschlauch weit von der Mikropyle entfernt hinabsteigt, dringt er in den Scheitel der Plazenten ein und erreicht von dort durch den Funiculus die Chalaza (Fig. 21 u. Taf. I Fig. 25 und 26). Welche Wachstumsrichtung wohl auf der Unfähigkeit des Pollenschlauchs zum Wachstum durch Hohlräume liegt[2]).

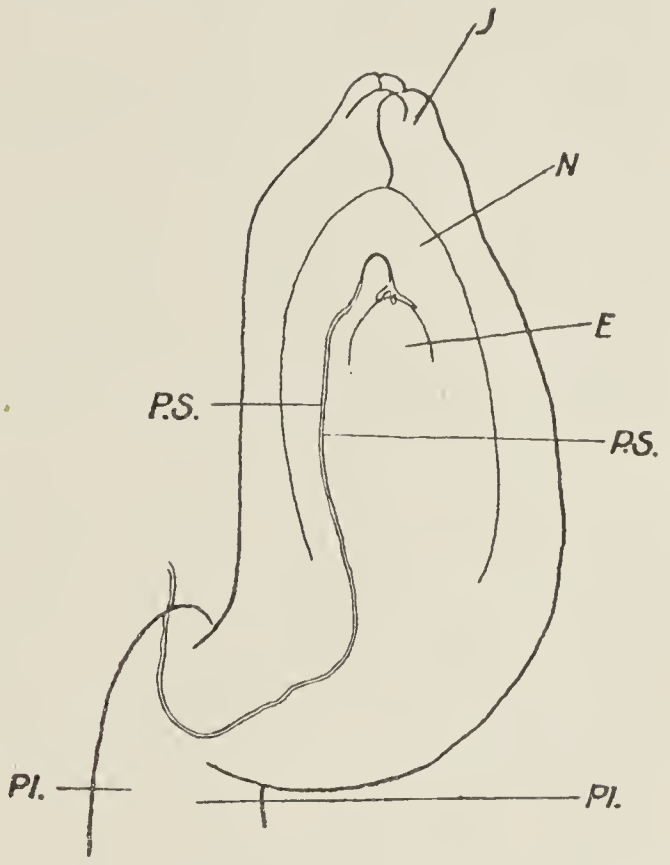


Fig. 21. Samenanlage mit Pollenschlauch. *Pl* Placenta; *PS* Pollenschlauch; *J* Integument; *N* Nucellus; *E* Embryosack. (Nach Nawaschin.)

Nachdem die Samenknospen einen gewissen Entwicklungszustand erreicht, ist der Pollenschlauch im Nucellus sichtbar. Von der Chalaza aus bahnt er sich seinen Weg, die Zellen des aufgelockerten Nucellargewebes auseinanderzwängend, bis fast an die Nucelluskappe, um dann in scharfem Bogen an den Scheitel des Embryosackes zu gelangen, noch lange bevor der Embryosack seine volle Ausbildung erreicht, also der Eiapparat noch unentwickelt ist. Meist enthält zu dieser Zeit der

1) Straßburger, Die Angiospermen und Gymnospermen, Jena 1879, pag. 12.
2) Nawaschin, Über die gemeine Birke, pag. 37.

junge Embryosack zwei oder vier Kerne (Fig. 14 u. 15). Nach Ausbildung des Geschlechtsapparates entsendet der Pollenschlauch blasenartige Ausstülpungen aus dem unregelmäßig erweiterten und aufgetriebenen Teile, welcher den Embryosack am Gipfel bedeckt (Taf. I Fig. 25). Während Nawaschin bei dem Wachstum des Pollenschlauches in der Birkenknospe eine vierwöchentliche Ruhezeit feststellen konnte[1]), konnte ich dies bei Alnus alnobetula nicht finden. Bei meinem ersten Besuche des Schachengebietes bei Garmisch am 31. Mai hatten die männlichen Blüten noch nicht gestäubt und waren die weiblichen zum großen Teile noch in den Knospen eingeschlossen. Am 24. Juni waren die Pollenschläuche über dem Gipfel des Embryosackes angelangt, am 29. Juni war Befruchtung eingetreten und bereits ganz junge Embryonen zu finden. Wahrscheinlich hängt dies mit der überaus kurzen Sommerzeit, die in dem dortigen Gebiete herrscht, zusammen, denn es sind kaum vier Monate für die Entwicklung günstig und können, wie heuer, die mannshohen Sträucher bereits im August von Schnee vollständig bedeckt sein. Wir können also hier von einem „untätigen Verweilen“ des Pollenschlauches nicht sprechen[2]).

Nach meinen Präparaten, in denen ich den Pollenschlauch nur vom Funiculus bis zum Embryosack verfolgen konnte, kann ich nicht konstatieren, ob der Pollenschlauch ähnliche Fortsätze bildet, wie Nawaschin bei der Birke feststellt[3]), die der Pollenschlauch gerade an solchen Stellen zu treiben pflegt, wo er sozusagen auf einen Kreuzweg geraten ist, er schlägt dabei nicht immer den geraden zum Ziele führenden Weg ein, sondern den, der ihm den geringsten Widerstand entgegensetzt[4]). Bei der Birke waren auf dem Teile durch den Nucellus keine solche Fortsätze zu sehen, auch hat Nawaschin in seiner Skizze keine solche markiert und nichts davon erwähnt. Gegen Ende der Befruchtung bleibt der Pollenschlauch meist nur noch auf dem Embryosackscheitel sichtbar. Den Verlauf des Pollenschlauches verfolgte ich teils an aufgehellten Präparaten; indem ich die Samenanlagen herauspräparierte, mit Eau de Javelle behandelte und nach dem Auswaschen mit Wasser zunächst in eine Glyzerinmischung, bestehend aus 3 Teilen Wasser, 2 Teilen Alkohol und 1 Teil Glyzerin, brachte, und dann durch Stehenlassen an der Luft die Lösung konzentrierte, wobei noch zu bemerken ist, daß es bei diesem Verfahren sehr auf die Stärke

1) Nawaschin, Über die gemeine Birke, pag. 20.
2) Schacht, Beiträge zur Anatomie und Physiologie, pag. 33 ff.
3) Nawaschin, Über die gemeine Birke, pag. 21.
4) Ders., Ibid., pag. 25.

und die Einwirkungsdauer des Reagenzes ankommt. Teils untersuchte ich ihn auf Serienschnitten, wobei der Pollenschlauch nach der von mir angewandten Färbemethode deutlich hervortritt.

Daß jedoch bei Alnus alnobetula zur Anlage und Weiterentwicklung die Reizwirkung des Pollenschlauches nicht notwendig ist[1]), habe ich experimentell nachgewiesen, indem ich die weiblichen Blütenkätzchen lange vor dem Aufblühen in Batistsäckchen eingebunden. Ich stellte hierbei fest, daß die Embryosäcke sich in den steril gehaltenen Blüten vollständig entwickelt und erst dann der Desorganisation anheimfallen. Es herrscht hier also auch keine Par-



Fig. 22. Befruchtung von zwei Samenanlagen in einem Fruchtknoten.

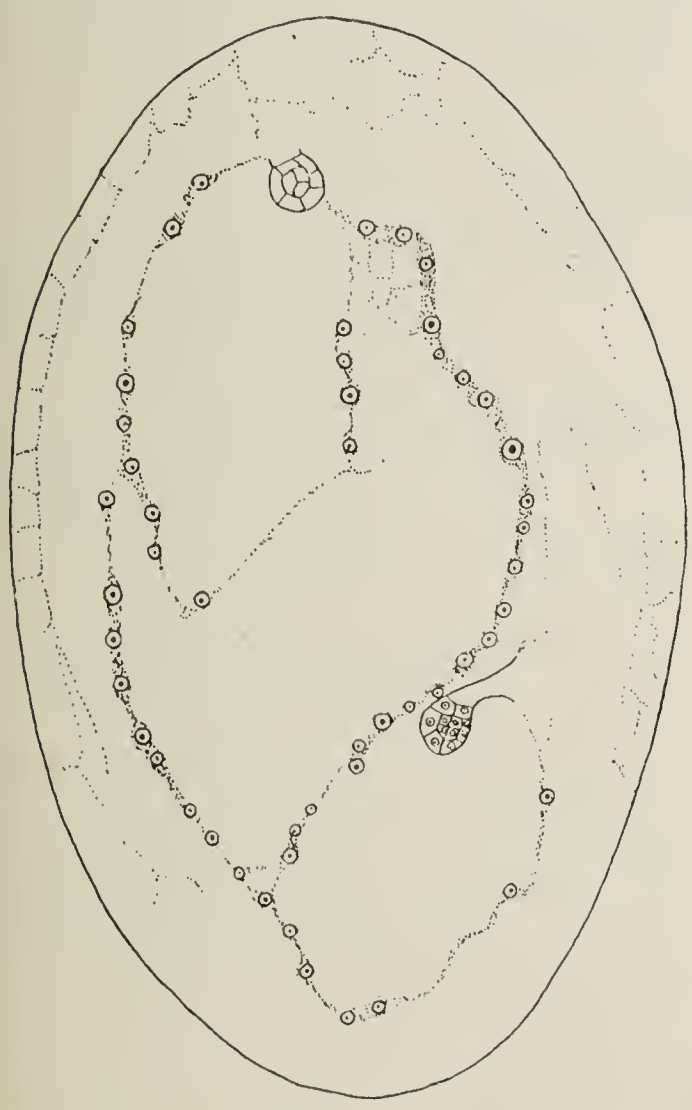


Fig. 23.

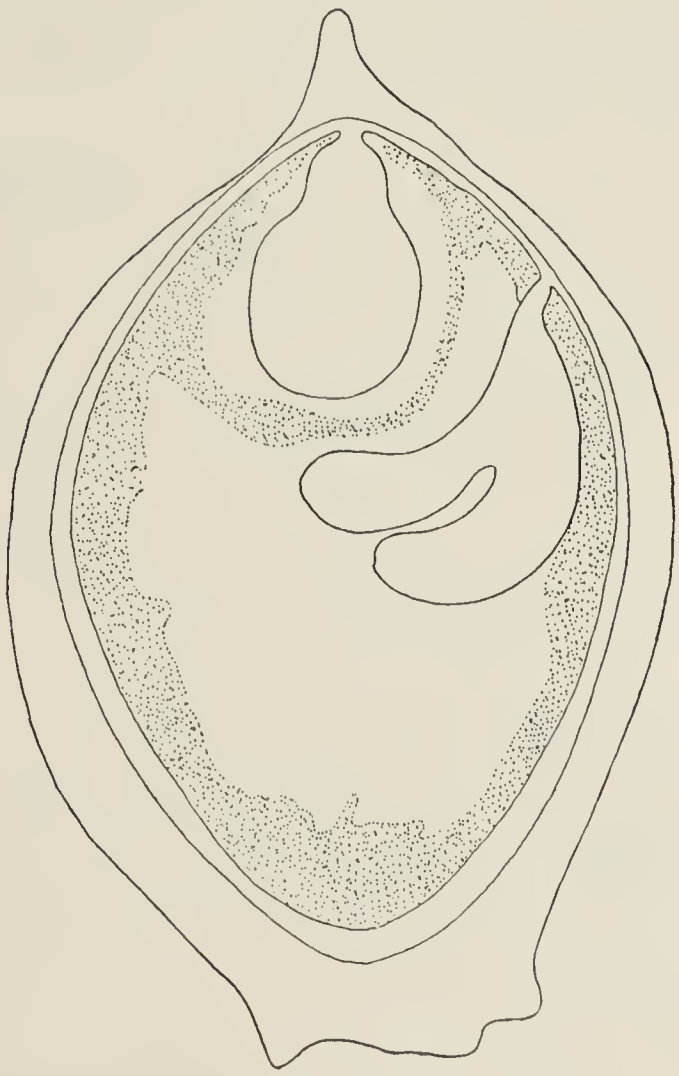


Fig. 24.

Fig. 23 u. 24. Zwei Embryonen in einem Embryosack.

1) Goebel, Organographie der Pflanzen, pag. 793.

thenogenese, nirgends konnte ich in diesen sterilen Blüten Embryobildung nachweisen.

Die Teilungen der Eizelle und die Embryoentwicklung bietet gegenüber den übrigen Dikotyledonen nichts besonderes. Die befruchtete Eizelle gestaltet sich nicht in toto zum Embryo, sondern entwickelt denselben aus dem unteren Teile der Embryoanlage, während aus dem oberen der Embryoträger hervorgeht, dessen Funktion eine doppelte ist[1]): 1. Die Aufnahme von Nährmaterial und 2. den Embryo namentlich während der Keimung in die richtige Lage zu bringen.

Wie bei Betula, so fand ich auch bei Alnus alnobetula in ein und demselben Fruchtknoten beide Samenanlagen befruchtet und in jeder einen wohlentwickelten Embryo. Normalerweise ist das Auftreten eines einzigen Samens das Resultat eines Wettstreites der beiden befruchteten Samenknospen (Fig. 22).

Wie aus den Figuren 23 u. 24 ersichtlich, sind innerhalb eines Embryosackes zwei Embryonen entstanden. Ob hier der Schwesterkern der Eizelle zur Bildung des zweiten Eies verwertet wird, also der untere Kern allein den Embryosack zu versorgen hat[2]) oder ob eine der Synergiden durch Befruchtung zu einem Embryo auswächst, konnte ich nicht feststellen, doch vermute ich das erstere.

Zusammenfassung.

Bei Alnus alnobetula und noch wenig anderen Alnus-Arten fehlt das für Alnus konstante Hypoderm, das bei den Betula-Arten nicht vorkommt.

Alnus alnobetula hat wie Betula nur zweierlei Haare.

In der deutlichen Ausbildung von Palissaden- und Schwammparenchym unterscheidet sich Alnus alnobetula von den anderen Alnus-Arten und gleicht Betula.

Die Blattstellung stimmt bei Alnus alnobetula und den Betula-Arten überein.

Rinde und Holz haben bei Alnus alnobetula und Betula gleichen anatomischen Bau, nur unterscheiden sie sich in der Breite der Markstrahlen. Alnus alnobetula hat, wie die anderen Alnus-Arten, zweireihige Markstrahlen, während die Betula-Arten drei- bis vierreihige besitzen.

---

1) Goebel, Organographie der Pflanzen, pag. 810.
2) Ders., Ibid.

Der Hof der Gefäßtüpfel hat bei Alnus alnobetula wie bei Betula einen Durchmesser von 0,0017 mm, während der der anderen Alnus-Arten 0,003—0,004 mm beträgt.

In der Form des Markes unterscheidet sich Alnus alnobetula von den anderen Alnus-Arten, welche ein dreieckiges Mark besitzen und gleicht Betula.

In der Gestaltung der Blüten stimmen die beiden Pflanzen überein, oder sie sind doch durch Übergänge verbunden.

Wie bei Betula so findet auch bei Alnus alnobetula häufig eine teilweise Unterdrückung von Perigon- und Staubblättern statt.

Bei Alnus alnobetula verharren die weiblichen Blüten wie bei Betula während des Winters in Knospenschuppen, während die aller anderen Alnus-Arten nackt überwintern.

Im weiblichen Dichasium ist die Mittelblüte bei Betula in der Regel vorhanden, jedoch hier und da unterdrückt, aber auch bei Alnus ausnahmsweise ausgebildet oder doch angelegt.

Wie in dem männlichen Blütenstand von Betula, so sind auch in dem von Alnus alnobetula nur zwei Vorblätter vorhanden, in dem weiblichen dagegen sind vier ausgebildet, während Betula nur zwei besitzt.

Alnus alnobetula unterscheidet sich von Betula durch die Anzahl der Staubfäden und die Gestalt der Pollenkörner, welche fünf Austrittstellen besitzen, nur ausnahmsweise kommen solche vor, welche, wie Betula, dreiporig sind.

Die Ausbildung der Samenanlagen, die Embryosackentwicklung und die Befruchtung, welche chalazagam ist, stimmt bei beiden Pflanzen überein.

Die Plazentation ist wandständig.

Die Frucht besitzt bei Alnus alnobetula wie bei Betula große durchscheinende Flügel.

Der Fruchtstand unterscheidet sich dadurch, daß bei Alnus alnobetula die Schuppen nach dem Ausfallen der Frucht an der Achse stehen bleiben, während bei Betula sich die Schuppen samt den Nüßchen von der Spindel loslösen.

Die Mycorrhizen von Alnus alnobetula.

Die Wurzelanschwellungen der Erlen bilden korallenähnliche, kurze vielverzweigte Ästchen, die an ihrer Spitze durch einen Vegetationspunkt wachsen und sich gabelartig verzweigen und oft zu faustgroßen knollenartigen Komplexen vereinigt sind. Sie sind von einer Korkhaut bedeckt, welche auch den Vegetationspunkt umzieht. Das den zentralen Gefäßbündelstrang umgebende Rindengewebe, das aus weiten Parenchymzellen aufgebaut ist, enthält die eigenartigen Gebilde, deren Pilznatur



Fig. 25. Pflänzchen von Alnus alnobetula mit Mycorrhizen.

zuerst von Woronin[1]) erkannt wurde. Möller[2]) hielt dieselben für Plasmodiophora. Während Brunchorst, Möller und Frank[3]) in dem Symbionten einen äußerst feinfadigen Pilz erkannten, dem Ersterer den Gattungsnamen „Frankia“ gegeben hat, zeigt Shibata[4]) in seiner ausführlichen Arbeit über die endotrophen Mycorrhizen, daß der Alnuspilz

---

1) Woronin, Mém. de l'acad. d. sc. de St. Petersbourg 1866.

2) Möller, Berichte d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1885/1890.

3) Frank, Berichte d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1887/1889. — Lehrbuch der Botanik.

4) Shibata, Cytologische Studien über die endotrophen Mycorrhizen. Jahrbücher f. wissensch. Botanik 1902, Bd. XXXVII.

einen Zellbau besitzt, der vielmehr den Bakterien als den echten Fadenpilzen zukommt und erinnert Shibata an die Ähnlichkeit des Pilzes mit der als Mycobacterium bezeichneten Wuchsform der Tuberkelbazillen.

Die Mycorrhizen treten bereits an ganz jungen Pflänzchen auf und erreichen an ein- und zweijährigen Pflanzen ganz ansehnliche Größe.

Daß die Pilzsymbiose das Vermögen der Assimilation von freiem Stickstoff hat, zeigen die Versuche von Nobbe[1]) und Hiltner[2]).

Als Untersuchungsmaterial benützte ich die Wurzelanschwellungen von Alnus alnobetula und erlangte durch Anwendung der Flemmingschen Fixierungsmethode befriedigende Resultate. Die Mycorrhizen wurden teils mit starker Chrom-Osmiumsäure-Eisessiglösung, teils mit 1:1 verdünnter Lösung fixiert und in Alkohol gehärtet. Die Schnitte, deren Dicke ca. 5 μ betrug, färbte ich entweder direkt mit Pianese von 2—24 Stunden oder behandelte dieselben zur Aufhellung zunächst mit einer kaltkonzentrierten Chloralhydratlösung und ließ sie nach Auswaschen über Nacht in Pianese-Farbstoff, spülte zunächst mit Essigsäure-Alkohol, dann mit reinem Alkohol ab und brachte sie nach Behandlung mit Xylol in Kanadabalsam. Dabei erhielt ich tadellos übersichtliche Bilder. Da die Alnusknöllchen von vieljähriger Dauer sind und mit ihrer Spitze wachsen, kann man auf einem einzigen Längsschnitt sämtliche Entwicklungsstadien des Pilzes finden. Die Infektion der Zellen erfolgt dicht unter dem Meristem, wo die parenchymatischen Zellen von äußerst feinen Pilzfäden durchwachsen werden. Die noch

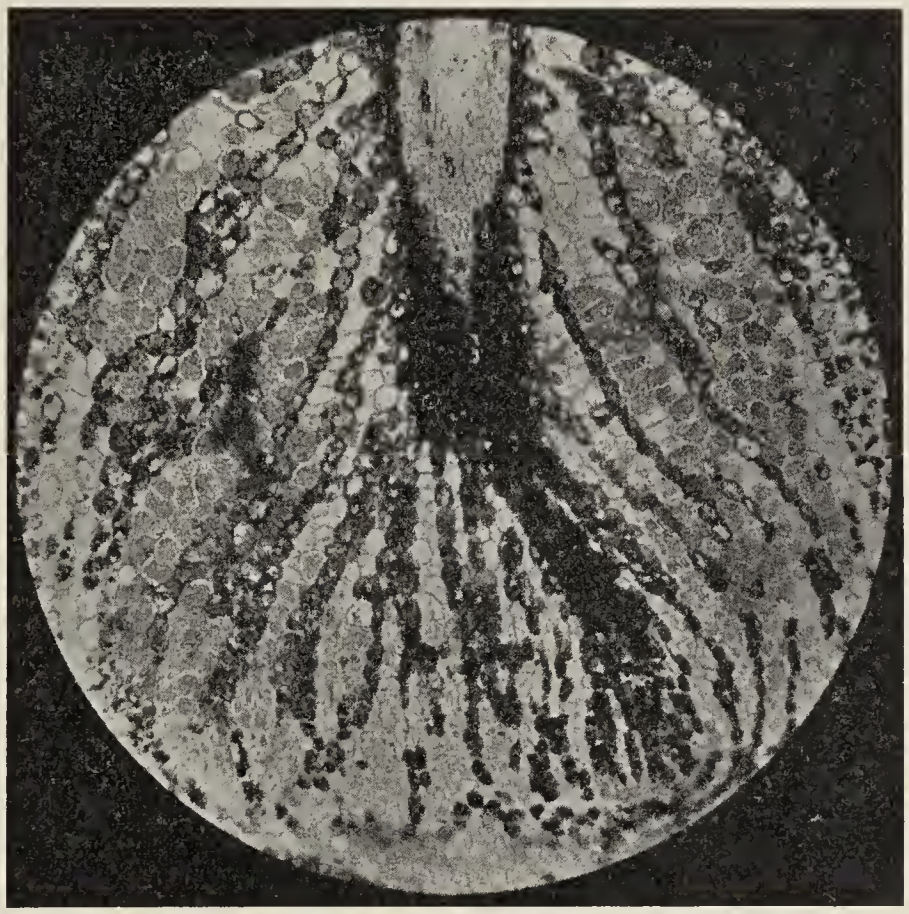


Fig. 26. Längsschnitt durch eine Wurzelanschwellung von Alnus alnobetula.

1) Nobbe u. Hiltner, Die endotrophe Mycorrhiza von Podocarpus und ihre physiologische Bedeutung. Landwirtsch. Versuchsstation, LI, 1899.

2) Hiltner, Über die Bedeutung der Wurzelknöllchen von Alnus glutinosa für die Stickstoffernährung dieser Pflanze. Landwirtsch. Versuchsstation, XLVI, 1899.

nicht vom Pilze befallenen Knöllchenzellen weisen, wie bereits Shibata gezeigt, einen normalen Bau auf. Sie besitzen wandständiges Protoplasma und je einen Zellkern. In den meristematischen Zellen besitzt der rundliche Kern ein sehr schön ausgeprägtes Liniennetzwerk, an dessen Schnittpunkten sich zahlreiche Chromatinkörperchen und ein bis zwei Nukleolen befinden (Fig. 27). Der eindringende Pilz ruft eine eigentümliche Umgestaltung des Zellkerns hervor. Derselbe nimmt zunächst bedeutend an Volumen zu und zeigt später eine mehr oder weniger gekrümmte oder gelappte amöbenartige Gestalt (Fig. 28).

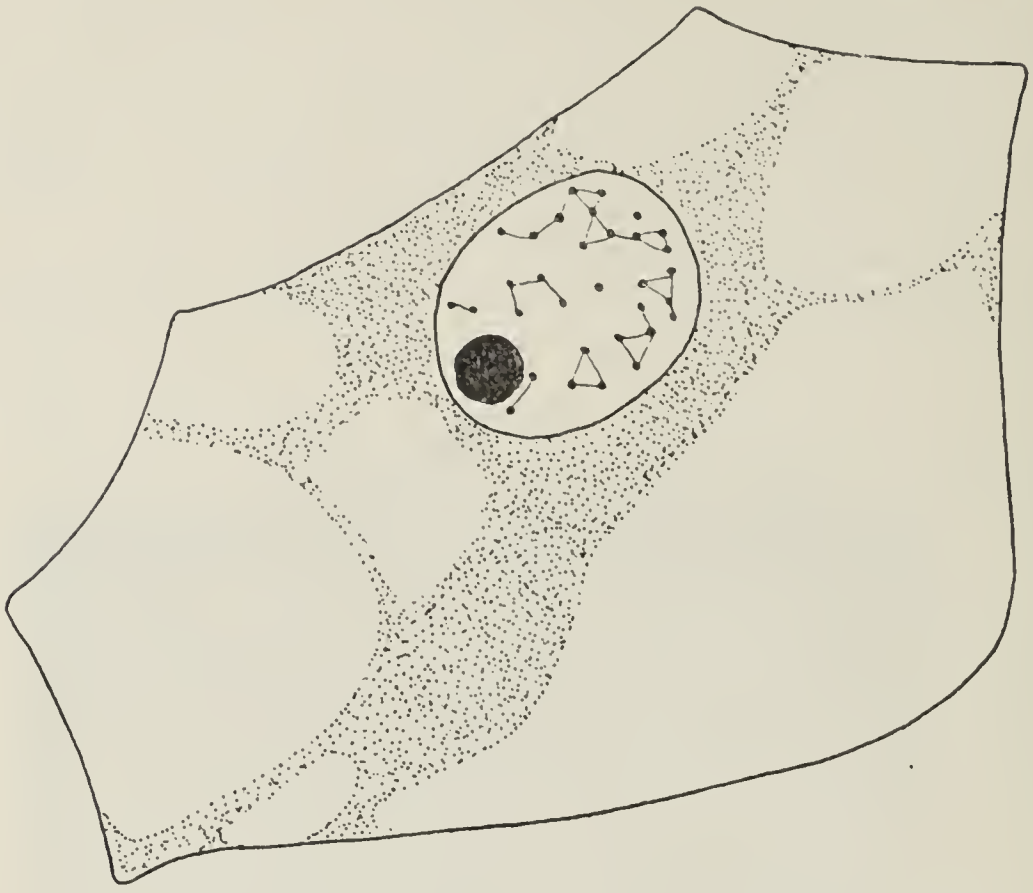


Fig. 27. Meristematische Zelle in der Spitze der Wurzelanschwellung.



Fig. 28. Zellkerne von infizierten Zellen.

Nach außen sieht man die Pilzfäden als wirre Masse die Zelle erfüllen. Ein und denselben Pilzfaden kann man ohne irgendwelche Unterbrechung durch vier bis sechs hintereinander liegende Zellen verfolgen (Fig. 29). Nach der von mir angewandten Färbemethode konnte ich an den Fäden deutlich Zellinhalt und Wand unterscheiden. Die Fäden sind nicht ganz gleichmäßig in ihrer ganzen Länge von Inhalt erfüllt und erscheinen dadurch in mehr oder

weniger lange Teilstücke zerlegt. Wie Brunchorst konnte ich an meinen Präparaten deutliche Querwände feststellen, welche regelmäßig in bestimmten Abständen auftreten und so den Faden zu einem mehr-

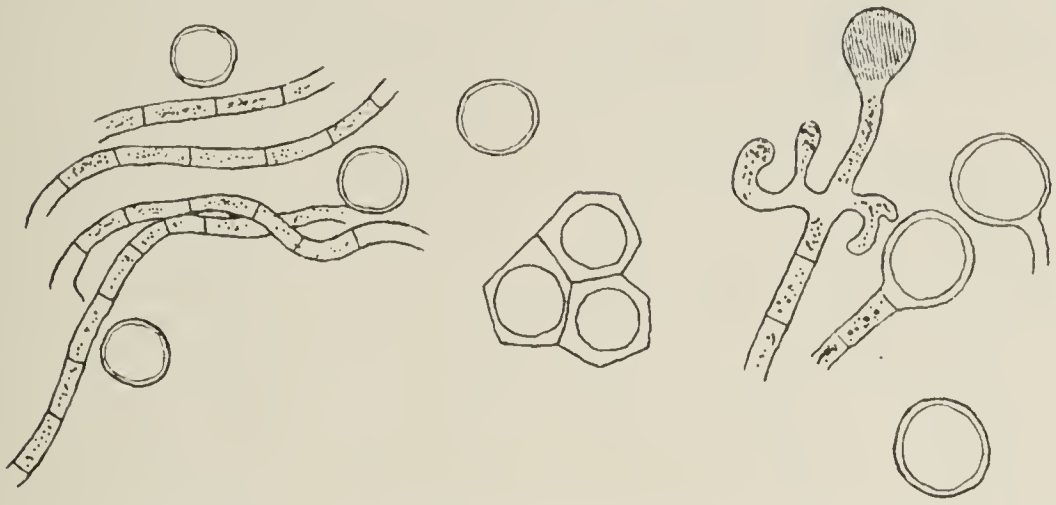


Fig. 29. Pilzfäden. Vergrößerung 1/12 Immers., Okular 12 Zeiss.



Fig. 30. Parenchymatische Zellen, von Pilzfäden durchwachsen.

zelligen Gebilde machen (Fig. 29). Möller und Shibata konnten dies nicht feststellen. Die Fäden zeigen an verschiedenen Stellen Verzweigungen, welche an ihren Enden zu kugelartigen Gebilden anschwellen (Fig. 29 u. 30). An Stellen, wo sich die Inhaltstoffe besonders reichlich ansammeln, schwellen die Fäden zu blasigen Gebilden an und liegen oft drei bis vier derartige Anschwellungen hintereinander (Fig. 30). Die Pilzfäden wachsen zu mehr oder weniger dichten Knäueln heran und erfüllen oft den größten Teil des Zellumens und zerfallen in Teilstücke. An der Peripherie des Fadenknäuels schwellen die Fäden zu kugeligen Bläschen an. Dieselben vergrößern sich, werden später von den Fäden losgelöst und füllen die Zellen vollständig aus, doch kann man sie auch noch in ausgewachsenem Zustand im Zusammenhang mit den Fäden finden (Fig. 30 und 31). In einem bestimmten Stadium liegen die Kugeln einzeln in einer wabenförmigen Masse eingeschlossen (Fig. 32). Auch an den Kugeln, welche nach Ansicht von Brunchorst und Möller die Sporangien der Frankia darstellen, konnte ich deutlich Wand und Inhalt unterscheiden, welch letzterer ein wenig von der Wand zurückgezogen ist. Frank sieht in der Kugelbildung eine Degenerationsform der Pilzfäden. Was die Größe der Kugeln betrifft,

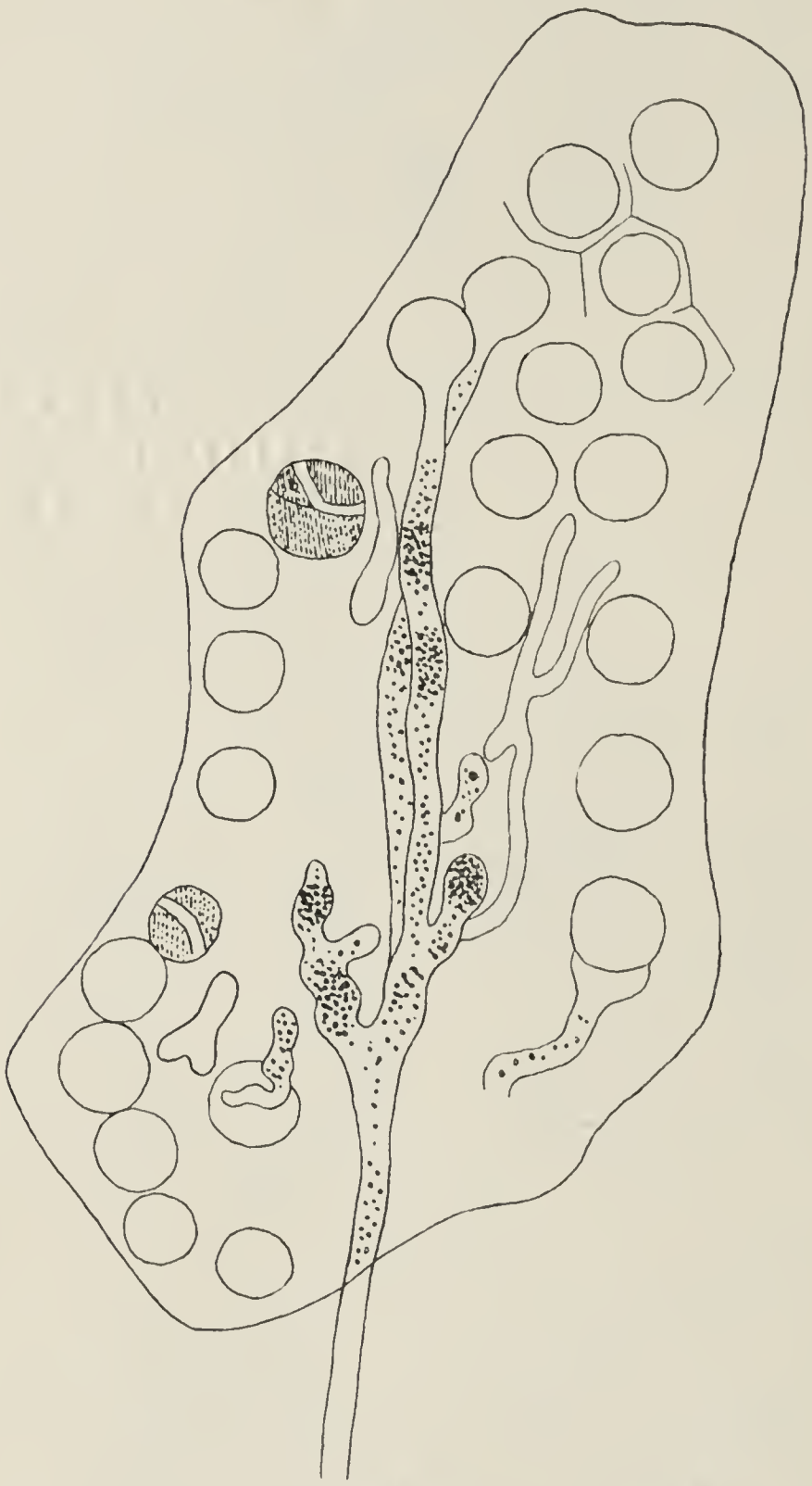


Fig. 31. Anschwellungen der Pilzfäden.

so stimmen meine Messungen mit denen Brunchorst's an den Kugeln in den Mycorrhizen von Alnus incana und glutinosa überein. Es schwankt dieselbe zwischen 4 und 6 μ. Der Inhalt der Kugeln zerfällt in eine große Anzahl kleiner eckiger Teile, aus welchen neue Individuen hervorgehen (Fig. 30 u. 31). In den kugeligen Gebilden und Fäden konnte ich namentlich durch Färbung nach Gramm-Günther kleine Gebilde erkennen, die sich dichter färben, wie solche auch in den Leguminosenknöllchen vorkommen. Sowohl an den Fäden wie an den Kugeln konnte ich immer solche unterscheiden, deren Inhalt reichlich Farbstoff speicherte, andere dagegen, welche substanzarm waren und sich nur schwach färbten. In der weiteren Entwicklung verschwinden allmählich die pilzlichen Elemente. Man sieht in vielen Zellen strukturlose, schwach färbbare Klumpen, in welchen noch Pilzgebilde zerstreut vorkommen. Es dürfte dies derjenige Zustand sein, wo die Auflösung und Verdauung des Pilzes stattfindet.

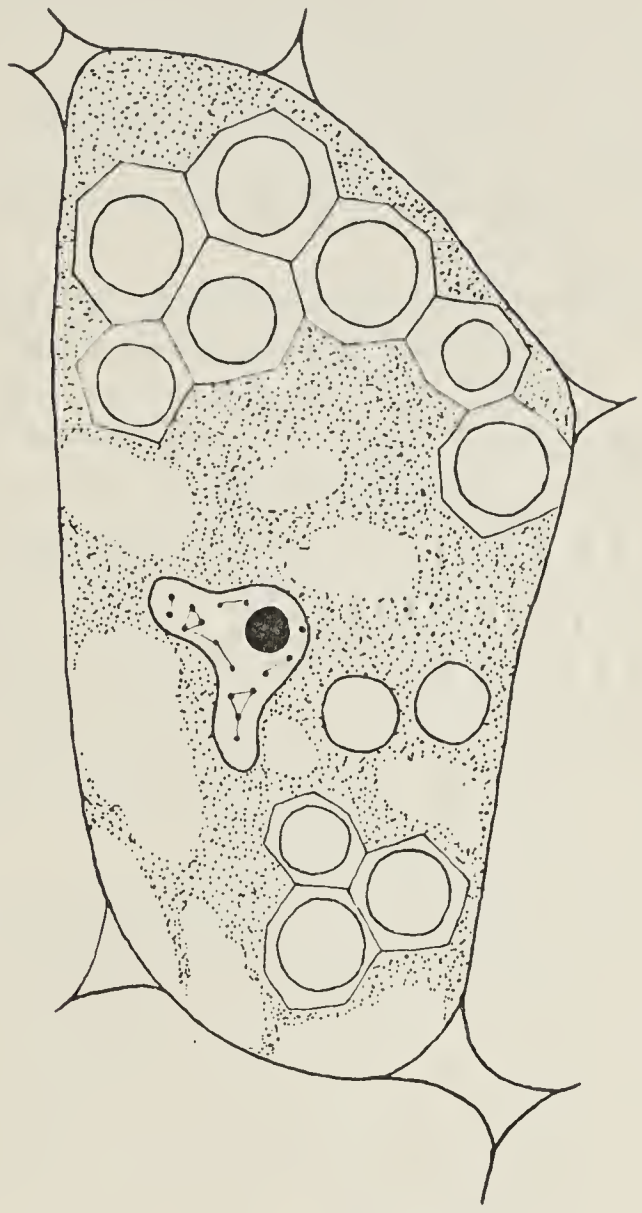


Fig. 32. Die von den Fäden losgelösten Kugeln liegen in cytoplasmatischen Wabenräumen.

Die von Shibata angeführten und genau beschriebenen „Sekretkörperchen“ konnte ich wie Brunchorst in keinem meiner Präparate weder in eben infizierten noch in solchen Zellen finden, in welchen die Verdauung eingetreten war.

Literatur-Verzeichnis.

Bail, Botanische Zeitung 1870.
Baillon, Traité du développement de la fleur et du fruit.
Ders., Hist. des plantes 6.
Boubier, Anatom. system. des Betulacées-Corylées. Malpighia 1896.
De Candolle, Organographie végétale. Paris 1827, Tome I.
Dippel, Handbuch der Laubholzkunde.
Ders., Das Mikroskop II.

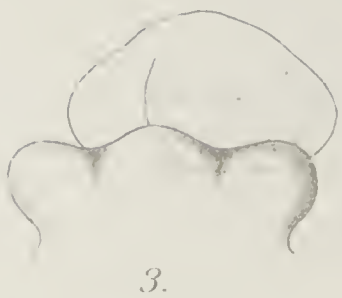
Döll, Flora von Baden.
Ders., Zur Entwicklung der Laubknospen der Amentaceen.
Eichler, Blütendiagramme, 2. Teil.
Engler u. Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, III, 1.
Frank, Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft 1887/1889.
Ders., Lehrbuch der Botanik.
Goebel, Organographie der Pflanzen.
Hartig, Naturgeschichte der forstlichen Kulturpflanzen Deutschlands, 1851.
Hegelmaier, Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklung dikotyler Embryonen.
Hiltner, Über die Bedeutung der Wurzelknöllchen von Alnus glutinosa für die Stickstoffernährung dieser Pflanze. Landwirtschaftl. Versuchsstation, XLVI, 1899.
Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Lief.
Kerner, Pflanzenleben, Bd. II.
Leuwenböck, Arcana naturae detectae. Delphis Batavorum 1695.
Merklin, Mélang. biologiques St. Petersbourg, IV, 1865.
Möller, Anatomie der Baumrinden. Berlin 1882.
Ders., Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft 1885/1890.
Nawaschin, Über die gemeine Birke und die morphologische Deutung der Chalazogamie. Mém. acad. St. Petersbourg, VII, Ser. XLII (1894), Nr. 12.
Ders., Zur Embryologie der Birke. Vorläufige Mitteilung. Bull. acad. St. Petersbourg, XIII (1893).
Ders., Kurzer Bericht meiner fortgesetzten Studien über die Embryologie der Betulineen. Berichte der Deutschen bot. Gesellsch., XII (1894).
Ders., Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen: Corylus-Avellana. Bull. acad. St. Petersbourg, X (1899).
Ders., Über die Befruchtungsart bei den Erlen. Sitzung der bot. Sektion der Naturforschergesellschaft in St. Petersburg. Protokoll der Sitzung vom 15. Sept. 1893.
Ders., Entwicklung der Samenknospe und über den Weg des Pollenschlauchs bei Alnus viridis. Ref. des Berichtes über die Sitzungen der botanischen Sektion der Naturforscherversammlung in Kiew. Bot. Zentralbl. 1899, pag. 77.
Nobbe u. Hiltner, Die endotrophe Mycorrhiza von Podocarpus und ihre physiologische Bedeutung. Landwirtschaftl. Versuchsstation, LI, 1899.
Payer, Sur les fleurs mâles du Bouleau. Bull. soc. bot. de France, V, 1858.
Radlkofer, Monographie der Sapindaceen. Gattung Serjania. München 1875.
Sanio, Über die in der Rinde dikotyler Gewächse vorkommenden krystallinen Niederschläge und deren anatomische Verbreitung. Monatsberichte der Berliner Akademie 1857.
Schacht, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse, 1854.
Schröter, Pflanzenleben der Alpen, 1. Lief.
Schulz, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Blüten. Berichte der Deutsch. bot. Gesellsch., Bd. X.
Shibata, Cytologische Studien über die endotrophen Mycorrhizen. Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Bd. XXXVII, 1902.
Solereder, Über den systematischen Wert der Holzstruktur bei den Dicotylen. München 1885.



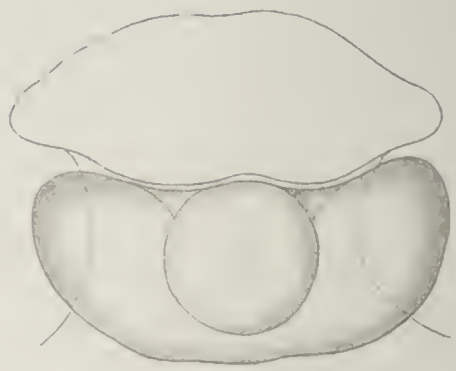
1.



2.



3.



4.



8.



10.

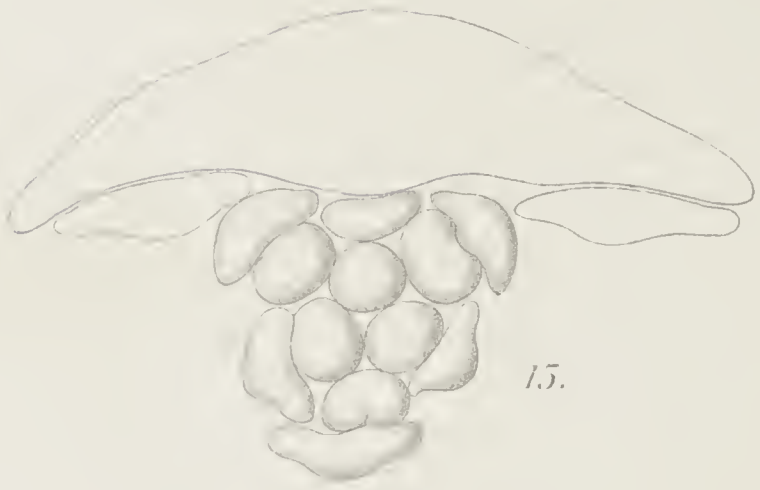


9.



11.





15.



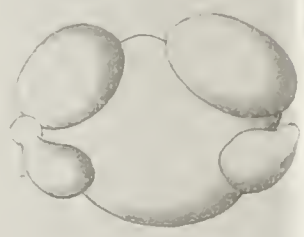
18a



18b



18.



19.



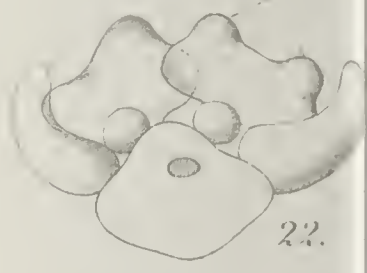
16



17.



21.



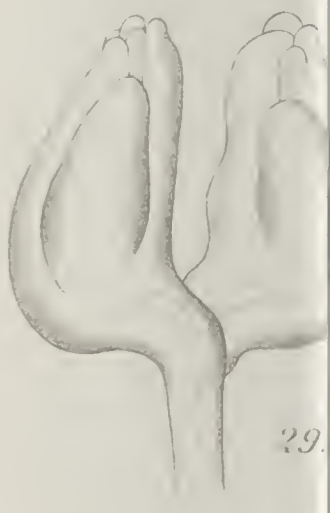
22.



27.

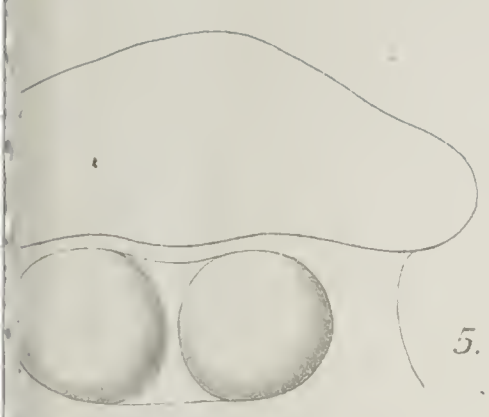


28.



29.

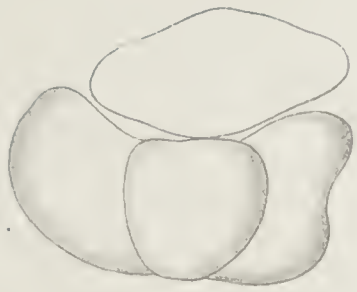
Verlag von Gustav



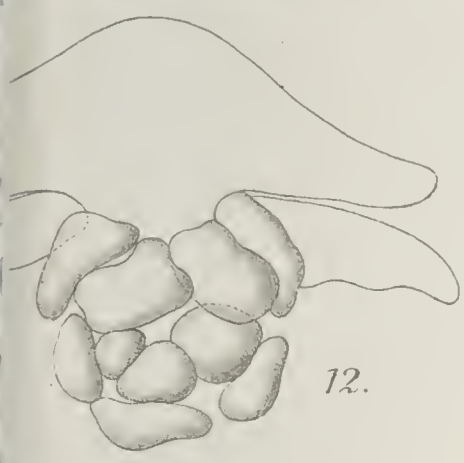
5.



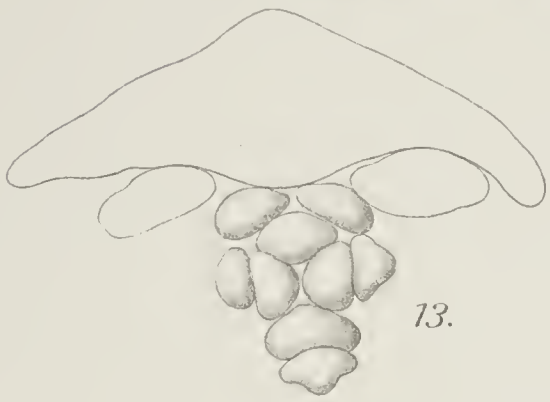
6.



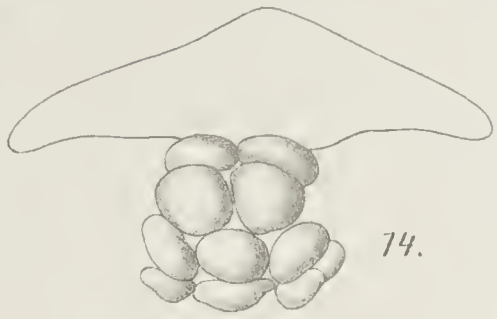
7.



12.



13.



14.



a



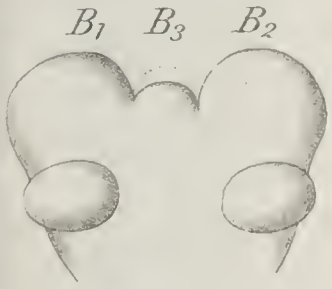
b



V.

25.

B_1 B_3 B_2



20.



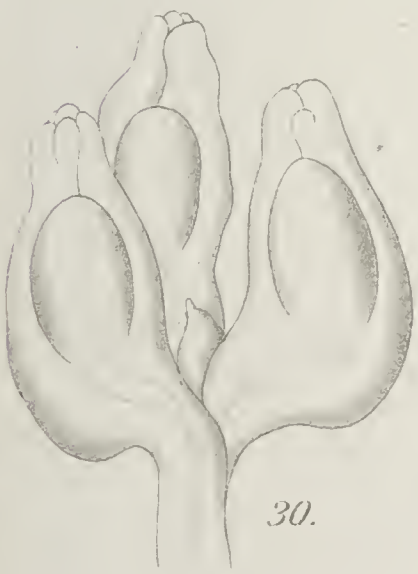
c



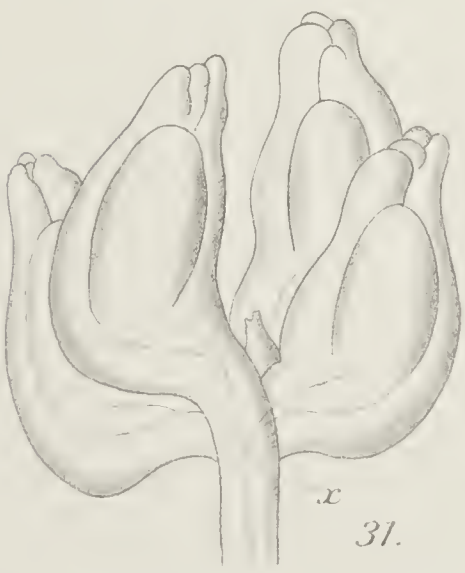
23.



24. d



30.



x

31.



26.

F.Haase Lith. Inst. Perth.

cher in Jena

Solereder, Systematische Anatomie der Dicotylen.
Spach, Annal. scient. natur. 2, Ser. XV (1841), pag. 182—212; Ser. XVI (1841). pag. 98—108, 243—254.
Straßburger, Die Angiospermen und Gymnospermen. Jena 1879.
Weinzierl, Über die Verbreitung des Phloroglucins im Pflanzenreiche. Österr. bot. Zeitschr. 1876, Nr. 9.
Woronin, Mém. de l'academ. de scienc. de St. Petersbourg 1866.
Wydler, Berner Mitteilungen 1870.
Ders., Flora 1851.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I.

Fig. 1—9. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien des männlichen Blütendichasiums von Alnus alnobetula.
Fig. 3 u. 4. Abgliederung der drei Einzelblüten.
Fig. 5. Männliche Infloreszenz, in welcher nur zwei Blüten zur Anlage kommen.
Fig. 6. Männliche Infloreszenz, in welcher die bereits angelegte Mittelblüte verkümmert.
Fig. 8 u. 9. Auftreten der Vorblätter.
Fig. 10—15. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien der Mittelblüte, deren Perigon- (*P*) und Staubblätter (*St*) zwischen drei und sechs schwanken.
Fig. 16—23. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien des weiblichen Blütendichasiums von Alnus alnobetula.
Fig. 20. Anlage von drei Einzelblüten innerhalb eines Dichasiums.
Fig. 24 *a—d*. Querschnitte durch Fruchtknoten.
a. Beide Samenanlagen an derselben Plazenta.
b. Entwicklung je einer Samenanlage an beiden Plazenten.
c. Ausbildung von drei Samenanlagen.
d. Ausbildung von vier Samenanlagen.
Fig. 25. Optischer Längsschnitt durch den Nucellus einer befruchteten Samenknospe. Das zentrale Gewebe und der Embryosack sind durch das Reagens aufgelöst, der Pollenschlauch umwindet den Embryosack und treibt an der Spitze zahlreiche Ausläufer, ein Teil des Pollenschlauches dringt an die Basis des Embryosackes vor. (Nach einem mit Eau de Javelle aufgehellten Präparate.)
Fig. 26. Ähnlich wie 25, nur daß scheinbar zwei Pollenschläuche in den Nucellus eingedrungen sind.
Fig. 27. Weibliche Blütengruppe mit Deck- und Vorschuppen zur Zeit der Bestäubung von außen gesehen.
Fig. 28. Weibliche Einzelblüte mit Samenanlagen nach einem mit Eau de Javelle aufgehellten Präparate.
Fig. 29—31. Freipräparierte Samenanlagen von Alnus alnobetula.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 100

Autor(en)/Author(s): Wolpert Josef

Artikel/Article: Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Ainus alnobetula und Betula. 36-67