

Kristallhabitus und Ausbildungsformen des Calciumoxalat als Artmerkmal.

Ein Beitrag zur systematischen Anatomie der Gattung *Allium*.

Von P. JACCARD und A. FREY (Zürich).

Mit 12 Textfiguren und 1 Tafel (VI).

Manuskript eingegangen am 21. Dezember 1927.

Vorwort.

Während sich die Systematik der Phanerogamen ursprünglich nur auf die Morphologie begründete, begann sie seit der zweiten Hälfte des letzten Jahrhunderts auch die Anatomie heranzuziehen, die früher bloss der Unterscheidung der verschiedenen Klassen diene. Und zwar suchte man nicht nur durch die Untersuchung des inneren Baues der Blütenorgane und der Früchte, sondern auch desjenigen der vegetativen Organe wie Stengel und vor allem Blätter, die morphologisch begründeten Verwandtschaftsbeziehungen von Gattungen und Arten zu bestärken oder zu entkräften. In einer kritischen Studie zeigte C. EG. BERTRAND, was die Systematik von der Anatomie erwarten kann. Ungefähr zur gleichen Zeit beschäftigte sich J. VESQUE mit derselben Frage, indem er besonders die epharmonischen oder Anpassungs-Charaktere in Betracht zog. Reichen Gebrauch der systematischen Anatomie haben A. GRAVIS und seine Schüler in verschiedenen Monographien, unter anderen über die Ranunculaceen, gemacht.

Weiterhin fanden die Systematiker in der verschiedenen chemischen Natur der von der Pflanze synthetisierten Stoffe ein neues Hilfsmittel, um die Verwandtschaftsbeziehungen natürlicher Gruppen zu bestimmen. Wir wollen hier nicht auf die serologischen Reaktionen, deren Wert umstritten ist, noch auf ihre Bedeutung, die sicher stark übertrieben worden ist, eingehen. Dagegen sei an die Alkaloide der Solanaceen, die ätherischen Öle der Labiaten und Umbelliferen, den Milchsaft der Euphorbia-

ceen usw. erinnert. Es muss aber darauf hingewiesen werden, dass neben der chemischen Natur der Pflanzenstoffe, die von WEHMER und CZAPEK umfassend behandelt worden sind, besonders die Art und Weise ihrer Lokalisation oft genügend konstante Artmerkmale liefern, so vor allem die Sekretgänge, Exkretionskanäle und Kristallzellen verschiedener Art. SOLE^o REDER hat hauptsächlich solche Merkmale herangezogen in seiner «Systematischen Anatomie der Dikotyledonen», welches Werk von RADLKOFER angeregt worden ist, der als einer der ersten auf die Anatomie in der Systematik (1883) hinwies und von dem auch das bezeichnende Motto stammt: «Die nächsten hundert Jahre gehören der anatomischen Methode».

Unsere Studie geht nun noch einen Schritt weiter, indem sie nicht nur die Anordnung und Verteilung der Kristallzellen in Betracht zieht, sondern auch den Kristallhabitus und bisher kaum beachtete Ausbildungsformen des Calciumoxalates genauer untersucht, wodurch neue und konstante Artmerkmale gefunden werden konnten.

1. Problemstellung und Untersuchungs-Methode.

Nachdem in einer früheren Arbeit (FREY 1925, S. 10) gezeigt worden ist, wie mannigfaltig und typisch verschieden der Kristallhabitus des Calciumoxalat-Trihydrats in den Zwiebelhäuten von vier verschiedenen Arten der Gattung *Allium* sind, drängte sich die Frage auf, ob diese charakteristischen Ausbildungen den Wert von Artmerkmalen besitzen, oder ob sie nur Einzelfälle der damals untersuchten Artindividuen vorstellten. Die Untersuchung wurde daher auf viel breitere Basis gestellt und Individuen der verschiedensten Standorte herangezogen. Wenn eine Artkonstanz nachgewiesen werden konnte, war weiterhin interessant zu untersuchen, ob diese Kristallausbildungen einen höheren systematischen Wert besitzen, indem etwa Arten derselben Untergattung ähnliche Formen aufweisen würden, oder ob eher Beziehungen zu der speziellen Oekologie der einzelnen Arten bestehen. Zu diesem Zwecke wurde eine größere Anzahl von Arten notwendig. In dieser Beziehung bietet aber gerade die Gattung *Allium* sehr günstige Verhältnisse, und es stellte sich denn auch bald heraus, dass sie für unsere Unter-

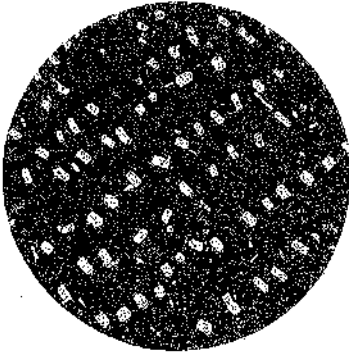


Fig. 1



Fig. 2

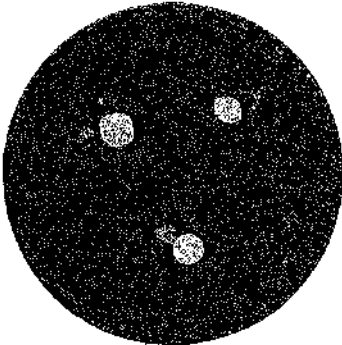


Fig. 3

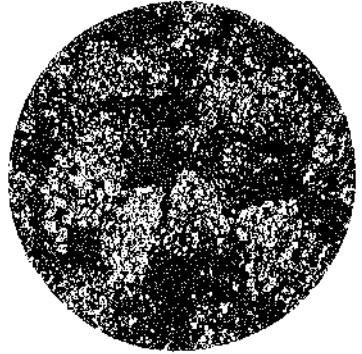


Fig. 4

suchung ein fast unerschöpfliches Material in sich birgt, das unsere Erwartungen bei weitem übertraf. Ferner war auch wichtig, die Entwicklungsgeschichte der Kristalle kennenzulernen, um zu erfahren, ob die fraglichen Artmerkmale auch schon für die heranwachsenden Zwiebeln und für erwachsene Zwiebeln von verschiedenem Austrocknungsgrade gelten.

Die Erhebungen wurden auf sämtliche 35 mitteleuropäischen *Allium*arten ausgedehnt, deren Lebensgeschichte bei KIRCHNER, LÖW und SCHRÖTER näher beschrieben ist. Sie verteilen sich auf 5 Sektionen:

1. Sekt. *Porrum* DON.

1. *A. sativum* L.
2. — *scordoprasum* L.
3. — *rotundum* L.
4. — *ampeloprasum* L. (einschliesslich Kulturrasse)
5. — *vineale* L. A. *porrum* L.)
6. — *sphaerocephalum* L.

2. Sekt. *Rhiziricium* DON.

7. *A. victorialis* L.
8. — *strictum* SCHRAD.
9. -- *angulosum* L. (= *acutangulum* ScuRAn.)
10. — *montanum* SCHMIDT (= *A. senescens* L.)
11. -- *ochroleucum* WALDST.
12. — *suaveolens* JACQ.

3. Sekt. *Schoenoprasum* H. B. K.

13. *A. schoenoprasum* L. (einschliessl. Wildform)
14. — *fistulosum* L. var. *sibiricum* L.)
15. — *cepa* L.
16. — *ascalonicum* L.
17. — *moschatum* L.

4. Sekt. *Macrospatha* DON.

18. *A. paniculatum* L.
19. — *flavum* L.
20. — *pulchellum* DON.
21. — *oleraceum* L.
22. — *carinatum* L.
23. — *globosum* RED.
24. — *kermesinum* Reim.

5. Sekt. *Moliu2n* DON.

- 25. *A. paradoxum* DON.
- 26. — *ursinum* L.
- 27. — *chamaemoly* L.
- 28. — *moly* L.
- 29. — *roseum* L.
- 30. — *triquetrum* L.
- 31. — *neapolitanum* CYR.
- 32. — *subhirsutum* L.
- 33. — *nigrum* L.
- 34. — *multibulbosum* JACQ. (= *A. Cyrilli* TEN.)
- 35. — *atripurpureum* WALDST. und KIT.

Zur Untersuchung gelangten: Alkoholmaterial von zahlreichen Exkursionen in der Schweiz (Alpen, Tessin, Wallis mit Prof. SCHRÖTER und Prof. Rum), den anstossenden Gebieten (Saläve, Veltlin, Oberelsass) und von einer Mittelmeerreise nach den Balearen (1923 mit Prof. CHODAT); vor allem aber Herbarmaterial aus dem Herbarium helveticum und dem Herbarium generale des Institutes für spezielle Botanik der E. T. H. In möglichst vielen Fällen wurden die Befunde auch an lebenden, in unserem Institutsgarten kultivierten Pflanzen nachkontrolliert. Für die Morphologie der Zwiebeln muss auf IRMISCH, GLÜCK sowie auf KIRCHNER, Löw und SCHRÖTER verwiesen werden.

Die Beobachtungen erfolgten im Polarisationsmikroskop (s. Taf. VI). Diese Methode macht das Färben der Präparate überflüssig, was eine grosse Zeitersparnis bedeutet. Die ausgetrockneten dünnen Häute der Zwiebeln wurden in Alkohol von Luft befreit und dann konnten sie direkt untersucht werden. Flächenschnitte durch fleischige Zwiebelblätter wurden mit Chloralhydrat aufgeheilt. Die Kristalle liegen in den äussersten Schichten des Mesophylls, aber die darüberliegende Epidermis stört beim Mikroskopieren nicht. Die Einschliessung erfolgt besser in Glyceringelatine als in Kanadabalsam, da Kristalle und Membranen im letzteren infolge ähnlichen Brechungsvermögens ihr Relief fast völlig einbüßen und dann ohne polarisiertes Licht schwer zu finden und zu zeichnen sind. Die Zeich-

nungen wurden mit LEITZ Zeichenokular und Objektiv 7 aufgenommen.

2. Die Ausbildungsformen des Calciumoxalates.

Das Mikroskop enthüllt eine bunte Fülle von Kristallausbildungsformen; fast bei jeder Art tritt das Calciumoxalat wieder in etwas anderer Gestalt auf. Immerhin ist in den meisten Fällen eine deutliche Variationsbreite vorhanden, so dass es unmöglich ist, ohne eine umfassende Variationsstatik die einzelnen Arten zu charakterisieren. Es wurden daher 10 verschiedene leicht kenntliche Typen der Kristallausbildung aufgestellt und diese auf ihre Artkonstanz untersucht.

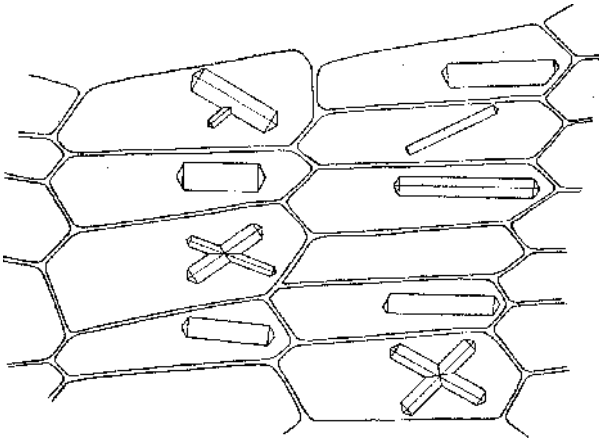


Fig. 1. Typus *cepa* (*Allium cepa*, Speisezwiebel). Trihydrat-Prismen, ungefähr 4-6mal länger als breit; Zwillinge. (Vgl. Tafel VI, Fig. 2), gez. A. Frey.

1. T y p u s *cepa* (Fig. 1).

Bei *Allium cepa* (Speisezwiebel) kristallisiert das Calciumoxalat in Form von langen Trihydratprismen, die beidseitig von der für diese Hydratstufe charakteristischen stumpfen Bipyramide abgegrenzt sind. Die Kristalle sind schlank, 4-6 mal länger als breit; häufig stellen sich schöne Zwillinge ein (Fig. 1). In unbehandelten Häuten der gelbpigmentierten Rasse leuchtet beim Polarisieren oft auch der offenbar kristalline gelborange

Zwiebelfarbstoff auf; durch Einlegen in Wasser kann er aber leicht herausgewaschen werden (vgl. WALKER). Diese Art der Kristallausbildung ist am verbreitetsten und kommt bei folgenden 11 Arten vor:

Sekt. *Rhiziridium*: *A. ochroleucum*

- *Schoenoprasum*: *A. cepa*, *A. ascalonicum*, *A. fistulosum*
- *Macrospatha*: *A. paniculatum*, *A. flavum*, *A. pulchellum*, *A. carinatum*
- *Molium*: *A. nigrum*, *A. multibulbosum*, *A. atripurpureum*.

Am leichtesten zu finden sind die Kristalle bei den Vertretern der Sektion *Schoenoprasum*. Bei *A. ochroleucum* dagegen sucht man in der äussersten Haut vergeblich nach Calciumoxalat, denn sie besteht fast ausschliesslich aus faserartig verlängerten Sklerenchymzellen; erst die tieferliegenden Häute besitzen isodiametrische Mesophyllzellen, die zwar auch stark verdickt sind (s. Fig. 12). Diese enthalten Kristalle vom *cepa*-Typus, die in unseren Präparaten zum Teil in Auflösung begriffen waren. Auffallend ist ferner, dass vereinzelt Mesophyll- und Sklerenchymzellen selbst in den tieferen Zwiebelblättern mit Anthocyan angefüllt sind. Auch die Zwiebelschuppen der Sektion *Macrospatha* sind von Sklerenchymfasern durchzogen. Am dichtesten gelagert sind sie bei *A. carinatum*; im selben Blatt liegen dann unter den Fasern die Kristalle. Bei *A. paniculatum* und *A. pulchellum* strahlen die Sklerenchymzellen über der Zwiebelbasis rasch aus. Besonders hübsche Bilder liefert *A. flavum*, wo die Fasern regelmässig mit einer Reihe von Kristallzellen abwechseln (Taf. VI, Fig. 2). Die drei Arten der Sektion *Molium* weisen im wesentlichen die gleichen Kristallverhältnisse wie *A. cepa* auf (bei *A. multibulbosum* wurde die äusserste Haut sklerifiziert gefunden). Die Kristallbildung ist zwar oft etwas reicher und zeigt Anklänge von Uebergängen zum *Sphaerocephalum*-Typus (s. 4. Typus)•

2, Typus *sativum* (Fig. 2).

Bei *A. sativum* (Knoblauch) sind die Trihydrat-Kristalle kürzer, oft sogar nur ungefähr so lang wie breit; das Prisma und die Bipyramide sind im Gleichgewicht entwickelt (Fig. 2). Nicht alle Kristalle besitzen zwar diesen Habitus; vereinzelt finden

sich solche, die sich dem Typus *cepa* nähern (Taf. VI, Fig. 1). Aber im Durchschnitt sind die Prismen viel kürzer als im vorigen Falle. Zu diesem Typus gehören drei Arten:

Sekt. *Porrum*: *A. sativum* und *A. vineale*

Macrospatha: *A. kermesinum*

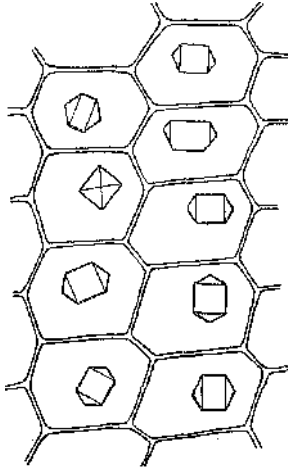


Fig. 2. Typus *sativum* (*Atlium sativum*, Knoblauch).

Trihydrat-Prismen, ungefähr so lang wie breit.

(Vgl. Tafel VI, Fig. 1), gez. A. Frey.

A. vineale (Weinberg-Lauch) besitzt zu äusserst eine Sklerenchym - Faserhaut; in den tieferen Schichten liegen Kriställchen vom Habitus wie bei *A. sativum*, die aber viel kleiner sind. Auch *A. kermesinum* besitzt eine sklerifizierte Aussenhaut, aber sie ist nicht kristallfrei, sondern enthält grosse Trihydratkristalle vom *sativum*-Typus. Oft sind die Prismen stark verkürzt, sodass in gewissen Fällen sogar nur noch die Bipyramide vorhanden ist (vgl. nächsten Typus *ursinum*). Die darunter liegenden Zwiebelblätter weisen typische *sativum*-Kriställchen auf, die freilich von geringeren Ausmassen sind wie in Fig. 2.

3. Typus *ursinum* (Fig. 3).

Denkt man sich das Prisma der Kristalle immer kürzer, so verschwindet es schliesslich und es bleibt nur noch die flache

Bipyramide übrig, die für das Calciumoxalat-Trihydrat so charakteristisch ist, und ihm das bezeichnende Attribut «briefumschlagförmig» eingetragen hat, Solche Kristalle finden sich in den beiden Arten der

Sekt. *Molium*: *A. ursinum* und *A. triquetrum*.

Diese Ausbildungsform ist auf eine geringere Calciumoxalat-Ausscheidung zurückzuführen; wäre die Exkretmenge

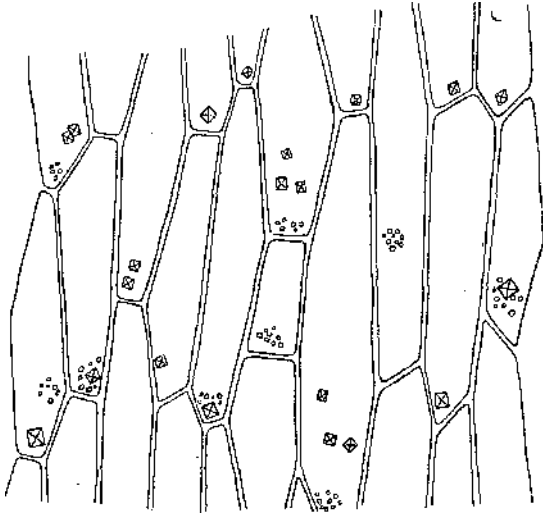


Fig. 3. Typus *ursinum*. (*Allium ursinum*, Bärenlauch).
Trihydrat-Bipyramido und etwas Monohydrat-Kristallsand,
gez. A. Frey.

grösser, würden bei entsprechenden Kristallisationsbedingungen wahrscheinlich auch Prismen heranwachsen. Charakteristisch ist, dass hier nicht nur ein Kristall, sondern mehrere in jeder Zelle liegen. Die Kristallisation scheint übrigens nicht mehr unter denselben physikalisch-chemischen Verhältnissen wie in den beiden ersten Fällen vor sich zu gehen. Dies äussert sich darin, dass neben den Trihydrat-Bipyramiden kleine Körnchen von Monohydrat (sogen. Kristallsand) auftreten (Fig. 3), die in den äusseren Zwiebelblättern sogar vorherrschen (vgl. 9, *Typus globosum*).

4. Typus *sphaerocephalum* (Fig. 4).

Ist die ausgeschiedene Calciumoxalat-Menge grösser als bei den Typen 1 und 2, bilden sich weitere Trihydratprismen, die sich an einen grösseren zentralen Kristall anlagern und so eine Art Drusen bilden (Fig. 4, vgl. FREY 1925, S. 10). Solche auffällige Kristallkonglomerate finden sich bei *A. sphaerocephalum* (kugelköpfiger Lauch). Die äusserste Haut der Zwiebel ist sklerifiziert; darunter folgt ein dickes Nährblatt, dessen

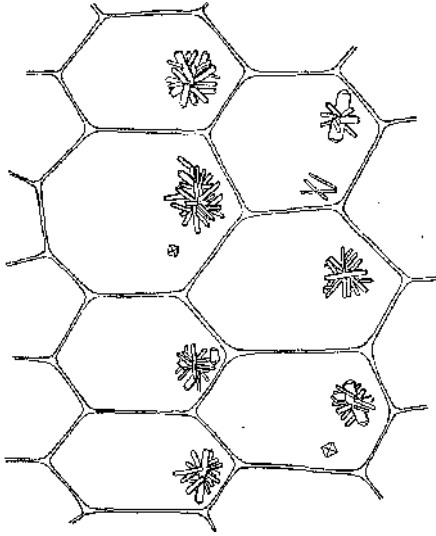


Fig.4. Typus *sphaerocephalum*. (*Allium sphaerocephalum*, kugelköpfiger Lauch)
Drusenähnliche Trihydrat-Konglomerate,
gez. A. Frey.

äusserste Mesophyllzellen direkt unter der Epidermis solche Drusen bergen. Sie fanden sich bei Exemplaren von den verschiedensten Standorten: vom Tourbillon (Sitten), vom Safeve und von der Ruffacher Heide (Oberelsass); ihr Auftreten darf also als Artmerkmal gelten. Dieses Merkmal ist sogar so sicher, dass in unserem Garten die Unechtheit eines falsch etikettierten *Allium sphaerocephalum* nachgewiesen werden konnte.

Aeullich wie bei *A. sphaerocephalum* sind die Kristalle von *A. rotundum* ausgebildet, obwohl die Konglomerate weniger

Kristallindividuen zählen. Ferner ist diesem Typus auch der Dünenlauch *A. chamaemoly*, also im ganzen drei Arten, zuzuzählen.

Sekt. *Porrum*: *A. sphaerocephalum* und *A. rotundum*

Molium: *A. chamaemoly*

5. Typus *schoenoprasum* (Fig. 5).

Die merkwürdigsten Kristalle besitzt *A. schoenoprasum* (Schnittlauch). Es sind Trihydratprismen, die an Stelle der auf-

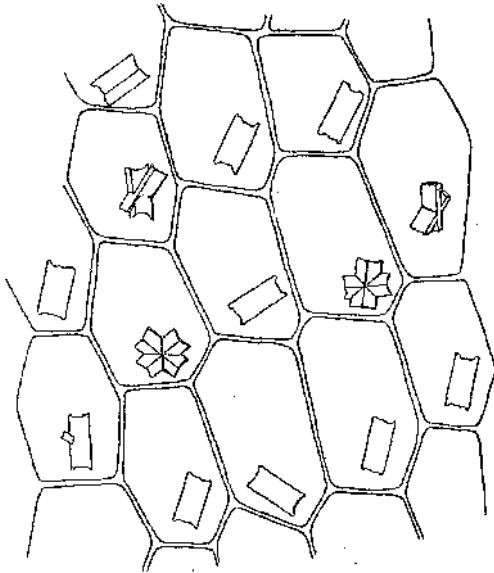


Fig. 5. Typus *schoenoprasum*. *schoenoprasum*, Schnittlauch).
Die Trihydrat-Prismen besitzen anstelle der Pyramiden napfförmige
Vertiefungen, gez. A. Frey.

gesetzten Bipyramiden Vertiefungen besitzen. Der eigentümliche Habitus kommt dadurch zustande, dass die Kanten des Prismas schneller wachsen, als die Endflächen; er stellt somit eine Art Skelettbildung vor (Fig. 5, vgl. FREY 1925, S. 10). Sein Auftreten ist absolut artkonstant und wohl das auffälligste und beste Speziesmerkmal, das im Verlaufe dieser Arbeit aufgefunden werden konnte, da es von allen untersuchten Arten

einzig und allein *A. schoenoprasum* zukommt. Es fand sich sowohl bei kultivierten Rassen aus Gärtnereien und Gärten von Zürich und Küsnacht, bei halbverwilderten Exemplaren aus Bauerngärten vom Pfannenstiel, vor allem aber auch bei der wilden Alpenvarietät *sibiricum*, von der Exemplare vom Rotstock ob der Station Eigergletscher eingehend untersucht worden sind. Die Kristalle finden sich im Grunde der Blattscheiden, die unter der zerfasernden Schutzhülle schlanke Zwiebeln bilden. Dieser Typus ist somit bei einer einzigen Art vertreten:

Sekt. *Schoenoprasum*: *A. schoenoprasum* (einschl. var. *sibiricum*).

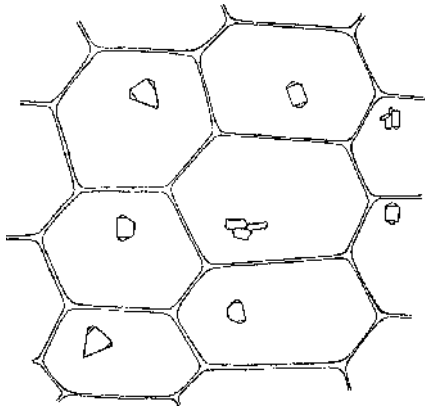


Fig. 6. Typus *oleraceum*. (*Alliunz oleraceum*, Gemüse-Lauch).
Trihydrat-Bipyramidenflächen z. T. stark einseitig entwickelt, oft bis zum Verschwinden der entsprechenden Prismenfläche.
Kristalle z.T. etwas korrodiert, gez. A. Frey.

6. Typus *oleraceum* (Fig. 6).

Beim Typus *oleraceum* sind die Pyramidenflächen des Trihydrates nach einer Seite lang ausgezogen, oft sogar bis sie sich berühren und die entsprechende Prismenfläche verschwindet. Da der Winkel zwischen den Pyramidenflächen $60^{\circ} 16'$ beträgt, haben solche Kristalle oft die Form eines gleichseitigen Dreiecks. Gewöhnlich sind sie flach nach einer Prismenfläche (110) entwickelt; die richtige Orientierung solcher Kristalle geschieht aber trotzdem leicht durch vergleichende Bestimmung der

Brechungsindices n_c , und n , (vgl. FREY 1925, S. 13). Dieser einseitig entwickelte Trihydrat-Habitus ist sehr auffallend, aber leider ist sein Auftreten nicht besonders konstant; ein Teil der Kristalle zeigt immer den normalen cepa-Habitus.

Auch *A. paniculatum* neigt zu diesem Typus, ohne dass in dessen diese Art dazu gerechnet werden könnte, da die Grosszahl der Kristalle nach dem cepa-Typus entwickelt sind. Es gehört also wie in der vorigen Gruppe nur eine Art zu diesem Typus:

Sekt. *Macrospatha*: *A. oleraceum* (*A. paniculatum* s. l.
Typus *cepa*).

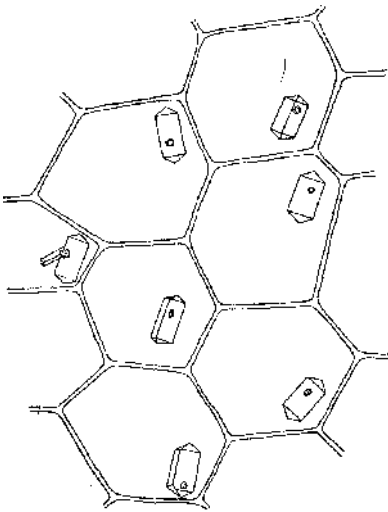


Fig. 7a.

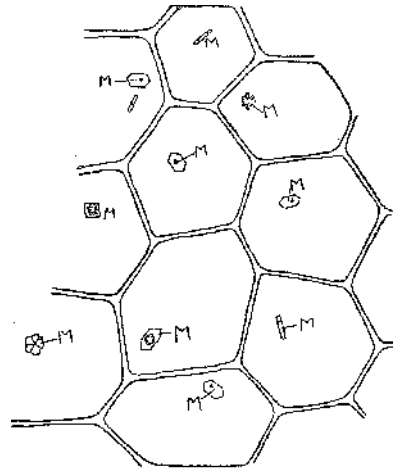


Fig. 7b.

Fig. 7. Typus *ampeloprasum*.

a) *Alliacea ampeloprasum*, Lauoh (Wildform) mit Trihydrat

b) — ° *porrum* Kulturform m. Monohydrat.

In jedem Kristall ein Kern als Kristallisationszentrum. M. Monohydrat (bei var. *porrum*), gez. A. Frey.

7. Typus *ampeloprasum* (Fig. 7 a und b).

Die Trihydratprismen von *A. ampeloprasum* (Sommerlauch) zeichnen sich durch einen schwarzen Kern aus. Aehnlich dunkle Punkte treten zwar hin und wieder auch in den Kristallen von *A. sativum* und *A. nigrum* auf, aber bei dieser Art ist ihr Auf-

treten in allen Kristallindividuen konstant (Fig. 7 a). In vielen Fällen ist der Kern grösser und von der Form einer kleinen Kristalldruse. Vielleicht bestehen diese Drusen aus Calciumoxalat-Monohydrat, denn bei Exemplaren der Kulturrasse var. *porrum* aus dem Garten der E. T. H. sind zum Teil grosse Monohydratdrusen herangewachsen (Fig. 7 b). Es wäre zwar recht merkwürdig, dass Trihydrat um einen Monohydratkern herumwächst, da ja sonst immer der umgekehrte Fall beobachtet wurde, dass nämlich das metastabile Trihydrat sich in das stabilere Monohydrat verwandelt; es müssten also hier ganz abnorme Kristallisationsverhältnisse vorliegen, beispielsweise eine plötzliche Uebersättigung an $Ca C, O,$, wodurch ja die Trihydrat-Bildung stark begünstigt wird. Dieser Fall bedarf daher noch der weiteren Aufklärung.

Die Ausscheidungsbedingungen sind bei dieser Spezies derart, dass bald Trihydrat und bald Monohydrat entsteht. Bei den erwähnten Artindividuen der var. *porrum* fand sich gar kein Trihydrat, sondern neben Monohydrat-Drusen, auch schöne nach der Fläche e (101) entwickelte Monohydrat - T ä f e l c h e n (vgl. FREY 1924), die aber auch ihren schwarzen Kern besitzen. Fig. 7 b zeigt solche in der Auf- und Seitenansicht. Das Charakteristikum des Typus *ampeloprasum* ist also nicht eine bestimmte Ausbildungsform der Kristalle, sondern das konstante Auftreten eines deutlich sichtbaren schwarzen Kernes als K r i s t a l l i s a t i o n s z e n t r u m. Man sieht z. B. auf Fig. 7 a, wie auch ein mit dem Hauptkristall verwachsener Nebenkristall von diesem Kerne aus gewachsen ist.

Diesem Typus gehört nur diese eine Art nebst ihrer Kulturrasse an:

Sekt. *Porum*: *A. ampeloprasum*, einschl. var. *porrum*.

8. Typus *montanum* (Fig. 8 a, b und Tafelfig. IV, 3).

In dieser Gruppe kristallisieren in den Zellen Trihydrat und Monohydrat nebeneinander aus, die ersteren mit dem sativum-Habitus (Fig. 8 a) oder als Bipyramiden (Fig. 8 b), die letzteren in Form von dünnen flachen Plättchen nach der Fläche e (101) (Fig. 8, vgl. Fig. 7). Die Verhältnisse liegen hier offenbar so, dass beide Hydratstufen ihre Kristallisations-

bedingungen finden. Bald herrscht das Trihydrat (*A. montanum* Fig. 8 a), bald das Monohydrat vor (*A. angulosum* Fig. 8 b). Bezeichnend ist aber, dass dabei die Kristallindividuen des Trihydrates stets grösser sind als die des Monohydrates, da den ersteren, wie früher gezeigt worden ist, ein besseres Kristallisationsvermögen zukommt. Zwar täuscht das Monohydrat (M) der Fig. 8 a grössere Ausmasse als das Trihydrat vor; es muss

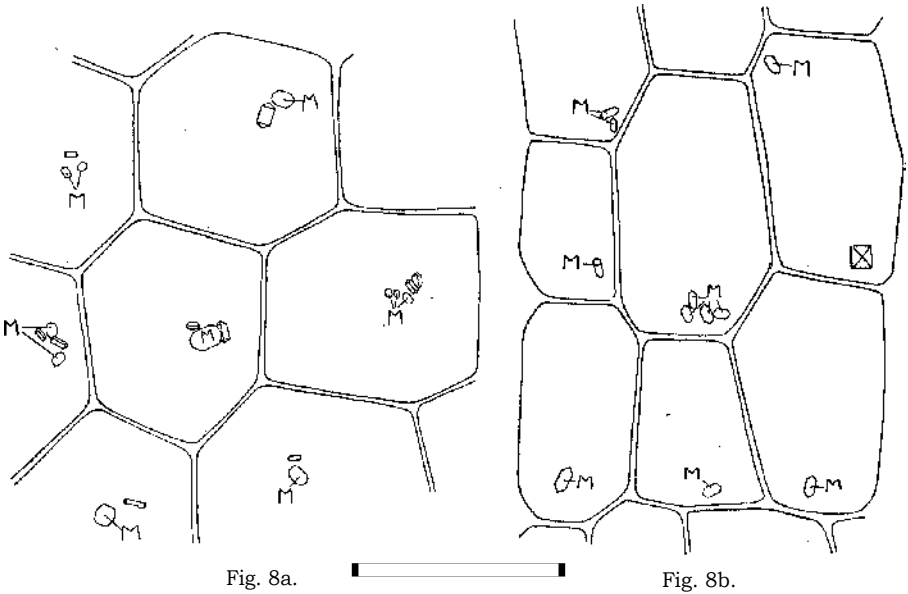


Fig. 8a.

Fig. 8b.

Fig. 8. Typus *montanum*.a) *Allium montanum*, Berg-Lauoh,b) — *angulosum*, scharfkantiger Lauch,Trihydrat und Monohydrat (M). M herrscht bei *A. angulosum* vor.

(Vgl. auch Tafel VI, Fig. 3), gez. A. Frey.

aber beachtet werden, dass es sich um ganz flache Plättchen handelt, deren Volumen geringer ist als dasjenige der Trihydratprismen. Im übrigen erkennt man an den fehlenden Kristallformen und den abgerundeten Ecken, dass das Monohydrat mehr «Mühe» hat zu kristallisieren. Die Kristalle von *A. montanum* eignen sich ausgezeichnet dazu, um den grossen Doppelbrechungsunterschied der schwach anisotropen Trihydrat- und der stark doppelbrechenden Monohydratkristalle zu demon-

strieren (Taf. VI, Fig. 3). Obschon die Monohydratplättchen viel dünner sind als die Trihydratprismen, leuchten sie bei gleicher Orientierung zu den Schwingungsebenen der Nicol viel stärker auf und zeigen höhere Interferenzfarben, die natürlich auf der schwarz-weissen Reproduktion nur durch ihre Intensitätsunterschiede zur Geltung kommen. Diese Bestimmungsmethode ist in allen Fällen, wo wie hier die Kristallform nicht eindeutig entscheiden lässt, ob es sich um tetragonale oder monokline Kristalle handelt, die einzig mögliche, um die beiden Hydratstufen auseinanderzuhalten.

In diese Gruppe gehören:

Sekt. *Rhiziridium*: *A. montanum* und *A. angulosum*

Porrum: *A. scordoprasum*

Molium: *A. neapolitanum*

Bei *A. neapolitanum* findet sich in vielen Häuten auch reiner cepa-Typus, in andern wieder der hier besprochene *montanum*-Typus.

9. Typus *globosum* (Fig. 9 und Taf. VI, Fig. 4).

Das schlechte Kristallisationsvermögen des Monohydrats tritt sodann völlig in Erscheinung, wenn die Kristallisationsbedingungen derart beschaffen sind, dass Monohydrat allein ausfällt. Es findet dann gar keine Zeit, richtig zu kristallisieren und schlägt sich in Form von sogenanntem «Kristallsand» nieder. An den Körnchen des Kristallsandes sind im allgemeinen keine Kanten und Flächen vorhanden, die eine eindeutige Bestimmung der Hydratstufe erlaubten, sodass man bis jetzt vor allem auf die optische Methode angewiesen war, um zu entscheiden, ob es sich um Trihydrat oder Monohydrat handelt. Auf Grund der Polarisationserscheinungen wurde der Kristallsand von Calciumoxalat vorläufig dem Monohydrat zugewiesen (FREY 1925, S. 46). Es ist daher wichtig, dass wir nun im Kristallsand von *A. globosum* ein Beispiel haben, wo in gewissen Fällen die Kriställchen deutliche Formen, nämlich monokline Täfelchen, erkennen lassen und sich so mit Bestimmtheit als Monohydrat zu erkennen geben (Fig. 9 und Taf. VI, Fig. 4).

In anderer Weise äussert sich das schlechte Kristallisationsvermögen des Monohydrates bei *A. suaveolens*. Dort entstehen

winzige Sphärite, die auch keine Kristallformen erkennen lassen. Sie sind weniger zahlreich als die Kriställchen des typischen «Sandes» und leuchten daher im Polarisationsmikroskop, ohne sich gegenseitig zu stören wie in Tafel VI, Fig. 4, kräftig auf.

Monokliner Kristallsand kommt unter Einschluss von *A. suaveolens* folgenden Arten zu.

Sekt. *Rhiziridium*: *A. suaveolens*

Macrospatha: *A. globosum*

Molium: *A. paradoxum*, *A. roseum*, *A. subhirsutum*

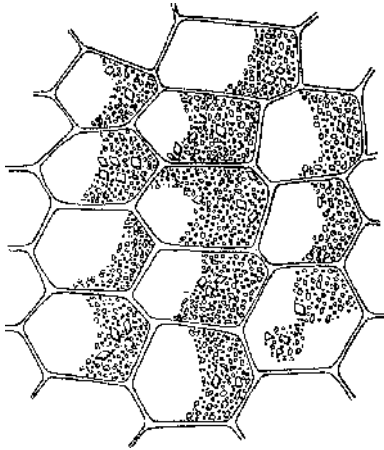


Fig. 9. Typus *globosum*. (*Allium globosum*, kugeliger Lauch).
 Monohydrat-Kristallsand. Man erkennt zwischen den formlosen Kristallsand-
 Körnchen deutlich geformte Monohydrat-Plättchen.
 (Vgl. Tafel VI, Fig. 4), gez. A. Frey.

Bei *A. roseum* und *A. subhirsutum* ist die äusserste Zwiebelhülle von riesigen isodiametrischen Sklerenchymzellen gebildet, deren Wände so stark verdickt sind, dass sie sich beinhart anfühlt. Die Zellumina der stark gewundenen Sklerenchymzellen erscheinen auf der Aussenfläche als vertiefte makroskopisch sichtbare Punkte (BALDRATTI).

10. Typus *victoralis*.

In einem letzten Typus werden die vier Arten untergebracht, in denen sich keine typischen Kristalle auffinden

liessen. Als bezeichnende Beispiele dafür mögen *A. victorialis* (Allermannsharnisch) und *A. strictum* (steifer Lauch) gelten. Ihre Zwiebel ist sehr schlank, wie es für die Sektion Rhiziridium charakteristisch ist, einem Rhizome aufgesetzt und von einer mächtigen Faserhülle umgeben. Die Blattscheiden, die sich unter den Fasern befinden, sind kristallfrei; hin und wieder findet man zwar vereinzelt eine kleine Trihydrat-Bipyramide oder etwas Monohydrat-Sand mit leisen Anklängen an den *ursinum*-Typus. Auch *A. moschatum* besitzt eine Faserhaut, unter der die Blattschuppen kristallfrei sind. Als letzte Art wurde *A. moly* (Gold-Lauch) Weher gezogen, obschon sich Anatomie und Morphologie ihrer Zwiebel von den drei andern Arten wesentlich unterscheiden: die Schutzhülle besteht nicht aus Sklerenchymfasern, sondern aus schmalen, gewundenen iSklerenchymzellen (voN TAVEL, S 446). Unter dieser Hülle ist ein einziges sehr dickes Nährblatt, in welchem keine Kristalle zu finden sind. Keine Kristalle besitzen also:

Sekt. *Rhiziridium*: *A. victorialis* und *A. strictum*

Schoenoprasum: *A. moschatum*

Molium: *A. moly*.

Zusammenstellung der 10 Ausbildungstypen (Fig. 10).

Um das vielgestaltige Beobachtungsmaterial übersichtlich zusammenzustellen, gehen wir am besten von der am häufigsten auftretenden Kristallausbildungsform, dem *cepa*-Typus aus und kommen dann durch sukzessive Aenderung des Kristallhabitus zu den anderen Typen; es wird so auch gleich möglich, anzuzeigen, unter welchen Typen Uebergangsformen auftreten können (Fig. 10).

Der 1. Typus *cepa* (10 Arten) zeichnet sich durch seine langen schlanken Trihydrat-Prismen aus. Wird das Prisma kürzer, bis es schliesslich nurmehr so lange wie breit ist, entsteht der 2. Typus *sativum* (2 Arten). Verschwindet schliesslich das Prisma ganz, kommen wir zum 3. Typus *ursinum* (2 Arten). Weiterhin leiten sich vom *cepa*-Typus ab: 4. Typus *sphaerocephalum* (3 Arten), wenn weitere Prismen mit dem *cepa*-Prisma verwachsen, 5. Typus *schoenoprasum* (1 Art), wenn die Ausbil-

derung der Endpyramiden unterbleibt und 6. Typus *oleraceum* (1 Art), wenn die Pyramidenflächen (111) und (11T) einseitig auswachsen und im extremen Falle die Prismenfläche (110) zum Verschwinden bringen.

Eine besondere Reihe bilden die Typen, in welchen auch Monohydrat auftritt; sie beginnt mit dem 7. Typus *ampeloprasum* (1. Art), der wie übrigens auch der *oleraceum*-Typus je nach der Länge der Prismen eher vom *cepa*- oder vom *sativum*-Typus abzuleiten ist. Er zeichnet sich dadurch aus, dass die Kristalle auffallende schwarze Kerne besitzen, und dass Artindividuen mit

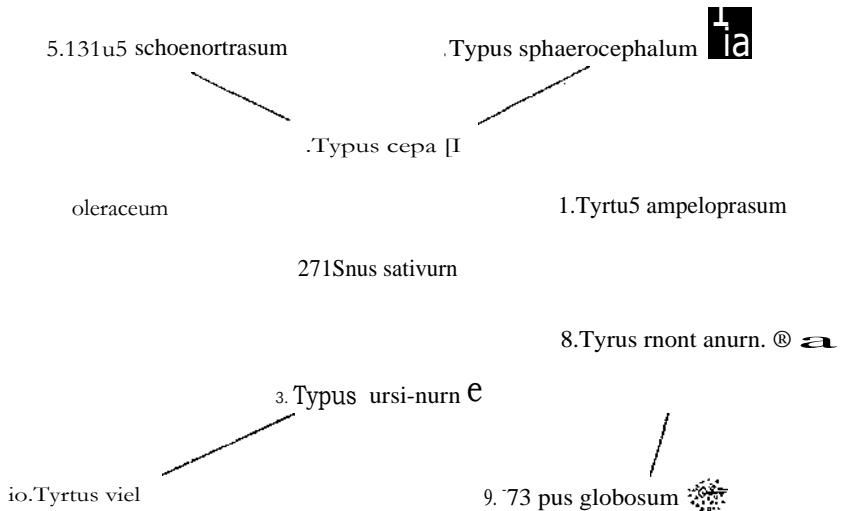


Fig. 10.

Trihydrat und andere mit Monohydrat gefunden wurden. Beim 8. Typus *montanuni* (4 Arten) treten beide Hydratstufen nebeneinander in derselben Zelle auf, wobei das Trihydrat immer mehr zurücktritt (Fig. 8 b); im 9. Typus *globosum* (6 Arten) verschwindet es schliesslich ganz und wird völlig durch Monohydrat ersetzt, das in Form von Kristallsand ausfällt. Der Kristallsand-Typus ist mit dem *ursinum*-Typus verbunden, da bei diesem auch immer etwas monokline Körnchen auftreten (s. Fig. 3). Im 10. Typus *victoralis* (4 Arten) fehlen schliesslich die Kristalle; er steht zum 9. und 3. Typus dadurch in Beziehung, dass

hin und wieder etwas Sand oder eine kleine Trihydrat-Bipyramide auftreten mag.

3. Beziehungen der Ausbildungsformen des Calciumoxalates zur Systematik der Gattung Alliran.

Wie schon aus den Aufzählungen der Arten, die den verschiedenen Ausbildungstypen zukommen, hervorgeht, sind die Arten einer Sektion nicht etwa in einem einzigen oder nur wenigen bestimmten Typen vereinigt, sondern ziemlich wahllos über die 10 aufgestellten Typen verteilt. Es sind daher für die Bezeichnung der Typen wo immer möglich andere Speziesnamen gewählt worden, als bei der Sektionsnamengebung durch DON zur Verwendung kamen. Wenn man aber genauer zusieht, bestehen doch einige Regelmässigkeiten, die im folgenden untersucht werden sollen.

1. Sektion *Porrum* DON.

Die 6 Arten der Sektion *Porrum* verteilen sich auf 4 verschiedene Typen, und die Arten, die sich zu zweit in einen Typus einordneten (*A. sativum* und *A. vineale*, 1. Typ.; *A. rotundum* und *A. sphaerocephalum* 5. Typ.) gehören 3 verschiedenen Untersektionen der *Porrum*-Gruppe an. Für die Artverwandtschaften scheinen daher die Kristallausscheidungen in dieser Sektion nicht von Bedeutung zu sein; dagegen liefern sie, wie besonders für *A. sativum*, *A. ampeloprasum* und *A. sphaerocephalum* durch ausgedehnte Untersuchungen nachgewiesen werden konnte, sehr gute, konstante Artmerkmale.

2. Sektion *Rhiziridium* DON.

Hier gruppieren sich die 6 dieser Sektion zukommenden Arten schon besser nach ihrer systematischen Verwandtschaft: die sich nahestehenden Arten *A. victorialis* und *A. strictum* gehören beide in den 10. Typus ohne Kristalle und die beiden *A. montanum* und *A. angulosum* in den 8. Typus, der Trihydrat und Monohydrat gemischt enthält. Dagegen wurden die beiden ebenfalls zusammengehörigen Arten *A. ochroleucum* und *A. suaveolens* verschiedenen, nämlich dem 1. und 9. Typus zugewiesen.

Für *A. suaveolens* stand freilich nur wenig gutes Material zur Verfügung.

3. Sektion *Schoenoprasum* H. B. K.

A. schoenoprasum, das morphologisch eine Sonderstellung einnimmt, bildet auch einen eigenen Kristallhabitus aus, der sehr eigentümlich und nach unseren Untersuchungen völlig artkonstant ist. Die 3 zusammengehörigen Arten *A. cepa* (Speise-

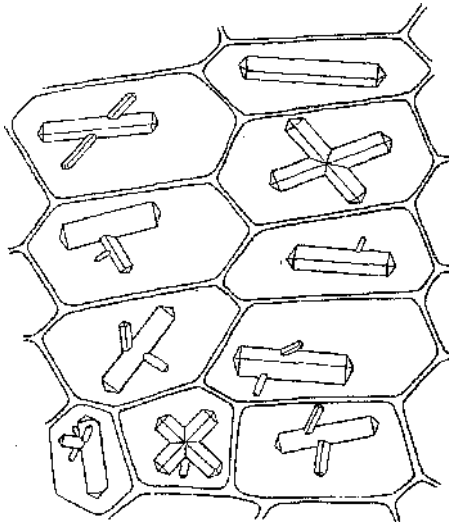


Fig. 11. *Allitum fistulosum*, Winterzwiebel (Typus *cepa*).

Abhängigkeit der Kristallausbildung von der Form der Zellen, die als «Kristallisierschalen» angesprochen werden können, gez. A. Frey.

zwiebel), *A. ascalonicum* (Schalotte) und *A. fistulosum* (Winterzwiebel) bekunden ihre Verwandtschaft auch in der Ausbildung der Kristalle. Während *A. fistulosum* durch die Grösse seiner Kristalle, die oft die ganze Länge und Breite der Zellen einnehmen (s. Fig. 11), auszeichnet, sind *A. cepa* und *A. ascalonicum* zum Verwechseln ähnlich, so dass also auch hierin die Anschauung, diese beiden Kulturpflanzen gehörten ein und derselben Stammart an, eine Stütze findet. Ganz entsprechend der Zwiebelmorphologie, die *A. moschatum* mit ihren zerfasernden Schutzhüllen von den übrigen Vertretern dieser Sektion abson-

dert, zeichnet sich diese Spezies als einzige Art der Sektion durch das Fehlen von Kristallen aus (Typ. 10). In der Sektion *Schoenoprasum* gehen also die Ausbildungsformen des Calciumoxalat schön parallel mit der systematischen Verwandtschaft ihrer Arten.

4. Sektion *14lacrospatha* DON.

In dieser und der folgenden Sektion weichen die Kristallbildungen in zusammengehörigen Arten wieder weitgehend voneinander ab. *A. oleraceum* bildet den 6. Typus, welcher zwar keine richtige Artkonstanz besitzt und Uebergänge zum *cepa*- und *sativum*-Habitus aufweist. Zum Teil neigt auch *A. paniculatum* zu diesem Typus; *A. flavum* zeichnet sich durch seine regelmässig mit den Kristallzellen abwechselnden Sklerenchymfasern aus (Tafel VI, Fig. 2) und *A. pulchellum* wurde zusammen mit *A. carinatum* dem 1. Typus zugewiesen. Jedenfalls würde man sich auf Grund der Kristallvorkommnisse wohl kaum veranlasst sehen, die 3 Arten *A. paniculatum*, *A. flavum* und *A. pulchellum* in einer Gesamtart zu vereinigen, wie es ASCHERSON und GRAEBNER tun. Die beiden Arten *A. pulchellum* und *A. carinatum*, die beim Bestimmen sehr schwer auseinanderzuhalten sind, wenn bei letzterem ausnahmsweise einmal keine Brutzwiebeln im Blütenstande sitzen, lassen sich an Hand der Zwiebelchalen-Anatomie leicht unterscheiden: Die Zwiebelblätter von *A. pulchellum* enthalten nur wenig Sklerenchymfasern, die sich bald über dem Zwiebelgrund verlieren, die Oxalatausscheidung ist spärlich, die Kristalle klein; bei *A. carinatum* dagegen ziehen die Sklerenchymfaserbündel über die ganze Länge der Zwiebelchuppen, die Oxalatausscheidung ist reichlicher, die Kristalle erreichen mehr als die halbe Länge der Mesophyllzellen. Diese Befunde wären wohl erst an einem umfangreicheren Material von noch zahlreicheren Standorten als uns zur Verfügung standen, auf ihre Artkonstanz weiter nachzuprüfen; wie eingangs erwähnt, wurde vor allem den verschiedenen Kristallausbildungen nachgespürt, während eingehendere variationsstatistische Erhebungen unterbleiben mussten.

A. globosum enthält Kristallsand (9. Typus) und *A. kermesinum* gehört in den *sativum*-Typus.

5. Sektion *Molium* DON.

In dieser Sektion sind die Kristallbildungen am verschieden-
gestaltigsten: 2 Arten kommen dem ursinum-Typus zu, 3 weisen
Kristallsand auf, und je 1 Art gehört dem Typus *sphaerocephalum*
mit Trihydratdrusen (*A. chamaemoly*), dem Typus *mantanum*
(*A. neapolitanum*) und dem Typus *victoralis* (*A. moly*) an.
Nur die 3 nah verwandten Spezies *A. nigrum*, *A. multibulbosum*
und *A. atripurpureum* weisen eine einheitliche Kristallausbil-
dung auf (Typus *cepa*).

Ergebnis.

Nur in wenigen Fällen gehen die Kristallausbildungsformen
mit der systematischen Verwandtschaft parallel; um so grösser
wird dadurch natürlich der Wert der verschiedenen artkonstan-
ten Typen als Arterkennungsmerkmale, indem sie erlauben,
unter Umständen sich nahe stehende Arten auseinanderzuhalten,
und so eventuell diagnostisch zum Bestimmen herangezogen
werden können. Man erhält überhaupt den Eindruck, dass, wenn
man neben den Kristallen auch noch die spezifischen Skleren-
chymbildungen und Milchsaftschläuche (HANSTEIN, DE BABY)
auf ihre Artkonstanz untersuchen würde, man mit wenigen Aus-
nahmen jede der in Betracht kommenden 35 Arten auf Grund
der speziellen Anatomie der Zwiebelchuppen charakterisieren
könnte. Es liesse sich so ein vergleichend-anatomischer Bestim-
mungsschlüssel schaffen, dem zweifellos eine grosse praktische
Bedeutung zukäme, da die eingetrockneten Zwiebelblätter von
H e r b a r m a t e r i a 1 durch Einlegen in Alkohol sofort der
Untersuchung zugänglich werden.

Für die Systematik wichtig ist ferner das völlige Fehlen
von Raphiden (vgl. DE BARY), die ja für andere L i l i a c e e n
so charakteristisch sind. Die Milchsaftschläuche der Gattung
Allium, die anatomisch vielleicht mit den raphidenführenden
Kristallschläuchen vieler *Liliaceen* homolog sind, entbehren
vollständig der Kristalle (HANSTEIN). Ebenso stellt HEYDRICH
die Abwesenheit der Raphiden für die Gattung *Gagea* fest und
auch bei *Lloydia serotina* RCHB. konnten wir keine finden. Die

Unterfamilie der *Allioideae* scheint sich also durch das Fehlen von Raphiden auszuzeichnen (vgl. GATIN).

4. Beziehungen der Kristallausscheidungen zur Oekologie.

Da der Parallelismus zwischen systematischer Verwandtschaft und Ausscheidungsformen nicht besonders ausgeprägt ist, war zu untersuchen, ob diese vielleicht eher mit der speziellen Oekologie der verschiedenen *Allium*-Arten in Zusammenhang zu bringen sind. Die 35 Spezies wurden daher in Gruppen mit abnehmender Trockenheitsliebe wie folgt zusammengestellt:

1. Ausgesprochene Xerophyten, 2. Kulturlandbewohner (gleichgültig, ob es sich um Kulturpflanzen oder Unkräuter, die das bebaute Land bevorzugen, handelt), 3. Fels- und Schuttpflanzen, und schliesslich 4. Mesophyten (zum Teil schattenliebend) und Hygrophyten. Ohne besondere Untersuchung ist es natürlich lediglich nach den Beobachtungen auf Exkursionen und aus der Literatur (SCHINZ und KELLER, KIRCHNER, LÖW und SCHRÖTER, ASCHERSON und GRAEBNER, REGEL) kaum möglich, die spezielle Oekologie jeder Art, besonders aber der Mittelmeerpflanzen, eindeutig richtig zu beurteilen. Oft ist eine beträchtliche ökologische Variationsbreite vorhanden, die einer Art erlaubt, verschiedene Standorte zu besiedeln. Es mag daher sein, dass in der folgenden Zusammenstellung die eine oder andere Spezies etwas anders bewertet werden könnte. Es war ja auch nicht immer leicht, die grosse Zahl von Arten in nur 4 ökologischen Gruppen unterzubringen, doch schien uns eine grössere Aufsplitterung unzweckmässig. Bei jeder Art ist angegeben, welcher der 5 Sektionen sie angehört, ob faserähnliche (F) oder mehr isodiametrische Sklerenchymzellen (S) in ihren äussersten Schutzhüllen vorkommen, und welchen der aufgestellten 10 Typen die Kristallausscheidungen angehören.

Wenigstens das einheimische Tribus der *Alleae*; die *Agapantheae* müssten erst noch genauer untersucht werden; GATIN gibt in der Blütenregion keine Raphiden an.

1. Xerophyten.

Sektion	Arten	Sklerenchym	Kristalltypus
<i>P</i> 077'1071	<i>A. r otundum</i>	F	4. Typus <i>sphaerocephalum</i> (Trihydrat-Drusen)
	<i>A. sphaerocephalum</i>	F	4. Typus <i>sphaerocephalum</i> (Trihydrat-Drusen)
<i>Molium</i>	<i>A. chamaemoly</i>	S	4. Typus <i>sphaerocephalum</i> (Trihydrat-Drusen)

Die Dünenpflanze *A. chamaemoly* wurde den beiden andern Arten, deren xerotherme Standorte hinlänglich bekannt sind, zugesellt. Es scheint, dass die Calciumoxalat-Ausscheidung bei diesen Xerophyten besonders stark ist, da hier die in Fig. 4 abgebildeten Trihydratdrusen entstehen.

2. Kulturlandbewohner.

Sektion	Arten	Sklerenchym	Kristalltypus
<i>Porum</i>	<i>A. sativum</i>	—	2. Typus <i>sativum</i>
	— <i>.vineale</i>	F	2. » »
	— <i>ampeloprasum</i>		7. » <i>ampeloprasum</i>
<i>Schoeno-</i>	<i>A. fistulosum</i>	—	1. » <i>cepa</i>
<i>prasmum</i>	— <i>cepa</i>		1. » »
	— <i>ascalonicum</i>	—	1. » »
<i>Molium</i>	<i>A. nigrum</i>	?	1. » »
	— <i>multibulb0821172</i>	F	1. » »
	— <i>atripurpureum</i>	?	1. » »

Diese Arten sind zum Teil ebenso trockenheitsliebend wie diejenigen der vorigen Gruppe; doch bilden sie durch ihre Vorliebe, bearbeitetes Kulturland zu besiedeln, eine Einheit, obwohl die wenigsten ausschliesslich auf solche Standorte angewiesen sind. Man erkennt, wie vorherrschend in dieser ökologischen Gruppe der *cepa*-Typus der Kristallausbildung ist. Wenn man dazu noch berücksichtigt, wie nahe der Kristallhabitus der Typen 2 und 6 demjenigen von Typus 1 kommt (s. Fig. 10), so gelangt man zum Schlusse, dass der *cepa*-Typus für die Kristallausscheidung der Kulturlandarten kennzeichnend ist.

3. Fels- und Schuttbewohner.

Sektion	Arten	Sklerenchym	Kristalltypus
Schoeno- prasum	<i>A. schoenoprasum</i>		5. Typus <i>schoenoprasum</i>
	— <i>moschatum</i>		10. <i>victoralis</i> (keine Krist.)
Rhizi- ridium	<i>A. victoralis</i>		10. » »
	— <i>strictum</i>		10. » »
	— <i>montanum</i>		8. » <i>montanuni</i> (T u. M)
	— <i>ochroleucum</i>		1. <i>cepa</i>
Macro- spatha	<i>A. paniculatum</i>		1.
	— <i>flavum</i>		1. »
	— <i>pulchellum</i>	F	1.
	— <i>kermesinum</i>	F	2. <i>sativum</i>
	— <i>globosum</i>		9. <i>ylobosum</i> (Krist'sand)
<i>Molium</i>	<i>A. roseum</i>		9.

Bei den Fels- und Schuttpflanzen ist es am schwersten, ohne eingehende Untersuchung zu sagen, ob es sich ökologisch um eine einheitliche Gruppe handelt, da ja die Wasserführung in Gesteinsritzen und Schutthalden recht verschieden sein kann. So wird z. B. für *A. victoralis* vor allem die «Tropfregion» unterhalb von Felsen, für *A. roseum* dagegen «ziemlich trockene Stellen auf steinigen Plätzen» angegeben (KIRCHNER, Löw und SCHRÖTER). Morphologisch und anatomisch bilden diese Arten, mit Ausnahme von *A. roseum*, wo eigenartig gewundene Sklerenchymzellen auftreten (BALDRATTI), alle das gleiche Bild: Die Zwiebeln besitzen harte, oft zerfasernde Schutzhüllen, die aus langgestreckten faserähnlichen Sklerenchymzellen (F) bestehen. Dies gilt auch für die 1. Gruppe der ausgesprochenen Xerophyten, während die Faserschutzhüllen der 2. und 4. hier aufgestellten ökologischen Gruppen nur vereinzelt auftritt. Es scheint daher, dass sich das Fasersklerenchym mit Vorliebe bei Arten trockener und steiniger oder felsiger Standorte besonders entwickelt hat. Häufig ist die Kristallausscheidung bei Zwiebeln, deren äusserste häute stark sklerifiziert sind, auffallend gering. Bei den 3 ersten Arten dieser Gruppe fehlen die Kristalle sogar völlig (vgl. auch *A. moly*, 4. Gruppe) und die übrigen Vertreter der Fels- und Schuttbewohner klassieren sich in den *sativum*-

und cepa-Typus (einschliesslich *schoenoprasum*-Typus) oder sie weisen Kristallsand auf, welches Verhalten bereits zu den meso- und hygrophilen Arten hinüberleitet. Ebenfalls «mesophiler Art» sind die Kristallvorkommnisse bei *A. montanum*; denn der Fall, dass Trihydrat (T) und Monohydrat (M) nebeneinander auftreten, ist sonst auf feuchtigkeitsliebendere Arten beschränkt. Wenn also in KIRCHNER, Löw und SCHRÖTER *A. montanum* direkt als Xerophyt bezeichnet wird, so muss hier eine Ausnahme von der Regel vorliegen, die sich immer deutlicher herauschält, dass nämlich die Ausbildungsform der Kristalle weitgehend von der speziellen Oekologie der einzelnen Arten abhängt.

4. Meso- und Hygrophyten.

Sektion	Arten	Sklerenchymz	Kristalltypus
Macro-	<i>A. carinatum</i>	F	1. Typus <i>cepa</i>
	<i>spatha</i> — <i>oleraceum</i>	F	6. » <i>oleraceum</i>
Porum	<i>A. scordoprasum</i>		8. <i>montanum</i>
	— <i>ampeloprasum</i>		7. <i>ampeloprasum</i>
Rhizi-	<i>A. suaveolens</i>	F	9. <i>globosum</i> (Sand)
	<i>ridium</i>		
Maiuni	<i>A. paradoxum</i>		9.
	— <i>subhirsutum</i>		9.
	— <i>neapolitanum</i>	S	8. <i>montanum</i>
	— <i>ursinum</i>	S	3. » <i>ursinum</i>
	— <i>triquetrum</i>	S	3.
	— <i>moly</i>	S	10. <i>victoralis</i> (ohne Krist.)

Die feuchtigkeitsliebenderen A//ium-Arten zeichnen sich also vor allem durch kleinere Trihydratkristalle (*ursinum*-Typus), durch gleichzeitiges Auftreten von Trihydrat und Monohydrat (*montanum*- und *ampeloprasum*-Typus) oder monoklinem Kristallsand (Typus *globosum*) aus. Die Reihe der Fig. 10, in der Monohydrat auftritt und immer mehr an Bedeutung gewinnt (Typus 7-9), herrscht hier vor.

Besitzt eine sklerenchymatisch verdickte Aussenepidermis (v. TAVEL, 5.445).

An diese Feststellungen wären nun zweckmässigerweise physiologische Untersuchungen anzuschliessen (die aber den Rahmen dieser Arbeit überschreiten würden), um zu erfahren, warum in den hygrophileren Anium-Arten das Monohydrat gegenüber dem Trihydrat bevorzugt wird. Dass das Monohydrat nicht in wohlausgebildeten Kristallen, sondern in abgerundeten Plättchen oder vor allem in formlosem Kristallsand auftritt, ist auf Grund des physikalisch-chemischen Studiums des Systemes Calciumoxalat-Wasser (FREY 1923, 1925) leicht verständlich, da es, wie schon angedeutet worden ist, ein geringeres Kristallisationsvermögen besitzt. Warum aber die Kristallisationsbedingungen, die in den xerophileren Arten ausschliesslich Trihydrat entstehen lassen, sich bei den hygrophileren zugunsten des Monohydrates verschieben, könnte erst auf Grund von osmotischen, Viskositäts- und pH-Messungen des Zellsaftes ermittelt werden. Vermutlich treten bei den trockenheitsliebenderen Arten eher Uebersättigungszustände an Calciumoxalat auf (grössere Viskosität, rasche Konzentrationssteigerung oder dergleichen), die ja vor allem die Bildung des metastabilen Trihydrates begünstigen, während in den Meso- und Hygrophyten der Typen *montanum* und *globosum* wohl ähnliche Fällungsreaktionen auftreten wie in vitro, wo oft auch formloses Monohydrat neben Trihydrat-Bipyramiden entsteht (FREY 1925).

Zusammenfassend kann gesagt werden: die verschiedenen Ausbildungsarten des Calciumoxalates der Allium-Arten stehen in viel engerem Zusammenhange mit ökologischen als mit systematischen Einheiten. Selbst in den vereinzelt Fällen, wo Beziehungen der Kristallbildung zur Systematik gefunden worden sind, ist offenbar die Oekologie der massgebende Faktor, da die wenigen nahverwandten Spezies mit gleichen Kristall-Ausbildungsformen, auch in dieselben ökologischen Gruppen gehören. Für die systematische Anatomie, die den Zweck verfolgt, die Arten auf Grund der Anatomie zu

¹ Ganz ähnlich sagt v. TAYEL (S. 457) vom mechanischen Gewebe der Zwiebeln verschiedener Gattungen der Liliaceen: „Der Grad der Ausbildung der mechanischen Elemente hat mit der systematischen Verwandtschaft der Pflanze nichts zu tun, hängt vielmehr ab von der Beschaffenheit des Standortes.“

bestimmen, ist dieser Sachverhalt günstig, da morphologisch nahverwandte Arten, die sich in ihrer Oekologie unterscheiden, eventuell auf Grund der Kristallvorkommnisse auseinander gehalten werden können.

Es muss immerhin bedacht werden, dass die Oekologie nicht der alleinbestimmende, sondern nur der Hauptfaktor für die Ausbildungsformen der Oxalat-Ausscheidungen vorstellt. Diese kann nämlich auch anatomisch auf korrelativem Wege beeinflusst werden (z. B. Art und Grad der Sklerifizierung; vgl. 10. Typus ohne Kristalle).

5. Entwicklungsgeschichte der Kristalle.

Wichtiger als eine eingehende physiologische Untersuchung der Kristallbildung war für unsere Studie mit Rücksicht auf die zur Diskussion stehenden Artspezifität der Ausbildungsformen des Calciumoxalates, die entwicklungsgeschichtliche Seite des Problems. Wenn die Kristallformen bei derselben Art in den Zwiebelblättern von verschiedenen Altersstufen oder Austrocknungsstadien wechselten, so würde natürlich ihr Wert als Artmerkmal sehr herabgesetzt.

Die Entstehungsgeschichte der Kristalle wurde daher bei kultivierten Arten genau verfolgt; besonders eingehend bei *A. cepa*, dessen Verhalten hier ausführlich wiedergegeben werden soll: Bei der Keimung fallen die merkwürdigen Krümmungen des Kotyledons auf, die von SACHS und KLEBS beschrieben worden sind. Das Calciumoxalat tritt schon in ganz jungen Keimpflanzen, die kaum 2 Wochen über der Erde erschienen sind, auf, und zwar in Form von kleinen Bipyramiden (also *ursinum*-Typus). Jede Mesophyllzelle enthält einen solchen Kristall; sie sind ungefähr von der gleichen Grösse wie die gut sichtbaren Kerne und sehr beweglich. Wie man den Objektisch des schief gestellten Mikroskopes auch drehen mag, immer fallen sie sofort auf den Zellgrund. Ob sie deshalb als Statolithen angesprochen werden dürfen, ist schwer zu sagen. Jedenfalls lässt sich aber dieses «zu Boden sinken»; der Kristalle bei allen Arten bis zum Austrocknen der Zellen verfolgen. Dies ist auch der Grund, warum in vielen Zeichnungen (Fig. 1, 4, 9, 12), die alle in ihrer natürlichen Lage orientiert sind, die Kristalle nicht

unten in der Zelle, sondern auf einer Seitenwand liegen, da ja die Zwiebel in der Botanisierbüchse nicht stehend, sondern liegend heimgebracht und nachher auch in dieser Stellung getrocknet wird! (Fig. 9 besonders schön.)

Das ursinum-Stadium der cepa-Kristalle dauert aber nur kurze Zeit; sobald mehr Oxalat ausgeschieden wird, gehen sie durch den *sativum*-Typus, der nur ganz vorübergehend zu beobachten ist, in den cepa-Habitus über (vgl. Fig. 10). Wenn die Zwiebel zu schwellen beginnt, sind alle Kristalle schlanke Prismen geworden; diese sind zwar im Vergleich zu denen ausgewachsener Zwiebeln sehr klein, aber sie besitzen bereits den für *A. cepa* typischen Habitus.

Auch bei *sativum*-Zwiebelchen und, was noch wichtiger ist, bei jungen *schoenoprasum*- und *sphaerocephalum* - Zwiebeln konnte die für die ausgewachsenen Arten charakteristischen Kristallausbildungen beobachtet werden; bei der letzteren Art ist dies besonders auffällig, da zu erwarten gewesen wäre, dass das Ansetzen der kleineren Prismen an das grössere, zentrale erst erfolge, wenn jenes in einer Richtung bald die Ausmasse der Zelle erreicht habe; ganz im Widerspruch dazu finden sich unter der Epidermis des Nährblattes junger Zwiebeln bereits niedliche kleine Trihydrat-Drusen. Die **A u s b i l d u n g s f o r m** der Kristalle ist also auch für junge Zwiebeln ein Artmerkmal.

Die zweite Aufgabe war, zu entscheiden, ob die Kristallformen sich verändern, wenn die Zwiebelhäute eintrocknen. Bei lebendem Material von *Allium cepa* kann man beobachten, dass in ausgereiften Zwiebeln die trockenen Spitzen der tieferen fleischigen Nährblätter normal entwickelte Kristalle aufweisen (wie Fig. 1), während die saftige Blattbasis im Innern der Zwiebel nur ganz winzige Kriställchen enthält. In den äusseren fleischigen Blättern besitzen diese trotz ihrer Kleinheit doch den typischen cepa-Habitus; in tiefer gelegenen Schichten dagegen zeigen sich nurmehr Kristallisationsanfänge, die mit dem Polarisationsmikroskop aufgedeckt werden müssen. Sie sind bis zum 6. Nährblatt, d. h. bis zur Zwiebelknospe hinein vorhanden. Schält man nun eine Speisezwiebel bis auf das erste saftige Nährblatt, so trocknet dieses im Laufe weniger Wochen lang-

sam ein und verwandelt sich in eine neue Schutzhülle. Bei diesem Vorgange kann man verfolgen, wie die Trihydrat-Kriställchen zu normalen grossen Individuen heranwachsen. Dasselbe geschieht, wenn man die Zwiebeln bis auf die 2., 3. usw. fleischige Schicht schält. Immer vergrössern sich die Kristalle, während des Austrocknungsprozesses auffällig; freilich scheinen die Kristallisationsbedingungen vom 3. Nährblatte an etwas andere zu sein, da die ursprünglich im Polarisationsmikroskop eben noch sichtbaren Kristallkeime nicht mehr zu Trihydrat-Prismen, sondern zu rundlichen Monohydrat-Drusen heranwachsen. Es erhebt sich nun die Frage: ist die Kristallvergrösserung lediglich eine Weiterkristallisation infolge des Austrocknens des Zellsaftes, d. h. war das ausfallende Calciumoxalat schon vorher gelöst in den Zellen, oder entstehen die Oxalationen erst als Begleiterscheinung der chemischen Vorgänge, die die Nährstoffe des an die Oberfläche gerückten Blattes mobilisieren und in die tiefer liegenden Nährblätter schaffen. Um dies zu entscheiden, wurden die Nährblätter von der 1.-6. fleischigen Schicht aus der Zwiebel losgetrennt und bei Zimmertemperatur im gleichen Raume, wo die geschälten Zwiebeln des obigen Versuches lagen, langsam getrocknet. Diese Blätter werden nun nicht häutig und durchscheinend, wie es im vorigen Falle geschieht, sondern sie bleiben dick, werden beinhart und spröde. Dies ist ein weiterer Beweis für die bei KIRCHNER, LÖW und SCHRÖTER (S. 363) beschriebene Beobachtung, dass bei der Umwandlung der Nährblätter in häutige Schutzhüllen nicht einfach ein Vertrocknen, sondern eine Entleerung des Mesophylls stattfindet. Die Kristallanlagen verändern sich, wie aus dem Vergleiche von Flächenschnitten, die vor und nach dem Versuche gemacht worden waren, hervorgeht, beim Austrocknungsversuch in keiner Weise. Es geht daraus hervor, dass das auskristallisierende Calciumoxalat nicht gelöst in den Mesophyllzellen vorhanden ist, sondern dass die Oxalationen erst beim Entleeren der Blätter in grösserer Menge entstehen und sich mit vorhandenen Calciumionen kombinieren. Es wird nun auch verständlich, warum mehrere Arten mit besonders entwickelten

Faserschutzscheiden kristallfrei sind (10. Typus); bei diesen müssen eben keine mesophyllreichen Blätter durch Entleerung ihres Parenchyms in häutige Schutzhüllen verwandelt werden. Der Artmerkmal-Charakter des Kristallhabitus bestätigt sich also auch für die äusseren fleischigen Nährblätter, während er für die tiefer gelegenen eine gewisse Einschränkung erfährt (Monohydrat-Drusen bei *A. cepa*).

Zuletzt wurde noch die Frage geprüft, ob etwa die Kristallformen von der Grösse der Mesophyllzellen abhängig sei. Es wäre ja z. B. denkbar, dass bei *A. sativum* (Fig. 2) der gedrungenere Habitus der Kristalle gegenüber *A. cepa* durch ihre kürzeren Mesophyllzellen bedingt würde. Bei Arten mit dicken Zwiebeln sind die Mesophyllzellen quer zum Blattnerven-Verlaufe orientiert und beträchtlich in die Länge gezogen (Fig. 1, 11), bei dünneren Zwiebeln dagegen bleiben sie isodiametrisch (Fig. 2, 7) und können schliesslich bei ganz schlanken Zwiebeln und im Gebiete, wo die fleischigen Scheiden in die Laubblätter übergehen, sogar parallel zu den Nerven gerichtet sein (Fig. 3). Es ist klar, dass die Form der «Kristallisier schale», als welche wir hier die Zellen deuten können, einen Einfluss auf den Kristallhabitus haben muss, sobald die Kristallindividuen eine gewisse Grösse überschreiten. Es tritt zwar selten der Fall ein, dass sie so gross werden wie die Zellen, s. Fig. 11, die sehr schön zeigt, wie der Platz in jeder Zelle völlig ausgenützt ist). Aber auch für Kristallgrössen, wie sie in Fig. 1 und 2 auftreten, ist die Zellform schon massgebend. Da jedoch, wie oben gezeigt worden ist, schon ganz kleine Kristalle in jungen Zwiebelhäuten die für die betreffende Spezies charakteristische Ausbildungsart aufweisen, kann die Zellform nachher nur noch als sekundärer Faktor in Betracht kommen.

Die verschiedenen Ausbildungsformen sind somit vor allem von der von Art zu Art verschiedenen Zusammensetzung der «Mutterlauge», d. h. des Zellsaftes, in dem die Kristalle entstehen, abhängig. Wie erwähnt worden ist, stehen physikalisch-chemische Methoden zur Verfügung, um zu entscheiden, wann Trihydrat und wann Monohydrat entstehen muss. Wodurch aber das Vorherrschen oder Fehlen bestimmter Kristallformen des Trihydrates bedingt wird, entzieht sich vorläufig unseren Unter-

Buchungsmethoden. Es sind wahrscheinlich sogen. «Lösungsgenossen», die den verschiedenen Habitus (z. B. das Fehlen der Bipyramide bei *A. schoenoprasum*) verursachen; welcher Art diese Stoffe aber sind, müsste man empirisch ausprobieren, wobei es dem Zufall überlassen bliebe, ob man auf ein Salz oder dergleichen stossen würde, das die Ausbildung der Formen beeinflusst.

So herrschen offenbar bei jeder *Allium*-Art in den als kleine «Kristallisierschalen» anzusprechenden Zellen etwas andere Kri-

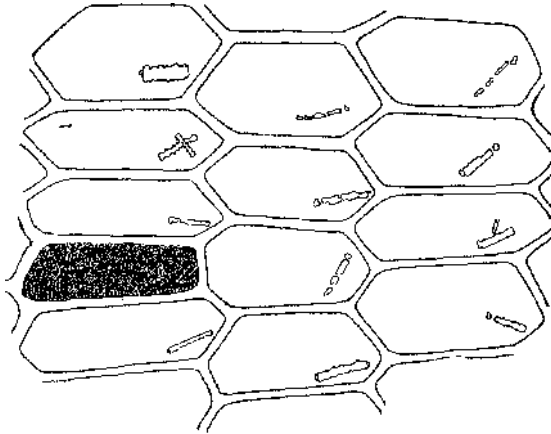


Fig. 12. *Allium ochroleucum*, blassgelber Lauch (Typus *cepa*).
Trihydrat. Kristalle in Auflösung begriffen.
Links eine Zelle mit Anthozyan (schwarz), gez. A. Frey.

stallisationsbedingungen. Diese sind zwar nicht zeitlebens einer Zwiebel konstant und unveränderlich, denn die Kristalle gehen in seltenen Fällen wieder in Lösung (Fig. 12) oder das Trihydrat wandelt sich, wie früher angegeben worden ist (FREY 1925, S. 24), in Monohydrate um. Wenn aber die Kristalle einmal gebildet sind, können erst recht beträchtliche Verschiebungen der Bedingungen im Zellsaft Veränderungen an den Kristallen (Lösung, Umwandlung) bewirken; kleinere Schwankungen in der Zusammensetzung des Milieus, die während der Kristallisation die Kristallbildung morphogenetisch beeinflussen würden, sind den fertig ausgebildeten Kristallen gegenüber wirkungslos. Wesentlich ist daher, dass die Kristallisationsver-

hältnisse zur Zeit der Hauptausscheidung von Calciumoxalat, d. h. während der Entleerung der Blätter, die dem Austrocknen vorangeht, für jede Art wieder etwas anders, für ein und dieselbe Art aber immer wieder die gleichen sind. Die Kristalle sind also gewissermassen ein fixiertes («versteinertes») Abbild der spezifischen physikalisch-chemischen Verhältnisse in den Zellen während der Ausscheidung; offenbar sind diese bei einer Art immer dieselben, woraus sich die grosse Artkonstanz von Kristallhabitus und Ausbildungsformen des Calciumoxalates in den Zwiebelhäuten der Gattung *Allium* erklären.

Zusammenfassung.

Die Ausbildungsformen des Calciumoxalates, die in den Zwiebelhäuten der Gattung *Allium* von Art zu Art verschieden sind, wurden in 10 Typen eingeteilt. Die Unterschiede äussern sich in mannigfacher Weise: a) verschiedener Kristallhabitus des Trihydrates (d. h. verschiedene Ausbildung der Kristallformen Prisma und Bipyramide), (Typus *cepa*, *sativum*, *ursinum*, *schoenoprasum* und *oleraceum*), b) besondere Gruppierung der Trihydratkristalle (Typus *sphaerocephalum*), c) Auftreten von Monohydrat, das ein schlechteres Kristallisationsvermögen besitzt (bleibt gewöhnlich kleiner, Fehlen von Kristallformen), neben Trihydrat (Typus *montanum* und *ursinum*), d) ausschliessliche Bildung von Monohydrat in Form von Kristallsand (Typus *globosum*) und e) Fehlen von Kristallen (Typus *victoralis*).

Das Vorkommen dieser verschiedenen Ausbildungsformen scheint nicht durch die systematische Verwandtschaft, sondern die spezielle Oekologie der einzelnen Arten bestimmt zu sein, und zwar so, dass die Bildung von Monohydrat bei den meso- und hygrophilen Arten begünstigt wird.

Die Unterschiede im Kristallhabitus sowohl wie das Auftreten der beiden Hydratstufen allein oder nebeneinander sind bei Individuen verschiedener Standorte, sowie in verschiedenem Alters- und Austrocknungszustand artkonstant.

Literatur.

Eine vollständige Zusammenstellung der ökologischen, systematischen, morphologischen und anatomischen Arbeiten über die Gattung *Mim* bis 1913 findet sich bei KIRCHNER; Löw und SCHRÖTER, s. unten.

- 1891 AIWANGELL G. Sull'ossalate calcico criptocristallino, und Sulla polvere cristallina e stille druse d'ossalato calcico. Nuovo Giorn. Bot. Ital. 23, 368 und 489. (1891).
- 1905/07 ASCHEBSON und GILIEBNER, Synopsis der mitteleuropäischen Flora 3 95-167. Leipzig 1905/07.
- 1897 BALDRATTI, J. La struttura e la interpretazione morfologica della perula del bulbo di alcune specie del Geriere *Allium*. Nuovo Giorn. Bot. Ital. 4, 214-223 (1897).
- 1891 BERTRAND, C. Eg. Des caractères que l'anatomie peut fournir à la classification des végétaux. Bull. Soc. Hist. Nat. 4 (1891).
- 1921 CZAPEK, F. Biochemie der Pflanze 3, 66-79, Jena 1921.
- 1877 DE BART, A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane 5. 149 u. 154. Leipzig 1877.
- 1826 DON, G. Mein. Werner. Soc. 6. 4ff. (1926).
- 1923 FREY, A. Les formes cristallines de l'oxalate de calcium dans la plante et les causes qui déterminent ces formes. C. r. Soc. Phys. et Hist. Nat. Geneve 40, 9 (1923).
- 1924 Vergleich des Whewellit mit Mikrokristallen von Calciumoxalat-Monohydrat, Schweiz. Min. Mitt. 4, 16 (1924).
- 1925 — Calciumoxalat-Monohydrat und Trihydrat in der Pflanze. Eine physiologische Studie auf Grund der Phasenlehre. Diss. E. T. FL Zürich 1925 und Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 70. 1-65 (1925).
- 1920 GATIN, V. C. Recherches anatomiques sur le pédoncule et la fleur des Liliacées. Anières. Rev. gén. de Bot. 32. 419-431 (1920).
- 1901 GLÜCK, H. Die Stipulargebilde der Monokotyledonen. Verh. Nat.-Med. Ver. Heidelberg N. F. 7, 76 (1901).
- 1897 ff. GRAVIS A. Archives de l'Inst. bot. de l'Université de Liege, Bruxelles chez Hayez dès 1897.
- 1864 HANSTEIN, J. v. Die Milchsaftgefäße und die verwandten Organe der Rinde, S. 149. Berlin 1864.
- 1908 HEGT, G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa 2, 213-234. München.
- 1890 HEYDRICH, L. Beiträge zur vergleichenden Anatomie einiger Zwiebelgewächse. Diss. Halle 1890.
- 1850 IRMISCH Th. Zur Morphologie der monokotylen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850.
- 1912/13 KIRCHNER, Löw und SCHRÖTER. Die Lebensgeschichte der Pflanzen Europas. Gattg. *Allium* Lief. 16/17 Stuttgart 1912/13.
- 1881/85 KLEES, G. Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Unters. Inst. Tübingen 1, 572 (1881-1885),
- 1883 RADLKOFER, L. Über die Methoden in der botanischen Systematik, insbesondere die anatomische Methode. Festrede München 1883.

- 1863 SALIS, J. Über die Keimung von *Allium cepa*. Bot. Ztg. 21, 57 und 65 (1863).
- 1927 SCHAEDE R., Austreiben der Zwiebeln von *Allium cepa* infolge von Wasseraufnahme nach Verletzung, Biol. d. Pfl. 15, 117-125 (1927).
- 1922 Sambiz und KELLER, Exkursionsflora der Schweiz. Zürich 1923.
- 1899 SOLEEREDER, H. Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttg, 1899.
- 1887 TATTEL, F. v. Die mechanischen Schutzvorrichtungen der Zwiebeln. Ber. Deut. Bot. Ges. 5, 438-458 (1887).
- 1875 REGEL, E. Alliorum adhuc cognitorum Monographia Petropolis 1875.
- 1889 VESQUE, J. De l'emploi des caractères anatomiques dans la classification der veCtaux. Bull. Soc. Bot. de France 36 (1839).
- 1923/25 WALICER, J. C. Disease Resistance to Onion Smudge. Journ. Agricult. Research 24, 1019 (1923) vgl. auch 30, 175 (1925).
- 1911 WENMNA, C. Pflanzenstoffe S. 94-96. Jena 1911.

Tafel VI.

Mikrophotographien von Zwiebeln (Flächenaufsicht) im polarisierten Lichte zwischen gekreuzten Nicols. S-S gibt die Schwingungsrichtung des Polarisators an.

T a f e l i g. 1. *Allium sativum*: Trihydrat-Kristalle kurz, wenig länger als breit.

2. *Typus sativum*. Leitz Obj. 3 Ok. 10 Verg. 70.

T a f e l i g. *flavum*: Trihydratkristalle viel länger als breit. 1. *Typus cepa*. Zwischen je einer Reihe von Kristallzellen verlaufen Sklerenchymfasern, die auch stark doppelbrechend sind. Leitz Obj. 6. Ok. 10. Verg. 70.

T a f e l i g. 3. *Allium montanum*: In jeder Mesophyllzelle findet sich neben den schwach doppelbrechenden, und daher nur wenig aufleuchtenden, Trihydratkristallen ein dünnes sehr stark doppelbrechendes, abgerundetes Monohydrat-Plättchen. Die Kristalle sind alle so orientiert, dass sie maximal aufleuchten (45 °-Stellung), so dass der Unterschied der Stärke der Doppelbrechung zwischen den beiden Hydratstufen klar zum Ausdruck kommt. 8. *Typus montanum*. Leitz Obj. 6. Periplan. Ok. 10 Verg. 320.

T a f e l i g. 4. *Allium globosum*: Die Mesophyllzellen sind angefüllt mit „Kristallsand“ von Monohydrat ; in einzelnen Zellen lässt sich die Kristallform der monoklinen Täfelchen deutlich erkennen. 9. *Typus globosum*. Leitz Obj. 6. Ok.10 Verg. 320.