Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Beiträge zur Biologie von *Hydrolea spinosa* L. mit besonderer Berücksichtigung von Fruchtwand und Samenentwicklung

Von

Elise Kainradl

(Sr. Cantia)

Aus dem botanischen Institut der Universität Innsbruck

(Mit 2 Tafeln und 10 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 28. April 1927)

Das Genus *Hydrolea* ist ausschließlich tropisch und findet sich in etwa 170 Arten ganz besonders in Nordamerika verbreitet; aber auch in Indien, Madagaskar und den Sandwichinseln sowie im tropischen Afrika und in Südamerika hat es seine Vertreter.

Hydrolea spinosa ist eine in Amerika beheimatete *Hydrophyllaceae*, welche an sumpfigen Standorten gedeiht.

Wohl finden sich in der Literatur, und zwar speziell in älteren systematischen Sammelwerken[1] ziemlich ausführliche Angaben über Morphologie und Anatomie dieser Pflanze, welche ich in der Folge werde zu bestätigen haben, aber entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über den Bau der Fruchtwand und des Samens sind, wie es scheint, noch nicht gemacht worden. Es mußte daher meine Aufgabe sein, die Untersuchung besonders in dieser Richtung zu führen und dies um so mehr, als schon eine flüchtige Beobachtung lehrt, daß gerade diese Teile der Pflanze ganz interessante Eigentümlichkeiten aufweisen.

Das Untersuchungsmaterial war zum Teil von meinem verehrten Lehrer Prof. Dr. E. Heinricher in Buitenzorg auf Java gesammelt und mir gütig zur Bearbeitung überlassen worden; zum Teil stammte es aus den Gewächshäusern der botanischen Gärten von Göttingen und Hötting bei Innsbruck.

Das Javamaterial war mit Alkohol fixiert und bestand aus Blatt- und Blütensprossen einer erwachsenen Pflanze sowie aus Früchten, welche sich bereits der Reife näherten; jüngere Stadien der Samenanlagen zum Zwecke entwicklungsgeschichtlicher Unter-

---

[1] Flora Brasiliensis, III, Meißner, 1869.

Baillon, Histoire des plantes, X, 1890.

Chodat und Hassler, *Plantae Hasslerianae*, 1885—1902. Bull. Herb. Boiss. 2. Sér., IV, 1904.

De Candolle, Prodromus Syst. Nat. R. Veg., X.

Luerssen, Medicin. pharmac. Botanik, II.

Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. IV, Abt. 3*a*, 1892.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

suchungen fehlten nahezu ganz. Zu diesem Teil der Arbeit benützte ich Alkoholmaterial aus Göttingen und von mir selbst gesammeltes aus dem botanischen Garten von Innsbruck. Die reifen Samen stammten aus Göttingen.

Den anatomischen Untersuchungen dienten zum größten Teil Handschnitte; nur bei Erforschung der Samenanlagen kamen Mikrotomschnitte von 3 bis 5 μ in Betracht. Für Färbung der Schnitte wurde Kernschwarz, Pikrokarmin nach Weigert, alkalischer Boraxkarmin und Delafield'sches Hämatoxylin verwendet.

Meinen speziellen Untersuchungen der Fruchtwand und des Samens schicke ich der Vollständigkeit halber eine Zusammenfassung über systematische Stellung, Morphologie und Anatomie der Pflanze im allgemeinen voraus, gestützt auf die einschlägige Literatur und die eigenen Beobachtungen.

Hydrolea spin. gehört nach Peter[1] in die Reihe der *Tubiflorae* zur Familie der Hydrophyllaceen, welche nahe Beziehungen zu den Polemoniaceen und Borraginaceen aufweist. Die Familie erscheint in vier Unterfamilien gegliedert: 1. *Hydrophylleae,* 2. *Phacelieae,* 3. *Nameae,* 4. *Hydroleae.*

Im Königsberger serodiagnostischen Stammbaum[2] steht die Familie der Hydrophyllaceen zwischen den Borraginaceen und Verbenaceen. De Candolle[3] stellt sie zwischen die Borraginaceen und Scrophulariaceen; *Hydrolea spin.* läßt, besonders in den embryonalen Verhältnissen, deutliche Beziehungen zur letztgenannten Familie erkennen, wovon ich später noch zu sprechen haben werde.

Die krautige Pflanze gedeiht nur an feuchten, sumpfigen Standorten und hat einen aufrechten, nahezu 1 *m* hohen, verzweigten Stamm.

Nach den Beobachtungen an der im Gewächshause des botanischen Institutes in Innsbruck kultivierten Pflanze scheint *Hydrolea spin.* mehrjährig zu sein; bestimmte diesbezügliche Angaben fehlen in der eingangs erwähnten Literatur.

Die Wurzelbildung von *Hydrolea spin.* wäre nach T. Freidenfelt's[4] Einteilung als Hydrophyt-Adventivwurzel mit reichlicher Nebenwurzelbildung zu bezeichnen. Die Keimwurzel stirbt allerdings nicht ab, erscheint aber doch dadurch reduziert, daß Adventivwurzeln in großer Zahl am hypokotylen Stammteile erzeugt werden. Die Textfiguren 1 und 2 geben Wurzelquerschnitte eines jüngeren und älteren Entwicklungsstadiums wieder. Das gut ausgebildete Durchlüftungsgewebe entspricht ganz dem Charakter der Sumpfpflanze. Perikambium und Endodermis sind typisch entwickelt; unter der Epidermis findet sich eine ausgeprägte Exodermis, die in späteren Stadien ihre Gestalt wesentlich ändert. (Siehe Textfigur 2.)

---

[1] Peter in Engler Prantl, a. a. O.
[2] Reuter, Bot. Archiv, XIII. Bd., 1926.
[3] De Candolle, a. a. O.
[4] T. Freidenfelt, Studien über die Wurzel krautiger Pflanzen. Flora 1902, Bd. 91, p. 163.

© Biologiezentrum Linz; download unter www.biologiezentrum.at

Der aufrechte derbe Sproß ist mit Dornen bewehrt, welche schon durch ihre Stellung in der Achsel von Laubblättern deutlich als umgewandelte Sprosse charakterisiert erscheinen; ja, diese Astdornen tragen zum Teil sogar noch Laubblättchen und zeigen, wenigstens an ihrer Basis, dieselbe drüsige Behaarung wie der normale Sproß. Das Bild eines Stengelquerschnittes, Fig. 3, entspricht vollkommen den diesbezüglichen Angaben Schlepegrells,[1] doch fehlt seinen Ausführungen die zeichnerische Wiedergabe. Als charakteristisch für alle *Hydrolea*-Arten erwähnt Schlepegrell die Stärkescheide und die großen schizogenen Luftkanäle im Rinden-

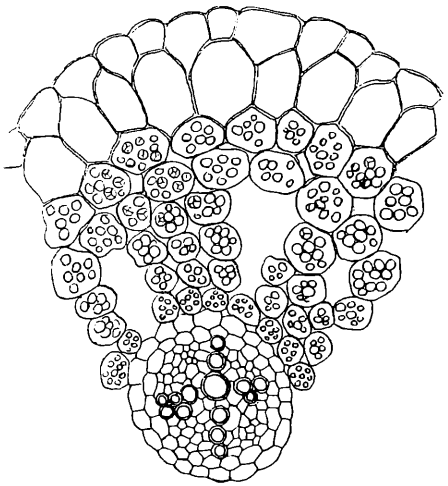


Fig. 1. Wurzelquerschnitt, jüngeres Stadium.

gewebe. Die Astdornen zeigen im wesentlichen denselben anatomischen Bau wie der Stamm, nur tritt hier naturgemäß das Prinzip der Festigung in den Vordergrund. (Fig. 4.)

Die 7 bis 8 *cm* langen, kurzgestielten, elliptischen, ganzrandigen Blätter sind in zwei Fünftelstellung spiralig angeordnet, dorsiventral gebaut und beidseitig mit langgestielten Köpfchendrüsen sowie einzelligen Borstenhaaren dicht besetzt. Wie in den Grenzzellen der Luftkanäle des Sprosses, so finden sich Ca-Oxalatdrusen auch im Blatte, und zwar subepidermal in besonderen, durch ihre Größe ausgezeichneten Zellen, welche vorwiegend den Verlauf der Blattnerven begleiten.

Alle bisher besprochenen oberirdischen Organe von *Hydrolea spin.* zeigen eine drüsige Behaarung, welche sich auch auf den Kelch und mit einer gewissen Einschränkung sogar auf die Blumenblätter und den Fruchtknoten erstreckt. Diese Anhangsgebilde sind zum Teil einzellige steife Borsten, weit zahlreicher aber treten vielzellige,

[1] Schlepegrell G., Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Tubifloren. Bot. Zentralblatt, 1892, I. Beihefte, p. 199.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

langgestielte Köpfchendrüsen auf, deren aromatisch riechendes, klebriges Sekret wohl die offizinelle Verwertung der Blätter bedingte.[1] Über die chemische Zusammensetzung des Sekretes fehlt in der Literatur jede Angabe. Ich habe mich aber auch nicht damit beschäftigt, Untersuchungen nach dieser Richtung hin zu führen.

Sowohl die einzelligen Borsten als auch die Basalzellen der vielzelligen, einreihigen Drüsenhaare sind durch einfaches Auswachsen von Epidermiszellen entstanden (Fig. 1, Taf. I). Die Außenwandung bekleidet eine dünne Kutikula; die Kerne sind im plasmatischen Inhalt meist deutlich zu erkennen. Die Drüsenhaare erscheinen durch einen Kranz von modifizierten Epidermiszellen etwas emporgehoben.

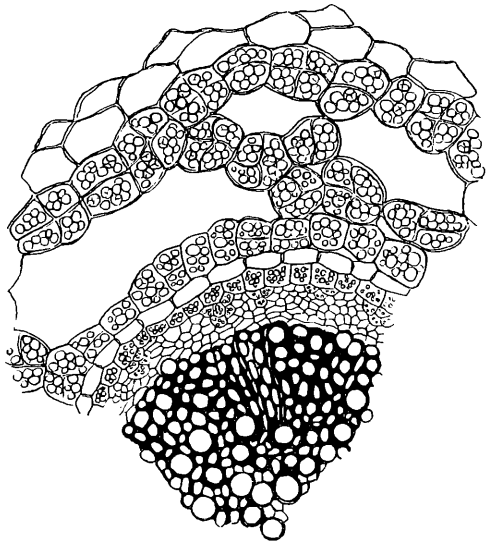


Fig. Wurzelquerschnitt, älteres Stadium.

Der einreihige Stiel besteht aus 3 bis 9 Zellen und trägt ein ellipsoidisches, durch horizontale und vertikale Wände geteiltes mehrzelliges Köpfchen (Fig. 1, Taf. I). Solereder[2] beschreibt diese Haare in ähnlicher Weise und hebt hervor, daß in den kurzen Haaren die unteren längeren und starkwandigen Zellen fehlen. Nach meinen Beobachtungen sind diese aber immer vorhanden, selbst in den sehr kurzen Köpfchendrüsen an der Außenseite der Blumenblätter.

---

[1] Bei Peckolt Th., Heil- und Nutzpflanzen Brasiliens, p. 99, heißt es: »*Hydrolea spin.* ist in den Staaten Amazonas, Para, S. Paulo, Paraná und Rio de Janeiro bekannt als *Carqueja cabelluda* (haariges Bitterblatt), das Dekokt der bitter schmeckenden Blätter als *Tonicum*. Das Blattpulver wird von den Pflanzern den Kühen als milchvermehrendes Mittel gegeben.« Ob *Hydrolea* ehemals auch in der deutschen Pharmakopöe geführt wurde, konnte ich nicht in Erfahrung bringen; heute ist die Pflanze sicher nicht mehr offizinell.

Solereder, Systematische Botanik der Dikotyledonen, p. 626.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die ansehnlichen, hellblauen, aktinomorph fünfstrahligen Blüten sind zu terminalen, wickelartigen Infloreszenzen vereinigt. Der Kelch ist am Grunde kurz verwachsen; an seiner Außenseite sitzen sehr viele und besonders lange Drüsenhaare. An jungen Blütenknospen überragen die stets offenen Kelchblätter die junge Korolla um das Doppelte, welcher Längenunterschied sich aber in der geöffneten Blüte zugunsten der Korolla ausgleicht. Die Blumenkrone ist kurz

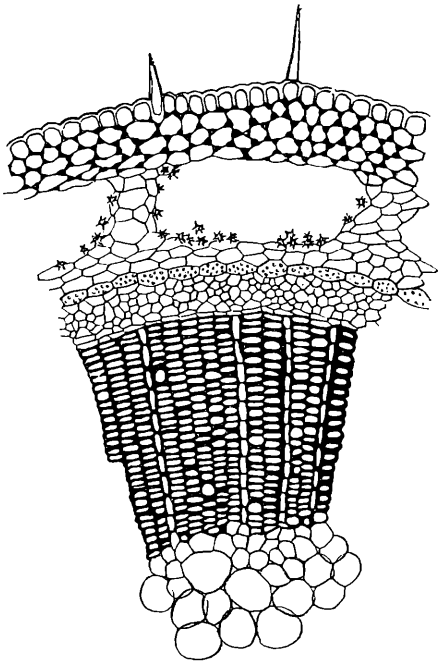


Fig. 3. Teil eines Sproßquerschnittes.

trichterförmig, die gerundeten Enden der fünf Korollenlappen tragen teils einzellige Trichome, teils Köpfchendrüsen, außen reichlicher als innen.

Die fünf gleichlangen Staubgefäße sind alternipetal der Kronenröhre angewachsen und tragen an der Insertionsstelle taschenartige Anhänge, in deren Grund ein Diskus Nektar ausscheidet. Die Blüten sind proterandrisch.

Das Gynäceum besteht aus zwei Fruchtblättern, welche einen oberständigen, zweifächerigen, ovalen Fruchtknoten bilden, der zwei getrennte Griffel trägt, welche in kopfigen Narben endigen. An der zentralen, mit Stärke erfüllten Plazenta sitzen die zahlreichen, außerordentlich kleinen, anatropen Samenanlagen. Die anfangs deutlich zweilappige Plazenta wächst im Verlauf der Samenentwicklung zu einem schwammigen, vierlappigen Gebilde heran, das in seiner Form etwa mit einem Walnußkern verglichen werden könnte (Textfig. 5).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Gefäßbündel endigen in der Plazenta, ohne in den Funikulus der Samenanlagen einzutreten.

Die Frucht ist eine eiförmige Kapsel, welche den persistierenden Kelch zur Zeit der Reife ein wenig überragt. Die ältesten Kapseln meines Arbeitsmaterials waren, nach ihren Samen zu schließen, der Reife schon sehr nahe. In diesem Stadium hat die häutige Fruchtwand einen schwärzlichen Farbenton angenommen und zeigt sich

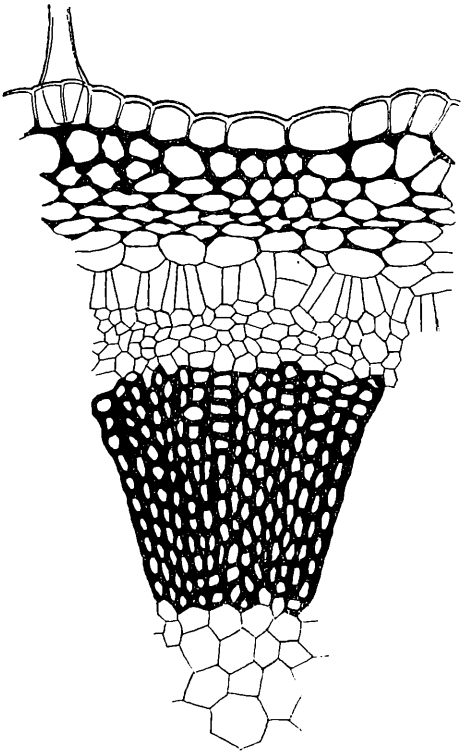


Fig. 4. Teil eines Dornquerschnittes.

glasig durchscheinend, so, daß die zahlreichen winzigen Samen, welche der Innenseite knapp anliegen, als helle Punkte kenntlich gemacht sind.

Da die Pflanze in ihrer Fruchtwand recht auffallende Verhältnisse zeigt, so setzten meine Untersuchungen in diesem Punkte etwas gründlicher ein.

Die Ausbildung der Angiospermenfruchtwand weist in Anpassung an verschiedene Funktionen, welche durch klimatische Verhältnisse und Standort bedingt sind, eine große Mannigfaltigkeit auf. Häufig ist sie ein großer Saftspeicher, welcher die zarten Samen gewissermaßen in einer feuchten Atmosphäre erhalten soll, bis sie ausgereift sind.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bei der Sumpfpflanze *Hydrolea* scheint diese Vorsorge wohl unnötig; um so interessanter ist es, daß ihr zur Zeit der Reife trockenes Perikarp wenigstens zeitweilig als Wasserspeicher dient.

Fig. 2, Taf. I zeigt einen Querschnitt durch die Wand des Fruchtknotens einer noch geschlossenen Blütenknospe. Von außen nach innen sieht man folgende Schichten entwickelt: Die chlorophyllfreie Epidermis, deren Außenwände verdickt sind, besteht aus weitlumigen, nahezu kubischen Zellen und erscheint schon auf dieser Entwicklungsstufe ziemlich inhaltsarm. Der meist deutlich sichtbare Zellkern liegt in einem spärlichen protoplasmatischen Wandbelag; den Hauptbestandteil des Inhaltes aber bildet wohl Zellsaft. Darauf folgen zwei Reihen dünnwandiger, kleiner, isodiametrischer Zellen, deren zweite reichlich Ca-Oxalatkryställchen führt. An sie schließen sich dünnwandige, langgestreckte Zellen mit relativ großen Kernen;

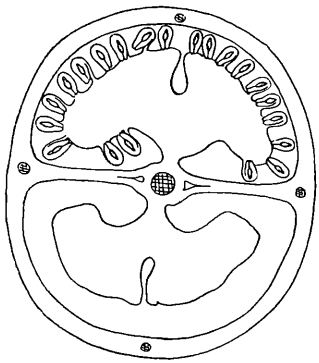


Fig. Schema des Fruchtknotenquerschnittes.

die Abgrenzung gegen die Höhlung des Fruchtknotens bilden tangental stark in die Länge gewachsene Zellen mit sehr dicker, aus Zellulose bestehender Innenwand. Das Lumen ist bei diesem Entwicklungsstadium noch reichlich mit Plasma erfüllt und die Kerne sind unschwer zu erkennen.

In dem eben beschriebenen Bilde sind die großen kubischen Epidermiszellen entschieden das Auffallendste. Ihre Radialwände kollabieren bei Wasserentzug allerdings nicht in jener typischen Weise wie etwa im Wassergewebe eines Aloëblattes, aber die ganze sonstige Beschaffenheit der Zellen, besonders im Hinblick auf die Ausbildung, welche sie weiterhin noch erfahren, legt uns dennoch den Gedanken recht nahe, diese auffallende Epidermis mit einer ausgiebigen Wasserspeicherung in Zusammenhang zu bringen. Wenn Westermaier[1] die Oberhaut im allgemeinen schon als einen peripheren »Wassergewebsmantel« charakterisiert, so verdient die Fruchtwandepidermis von *Hydrolea* diese Bezeichnung zweifellos in ganz hervorragender Weise.

---

[1] Westermaier M., »Über Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems.« Jahrbuch f. wiss. Bot., 1883, Bd. XIV, H. 1, p. 43 ff.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bei der Fruchtwand von *Hydrolea* kommt die Leistungsfähigkeit des peripheren Wassergewebes wohl um so mehr in Betracht, als eben wegen gänzlichen Fehlens von Spaltöffnungen nur die kutikuläre Transpiration in Erwägung zu ziehen ist; letztere aber ist bekanntlich sogar im direkten Sonnenlicht sehr gering.

Es mag etwas befremdend erscheinen, warum bei *Hydrolea* gerade nur die Fruchtwand als Wasserspeicher fungieren soll, während die Pflanze in keinem ihrer übrigen Organe derartige Einrichtungen aufweist und noch dazu feuchte, sumpfige Standorte bewohnt. Außerdem besitzt die dünne Fruchtwand ja auch kein ausgeprägtes Assimilationsgewebe, das vor zu großem Wasserverlust geschützt

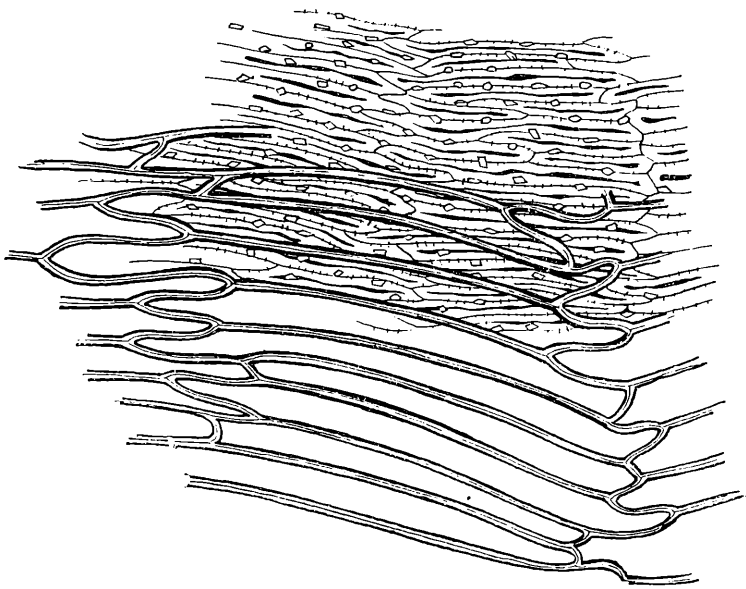


Fig. 6. Flächenschnitt der Kapselinnenwand (1 250).

werden müßte. In diesem Falle scheint die Wasserspeicherung eine Vorsorge zur Sicherung der Samenreifung zu sein, wenn durch Trockenperioden die nötige Wasserzufuhr aus dem Boden versagt, denn Sumpfgebiete trocknen öfter aus.

Ist die Kapsel einmal so weit herangewachsen, daß in ihren Samen die Entwicklung des Embryos beginnt, so wird im Perikarp gewissermaßen die Funktion des Samenschutzes vorherrschend. Die innerste Schichte zeigt im Radialschnitt, geführt in der Längsachse der Frucht, nicht nur eine starke Kutikula, sondern das Lumen ihrer Zellen ist auch noch durch allseitige kutikularisierte Verdickungsschichten beträchtlich verengt worden (Fig. 3, Taf. I). Im Querschnitt, senkrecht zur Längsachse der Kapsel geführt (Fig. 4, Taf. I), erscheint in dieser Zellreihe überhaupt kein Lumen angeschnitten, dagegen sind zahlreiche Tüpfel in der kutikularisierten Membran sichtbar.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die daran grenzenden, früher dünnwandigen, tangental gestreckten Zellen haben eine außerordentlich starke Verholzung ihrer Wände erfahren und schließen sich nach Art von Sklereïden mit abgeschrägten Querwänden aneinander. Durch zahlreiche Tüpfelkanäle steht ihr enges Lumen einerseits mit der vorhin beschriebenen kutikularisierten Schichte, anderseits mit den Parenchymzellen nach außen hin in Verbindung. Auch diese beiden dünnwandigen Zellreihen haben eine starke radiale Zusammenpressung und tangentale Streckung erfahren. Sie zeigen eine merkliche Verarmung ihres plasmatischen Inhalts. (In den Fig. 3 und 4, Taf. I kommt dies nicht zum Ausdruck, weil die betreffenden Schnitte mit Eau de Javelle behandelt worden waren.) Die vielen Ca-Oxalatkryställchen, welche

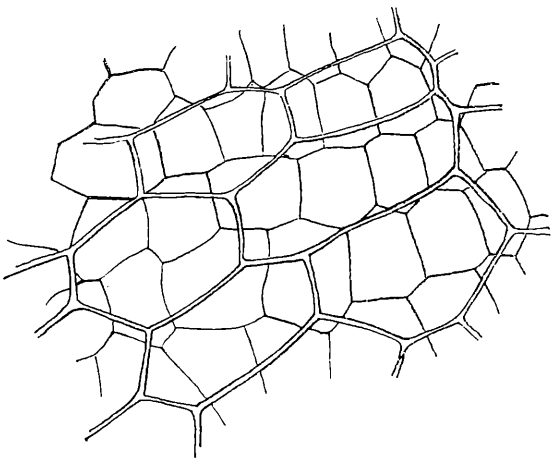


Fig. 7. Flächenschnitt der Kapselaußenwand (1 250).

früher frei im Lumen der mittleren Zellschichte lagen, wurden bei fortschreitender Verholzung ihrer Nachbarzellen nach innen zu in deren Holzkörper förmlich hineingepreßt. Ein Blick auf die Innenfläche der Kapselwand zeigt dies besonders dann gut, wenn man die Fruchtwand in KOH kocht, worauf sich, nach sorgfältigem Auswaschen, die äußeren Zellagen mit einiger Vorsicht ablösen lassen (Textfig. 6). Unter den tangental gestreckten, kutikularisierten innersten Zellen blitzen die wohlgeformten, aber sehr kleinen Krystalle, welche der verholzten Membran der zweiten Schichte angelagert sind, hervor. Im Polarisationsmikroskop zeigen die Kryställchen Farben niedrigster Ordnung (Wechsel von gelben und graublauen Tönen).

Die Auflösung der Krystalle mit HCl geht sehr rasch vor sich und die im Holzkörper zurückbleibenden Vertiefungen ahmen die Krystallgestalt derart nach, daß nur das nunmehrige Ausbleiben jeder Polarisationsfarbe das Verschwinden der Kryställchen bestätigt. In den Querschnitten treten die kleinen Krystalle wegen ihrer eigentümlichen Lagerung selbstverständlich sehr zurück (Fig. 3 und 4, Taf. I).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Epidermiszellen endlich überragen in ihrer radialen Ausdehnung den ganzen Komplex der übrigen Zellreihen in dieser Richtung. Im dünnen plasmatischen Wandbeleg läßt sich ab und zu ein Zellkern erkennen, die zarten Radialwände legen sich leicht in Falten, farbloser Zellsaft erfüllt das weite Lumen. Im Flächenschnitt geben die Epidermiszellen mit der darunter liegenden Schichte das Bild von Textfig. 7.

Die Anatomie der Fruchtwand erscheint nun allerdings entwicklungsgeschichtlich dargelegt, aber solange nicht die Brücke zwischen Bau und Funktion geschlagen ist, kann das Resultat noch nicht befriedigen, wohl aber durch die Unklarheit seiner biologischen Bedeutung anregen.

Zur Zeit der Samenreife ist in der Fruchtwandepidermis der Typus eines Wassergewebes eigentlich weit besser ausgebildet als bei jüngeren Entwicklungsstadien; wozu soll nun aber der Pflanze ein Wasserspeicher dienen?

Zwei Möglichkeiten können in Betracht gezogen werden: 1. Die Ausnützung des Wassers zugunsten der Samen, wenn der zeitweilig ausgetrocknete Boden den Wasserbedarf nicht mehr decken kann. — Der Weg durch die Plazenta ist ja frei! — 2. Die Wasservorräte der Epidermis könnten aber auch zum Quellen der inneren verholzten Zellen verwendet werden und dadurch das Öffnen der Frucht bewirken.

Reife, geöffnete Kapseln standen mir leider nicht zur Verfügung; die Früchte des lebenden Beobachtungsmaterials aber öffneten sich überhaupt nicht, obwohl alle diesbezüglichen Literaturangaben in dem Punkt übereinstimmen: »Die Kapseln öffnen sich septizid oder durch unregelmäßiges Zerreißen.«

Über die Anatomie der Fruchtwand anderer Hydrophyllaceen ist mir keine Arbeit bekannt geworden; wohl aber entnehme ich den Berichten Weberbauer's[1] über die Fruchtanatomie der Scrophulariaceen, daß der Bau des Perikarps in dieser den Hydrophyllaceen so nahe verwandten Familie im allgemeinen mit der Anatomie der *Hydrolea*-Kapsel übereinstimmt.

»Bei den allermeisten Scrophulariaceen sind derbwandige und verholzte Zellen an der Innenseite der Fruchtwand angehäuft in einer Schichte oder in mehreren zusammenhängenden Schichten Außerhalb des verholzten, derbwandigen Gewebes findet man zartwandige, unverholzte Zellschichten, welche nach außen mit einer typischen Epidermis abgeschlossen werden.«

Leider bringt Weberbauer von der Fruchtwand in toto keine Abbildung, sondern beschränkt sich auf die innersten, derbwandigen Schichten, aus deren Bau er den Öffnungsmechanismus der Kapseln ableitet.

Eine exakte Beantwortung der Frage nach der physiologischen Bedeutung der auffallenden Fruchtwandepidermis von *Hydrolea* könnte man wohl erst durch neue entsprechende Untersuchungen erzielen,

---

[1] Weberbauer, Bot. Zentralblatt-Beihefte, 1901, Bd. X, p. 443 ff.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wobei maßgebend wäre, die Pflanze unter Lebensbedingungen zu studieren, welche den natürlichen möglichst gleichkommen.

Peter[1] sagt von den Samen der Hydrophyllaceen im allgemeinen: »Sie sind meist kugelig, rundlich oder stumpfeckig ., an der Samenschale sind oft runzelig netzige Zeichnungen, punktförmige Grübchen usw. zu beobachten; dies beruht darauf, daß die oberflächlichen Zellschichten aus auffallend vergrößerten, blasenförmigen Zellen bestehen, deren dicke Radialwände mit spiraligen, netzigen Verdickungen versehen sind, während die Außenwände dünn bleiben und bei der Fruchtreife kollabieren, so daß Gruben entstehen (*Ellisia, Nyctelaea* L., *Hydrophyllum canadense* L.). Die Phacelien zeigen besonders bezüglich ihrer Entstehung noch zu studierende Verhältnisse in der Testa, wobei rundliche, tief ins Nährgewebe eingreifende Gruben resultieren, welche von kleinzelligen Schichten überdeckt werden.« Das Genus *Hydrolea* bleibt in bezug auf Samenentwicklung und Ausbildung der Testa sowohl bei Engler-Prantl als auch in der sonstigen einschlägigen Literatur, welche mir zur Verfügung stand, vollständig unerwähnt. Ob in Nobbe's »Samenkunde« oder bei Strandmark,[3] der nach Bachmann[4] und Brandza[5] auch Hydrophyllaceen behandelt hat, bereits derartige Untersuchungen über *Hydrolea*-Arten vorliegen, weiß ich nicht, da mir diese Werke nicht zugänglich waren.

Die reifen Samen von *Hydrolea spin.* sind sehr klein, kaum 1 *mm* lang und etwa halb so breit, oval, braun pigmentiert und lassen, unter der Lupe betrachtet, eine zarte Längsfurchung erkennen. Ein Querschnitt durch das hypokotyle Ende des reifen Samens (Fig. 1, Taf. II) zeigt, worauf die erwähnten Rillen zurückzuführen sind. Die Samen sind vom Wasser schwer benetzbar und schwimmen durch Wasserverdrängung; einmal untergetaucht, kommen sie aber nicht mehr an die Oberfläche. Ihr spezifisches Gewicht ist also gewiß größer als 1 *g*.

Der gerade, wohlentwickelte Embryo, welcher die Reservestoffe des Endosperms, fettes Öl und Aleuron, vollkommen in seine beiden Keimblätter aufgenommen hat, liegt der Samenschale unmittelbar an (Fig. 1, Taf. II).

So einfach dieser Nachweis auch scheinen mag, so kostete er dennoch keine geringe Mühe, denn erstens war es wegen der Kleinheit und Härte der Samen nicht leicht, brauchbare Schnitte zu erhalten und — nicht wieder zu verlieren; zweitens machte die richtige Deutung des Samenquerschnittes eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung notwendig.

---

[1] Peter in Engler-Prantl, a. a. O., p. 56 ff.

Nobbe, »Handbuch der Samenkunde«, 1876.

Strandmark Joh. Edv., »Bidrag till Känedomen om fröskalets byggnad«, Lund 1874.

[4] Bachmann E. Th., Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen«, 1882, Nov., Act. Leop. Carol. Akad., 43. Bd., I, p. 172.

[5] Brandza M., »Développement des téguments de la graine«, Revue général de Bot., 1891, Taf. 3.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Peter[1] und Asa Gray[2] geben für *Hydrolea* »fleischiges Endosperm« an. Beeinflußt durch diese Angaben war ich anfangs geneigt, im aufgehellten ganzen Samen den durchschimmernden Embryo als Endosperm zu betrachten, da selbst nach Kochen in KOH oder 15 stündiger Behandlung mit Eau de Javelle die beiden Kotyledonen durchaus nicht in voller Klarheit zu sehen waren. Erst nachdem es mir gelungen war, aus gekochten Samen den unverletzten Embryo frei herauszupräparieren und Querschnitte durch die beiden Kotyledonen zu erhalten, war ich davon überzeugt, daß im reifen Samen überhaupt kein Endosperm mehr existiere. Nun kamen aber noch die großen, im Querschnitte (Fig. 1, Taf. II) dreieckigen Zellen in Frage, welche mit Reservestoffen erfüllt, den Embryo umgeben. Sollten vielleicht diese Endosperm darstellen?

Erst auf Grund von entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen und mikrochemischen Reaktionen kam ich zu folgenden Resultaten:

Die auffallend großen, oben erwähnten Zellen, welche dem ganzen Querschnitt die Gestalt eines sieben- bis neunstrahligen Sternes geben und reichlich dieselben Reservestoffe führen wie der Embryo, gehören bereits der Samenschale an, denn sie sind nichts anderes, als die persistierende innerste Zellage des Integuments, welche Zellschichte in der Literatur meist, wenngleich nicht mit Recht, als »Tapetum« bezeichnet wird. Ich werde sie in der Folge mit Goebel »Epithel« nennen. Die dicken Zellwände dieser Schichte geben Zellulosereaktion; durch geignete Kernfarbstoffe: Pikrokarmin, alkalischen Boraxkarmin, Kernschwarz konnten die Zellkerne immer deutlich sichtbar gemacht werden. Die großen Öltropfen, welche sich an frischen Schnitten mit Alkannatinktur leicht als solche nachweisen lassen, lösen sich in Alkohol auf, wenn auch sehr langsam. Samen, die bereits längere Zeit in 96% Alkohol gelegen waren, zeigten keine Ölkugeln mehr, dagegen kamen aber die andern Inhaltsstoffe viel besser zur Geltung.

Die kleinen Aleuronkörner wurden mit Millon'schem Reagens und auch mit alkalischem Boraxkarmin bei Zusatz von etwas Glyzerin nachgewiesen. Globoide und Eiweißkrystalle konnte ich nicht wahrnehmen. Die gleichen Reservestoffe finden sich auch im Embryo.

Die braun gefärbte, dichte Schichte, welche sich nach außenhin den Wölbungen des eben beschriebenen inhaltsreichen Epithels anschließt, läßt keine Gliederung in Zellen erkennen. Sie ist aus den mittleren Zellagen des Integuments hervorgegangen, während die Epidermis des letzteren nun auch die äußerste Samenhülle darstellt. Diese zeigt deutliche Gliederung, doch tritt der Unterschied zwischen den wirklichen Radialwänden ihrer Zellen und deren eigenartiger Skulptur, die eine Kammerung vortäuscht, erst im Flächenbild (Textfig. 8) klar zutage. Es sei bemerkt, daß Fig. 8 nur eine einzige Zellschichte wiedergibt, die sich nach oben etwas umgebogen hat,

---

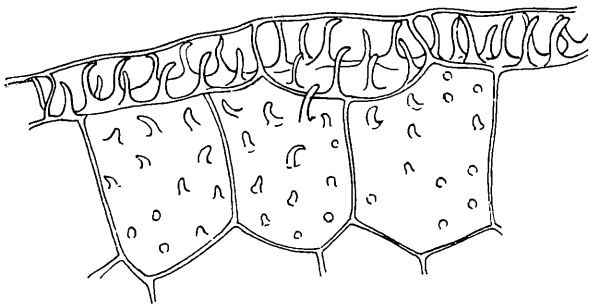
[1] Peter in Engler-Prantl, a. a. O., p.

[2] Asa Gray, Synoptical Flora of North-America, Part. 1, 1878, p. 154.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

so daß die im Bild unten gelegenen Zellen die Flächenansicht, die oberen aber die Seitenansicht bieten. Diese dünnwandigen Zellen sind im reifen Samen völlig inhaltsleer. Von der Innenwand jeder Zelle erhebt sich eine Anzahl kleiner Zäpfchen, die sich nicht selten an der äußeren Membran, die nicht aufgelöst wird, umbiegen.

Durch Kochen in H_2O, noch besser aber durch längeres Liegen in Eau de Javelle (12 bis 15^h) wird die braun pigmentierte Hülle vollkommen durchsichtig, quillt mächtig auf, lößt sich von den inneren Samenteilen ab (Fig. 2*a*, Taf. II) und kann nun samt der Zäpfchenschichte ohne Schwierigkeit von den Epithelzellen (Fig. 2*b*, Taf. II) entfernt werden. Die letzteren sind dagegen sehr resistent; selbst ein drei Tage langes Liegen in Eau de Javelle ergab nur eine geringe



8. Äußerste Samenhülle (1 570).

Aufhellung und erst nach vielen vergeblichen Versuchen gelang es mir, den Embryo aus dieser seiner Umhüllung herauszupräparieren (Fig. 2*b*, *c*, Taf. II).

Um aber den Bau des Samens richtig zu erfassen, ist es notwendig, dessen Entwicklungsgeschichte zu verfolgen.

Die anatrope Samenanlage von *Hydrolea spin.* entbehrt eines Gefäßbündels, denn die plazentaren Leitbündel endigen schon an der Basis des Funikulus. Sie besitzt, wie dies bei der überwiegenden Mehrzahl der Sympetalen der Fall ist, nur ein Integument von beträchtlicher Dicke.

Die Samenschale geht aus diesem Integument hervor; der Nucellus beteiligt sich am Aufbau des Samens in keiner Weise, sondern wird schon vor Ausbildung des Eiapparates vollständig aufgelöst.

Über die Anlage von Archespor und Nucellusgewebe kann ich wegen Mangels an geeignetem Untersuchungsmaterial nicht viel Sicheres sagen und muß mich auf einzelne Glieder der Entwicklungsreihe beschränken.

Den Mikrotomschnitt durch das jüngste Stadium meines Materials (Textfig. 9*a*) deute ich folgendermaßen:

Das breite fünf bis sechs Zellreihen umfassende Integument umschließt mit seinem durch Plasmareichtum und den Besitz großer Kerne ausgezeichneten Epithel ein spärliches Nucellargewebe, das bereits die Spuren einer beginnenden Auflösung zeigt. Am Chalazapole

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

der Samenanlage tritt die Embryosackmutterzelle deutlich hervor. Ob dieselbe wie gewöhnlich von einer viergeteilten Archesporzelle abstammt oder etwa die Archesporzelle selbst zur Embryosackmutterzelle wird, konnte ich nicht ermitteln.

Das nächst ältere Entwicklungsstadium (Textfig. 9*b*) zeigt bereits den vierkernigen Embryosack.

In der Folge differenziert sich der Kontrast zwischen den Epithel- und den übrigen Integumentzellen immer schärfer. Die Epithelzellen haben sich in der Richtung der Querachse des Samens gestreckt, wohl auch durch Teilungen in derselben Richtung vermehrt; sie zeichnen sich durch Plasmareichtum und große Kerne gegenüber den andern Integumentzellen aus. Geformte Inhaltsstoffe (transitorische Stärke oder Öltropfen) konnte ich auf dieser Entwicklungsstufe im ganzen Integumente nicht nachweisen.

Textfig. 9*c* zeigt bereits den befruchtungsfähigen Embryosack. An seinem Chalazaende hat er eine leichte Einschnürung erfahren, in deren Grunde die drei kleinen Antipoden liegen, welche man aber, nebenbei bemerkt, überhaupt nur sehr schwer zu Gesicht bekommt.

Die Hypothese von der ernährungsphysiologischen Rolle der Antipoden, welche von Westermaier[1] 1890 begründet wurde, hat seither viele Anhänger gefunden, z. B. Osterwalder[2] 1898, Goebel[3] 1898, Goldfluß[4] 1898 bis 1899, Ikeda[5] 1920, Lötscher[6] 1905; in neuester Zeit wurde diese Annahme aber des öfteren zu widerlegen versucht. Erwähnenswert sind in dieser Beziehung die Arbeiten von Huss[7] 1906 und Schmid[8] 1906, welche irgendwelche ernährungsphysiologische Funktion der Antipoden als sehr unwahrscheinlich hinstellen. Schmid[8] sagt z. B. von den Antipoden der Scrophulariaceen: »Sie repräsentieren nichts anderes, als ein rudimentäres weibliches Prothallium, wie es auch bei andern Familien festgestellt wurde, dem aber keinerlei Bedeutung und Funktion mehr zukommt.«

Über die Funktion der Antipoden kann ich bei dem vorliegenden Objekt wegen mangelnder Beobachtungen keine Ansicht äußern. Ernährungsphysiologische Bedeutung dürfte ihnen hier wohl nicht zukommen.

---

[1] Westermaier, »Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden«, 1890. Nova act. d. K. Leop. Carol. Akad., Bd. 57.

[2] Osterwalder Ad., »Beiträge zur Embryologie von Aconitum Napellus«, F 1898, Bd. 85, p. 286.

[3] Goebel K., »Organographie der Pflanzen«, II. Teil, 1898, p. 805.

[4] Goldfluß Mlle., »Sur la structur et les fonctions de l'assise épitheliale et des antipodes chez les Composées.« Journal de Bot., Taf. 12, 1898, p. 5.

[5] Ikeda T., »Studies in the physiological functions of antipodals and related phenomena of fertilization in Liliaceae.« The Bull. of the College of Agricult. Tokyo Imp. Univ. 1902, Vol. V.

Lötscher P. K., »Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermensamenanlage.« Flora 1905, Heft 2.

[7] Huss, »Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden.« Bot. Zentralbl., Beihefte 20, 1906, p. 156 ff.

[8] Schmid, »Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen.« Bot. Zentralbl., 1906, Beihefte 20, p. 273 ff.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Der große sekundäre Embryosackkern liegt in der Nähe der oben erwähnten Einbuchtung und wird von zarten Plasmafäden sternförmig umgeben. Die beiden Synergiden schieben sich mit ihren zugespitzten Enden gegen die Mikropyle vor (Textfig. 9*c*) und nehmen den verhältnismäßig kleinen Eikern meist so zwischen sich, daß nur durch Mikrotomschnittserien seine wahre Lage sichtbar gemacht werden kann. (Textfig. 9*a*, *b*, *c* und Fig. 5, Taf. I sind solchen Schnittserien entnommen.)

Doppelbefruchtung, d. h. Verschmelzung des eines Spermakerns mit dem Eikern und die des andern mit dem primären Endo-

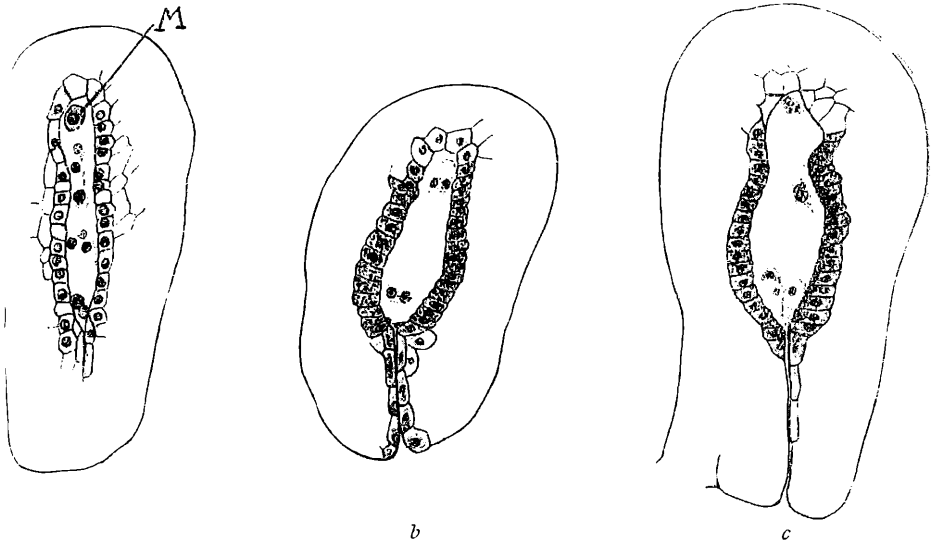


Fig. 9. *a)* Nucellargewebe und Embryosackmutterzelle bei *M* (1 350); *b)* vierkerniger Embryosack (1 350); *c)* Embryosack vor der Befruchtung (1 350).

spermkern nachzuweisen gelang mir nicht; ich bekam überhaupt nie eine Teilungsfigur zu Gesicht.

Fig. 5, Taf. I fasse ich in der Weise auf, daß die dunkle Masse, welche den erweiterten Mikropylarkanal erfüllt, den eindringenden Pollenschlauch vorstellt, der sich bereits dem zwischen den Synergiden gegen die Mikropyle vorgerückten Eikern angelegt hat. Links von der Mikropyle erscheint wohl der Durchschnitt des Pollenschlauchs. Von den Antipoden ist nur mehr ein geringer Rest andeutungsweise zu sehen.

Nach erfolgter Befruchtung verengt sich die Einschnürung am Chalazaende über dem sekundären Embryosackkern, die Epithelzellen strecken sich radial zur Umgrenzung des Embryosacks (Fig. 6, Taf. I) und umgeben den schmalen, stark in die Länge gewachsenen Embryosack tonnenförmig[1] (Querschnitt in Fig. 3, Taf. II). Durch

[1] Man beachte die bedeutend schwächere Vergrößerung in Fig. 6, Taf. I gegenüber Fig. 5!

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

die engen Kanäle, welche das Epithel gegen die beiden Samenpole hin freiläßt, treibt der Embryosack bald mächtige Haustorialschläuche. Das Vorkommen solcher bei den Hydrophyllaceen ist bisher noch nicht nachgewiesen worden.

Die Endospermbildung eilt der Entwicklung des Embryos weit voraus. Auf jener Entwicklungsstufe, welche Fig. 6, Taf. I wiedergibt, ist das befruchtete Ei wegen seiner Kleinheit und auffallenden Ähnlichkeit mit den großen Kernen der Epithelzellen überhaupt außerordentlich schwer nachzuweisen. Nur wegen der intensiveren Färbung, die der Kern angenommen hat, glaube ich schließen zu dürfen, der in Fig. 6, Taf. I mit *E* bezeichnete Kern gehöre der befruchteten Eizelle an, obwohl die Umrisse derselben nicht verfolgbar waren. Die Synergiden scheinen sehr bald zu zerfallen. Die beiden ersten außerordentlich großen Endospermkerne sind nur von wenig Plasma umgeben; zwischen ihnen bildet sich gleich eine deutliche Scheidewand. Nach erfolgter zweiter Teilung wandert je ein Kern in die polaren Haustorien, ohne aber dort weitere Teilungen einzugehen. Der Kern des Chalazahaustoriums bleibt stets in der blasenartigen Erweiterung seines basalen Teiles oberhalb der vom Epithel umscheideten Partie des Embryosackes (Fig. 6, Taf. I). Von dieser Stelle aus entwickeln sich zahlreiche verzweigte Schläuche, welche myzelartig das Integument durchwuchern (Fig. 4 und 5, Taf. II).

Am mikropylaren Pol rückt der große Endospermkern in das erweiterte Ende des Haustorialschlauches vor (Fig. 6, Taf. I). Zarte Plasmamassen umziehen ihn sternförmig und dringen in die zahlreichen Verzweigungen des Schlauches vor, an deren Enden sich verdichtend. Fig. 7, Taf. I, und Fig. 6, Taf. II geben Querschnitte durch das mikropylare Ende der Samenanlage in diesem Entwicklungsstadium wieder.

Die mächtige Ausbildung der Haustorien spricht wohl ohne weiteres für deren Leistungsfähigkeit. Ich gewann den Eindruck, daß die Schläuche, vielleicht durch Ausscheidung eines Enzyms, imstande sind, das Gewebe, in welches sie eindringen, aufzulösen. Die starke Tinktionsfähigkeit der Plasmaverdichtungen in den Enden der Haustorialschläuche spricht dafür, daß auch die Kernsubstanz aufgelöst und aufgenommen wurde.

Nur in der äußersten Zellreihe des Integuments, der Epidermis, sowie in der innersten, dem Epithel bleiben die Zellwandungen erhalten. Die polygonalen, flachen Epidermiszellen verlieren auch ihren plasmatischen Inhalt und bald nach dem Auftreten der Haustorien beginnt dort die Ausbildung der auf p. 179 erwähnten kutikularen Zäpfchen.

In höchst haushälterischer Weise wird das durch die Auflösung der Integumentschichten zwischen Epithel und Epidermis gewonnene Baumaterial dem Embryosack zugeführt und der Erfolg dieser Tätigkeit der Haustorien zeigt sich auch in dem raschen Heranwachsen des Embryos und seines Nährgewebes (Fig. 4 und 5, Taf. II; Fig. 8, Taf. I).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Zur Gewinnung von Fig. 4 und 5, Taf. II benützte ich nicht Längsschnitte, sondern nur etwas angeschnittene Samen, welche nach Aufhellung durch Eau de Javelle mit Kernschwarz behandelt worden waren. Dabei sei bemerkt, daß es mir lange durchaus nicht gelingen wollte, entsprechend angeschnittene Samenanlagen zu erhalten, welche den Embryo auch nur einigermaßen klar hätten hervortreten lassen; im unverletzten Samen aber konnte man wegen des ölreichen Epithels trotz Aufhellung nicht einmal das Endospermgewebe erkennen, geschweige den Embryo. Darum versuchte ich es zuerst, mit Hilfe feiner Nadeln das Epithel zu entfernen und das Resultat dieses Versuches zeigt Fig. 8, Taf. I.

Das Endosperm ist von außerordentlich regelmäßigen Zellen gebildet (Fig. 8, Taf. I; Fig. 4 und 5, Taf. II) und erfüllt auch die schmalen Kanäle, welche durch das Epithel zu den Haustorien führen. Seine Reservestoffe sind, wie bereits p. 177 gezeigt wurde, Aleuron und fettes Öl.

Der Embryo besitzt einen fadenförmigen Suspensor; seine Endzelle wird unter Quadrantenbildung zur Embryonalkugel.

Hat sich am jungen Embryo die Anlage der beiden Kotyledonen bereits differenziert (Fig. 5, Taf. II), so erscheint der Embryosack tonnenförmig erweitert; die Haustorien haben ihre maximale Ausbildung erreicht und stellen ihre zuleitende Tätigkeit ein. Die Reservestoffe werden aus den Haustorien zurückgezogen und wohl auch im großzelligen Epithel aufgespeichert.

Die Integumentzellen zwischen Zäpfchenschichte und Epithel sind nahezu vollständig resorbiert worden und es unterliegt nun wohl keinem Zweifel mehr, daß ihre Reste sowie die Überbleibsel der funktionslos gewordenen Haustorialschläuche jene dichte, braune Hülle zusammensetzen, welche sich im reifen Samen unter der Epidermis vorfindet (p. 13 und *J* in Fig. 1, Taf. II).

Zwischenstufen vom Entwicklungsstadium in Fig. 5, Taf. II bis zum reifen Samen bot mein Arbeitsmaterial nicht. Diese Umwandlung scheint überhaupt sehr rasch vor sich zu gehen, denn anscheinend vollkommen gleichalterige Kapseln enthielten in einem Falle das Entwicklungsstadium von Fig. 5, Taf. II, im andern aber bereits reife Samen, in denen der Embryo das Endosperm vollständig aufgezehrt hat.

Es erübrigt mir jetzt noch, die Ergebnisse meiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen der *Hydrolea*-Samen mit der einschlägigen Literatur in Beziehung zu bringen und die physiologischen Ausblicke, welche sich durch die anatomischen Verhältnisse gewinnen lassen, wenigstens einigermaßen zu erörtern.

An der Samenschale von *Hydrolea* lassen sich jene drei Schichten deutlich unterscheiden, welche bereits Bachmann[1] für die Testa im allgemeinen angibt, und zwar von innen nach außen:

---

[1] Bachmann E. Th., »Darstellung der Entwicklungsgeschichte und des Baues der Samenschale der Scrophulariaceen.« Nov. act. acad. Leop. Carol, 1882, Bd. 43, p. 92.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

1. die quadratische oder Schutzschichte; 2. das Zwischengewebe; 3. die Epidermis. Die Schutzschichte ist durch das Epithel vertreten, die Zäpfchenschichte repräsentiert die Epidermis, während der braun pigmentierte mittlere Teil der Samenschale das Umwandlungsprodukt des Zwischengewebes darstellt.

Die äußerste Samenhülle ist in der Regel eine Hartschichte, häufig aber ist sie bekanntlich auch als Schleimepidermis entwickelt. Die Festigung der Epidermis wird durch Membranverdickungen verschiedenster Art erreicht. Ich verweise auf die zahlreichen Abbildungen bei Sempolowsky,[1] Chatin,[2] Bachmann, a. a. O. und Brandza.[3] Keine derselben aber ist mit der Zäpfchenschichte von *Hydrolea* zu vergleichen. Einer solchen Epidermis kommt eine Schutzfunktion wohl kaum zu; hingegen ist sie vielleicht an der schweren Benetzbarkeit und Schwimmfähigkeit der Samen beteiligt. Es sei ferner bemerkt, daß die schwimmenden Samen sehr leicht an eingetauchten Gegenständen haften bleiben, was auf die Verbreitung durch Wasservögel schließen läßt.

Der Epidermis folgt in den meisten Samen eine Pigmentschicht und dieser erst das typische, aus zusammengepreßten oder resorbierten Integumentzellen entstandene Zwischengewebe. In der Samenschale von *Hydrolea* fällt das Zwischengewebe mit einer Pigmentschicht zusammen und umfaßt den ganzen Zellkomplex zwischen Epidermis und Epithel. Im unreifen Samen besteht es aus vier bis fünf Zellreihen, während es im reifen Samen zu einer braun pigmentierten, dichten Lamelle resorbiert erscheint. Über die Bedeutung dieser Zone gehen die Meinungen der Forscher auseinander. Tschirch[4] nennt sie »Wassergewebe«, Holfert[5] erblickt in dieser »Nährschicht« ein transitorisches Speichergewebe, dessen Inhalt während der Reifung zu sekundären Membranverdickungen anderer Gewebsteile verbraucht werden soll.

Die diesbezüglichen Verhältnisse bei *Hydrolea* sind aber derart, daß ich mich der Ansicht Bachmanns[6] und Lavialles[7] anschließen muß, welche eine Resorption dieser Integumentschichte annehmen. In unserem Falle (bei *Hydrolea*) obliterieren die Zellen des Zwischengewebes nicht nur, sondern werden durch die membranzersetzende Einwirkung der Haustorien zum größten Teil aufgelöst und ihre Baustoffe dem Embryosack nutzbar gemacht.

---

[1] Sempolowsky, »Beitrag zur Kenntnis des Baues der Samenschale.« Diss., 1874.

[2] Chatin M. J., »Développement de l'ovule et de la graine dans les Scrophul, les Solanées, les Borraginées et les Labiées.« Ann. de sc. nat. Bot., 1874, 5. Série, Bd. 19.

[3] Brandza M., »Développement des téguments de la graine.« Revue génerale de Bot., 1891, Taf. III.

[4] Tschirch A., »Angewandte Pflanzenanatomie«, p. 459.

Holfert, »Über die Nährschichte der Samenschale«. Flora 1890, H. IV, p. 279.

[6] Bachmann, a. a. O., p. 171.

Lavialle P., »Ovaire des Composées.« Ann. de sc. nat. Bot, 9. Serie, 1912, Taf. 15, p. 106.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Über den biologischen Wert dieser Zone äußert sich Holfert:[1] »Die Obliteration der Nährschicht in toto erhöht die Widerstandsfähigkeit der Samenschale rein mechanisch. Sie wirkt, um einen technischen Vergleich heranzuziehen, wie eine aus mehreren Lagen gepreßte Pappkugel; so wird die Nährschicht der Samenschale auch nach Beendigung ihrer eigentlichen Funktion doch zum Nutzen des Samens verwertet.« Diese Bedeutung kommt bei *Hydrolea* um so mehr in Betracht, weil die Epidermis kaum geeignet ist, mechanische Schutzfunktion auszuüben.

Die schon längst bekannte eigenartige Integumentschichte, welche den Embryosack der meisten Sympetalen umhüllt, ist von den einzelnen Forschern verschieden benannt worden. Die ersten diesbezüglichen Angaben reichen auf Tulasne[2] und Hofmeister[3] zurück (zitiert nach Schmid).[4] Warming[5] nennt diese Schichte: »couche de revêtement«, Hegelmaier[6] (1889) Endodermis, Chamberlain[7] (1895) gebraucht den Ausdruck »Tapete« und nach ihm Balicka-Iwanowska[8] (1899), Lang[9] (1901) und Billings[10] (1901); Schwere[11] (1896) legt ihr den Namen »Endothel« bei; Goebel[12] (1923), Goldfluß[13] und andere sprechen von »Epithel«; Lavialle (1912), a. a. O., p. 106, bezeichnet sie als »assise digestive« und beruft sich dabei auf Souéges.[14]

Die gebräuchlichste Bezeichnung, nämlich »Tapetum« ist aber, um mit Hannig[15] zu sprechen, »entschieden eine irreführende Ausdrucksweise«. Die eigentliche Tapete ist ein Nahrungsspeicher für das sporogene Gewebe im allgemeinen, sowohl bei den Sporo-

---

1 Holfert, a. a. O., p. 280.

2 Tulasne, »Etude d'embryogenie végétale.« Ann. de sc. nat. Bot., 1849, Série 3, Taf. XII, p. 61.

3 Hofmeister, »Embryobildung der Phanerogamen.« Jahrb. f. wiss. Bot., 1858, I. Bd., p. 137.

4 Schmid, a. a. O., p. 288.

5 Warming, »De l'ovule.« Ann. de sc. nat. Bot., 6. Série, 1878, Taf. V.

6 Hegelmaier, »Über den Keimsack einiger Kompositen und dessen Umhüllung.« Bot. Zeitung, 1889, Nr. 50.

7 Coulter J. M. und Chamberlain Ch. J., »Morphology of Angiosperms.« New-York 1903.

8 Balicka-Iwanowska, »Contributions à l'étude du sac embryonnaire chez certaines Gamopétales.« Flora 1899, Bd. 86, p. 47 ff.

9 Lang Fr. X., »Untersuchungen über Anatomie und Morphologie der Samenentwicklung von *Polypompholyx* und *Biblis giganlea*.« Flora 1901, Bd. 88.

10 Billings Fr. H., »Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung.« Flora 1901, Bd. 88.

11 Schwere S., Flora 1896, Bd. 82, p. 54.

12 Goebel K., »Organographie der Pflanzen.« III. Teil, 1923, p. 1762.

13 Goldfluß M., »Sur la structure et les fonctions de l'assise épitheliale et des antipodes chez les Composées,« Extr. du journal de Bot., 1898/99, XII.—XIII.

14 Souéges, »Tégument seminal des Solanées.« Ann. de sc. nat. Bot., 9. Série, Taf. VI, 1907.

15 Hannig, Flora 1911, N. F., 2. Bd., H. 4, p. 338.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

phyten als auch bei den Anthophyten. Die Reservestoffe können allerdings zur Bildung von Periplasmodien und Epispor herangezogen werden, wie Heinricher[1] wohl als erster bei der Entwicklung des Makrosporangiums von Salvinia dargestellt hat, wenn auch ohne Verwendung der Bezeichnung Periplasmodium. Die sogenannten Tapeten, welche die Makrosporangien der Sympetalen umgeben, gehören jedoch einer bei den Samenpflanzen aufgetretenen Neubildung, dem Integumente, an.

Ebenso ist auch die Auffassung über die funktionelle Bedeutung der letzteren keine einheitliche. Darüber haben sich geäußert: Hegelmaier, a. a. O., Goebel, a. a. O., Balicka-Iwanowska, a. a. O., Guignard[2] und Lavialle, a. a. O., sowie Schmid, a. a. O. und W. Magnus.[3]

Einerseits wird die Nahrung zuleitende, anderseits die Schutzfunktion des Epithels gegenüber dem Embryosack besonders betont. Gegen die Schutzfunktion scheint mir das häufig beobachtete korrelative Auftreten eines typischen Epithels und mächtiger Haustorien zu sprechen. Bedarf das werdende Endosperm wirklich eines Schutzes, wenn es sich die nötige Nahrungszufuhr durch Bildung von besonderen Saugorganen so energisch zu verschaffen weiß?

Die Auffassung Schmid's, a. a. O., p. 184 ff., welcher im Epithel ein embryonales Gewebe erblickt, will mir recht wohl verständlich erscheinen, denn, wenn auch im jungen Epithel von *Hydrolea* die Teilungstendenz nicht so auffallend ist, wie sie Schmid für die Scrophulariaceen beschreibt, so erinnert doch der ganze Habitus dieser Zellreihe außerordentlich an ein Meristem. Dieser meristemale Charakter verschwindet aber bei *Hydrolea*; wir sehen im Gegenteil aus dem Epithel ein Dauergewebe werden, welches im reifen Samen persistiert und dort nicht nur eine sehr widerstandsfähige Hülle darstellt, sondern auch reich ist an den gleichen Reservestoffen wie das Endosperm. Dieses hat der Embryo bereits während seiner Entwicklung aufgebraucht; dem Keimling stehen aber noch die Vorräte des Epithels zur Verfügung, das sich zu einem Nahrungsspeicher ausgestaltet hat. Eine derartige funktionelle Umbildung des Epithels ist bislang noch nirgends beschrieben worden.

Wohl findet sich ein typisches Epithel, welches an Mächtigkeit dem von *Hydrolea* durchaus nicht nachsteht, bei einer großen Anzahl von Samenanlagen, besonders unter den Sympetalen, z. B. bei den Stylidiaceen nach Burns,[4] bei den Scrophulariaceen nach Schmid,

---

[1] Heinricher E., »Die näheren Vorgänge bei der Sporenbildung der *Salvinia natans*. Ber. d. Akad. d. Wiss., Wien 1882, Bd. 85, I.

[2] Guignard, »Recherches sur le sac embryonnair des phanérogames.« Ann. de sc. nat. Bot., Série 6, Taf. 13, 1882.

[3] Magnus W., »Die atypische Embryonalentwicklung der Podostemaceen.« Flora 1913, N. F., 5. Bd., 3. H., p. 319 ff.

[4] Burns G. P., »Beitrag zur Kenntnis der Stylidiaceen«. Flora 1900, Bd. 87, p. 351 ff.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

a. a. O., p. 184 ff. und Balicka-Iwanowska, a. a. O., bei *Biblis gigantea* nach Lang, a. a. O., bei vielen Linaceen, bei *Myoporum serratum* und auch bei den nächsten Verwandten von *Hydrolea*, den Phacelieen nach Billings, a. a. O., p. 286 ff.; es wird aber in den allermeisten Fällen noch vor der Samenreife aufgelöst oder gleich dem Zwischengewebe zusammengepreßt. Verhältnismäßig selten scheint das Epithel im reifen Samen erhalten zu bleiben. Diesbezügliche positive Angaben liegen vor bei Bachmann, a. a. O., für einige Linaceen (wenn auch nur teilweise Erhaltung des Epithels) und bei Schmid, a. a. O., p. 184, Fig. 5, *a*, *b*, für einzelne Scrophuleriaceen. Eine

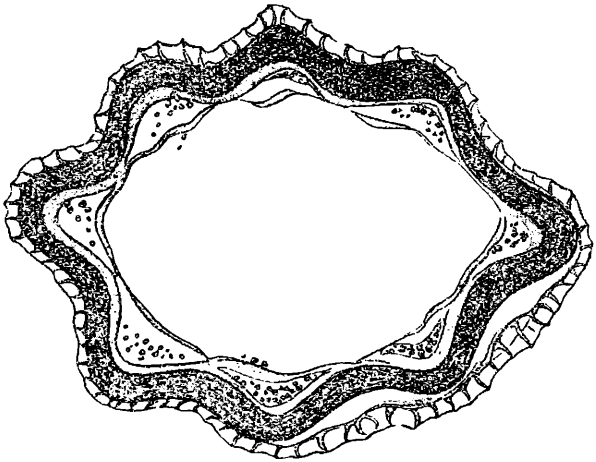


Fig. 10. Querschnitt durch die Testa eines ausgekeimten Samens (1 : 250).

gewisse Ähnlichkeit mit *Hydrolea* weist die Samenschale von *Verbascum mont.* auf, welche Schmid allerdings nur schematisch im Quer- und Längsschnitt wiedergibt und beschreibt. Bei *Verbascum* steht dem Embryo auch reichlich Endosperm zur Verfügung. Die »Tapetenzellen« wölben sich zum Teil in dasselbe vor, ihre Radialwände sind teilweise zusammengedrückt worden, aus ihrem Plasma aber ist eine dicke Zelluloseschicht hervorgegangen, die als schützender Mantel das Endosperm umhüllt. Im reifen Samen von *Hydrolea* hingegen umschließt das Epithel den Embryo in sieben bis neun Längsreihen; seine Zellen wölben sich samt dem darüberliegenden Zwischengewebe und der Epidermis mächtig nach außen und sind mit Reservestoffen angefüllt.

Wie steht es nun aber mit der Verwertung dieser Nahrungsspeicher im Epithel? Diese Frage beantwortete mir die Untersuchung der Testa nach erfolgter Keimung. In manchen Fällen zeigten Schnitte durch die eben abgeworfene Samenhülle nahezu keine Verminderung des epithelialen Reservematerials, in andern aber hatte dasselbe eine weitgehende Ausnützung erfahren (Textfig. 10). Letzteres

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

war besonders dann zu beobachten, wenn die Samen schwimmend auskeimten, welche Keimung immer merklich später erfolgt als bei Sämlingen auf festem Substrat.[1] Wie mich wiederholte Versuche lehrten, erhalten sich die schwimmenden Keimpflänzchen tagelang lebenskräftig und können nach acht bis zehn Tagen auf geeignete Unterlage gebracht, dort Wurzel fassen, was für die Verbreitung dieser Sumpfpflanze ohne Zweifel von Vorteil ist. Jetzt erscheint es auch verständlich, daß unter diesen Umständen die Reservestoffe des Epithels für den kleinen Embryo, dem im reifen Samen ja auch kein Endosperm mehr zur Verfügung steht, eine sehr erwünschte, wenn nicht sogar notwendige Vermehrung seiner Baustoffe bedeuten.

Die Vermutung Goebel's, a. a. O., p. 1762 über die ernährungsphysiologische Bedeutung des Epithels erweist sich bei *Hydrolea* als vollkommen richtig, aber in diesem Fall nicht zugunsten des Embryosacks, sondern erst des keimenden Samens.

Das Vorkommen von Embryosackhaustorien ist bereits in zahlreichen Pflanzenfamilien nachgewiesen worden; vergleiche Schmid, a. a. O., p. 284 ff. Die dort nicht erwähnten oder späteren Arbeiten bringen denselben Nachweis für die Stylidiaceen (Burns, a. a. O., p. 351) und Urticaceen (Modilewsky).[2] Nach W. Magnus, a. a. O., p. 319 ff. finden sich bei den Podostemaceen in einzelnen Fällen Haustorien am Embryo; schließlich sei noch auf die jüngste Arbeit über die schon bekannten Synergidenhaustorien von Calendula hingewiesen (Schürhoff,[3] 1926). Für die Hydrophyllaceen ist der Nachweis von Embryosackhaustorien neu. Billings, a. a. O., p. 286 sagt zwar von *Phacelia congesta:* »Obgleich kein eigentliches Haustorium vorhanden ist, so kann doch nicht zweifelhaft sein, daß der Embryosack durch sein äußerstes basales Ende mit Hilfe der langgestreckten Leitungszellen eine größere Menge von Nahrung beziehen kann als durch die übrigen Teile seiner Oberfläche.« Seine schematische Zeichnung, p. 286, bringt die geschilderten Verhältnisse allerdings nicht klar zum Ausdruck.

Bei *Hydrolea* begnügt sich aber der Embryosack nicht mit den durch die Nucellusresorption aufgenommenen Stoffen, sondern sucht durch Bildung von Haustorien entferntere Nahrungsvorräte auf, welche ihm das breite Integument reichlich bietet.

---

[1] Brand schreibt in der Neubearbeitung von Engler's »Pflanzenreich«, 1913, H. 59, p. 3: »Die Samen von *Hydrolea spin.* entwickeln sich nur unter Wasser; die Keimung beginnt nach 14 Tagen.«

Ich fand diese Angabe jedoch nicht bestätigt. Die *Hydrolea*-Samen keimten sowohl schwimmend wie auf Gartenerde bei einer Temperatur von 16 bis 20° C. spätestens am vierten Tag, bei höheren Temperaturen aber bereits nach zwei Tagen.

Vielleicht ist das Ergebnis bei Brand darauf zurückzuführen, daß die Aussaat auf Erde dunkel gehalten wurde. Wie ich später noch erwähnen werde, habe ich *Hydrolea spinosa* als typischen Lichtkeimer kennen gelernt.

[2] Modilewsky, »Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren.« Flora 1908, Bd. 98, p. 461.

[3] Schürhoff P. N., Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 44, H. 10, p. 665.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Vergleicht man die Samenanlagen von *Phacelia* und *Hydrolea*, so ist meines Erachtens aber auch der Umstand zu berücksichtigen, daß bei *Phacelia* durch das bis zur Chalaza reichende Gefäßbündel besser für unmittelbare Nahrungszufuhr gesorgt ist als bei *Hydrolea*, deren Gefäßbündel schon in der Plazenta endigen. Auf den Zusammenhang zwischen dem Mangel eines Gefäßbündels in der Samenanlage und der Ausbildung von Haustorien weist bereits Balicka-Iwanowska, a. a. O., p. 67, hin. Allerdings gibt es auch hier Ausnahmen, denn Billings, a. a. O., p. 277 ff., berichtet z. B. von *Polemonium flav.* und *Linum usitat.*, daß die Haustorien Anschluß an das Gefäßbündel der Chalaza gewinnen oder sich wie bei *Myoporum ser.* gegen das Gefäßbündel hin krümmen.

Die Embryosackhaustorien bestehen in der Regel aus Schläuchen, welche zwei- bis mehrkernig sind. Bei *Hydrolea* läßt sich Vielkernigkeit nicht nachweisen. Der einzige große Kern geht weder im Mikropylen- noch im Chalazahaustorium Teilungen ein (vgl. p. 182, Fig. 6, Taf. I). Was Schmid, a. a. O., p. 277, für die Embryosackhaustorien im allgemeinen angibt, stimmt auch in diesem speziellen Fall: »Ihrer Entstehung nach sind sie einfache Endospermzellen, die bei den ersten Teilungen abgeschnürt werden und dann schnell ihre Teilungsfähigkeit einbüßen.«

Schmid nimmt an, daß die Bildung der Haustorien durch einen lokalisierten Nahrungsreiz verursacht werde und charakterisiert die Haustorien als Hypertrophien parasitischer Natur. Infolge ihrer bevorzugten Lage an jenen Stellen, wo die Nahrungszufuhr für den Embryosack ausschließlich stattfindet, gestalten sie sich zu überernährten Riesenzellen, welche vielfach ihre Teilungsfähigkeit einbüßten.

Dieser Auffassung Schmids möchte ich jedoch in der Weise gegenübertreten, daß ich die Überernährung der Haustorialzellen und alle daraus resultierenden Erscheinungen erst als etwas Sekundäres betrachte, als eigentliche Ursache der Haustorienbildung aber das Bedürfnis nach erhöhter Nahrungszufuhr ansehe, welchem der Embryosack durch das schlauchförmige Auswachsen abzuhelfen sucht.

Schmid betont überdies auf p. 279, daß der Grad der Haustorienbildung auch noch durch andere Bedingungen bestimmt werde, welche aber bis jetzt noch nicht mit Sicherheit klar vorliegen. Es sei z. B. schon von verschiedenen Autoren hervorgehoben worden, daß Parasitismus oder Saprophytismus ihre Wirkung auch auf die inneren Organe geltend gemacht hätten. Schmid weist in der Tat auf einige Beispiele des Zusammentreffens von Parasitismus und Bildung von Embryosackhaustorien hin, welche den ursächlichen Zusammenhang dieser beiden Erscheinungen recht nahe legen. Anderseits fehlt es aber auch nicht an Pflanzengattungen, bei welchen kräftige Embryosackhaustorien vorhanden sind, die parasitische oder saprophytische Lebensweise aber nicht, z. B. *Plantago*, *Lobelia*, *Linum*, *Globularia* u. a. m. *Hydrolea* vermehrt nun noch die Zahl dieser Beispiele.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Schmid läßt daher die Frage, ob die starke Ausbildung der Haustorien dem Einfluß des Parasitismus zuzuschreiben sei, noch unbeantwortet.

Es scheint leicht verständlich, daß bei Parasiten Haustorien auch im Embryosack vorkommen, weil doch die ganze Natur schon auf Parasitismus eingestellt ist, aber ein absolutes Zusammentreffen gibt es nicht. Die Schwierigkeit der Lösung obiger Frage dürfte wohl darin liegen, daß eben nicht ein einziger, sondern mehrere Faktoren das Auftreten und den Grad der Haustorienbildung bestimmen. Solche Faktoren sind zu suchen teils im anatomischen Bau der Samenanlage: Größe des Samens, Ausgiebigkeit des Nucellargewebes, Dicke des Integumentes, Endosperm- und Epithelbildung, Gefäßbündel, Nahrungsreiz durch benachbarte inhaltsreiche Gewebe, teils aber auch in bestimmten Lebensbedingungen: Notwendigkeit einer raschen Samenreifung wegen ungünstiger Verhältnisse, ererbte Tendenz zu Parasitismus oder Saprophytismus.

Bei *Hydrolea* erscheint die Ausbildung von Embryosackhaustorien begründet: 1. durch die winzigen Samen, deren kleine Baustoffmenge möglichst sparsam ausgenützt werden muß; 2. durch den Mangel eines ausgiebigen Nucellargewebes und eines Gefäßbündels in der Samenanlage, anderseits durch die relative Mächtigkeit des Integuments.

Über die physiologische Bedeutung der Haustorien kann man im allgemeinen den Ausführungen Modilewskys, a. a. O., p. 462, beipflichten, welcher sagt: »Sie verursachen wahrscheinlich nicht nur die quantitative Vergrößerung der Nahrungszufuhr, sondern haben auch eine qualitative Funktion; nämlich eine chemische Umwandlung der Stoffe herbeizuführen und die letzteren in eine für die Ernährung der oberen Endospermkerne und des Embryos mehr geeignete Form zu bringen.«

Hinsichtlich der Frage, ob das Auftreten von Embryosackhaustorien auch für die Systematik verwertet werden könnte, stimme ich Balicka-Iwanowska, a. a. O., p. 66, vollständig bei, wenn sie schreibt: »La présence d'un haustorium ne pourrait être à lui seule considérée comme base d'une classification; car ce n'est qu'un ensemble de caractères, qui peut fournir un criterium suffisamment concluant pour la détermination stricte d'un groupe.«

Mein eigenes Objekt ist ein Beleg dafür, denn bei *Hydrolea* kommen Haustorien vor, während sie bei den nächsten Verwandten fehlen.

Schmid hebt die Tatsache hervor, daß es sich bei der Samenentwicklung überhaupt vielfach um konstantere Merkmale handelt, als sie z. B. die Blütengestaltung darbietet, und betont daher ihre Verwendbarkeit für die Aufhellung verwandtschaftlicher Verhältnisse.

Von diesem Standpunkt aus betrachtet, beweisen die embryonalen Charaktere von *Hydrolea spin.* (Embryosackhaustorien, Entwicklung des Endosperms, Ausbildung eines typischen Samenepithels)

© Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

die auch sonst anerkannte Stellung der Hydrophyllaceen innerhalb der Reihe der Tubifloren und ihre engere Verwandtschaft mit den Verbenaceen, Polemoniaceen und Scrophulariaceen.

Remer[1] hat für die derselben Familie wie *Hydrolea* angehörende *Phacelia* nachgewiesen, daß ihre Samen in ausgesprochener Weise durch Dunkelheit in der Keimung gefördert sind. Heinricher[2] hat dies bestätigt und durch neue Untersuchungen erweitert.

Auf seine Anregung hin habe ich diesbezügliche Versuche mit den Samen von *Hydrolea* schon im Jahre 1913 durchgeführt. *Hydrolea* erwies sich als typischer Lichtkeimer, Dunkelheit sowie auch die zweite Spektrumhälfte wirkten absolut hemmend. Die Keimkraft der Samen geht dabei aber keineswegs verloren.

Eine Nachprüfung, welche E. Kuhn[3] (»Neue Beiträge zur Kenntnis der Keimung von *Phacelia*«) im Botanischen Institut Innsbruck 1915 vorgenommen hat, bestätigte im allgemeinen dieses Resultat. Daß die Dunkelsaat bei Kuhn (auf Filtrierpapier) doch ein niedriges Keimprozent (10%) ergab, dürfte vielleicht dem verschiedenen Substrat zuzuschreiben sein (bei meinen Versuchen war es sterilisierte Erde). Diese Differenz läßt sich einstweilen wohl nicht restlos erklären. Es wäre aber sehr leicht möglich, daß jenes von Kuhn verwendete Filtrierpapier Spuren von Reizstoffen enthielt, welche das positive Ergebnis bewirkten. Kuhn hat sich weitere Untersuchungen über die Keimung von *Hydrolea* zwar vorbehalten, es sind aber bisher noch keine weiteren Ergebnisse zur Publikation gelangt. Auch ich war nicht in der Lage, später neue Untersuchungen aufzunehmen.

Zusammenfassung.

1. Die vegetativen Organe von *Hydrolea spinosa* entsprechen im anatomischen Bau dem natürlichen sumpfigen Standort der Pflanze; Durchlüftungskanäle sind gut ausgebildet.

2. Die Epidermis der Fruchtwand ist als Wassergewebe entwickelt, dessen Charakter in älteren Stadien besser ausgeprägt erscheint als in jüngeren. Welchem Zweck dieser Wasserspeicher dient, darüber vermochte ich zu keinem sicheren Schluß zu gelangen.

3. Die außerordentlich kleinen Samen (kaum 1 *mm* lang) lassen eine zarte Längsfurchung erkennen. Obwohl sie spezifisch schwerer sind als Wasser, können sie sich doch tagelang schwimmend erhalten, was der Verbreitung durch Wasservögel dienen mag.

4. Bezüglich der Samenentwicklung ist erwähnenswert: Das spärliche Nucellargewebe wird früh aufgelöst. Nach erfolgter Befruchtung treibt der Embryosack an seinen Polen Haustorien, die später das Integument durchsetzen. Sie gehen aus dem Endosperm hervor. Beide Haustorien entwickeln sich zu vielfach verzweigten

---

[1] Remer W., Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1904, Bd. 22.

Heinricher E., Bot. Zeitung, 1909, H. IV, 1. Abt.

[3] Kuhn E., Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1915, p. 367 ff.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Riesenzellen mit nur einem Kern, der sich nicht mehr teilt. Haustorien sind bisher für die Hydrophyllaceen noch nicht bekannt gewesen.

5. Die Testa des reifen Samens zeigt deutlich folgende drei Schichten: *a)* die Epidermis, ausgezeichnet durch eigenartige Zäpfchen, welche von der inneren Membran ausgehend in das Zellumen vorragen; *b)* eine dichte, braun gefärbte, quellbare Lamelle. Sie ist entwicklungsgeschichtlich zurückzuführen auf mehrere Zellagen des jungen Integumentes, welche später durch die Tätigkeit der Haustorien aufgelöst wurden; *c)* die Epithelzellen. Durch ihre Form und Größe bedingen sie die Längsfurchung des Samens und enthalten reichlich dieselben Baustoffe wie der Embryo.

6. Das persistierende Epithel erscheint im reifen Samen zu Speicherzwecken herangezogen, eine Ausgestaltung, die bisher von Epithelzellen nirgends sich erwähnt findet.

7. Im reifen Samen von *Hydrolea* ist gewiß kein Endosperm mehr enthalten. Durch diese Feststellung werden die Angaben bei Peter in Engler-Prantl und bei Asa Gray widerlegt, nach welchen *Hydrolea* fleischiges Endosperm haben soll. Die Kleinheit der Samen und die dadurch bedingte schwierige Bearbeitung lassen diesen Irrtum wohl verständlich erscheinen.

8. Durch Keimungsversuche wurde *Hydrolea* als typischer Lichtkeimer erkannt; sowohl Dunkelheit als auch blaues Licht verhindern die Keimung, was von besonderem Interesse ist, da die in dieselbe Familie gehörigen *Phacelia*-Arten als Dunkelkeimer bekannt sind.

9. Es wird ferner eine Angabe Brands in der Neubearbeitung der Pflanzenfamilien von Engler, 1913, berichtigt: *Hydrolea* keimt nicht nur unter Wasser, sondern auch schwimmend und auf festem Substrat, und zwar nicht erst nach 14 Tagen, sondern schon nach 4 bis 2 Tagen, je nach der Temperatur.

Die vorliegende Arbeit wurde bereits in den Jahren 1913/14 im Botanischen Institute Innsbruck als Prüfungshausarbeit ausgeführt. Die schon damals geplante Veröffentlichung unterblieb aber infolge der ausgebrochenen Kriegswirren und verschiedener damit zusammenhängender Hemmungen.

Wenn sie jetzt doch noch ihren Weg in die Öffentlichkeit findet, so geschah dies einzig auf Anregung und Wunsch meines verehrten Lehrers, Herrn Hofrat Dr. E. Heinricher, da die in ihr gebrachten Nachweise auch heute noch neu sind.

Für dieses gütige Entgegenkommen und andauernde Interesse an meiner Arbeit sowie für die tatkräftige Unterstützung bei Ausführung derselben spreche ich ihm an dieser Stelle meinen ganz ergebenen Dank aus.

Innsbruck-Ort bei Gmunden im April 1927.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Drüsenhaar (gezeichnet bei Vergrößerung 1 : 350; bei der Reproduktion verkleinert aut $^1/_2$).

Fig. 2. Querschnitt durch die junge Fruchtwand *K* = Ca-Oxalat-Kryställchen (1 570).

Fig. 3. Radialschnitt durch die Wand einer fast reifen Kapsel; geführt in der Längsachse der Kapsel (1 : 570); bei der Reproduktion verkleinert auf $^1/_2$.

Fig. 4. Querschnitt, geführt senkrecht zur Längsachse der fast reifen Frucht (1 570); verkleinert auf $^1/_2$.

Fig. 5. Embryosack mit eindringendem Pollenschlauch (1 : 350).

Fig. 6. Embryosackhaustorien; Beginn der Endospermbildung. *Ch* = Chalazahaustorium, *E* = befruchtetes Ei (1 132).

Fig. Mikropylares Haustorium von unten gesehen (1 : 350).

Fig. 8. Endosperm mit jungem Embryo (1 250).

Tafel II.

Fig. 1. Querschnitt durch den reifen Samen; hypokotyler Teil. *Em* = Embryo, *E* = Epithel, *J* = Zwischengewebsschicht, *Z* = Zäpfchenschichte (1 : 350).

Fig. 2. *a)* Reifer Samen (15h in Eau de Javelle), *b)* Epithelhülle nach Entfernung des Embryos und der gequollenen äußeren Testaschichten, *c)* isolierter Embryo (1 84).

Fig. 3. Querschnitt durch Embryosack und Epithel; Entwicklungsstadium von Fig. 6, Taf. I (1 250).

Fig. 4. Angeschnittener Samen. *Ep* = Epithel, *En* = Endosperm, *E* = Embryo, *H* = Haustorium (1 132).

Fig. 5. Angeschnittener Samen. Älteres Stadium (1 132).

Fig. 6. Querschnitt durch das mikropylare Ende der Samenanlage. Der Haustorialkern verbleibt in der blasenförmigen Erweiterung des sich hier verzweigenden Schlauches (1 350).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

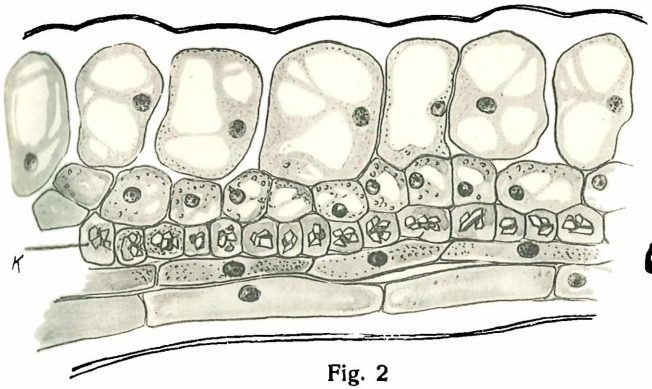


Fig. 2

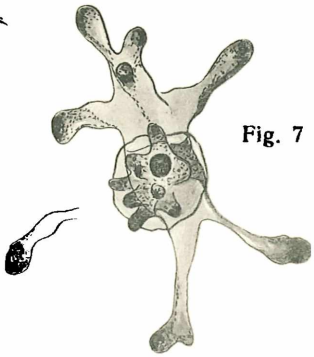


Fig. 7

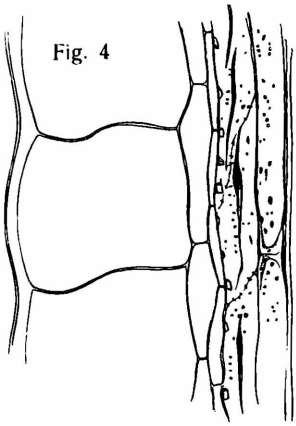


Fig. 4

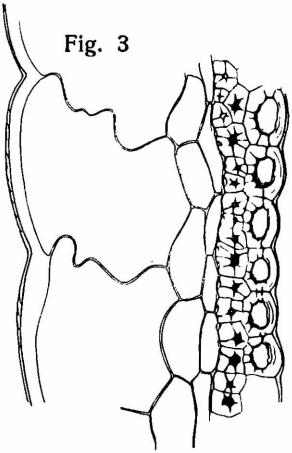


Fig. 3

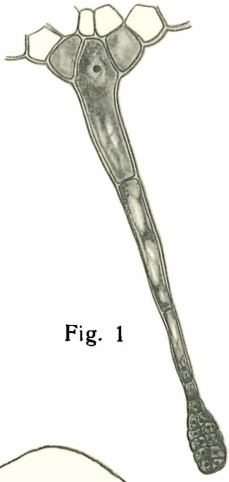


Fig. 1

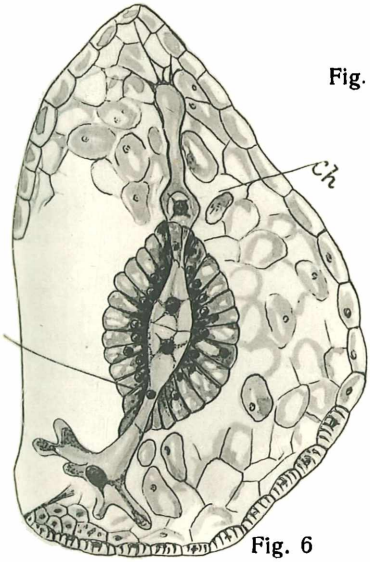
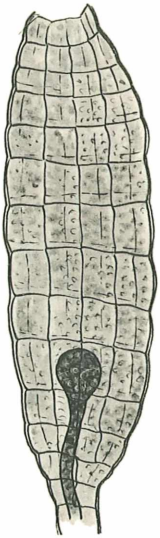


Fig. 8

Fig. 6



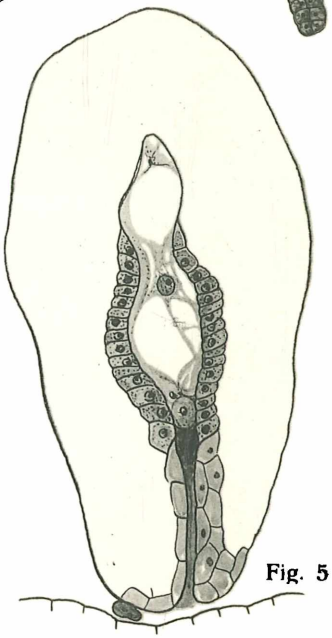
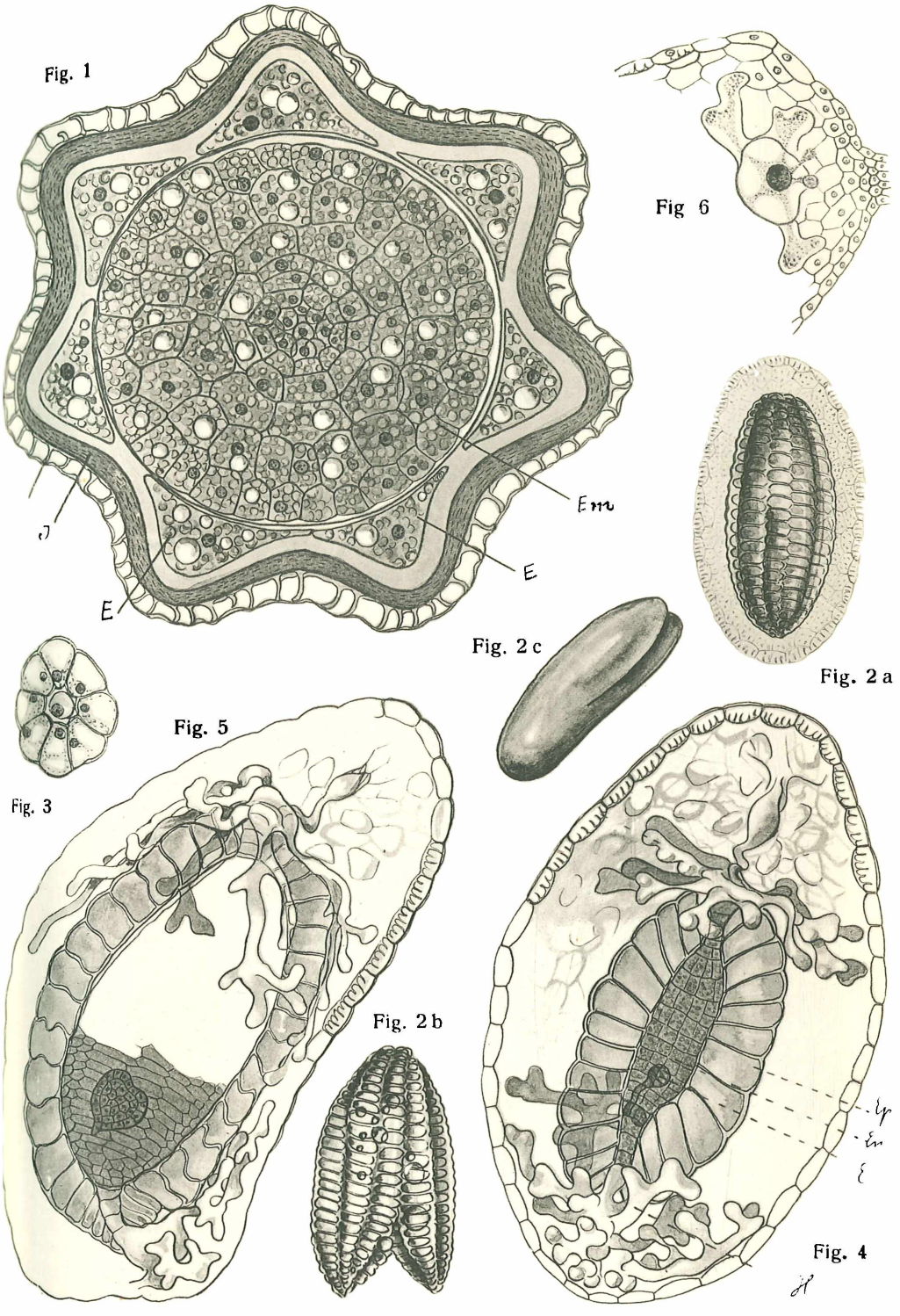


Fig. 5

Lichtdruck v Max Jaffé, Wien

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Jahr/Year: 1927

Band/Volume: 136

Autor(en)/Author(s): Kainradl Elise

Artikel/Article: Beiträge zur Biologie von Hydrolea spinosa L. mit besonderer Berücksichtigung von Fruchtwand und Samenentwicklung 167-193