

Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Flugeinrichtungen bei höheren Samen.

Von HERTHA HAUSS (München).

Wie die Pflanze dem jungen Embryo häufig im Endosperm Nahrungsstoffe zu seiner ersten Entwicklung mitgibt, so sorgt sie auch oft im weitem Masse für günstige Verbreitungsmöglichkeit. Die jungen Pflanzen sollen nicht allzu nahe an der Mutterpflanze entstehen, wodurch der eine Teil dem anderen die nötigen Bodenstoffe und das Licht zur Assimilation streitig machen würde.

Es sind dabei viele Wege möglich, auf denen das gleiche Ziel erreicht wird. Abgesehen von den staubförmigen Samen, deren absolutes Gewicht schon sehr gering ist, wird die Flugfähigkeit bei höheren Pflanzen durch die Verminderung des spezifischen Gewichts d.h. durch Einschaltung grosser lufthaltiger Räume erreicht. HILDEBRAND hat in seiner Arbeit „Die Verbreitungsmittel der Pflanzen“ die Anpassung an eine Verfrachtung durch Wind, Wasser und Tiere betrachtet. Ausserdem hat er entwicklungsgeschichtlich die haarartigen Anhänge an Samen untersucht.

Mit exakten Methoden verfolgte dann DINGLER die Bewegung der fallenden Samen, indem er verschiedene Typen aufstellte und ihre Leistungsfähigkeit d.h. die Verringerung der Fallgeschwindigkeit in mathematischen Formeln errechnete. Auf seine Typengliederung baute dann v.WAHL vollkommen auf. Er untersuchte die Zweckmässigkeit im anatomischen Bau der Samen und Früchte d.h. also, durch welche Elemente die Kraftausnutzung - Luftwiderstand und Wind - stattfindet, und wie die Zug- und Biegefestigkeit erreicht wird. RITTER suchte den anatomischen Bau von Samen und Früchten systematisch zu verwerten. NETOLITZKY fasst in seiner „Anatomie der Angiospermensamen“ alle bisher gefundenen Ergebnisse, hauptsächlich anatomischer Art, zusammen und gibt damit einen Überblick über die Samen sämtlicher Pflanzenfamilien.

Gerade bei dieser Übersicht zeigt es sich, wieviel auf dem Gebiete noch zu arbeiten ist; das besagen schon die vielen Fragezeichen in seiner Tabelle. Das Neueste in dieser Richtung ist die Arbeit von v.GUTTENBERG über „die Bewegungsgewebe“, in der der Autor in einem Unterteil die Flug- und Schwabeeinrichtungen bei Früchten und Samen anatomisch untersucht. Er teilt sie ein in 1.) blasenförmige Flugorgane, d.h. solche, bei denen zwischen Samenkern und Schale grosse Lufträume eingeschaltet sind (z.B. Orchideen, Droseraceen, Nepenthaceen); 2.) haarförmige (z.B. Salicaceen, Asclepiadeen, Gesneraceen); 3.) flügelartige (z.B. Bignoniaceen, Rubiaceen, Gentianaceen), bespricht aber nachher Typ 1 und 3 gemeinsam, da, wie er sagt, es durch seitliche Verbreiterung der Hülle bereits zu mehr oder minder deutlicher Flügelbildung kommt. Die Dreiteilung in diesem Sinne erscheint mir auch nicht sehr günstig, da die Nepenthaceen und Droseraceen in ihren Samenformen weit mehr mit den Gesneraceen (hauptsächlich *Aeschinanthus*) übereinstimmen, als diese mit den Asclepiadeen, die wieder eine Mittelform zwischen geflügelten Samen und solchen mit haarigen Anhängen darstellen.

Bei welchen Familien ausgezeichnete Formen vorkommen, ist altbekannt. HILDEBRAND gibt darüber eine gute Zusammenstellung. NETOLITZKY erwähnt auch bei den einzelnen Gruppen, dass extreme Ausbildung vorkommt und bemüht sich, entwicklungsgeschichtlich eine Erklärung zu geben. Aber es ist eben nur ein schwacher Versuch geblieben. Eigene Untersuchungen hat er sehr wenig darüber angestellt. Wenn er bei der Besprechung der Cruciferen-Samen hinzufügt: Flügelbildungen können durch besondere Verlängerungen der Zellwände entstehen, so sagt das genug über seine Methode. Als einziger ist bisher HILDEBRAND auf die so interessante Entwicklungsgeschichte eingegangen, indem er, wie schon gesagt, die Entstehung der haarartigen Anhänge untersuchte. Es ist darum überflüssig, hier näher darauf einzugehen, ebenso fallen die feilspanförmigen Bromeliaceensamen weg, die SZIDAT eingehend unter verschiedenen Gesichtspunkten betrachtet hat und deren Entwicklung auch

BILLINGS (zitiert nach v. GOEBEL) dargestellt hat.

Es soll also unsere Aufgabe sein, die feilspanförmigen und geflügelten Samen zu untersuchen, d.h. entwicklungsgeschichtlich festzustellen, aus welchen primitiven Teilen der Samenanlage die Anhangsgobilde bei den einzelnen Familien bestehen, ob dabei gleiche oder ähnliche Entstehungsweise der extremen Formen stattfindet, und ob innerhalb der einzelnen Familien Übergänge von den weniger ausgezeichneten zu diesen besonders gestalteten Formen vorkommen. Dabei sollen biologische Fragen wie Schwimmfähigkeit und Wasseraufnahme, sowie die Keimungsverhältnisse nicht ganz unberücksichtigt bleiben.

Unter den feilspanförmigen sollen die von Gesneraceen (Cyrtdroen) *Nepenthes* und die nahe verwandten Droseraceen behandelt werden, die wiederum Analogien mit einigen Saxifragaceen zeigen. Von den Flügelsamen sollen die der Cruciferen, Gentianaceen, Asclepiadeen, Bignoniaceen, Scrophulariaceen, als Vertreter der Monokotylen einige Samen aus der Gruppe der Liliifloren näher besprochen werden.

Von den Cyrtdroen hat schon HILDEBRAND unter den haarigen Anhängen *Aeschinanthus speciosus* und *atropurpureus* in ihrer Entwicklung verfolgt. Die erste Art zeichnet sich durch drei lange Borsten, eine an der Chalaza und zwei an der Mikropyle aus, die zweite durch eine Borste an der Chalaza und einen Haarschopf an der Mikropyle. Einen dritten Typ bildet *Aeschinanthus pulcher*, deren reifen Samen GOEBEL in den Pflanzenbiologischen Schilderungen abgebildet hat. Gleich gebaut sind die Samen von *Aesch. lamponga* und *tricolor*, auf die jetzt näher eingegangen werden soll (Fig. 1 - 8). Es handelt sich bei beiden um ein Mittelding anatroper und hemitroper Samenanlage. Ursprünglich ist der Winkel, unter dem die Samenanlage von der Plazenta absteht, 60° - 70° , beim reifen Samen jedoch läuft der Embryosack parallel der Plazentamedianen. Vor der Befruchtung lässt sich beim Öffnen der Blüte schon eine Zellpartie an der Chalaza unterscheiden, die sich durch wenige (6-8) langgestreckte Zellen auszeichnet.

Die Bestäubung muss künstlich vorgenommen werden, Selbstbestäubung kann wegen der frühzeitigen Reife und Entleerung der Antheren nicht stattfinden, parthenogenetische Entwicklung konnte ich nicht beobachten. Sämtliche unbefruchteten Blüten starben unterhalb des Fruchtknotens ab, obwohl die Pflanzen sehr kräftig entwickelt waren. Es ist daher nicht anzunehmen, dass die Pflanzen sich in der Natur auf diesem Wege fortpflanzen. Häufig kommt es dagegen vor, dass einzelne Samenanlagen nicht befruchtet werden, sie bilden aber genau die gleichen Fortsätze wie die anderen aus. Es handelt sich dabei augenscheinlich um eine Reizleistung.

Wenn die Pollenschläuche in die jungen Samenanlagen eingedrungen sind, so wächst der Mikropylarkanal. An den Chalazazellen tritt bedeutende Streckung und vereinzelt Querwandbildung auf. Die Zellen sind nicht gerade gestreckt, sondern der Fortsatz erscheint auf ganz frühem Stadium mehrfach gedreht. Die Neubildung von Zellen des Anhangs geht bis zur Reife fast ausschliesslich durch Teilungen an der Ansatzstelle vor sich. An der Spitze erfolgt nur Längenwachstum, keine Querwandbildung. Hat der Auswuchs eine bestimmte Länge erreicht, d.h. wenn er ungefähr so lang wie die ganze Samenanlage ist, beginnt an der Mikropyle der gleiche Vorgang: Differenzierung besonderer Zellen des Integuments zu beiden Seiten der Mikropyle, die lange Zeit embryonal bleiben, Zellenwachstum und -Teilung. Nun geht das Wachstum zu beiden Seiten sehr intensiv vor sich.

Hat auch der zweite haarartige Anhang eine ausserordentliche Länge erreicht, so treten an seinem Grunde weitere Zellbildungen auf. Die Teilung geht nicht mehr in gleicher Richtung vor sich, die Form der neugebildeten Zellen weicht ebenfalls stark von der der alten ab. Während die früher entwickelten Zellen schmal und langgestreckt waren mit meist senkrecht gestellten Querwänden (schiefe Stellung ist relativ selten), haben diese runde, bläschenförmige Gestalt. Ihre Bildung beginnt zuerst an der Aussenseite (der Plazenta abgekehrt) durch Ausbauchung der untersten Zellen des Fortsatzes.

Bei diesem Stadium treten auch zuerst Zellgruppen an Mikropyle und Chalaza auf, aus denen später die Haustorien hervorgehen. An den grossen Integumentzellen tritt dann meist eine einmalige Querteilung auf, indessen entwickeln sich auch an der dem Funikulus zugekehrten Seite kleine, runde Zellen, die aber selbst

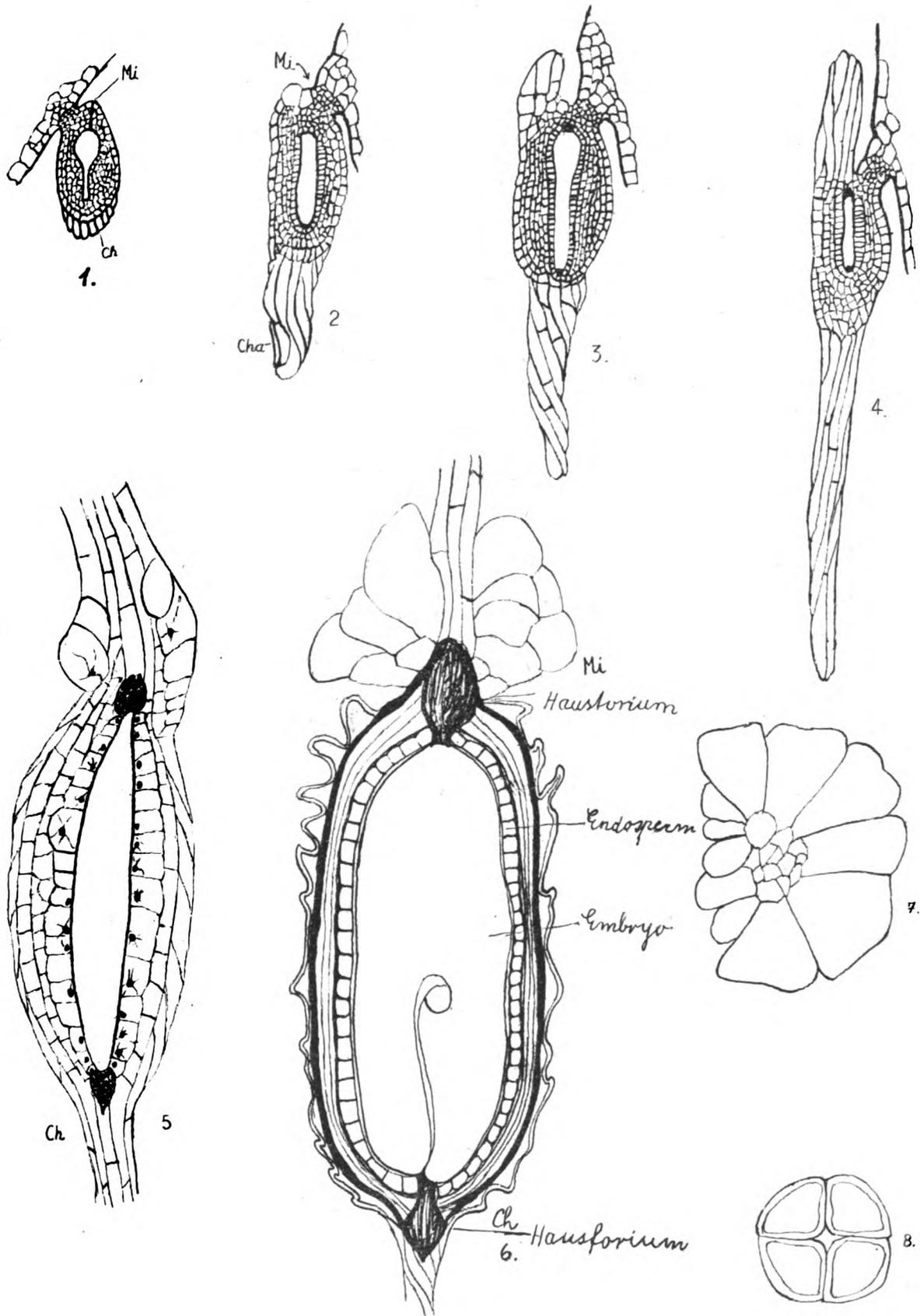


Fig. 1 - 8.

Entwicklung des Samens von *Aeschinanthus lamponga*, 1-6 verschiedenen alte Samenanlagen im Längsschnitt, 7-8 Querschnitte durch die Fortsätze 7 in der Nähe der Mikropyle, 8 am Aussenrand.

beim reifen Samen häufig kleiner und nach aussen abgeflacht erscheinen, da sie sort mit der Plazenta in Berührung gekommen und an weiterer Ausdehnung gehindert worden sind. Wenn der Ring um den Fortsatz geschlossen ist, tritt eine starke Vergrösserung der Zellen ein. Danach gehen sie in Dauergewebe über.

Sämtliche Zellen, die beim reifen Samen an die Oberfläche grenzen, sind verholzt, sowohl die beiden Anhänge, als auch der kragenartige Fortsatz, dessen Zellen am reifen Samen ebenfalls inhaltlos d.h. luftgefüllt sind, ausserdem die welligen Verdickungsleisten, die die ganze Samenschale überziehen.

Auffallend ist, dass, obgleich die Befruchtung auf einem ganz primitiven Stadium der Samenanlage stattfindet, der Embryo in der Entwicklung sehr lange zurückbleibt. Wenn schon die beiden Fortsätze, ja selbst der Kragen seine endgültige Zellenzahl (nicht endgültige Grösse, denn ein geringes Streckungswachstum der Zellen kann noch lange nachher erfolgen) erreicht hat, ist der Embryo nur als ein ganz winziges Kügelchen, das absolut nicht im Verhältnis zum Samen steht, zu erkennen. Diese Tatsache ist leicht verständlich und erklärlich, denn die durch den Funikulus geleiteten Nährstoffe werden zunächst zum Aufbau des Integuments verwendet. Zu dieser Zeit findet ausserdem noch ein Wachstum der Frucht statt.

Wenn das Integument fertig zur Samenschale mit den Anhängseln ausgebildet ist, fliessen verhältnismässig sehr viele Nährstoffe dem Embryo zu. Er wächst kolossal rasch besonders mit Hilfe des Mikropylarhaustoriums. Das Endosperm wird aufgebraucht bis auf eine einzige Schicht, die in dem reifen Samen den Embryo umgibt und erst bei der Keimung verschwindet.

HILDEBRAND hat an den Anhängen noch besondere Befestigungsmittel festgestellt, die dadurch entstehen, dass einzelne Zellen sich nach aussen umbiegen, die darauffolgenden Zellen also nicht ganz am Ende anschliessen. Bei *A. lamponga* und *tricolor* kommt eine derartige Bildung nicht vor. Die einzelnen Zellen liegen mit der ganzen Längsseite aneinander, die Querwände werden von zwei Zellen gemeinsam gebildet. Die Zahl der Stränge wird nach aussen geringer, bis schliesslich an der Spitze nur noch vier übrig bleiben. Das letzte Glied (wenn man die äusserste Zellgruppe so bezeichnen darf) eignet sich in sehr hohem Masse zur Befestigung. . Fährt man z.B. mit irgendeinem rauhen Gegenstand an der Plazenta der geöffneten Frucht entlang, so bleibt ein grosser Teil der Samen daran hängen, dabei sind die Spitzen besonders bevorzugt, da sie oft etwas geknickt sind. Aber auch an scheinbar glatten Wänden, an Metall oder Glas bleiben sie hängen, wenn sie im Fall irgendwo eine Berührungsfläche finden.

Dass die Anhänge als Flugorgane dienen, also wesentlich zur Verringerung des Gewichts beitragen, leuchtet schon dadurch ein, dass sämtliche Zellen mit Luft gefüllt sind. Es lässt sich experimentell auch leicht feststellen, wenn man die Samen im windstillen Raume fallen lässt. Sie gebrauchen ungefähr 2,3 sec. Zeit, um eine Fallhöhe von 1 m zurückzulegen. Zunächst fallen sie vertikal, dann drehen sie sich in horizontale Lage, wodurch natürlich der Luftwiderstand weit mehr ausgenutzt wird. Infolgedessen nimmt die Endgeschwindigkeit bei grösserer Höhe stark ab. Wurden die beiden langen Fortsätze entfernt, so legten die Samen in 1 sec. = 1 m zurück, wurde auch der kragenartige Anhang abgeschnitten, so wurde in 0,4 sec. die gleiche Strecke zurückgelegt.

Wie schwer verhältnismässig der Embryo ist, zeigt die bedeutend geringere Fallgeschwindigkeit tauber Samen. Sie legten in 6 sec. = 1 m zurück.

Die Zellen nehmen äusserst langsam Wasser auf, wahrscheinlich auf Grund der eingelagerten Lignine, denn die Wände sind ziemlich dünn, würden also an sich dem Eindringen des Wassers keinen grossen Widerstand entgegensetzen. Aus dieser geringen Durchlässigkeit erklärt sich die ausgezeichnete Schwimmfähigkeit, die diese Samen besitzen. Sie können sich bei Zimmertemperatur länger als einen Monat über Wasser halten. Bei hoher Temperatur, 30 - 35°, sinken sie dagegen in 4-5 Tagen unter, wenn auch immer noch kleine Luftblasen in den Anhängen vorhanden sind. Sehr langsam entweicht die Luft aus den grossen Kragenzellen. Kapillares Aufsaugen beim Eintauchen eines Fortsatzes findet nicht statt.

Eine Keimung erfolgt nur bei genügend hoher Temperatur, unter 20° niemals. Am 20.-22. Tage nach der Aussaat durchbricht der Keimling die Samenschale. Der Cha-

lazafortsatz wird etwas früher abgeworfen, der Auswuchs an der Mikropyle wird durch die Wurzel abgerissen und nach aussen gedrängt.

Das Hypokotyl wächst zunächst sehr stark, nach aussen wird es von einer dünnwandigen Epidermis abgeschlossen, die mit Hilfe von Drüsenhaaren das Herausquellen erleichtert. Am Ende wird eine Haftscheibe gebildet, von der Seitenwurzeln zur Befestigung ausgehen (Abbildung in GOEBELS Pflanzenbiologischen Schilderungen). Ist der Keimling ganz ausgeschlüpft, so breiten sich die Kotyledonen aus, die Hauptwurzel beginnt weiter zu wachsen und sendet zahlreiche Seitenwurzeln aus, die die Funktion der Haftscheibe übernehmen. Die Keimung ist äusserst gleichmässig, ohne Ausnahme durchbrach stets die Wurzel die Mikropyle.

Weitaus einfacher ist der Same von *Streptocarpus* gebaut, der aber dennoch Parallelerscheinungen aufzuweisen hat (Fig. 9 - 12). Es standen mir *Str. Holstii* und Hybriden zur Verfügung. Der Samenkern ist ähnlich dem von *Aeschynanthus*; d.h. der Embryo, der auch hier deutliche Gliederung in Kotyledonen und Radicula erkennen lässt, ist von dem einschichtigen Endosperm, dessen prismatische Zellen reich an Stärke sind, und der dunkelbraunen Samenschale umhüllt. Diese weist auf der Aussenseite warzonartige Erhebungen auf, die deutlich aus einem inneren verdickten und einem äusseren unverdickten, leicht quellbaren Teil bestehen. Chalaza und Mikropyle sind spitz ausgezogen, es ist dies ebenfalls eine gewisse Ähnlichkeit mit *A. lamponga*, wo an denselben Stellen die langen Haare entwickelt werden. An beiden Enden, an der Radicula und an den Kotyledonen sind gleichfalls Endosperm-Haustorien zu erkennen, doch erfolgt auch hier die Wasseraufnahme nicht so rasch, ob-

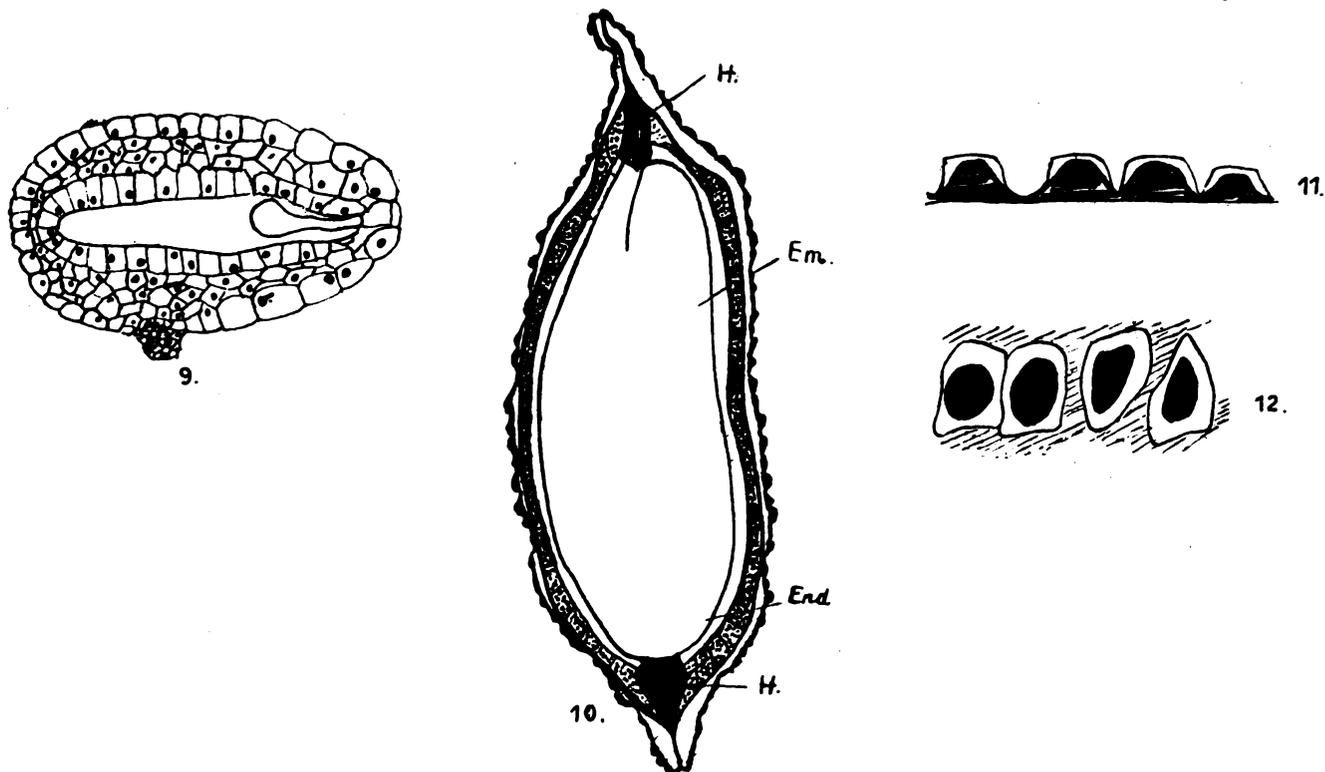


Fig. 9 - 12.

Streptocarpus Holstii, 9, 10 Längsschnitt durch die Samenanlage, H = Haustorium, End = Endosperm, Em = Embryo, 11, 12 Höcker der Samenschale, 11 im Längsschnitt, 12 in der Aufsicht.

gleich die Zellen der Samenschale an beiden Enden unverdickt sind.

Man sollte annehmen, dass diese unverdickten Zellen dem jungen Keimling das Ausschlüpfen erleichterten. Das ist aber keineswegs der Fall. Das Zerreißen der Samenschale ist vollkommen willkürlich, keine Stelle wird bevorzugt. Der Prozentsatz der ausgesäten Samen, deren Schale genau in der Mitte gesprengt wurde, war ungefähr gleich dem der an der Anheftungsstelle geplatzen und dieser wieder

gleich dem, der an der Mikropyle ausgekeimten Samen. Konstant ist aber, dass die Wurzel zuerst die Hülle durchbricht. Sie ist wie bei *Aeschinanthus* keulenförmig und bildet bei der Berührung mit dem Boden eine bräunliche Haftscheibe, von der die Seitenwurzeln abgehen. Die zarten herzförmigen Kotyledonen und das Hypokotyl tragen an den Rändern dreizellige Haare. Schleimabsonderung konnte ich nicht feststellen. Die Gewebe sind an sich schon sehr zart und elastisch, besonders dünnwandig ist die äussere Schicht des Hypokotyls, sodass das Ausschlüpfen sehr schnell vor sich geht.

Noch einfacher ist *Ramondia* gebaut (Fig. 13 - 15). Die hemitrope Samenanlage entwickelt sich ganz normal. Die der Plazenta zugekehrte Seite bleibt wie bei *Streptocarpus* etwas abgeflacht. An der Mikropyle und Chalaza treten auch hier Haustorien auf. An diesen beiden Stellen kann zwischen Embryo und Samenschale kein Endosperm ausgebildet werden. Beim reifen Samen sind die Haustorien stark zurückgebildet, bei manchen vollkommen verschwunden, sodass zwischen Embryo und Samenschale ein Hohlraum entsteht. Während NETOLITZKY schreibt, dass das Chalazahaustorium deutlicher und grösser sei als das an der Mikropyle, habe ich bei *Ramondia pyrenata* die gegenteilige Auffassung gewonnen. Es wird viel früher gebildet, da auch die Entwicklung des Embryo von der Mikropyle ausgeht.

Die Samenschale, die allseitig spitze Höcker mit deutlicher Mittellamelle aufweist, ist an der Chalaza besonders kräftig entwickelt, in den meisten Fällen findet eine schneckenartige Einrollung statt. Dies ist auch ein Beweis dafür, dass das Haustorium hier nicht zur Wasseraufnahme dient. An der Mikropyle sind die Höcker länger ausgezogen, das Haustorium erfüllt ppropfartig den Kanal. Die Wasseraufnahme geht aber auch hier sehr langsam vor sich, deshalb besitzen die Samen ausgezeichnete Schwimffähigkeit.

Die Keimung ist sehr regelmässig, der Embryo durchbricht immer an der Mikropyle die Samenschale mit seinem Wurzelende. Wie bei den anderen Gesneraceen wird die Hauptwurzel zunächst in der Entwicklung gehemmt; sie dient als Haftorgan. Bei *Ramondia* ist sie kugelartig angeschwollen, sie sendet an der ganzen Peripherie Seitenwurzeln aus. Später streckt sich jedoch der kugelige Körper, die Hauptwurzel nimmt unter einem deutlichen Knick ihr Wachstum wieder auf.

Auffallend war bei diesen Keimlingen, dass ein sehr hoher Prozentsatz, etwa der 4. Teil der jungen Pflanzen mit 3 Keimblättern ausgerüstet war. Die weitere

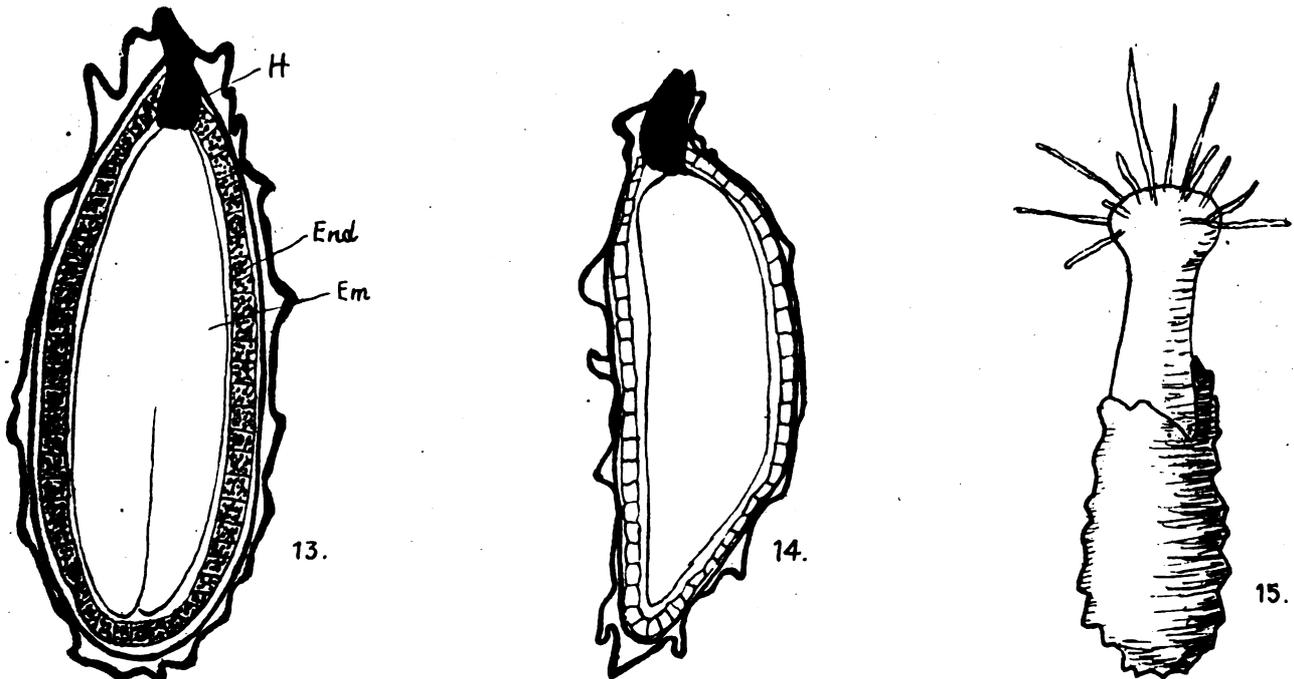


Fig. 13, 14, 15.
Ramondia pyrenata. 15 = Keimung.

Entwicklung verlief aber genau wie die der übrigen Keimlinge.

Die Loslösung der Samenschale an Mikropyle und Chalaza und damit das Vorhandensein luftgefüllter Zellularräume trägt noch zur Verringerung des Gewichtes bei, das an sich wegen der Kleinheit der Samen schon sehr gering ist.

Jetzt noch einige Worte über *Klugia zeylanica* (Fig. 16 - 19), eine andere Gesneraceae, die sich auch durch besonders grosse luftspeichernde Zellen auszeichnet. Schon vor der Befruchtung bildet sich unterhalb des Funikulus in der äussersten Integumentschicht eine besondere Zellgruppe aus, die als Ringwall rund um die Mikropyle verläuft. Auf einem Längsschnitt trifft man sie zu beiden Seiten der Mikropyle. Auch in diesem Falle ist die der Plazenta abgekehrte Seite am stärksten und frühesten entwickelt. *Klugia* weist die nächste Verwandtschaft mit dem von HILDEBRANDT geschilderten *Aesch. atropurpureus* auf. An gleicher Stelle, unterhalb der Anheftungsstelle, werden hier die grossen lufthaltigen Zellen, die kranzartig den Mikropylarteil umgreifen, dort die spitzen Fransen, die später als Haare die Mikropyle weit überwuchern, gebildet.

Auf einem Stadium, bei dem der Embryo die erste seichte Einbuchtung zur Anlage der Cotyledonen zeigt, haben die plattenartigen Zellen sowie der ganze Same die endgültige Grösse erreicht. Aus dem Integument geht die einschichtige braune Samenschale hervor, die an der Mikropyle unterbrochen ist. Dort ragt eine kleine Klappe heraus, die aus vielen kleinen Integumentzellen gebildet wird. In der Mitte befindet sich ein Haustorium, das dem Embryo Nährstoffe zuführt und leichter Wasser aufnimmt als die grossen Zellen des Kragens, trotzdem diese nicht verholzt sind, sondern wie die andern Membranen aus Cellulose bestehen.

Im reifen Samen ist keine Endospermschicht mehr vorhanden. Eine dünne Cellulosemembran, ein Rest des Embryosacks, schliesst den Embryo ein. Die Zellen der Samenschale sind an den Aussenmembranen sehr dünn, die Radial- und Innenwände sind bedeutend kräftiger. Die Keimung variiert noch stärker als bei *Streptocarpus* insofern, als nicht einmal konstant ist, ob Wurzel oder Keimblätter zuerst herausgepresst werden. Am häufigsten sprengte die Wurzel die Zellen des Ringwalls einseitig, wodurch die Kappe nach aussen gedrängt wurde. Häufig treten aber die

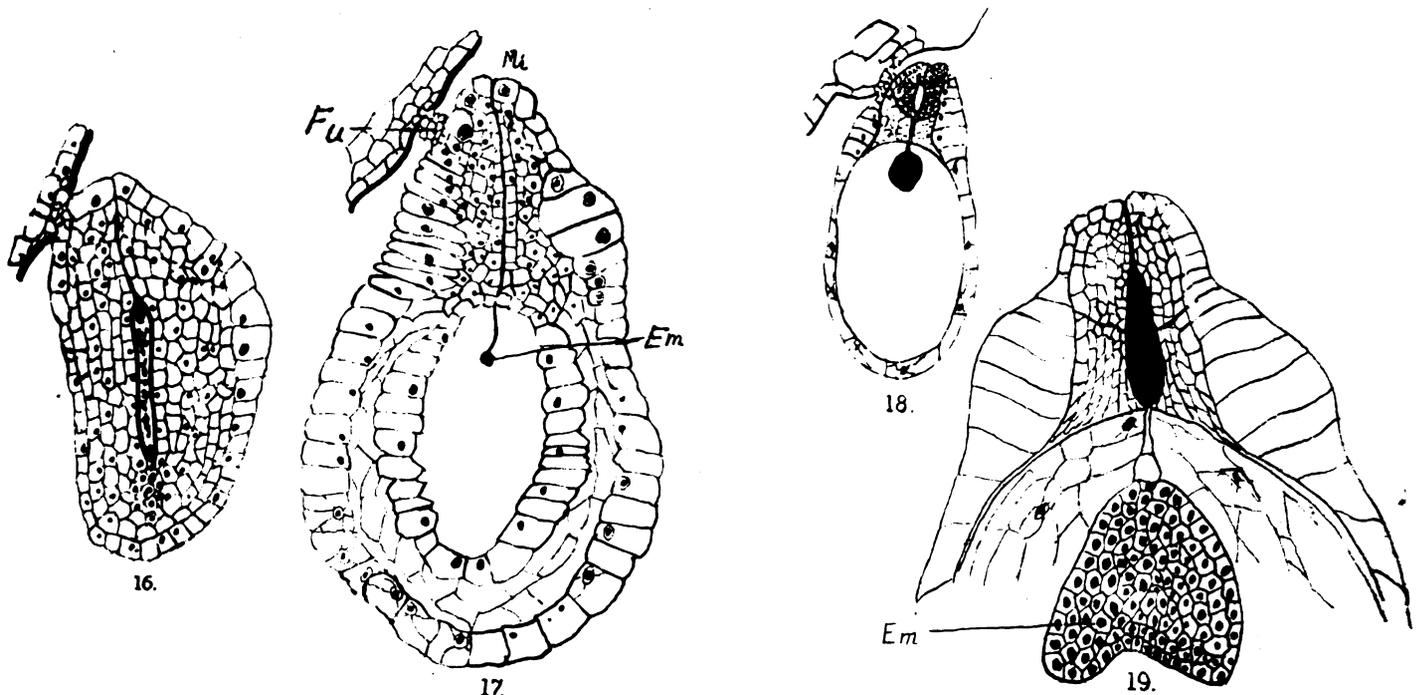


Fig. 16-19

Kotyledonen in der Mitte der Samenschale hervor, während die Wurzel in der Samenschale bleibt und nur kleine Seitenwurzeln herauschickt, oder aber es wird die Samenschale der Länge nach gespalten und Radicula oder Kotyledonen drängen hervor, je nachdem was gerade am schnellsten herauskam.

Die Samen sind auf Grund ihres geringen Volumens und der Unbenetzbarkeit sehr gut zum Schwimmen geeignet, sie vermögen sich länger als einen Monat über Wasser zu halten. Die Speicherung der Luft in den Kragenzellen bedeutet gewiss ein Herabsetzen der Fallgeschwindigkeit. Genaue Experimente lassen sich wegen der Kleinheit der Samen schlecht ausführen. Ich habe versucht, die Kragenzellen zu entfernen und habe dabei eine Fallbeschleunigung gefunden, es handelt sich aber nur um geringe Bruchteile von Sekunden.

Anschliessend an die Gesneraceen möchte ich auf die Nepenthaceen eingehen, eine sehr interessante Familie, die, wie wir sehen werden, entwicklungsge- schichtlich viel Gemeinsames mit *Aeschinanthus lamponga* hat (Fig. 20 - 24). Herr Geheimrat v. GOEBEL hatte verschieden alte Früchte von *Nepenthes* aus Sumatra mit- gebracht und mir liebenswürdigerweise zur Verfügung gestellt; ferner konnte ich aus dem Gewächshaus *Nepenthes rufescens* untersuchen. Eine Abbildung des reifen Samens finden wir bereits in den „Pflanzenbiologischen Schilderungen“. Kurze An- gaben über den Samen und Beschreibung der Keimung gibt STERN (Flora 1917). Der reife Same besteht also aus dem kleinen Embryo, der aber schon deutliche Kotyle- donen zeigt, dem wenigsschichtigen Endosperm, der inneren Samenschale, die aus dem inneren Integument entstanden ist, und der einschichtigen mit Verdickungs- leisten ausgestatteten Testa, die dem Samenkern nur in der Mitte anliegt, sich aber an Mikropyle und Chalaza löst und die grossen lufteerfüllten Fortsätze bildet.

Um die Entstehung dieser Anhängsel zu verstehen, muss man die Entwick- lingsgeschichte der jungen Samenanlagen verfolgen. Sie ist ursprünglich homi- anatrop, wird aber später durch Wachstumsvorgänge hemitrop d.h., der Embryosack verläuft später parallel der Plazenta. Sie zeichnet sich durch einen breiten, mit dem äusseren Integument verschmolzenen Funikulus aus, in den deutliche Leitbündel- stränge hereinziehen. Das äussere Integument umschliesst das innere vor der Be- fruchtung nicht vollkommen.

Schon bei ganz jungen Stadien treten Zellteilungen am Grunde der Chalaza ein, wodurch dort ein ziemlich grosser Fortsatz gebildet wird. Allmählich verlieren die inneren Zellen ihr Teilungsvermögen, der Fortsatz wächst dann durch Spitzen- wachstum weiter. Nach einiger Zeit setzen an der Mikropylarseite ebenfalls star- kes Wachstum und häufige Teilungsvorgänge ein, woran sämtliche Schichten teilneh- men: Funikulus, äusseres und inneres Integument. Auf diese Weise wird das Stück b in der Figur 24 gebildet. Auf dieser Entwicklungsstufe tritt das Endosperm sehr deutlich durch seine grossen inhaltsreichen Zellen hervor; das Exostom verwächst.

Die Nahrungsstoffe werden alle sehr schnell den äusseren Partien zugeführt, der Funikulus ist ausserordentlich kurz, d.h. der Same liegt dicht an der Pla- zenta, die Leitbahnen gehen an der der Plazenta abgekehrten Seite am Nuzellus entlang bis zur Chalaza.

Erfolgt nun die Befruchtung, so wird das Teilungsvermögen noch bedeutend intensiver, der Embryosack streckt sich auch stark. Vom Funikulus aus nach un- ten gerichtet ist also der Fortsatz a und die Streckungszone b (Fig. 24). Haben diese beiden Teile fast ihre Endlänge erreicht, so teilen sich die Zellen des äusseren Integuments oberhalb des Funikulus. Durch Spitzenwachstum entsteht dort ein kleiner Fortsatz (c), der auch bis zu der Samenreife keine bedeutende Grösse erreicht. Er wird ungefähr $\frac{1}{5}$ so lang wie der andere (a). Er liegt ge- nau in der Fortsetzung von b, darum ist er bisher noch nicht aufgefallen. Er unterscheidet sich von b äusserlich nur dadurch, dass in ihm keine Leitbündel- stränge eindringen. Betrachtet man nun den Samen vom Mittelpunkt, dem Samenkern aus, so geht zur Chalaza ein einfacher Fortsatz a, der Mikropylarfortsatz be- steht aber aus zwei verschiedenen Teilen, dem einen langen unter Beteiligung von Mikropyle und Funikulus entstandenen (b), und dem kürzeren, aus den ober-

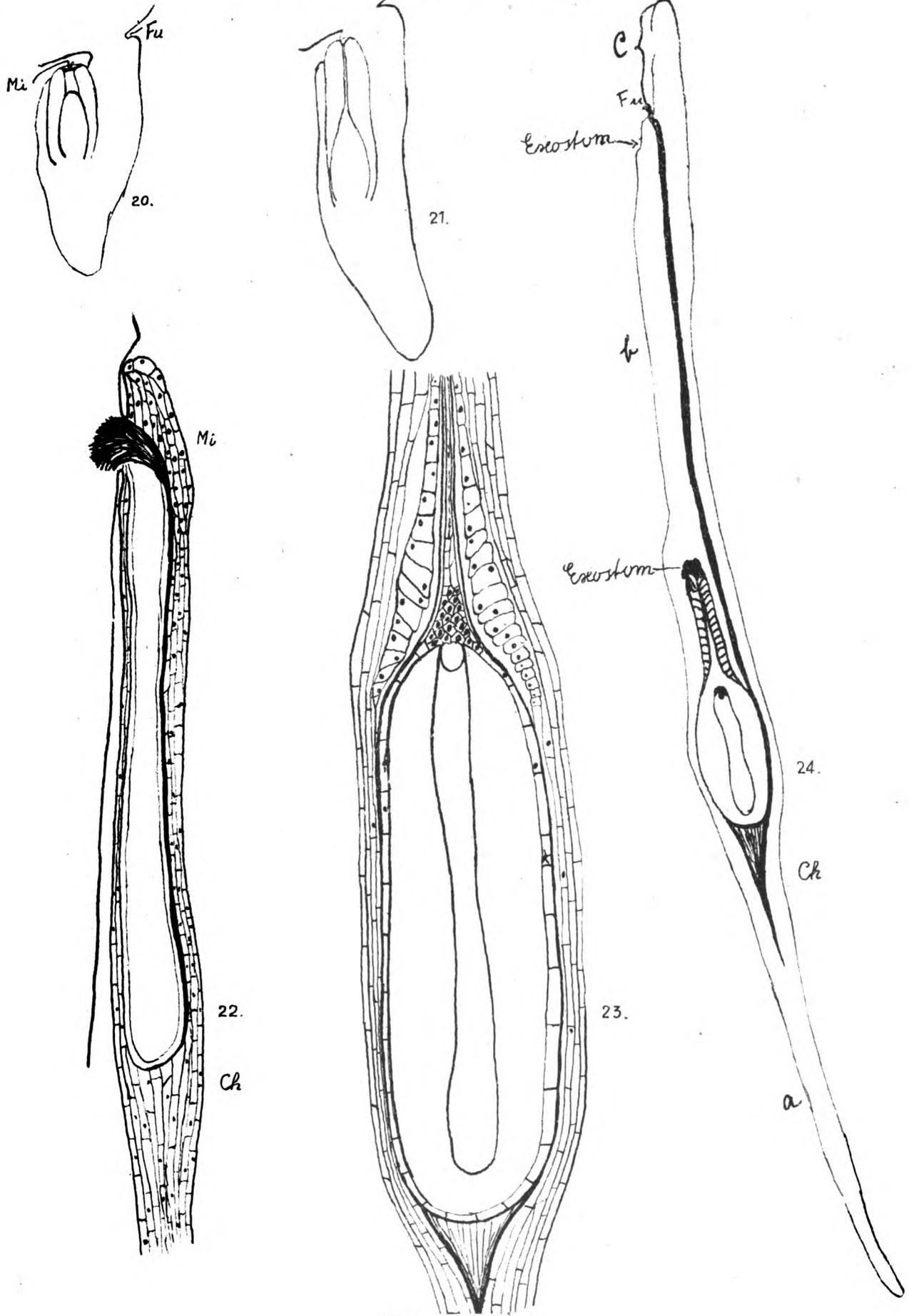


Fig 20-24.

Nepenthes. Entwicklung der Samenanlagen, 20, 21, 24 Längsschnitte durch die ganze Samenanlage, 22 der Chalazafortsatz abgeschnitten, 23 beide Anhängsel entfernt.

halb des Funikulus liegenden Integument-Zellen hervorgegangen (c).

Die Übereinstimmung mit *Aeschyn.comp.* ist sehr weitgehend. Zunächst wird der Chalazafortsatz (a) angelegt. Wenn dieser eine bestimmte Länge erreicht hat (ungefähr gleiche Grösse wie die Samenanlage) wird die Mikropylarzone gestreckt. Dass diese Partie (b) hier hauptsächlich unterhalb des Funikulus aber doch unter starker Beteiligung der Zellen, die den ursprünglichen Mikropylarkanal bildeten, entsteht, liegt an der Verschiedenheit der Samenanlagen. Während sie bei *Aeschynanthus* später rein hemitrop, also der Embryosack parallel zur Plazenta, die Mikropyle nach aussen gekehrt ist, wird die hemitrope Richtung bei *Nepenthes* (wenn man überhaupt davon reden kann, da sie ja mehr als anatrop ist) durch eine Drehung im entgegengesetzten Sinne wie bei *Aeschynanthus* erreicht, sodass die Mikropyle der Plazenta zugekehrt ist.

Übereinstimmend ist ferner die Tatsache, dass auch hier zunächst die Anhänge in ihrer kolossalen Dimension ausgebildet werden, ehe der Embryo weiter entwickelt wird. Ursprünglich stehen 2 - 3 Zellreihen des äusseren Integuments mit dem Endostom in Verbindung, sie lösen sich aber bei der starken Streckung genau wie an der Chalaza von den inneren Zellen los und schmelzen allmählich auf eine Schicht, die spätere Samenschale, zusammen, d.h. die inneren Zellen werden aufgelöst, nur die Epidermis wird stärker ausgebildet. Das innere Integument bildet eine innere Samenschale und befestigt den Samenkern in der äusseren Testa.

Nach STERN durchbrechen die Kotyledonen zunächst die Samenschale in der Mitte, Seitenwurzeln dringen auf der Unterseite ins Substrat ein, während die Hauptwurzel innerhalb der Schale bleibt.

Als eine weitere Gruppe der feilspanförmigen Samen wären die Droseraceen (Fig. 26 - 30) zu erwähnen. Sie schliessen sich in ihrer Entwicklung eng an die Nepenthaceen an, wenn ihre Samen auch nicht die extremen Ausmasse wie dort erreichen. Einige Angaben über die Samenentwicklung finden sich bei LANG. Die reifen Samen beschreibt DIELS. Er teilt sie nach dem Bau der Testa in drei verschiedene Typen ein, denen wir uns anschliessen wollen. Die Gruppe die uns hier am meisten interessiert, ist sein Typ 3. Davon hatte ich *Drosera spathulata*, *capensis*, *longifolia*, *intermedia* und *rotundifolia* zur Untersuchung.

Die Samen sind sehr klein, langgestreckt mit Lufträumen zwischen innerem und äusserem Integument an Mikropyle und Chalaza. Die Samenanlage ist anatrop, der Funikulus mit mehreren Tracheiden ausgestattet. Schon vor der Befruchtung findet eine Streckung in der Längsrichtung statt, an der Chalaza tritt wieder die äusserste Zellschicht stärker hervor. Nach dem Eindringen der Pollenschläuche erfolgen hier die ersten Querwandbildungen verbunden mit weiterem Längenwachstum, wie wir es auch schon bei *Aeschynanthus* gefunden haben. Hat diese Zellpartie eine bestimmte Länge erreicht (hier nur $1/2$ - $1/3$ der Samenanlage), so beginnt das Wachstum der Mikropylar- und Funikularzellen. Die Wachstumsrichtung ist hier wie bei *Nepenthes* von der Anheftungsstelle aus nach unten. Die beiden Partien wachsen jetzt zu gleicher Zeit, die obere schneller. Hat sie dann die Länge der unteren erreicht, so hört das Wachstum auf, und der Embryo beginnt sich zu entwickeln. Er erreicht aber auch beim reifen Samen keine sehr hohe Differenzierung, doch sind die Keimblätter schon zu erkennen. Sie sind bedeutend breiter als das Wurzelende und zeigen eine seichte Einbuchtung, wodurch der Embryo herzförmige Gestalt gewinnt. Er füllt nur den 4. Teil des Raumes innerhalb der inneren Samenschale aus und grenzt mit seinen Kotyledonen an das vielschichtige, stärkehaltige Endosperm. Der Samenkern wird von der aus dem inneren Integument hervorgegangenen, einfach gebauten, kutinisierten inneren Samenschale eingeschlossen. Dort, wo ursprünglich die Verbindung mit dem äusseren Integument vorhanden war, die aber durch die starke Streckung der Aussenzellen getrennt wird, befindet sich noch ein kleiner Fortsatz, vergleichbar dem Endostomrest bei *Nepenthes*.

Die Zellen der eigentlichen äusseren Samenschale sind an den inneren und Querwänden verdickt, sie färben sich mit Kalilauge dunkelblau-violett. Die Aussenwände sind dagegen dünne, quellbare Membranen, die im Trockenzustand konkav den inneren anliegen, bei Wasseraufnahme wird die Membran allmählich gestreckt und schliesslich konvex nach aussen gewölbt. Das Wasser dringt aber ebenso wie bei den übrigen

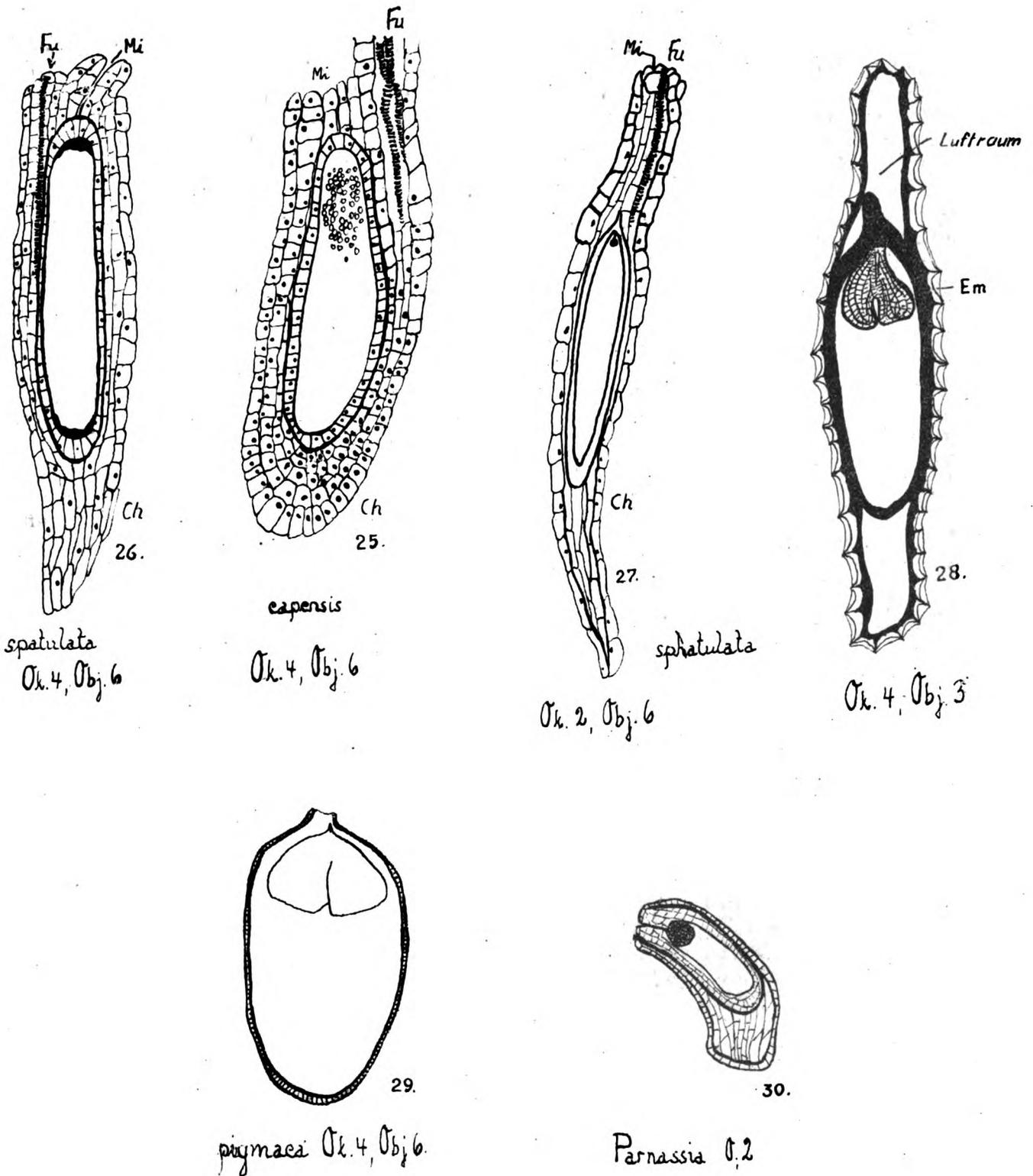


Fig. 26 - 30.

Droseraceen 26 - 29 und Saxifragaceen 30. Längsschnitte durch verschieden alte Samen.

feilschanförmigen Samen sehr langsam in die Zellen ein, der Vorgang kann durch höhere Temperatur beschleunigt werden, bei Zimmertemperatur bleiben sie länger als einen Monat an der Wasseroberfläche.

Die Keimung und Wurzellosigkeit des Embryo haben GOEBEL und HEINRICHER schon beobachtet. Es ist auch dies ähnlich den Nepenthaceen.

Die Entwicklung der Samenanlagen ist für die obengenannten *Drosera*-Arten gleich. Sie unterscheiden sich nachher lediglich durch die Grössenverhältnisse, also Endlänge und Verhältnis des Samenkerns zu den lufthaltigen Fortsätzen. Bei *Drosera rotundifolia* ist der Samenkern relativ und absolut am kleinsten, der Same ist gebaut im Verhältnis 4,5 : 2 : 4,5 also von 11 Teilen des ganzen Samens fallen nur 2 auf den Kern, bei *Drosera intermedia* kommen von 11 Teilen des Samens nur 3 auf den Kern, bei *D. longifolia* von 12 Teilen 4, bei *D. capensis* von 6.5 schon 3.5, bei *D. spathulata* von 5.5 sogar 3.1.

Damit ist zugleich der Übergang zu den anhanglosen Samen gewonnen. Das Verhältnis des ganzen Samens zum Kern wird immer kleiner und damit auch der ganze Samen. Schliesslich findet bei den kleinsten *Drosera*-Arten gar keine Loslösung mehr statt. Der Samen hat nur noch die Grösse eines Orchideen-Samens. Die kleinste Form ist wohl *Drosera pygmaea*, deren Früchte wie Mooskapseln aussehen, und deren Samen noch nicht halb so gross wie der kleinste der anderen (*D. spathulata*) werden. Die Samen sind sehr einfach gebaut, sie haben nur noch eine einfache Samenschale, die gleich dem Endosperm anliegt. Der Embryo ist gleich gestaltet wie bei den anderen, er nimmt auch hier ungefähr den 4. Teil des Sameninneren ein, der übrige Teil wird vom Endosperm ausgefüllt. Diese Samen entbehren wegen ihres geringen Volumens weiterer Flugeinrichtungen.

Fassen wir nun die Entstehung der feilschanförmigen Samen zusammen, so gelten für sie folgende Hauptmerkmale: Der Chalazaauswuchs entwickelt sich zuerst dort, wo er gebildet wird (am äusseren Integument), erlangen die Zellen schon vor der Entwicklung besondere Grösse, es entsteht also ein kleiner Kegel, der nach dem Eindringen eines Pollenschlauches bedeutend zunimmt. Nach gewisser Zeit verlangsamt sich sein Wachstum, die Bildung des Mikropylarfortsatzes beginnt. Diese 2. Streckungszone kann sich auf verschiedene Teile der Samenanlage ausdehnen.

1. Es wachsen nur die Integumentzellen um die Mikropyle später aus.
2. Der Funikulus ist mit daran beteiligt. Der Typ I gilt für *Aeschynanthus*, der zweite für Droseraceen und Saxifragaceen. Eine Verbindung der beiden Typen stellt *Nepenthes* dar, da zuerst der *Drosera*-Typ eingehalten wird, nachträglich aber auch oberhalb des Funikulus ein Fortsatz entsteht, der dem 2. Fortsatz von *Aeschynanthus* entspricht. Damit wäre das Wesentliche über diese Samengruppe gesagt, wir wollen uns im Folgenden etwas näher mit den flügelartigen Anhängen bei den Samen der verschiedenen Familien befassen.

Wir wollen da zunächst die Cruciferen betrachten, die eine Ausnahme von dem allgemeinen Dikotylenotyp machen (Fig. 31 - 39). Die junge Samenanlage ist, wie allgemein bekannt, karyototrop, d.h. der Nusellus ist gekrümmt. Die gleiche Gestalt nimmt der Embryosack und später der Embryo an. Die Samenanlage hat ursprünglich im Querschnitt runde bis ovale Gestalt je nach dem Alter. Vor der Befruchtung ist bereits eine Abweichung von der Kreisgestalt zu verzeichnen, die später immer stärker wird. An dieser Abflachung nehmen sämtliche innere Schichten teil. Nach der Bestäubung bildet sich dann im äusseren Integument unter der Epidermis eine Schicht stärker aus. Es strecken sich bei *Alyssum* z.B. sämtliche Zellen der 2. Schicht von der Mikropyle über die Chalaza bis zum Funikulus zu gleicher Zeit. Auf dem Querschnitt gibt es ein ganz charakteristisches Bild. Die Zellen wachsen seitlich in fächerartiger Gruppierung. Eine Querteilung der einzelnen Zellen erfolgt nicht. Sie wachsen beständig in die Länge und drängen damit die kleineren Epidermiszellen weiter und weiter nach aussen. Diese teilen sich gleichmässig in der Querrichtung und nehmen nicht so stark an Volumen zu.

Hat der Flügel sein grösstes Ausmass erreicht, so verschwindet zunächst die Stärke aus den langgestreckten Zellen, dann wird der übrige Inhalt abgebaut, und schliesslich werden die Membranen aufgelöst. Beim reifen Samen sind noch Rudimente davon vorhanden, die Zellulose-Reaktion ergaben. Mit dem Schrumpfen und Schwinden der inneren Zellen geht ein Nachrücken der äusseren Zellen Hand in Hand. Die

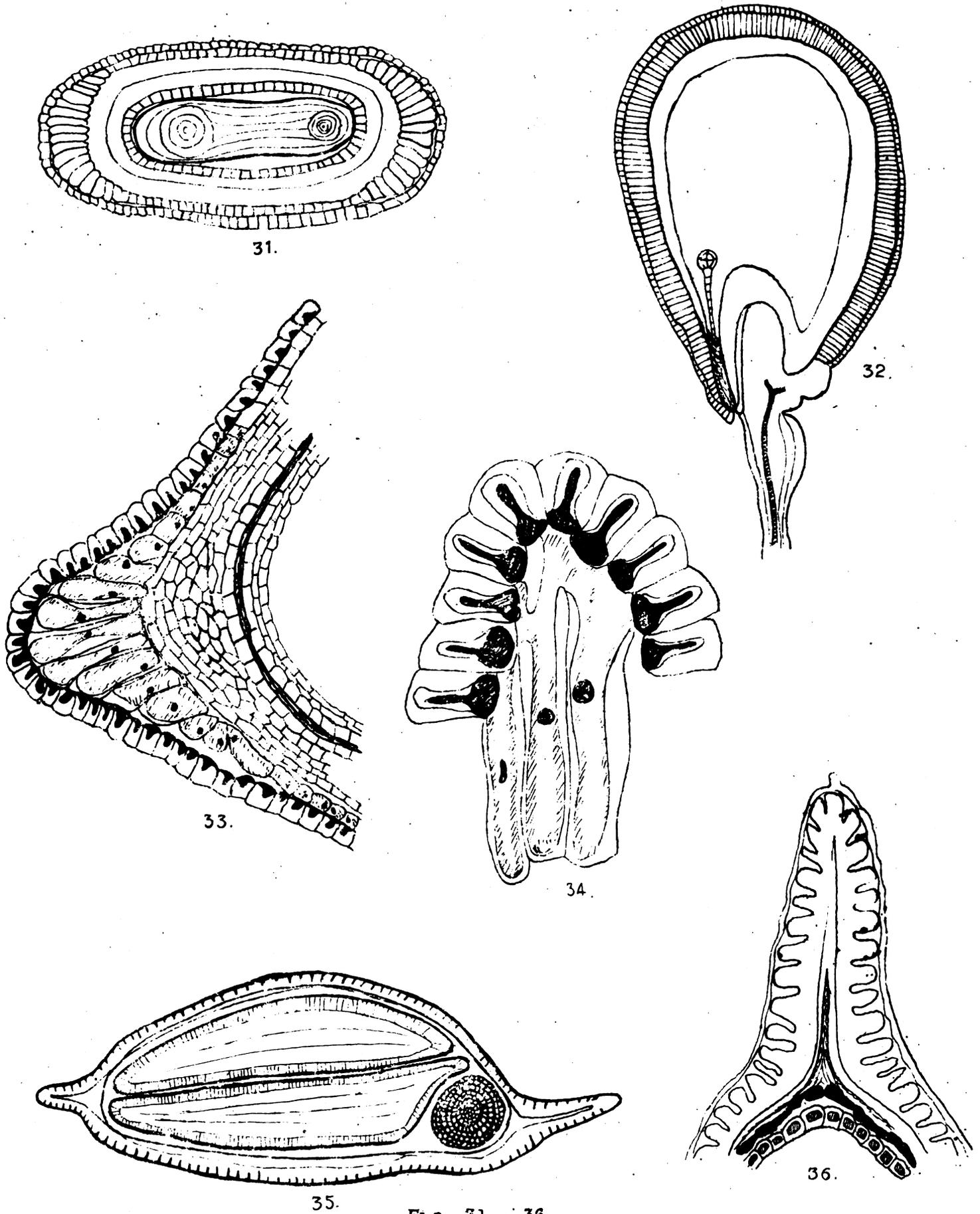


Fig. 31 - 36.

Cruciferen. 31-36 *Alyssum saxatile*, 31 Querschnitt durch jg. Samenanlage, 32 Längsschnitt, 33 Querschnitt durch den Flügel, bei 34 stärker vergrössert, 35 Reifer Samen, 36 fertig ausgebildeter Flügel.

inneren Membranen nähern sich gegenseitig fast bis zur Berührung. Doch liegen sie beim reifen Samen nicht fest aneinander, sondern es bleibt ein schmaler Kanal zwischen ihnen bestehen.

Die Aussenmembranen werden nur stark verdickt. In jede Zelle wächst dann von der Aussenwand her ein Zellulosezapfen. Danach können sich die dünnen Querwände auflösen (*Alyssum saxatile*). In den meisten Fällen bleiben sie jedoch wie die Innenmembranen unverdickt erhalten. Aus dem inneren Integument, das nicht in die Falte hineinragt, geht eine gebräunte innere Samenschale und darunter eine stärkehaltige Schicht hervor. Darauf folgt nach innen eine stärkere Zellulosemembran, die den Embryo mit dem einschichtigen Endosperm umgibt.

Dieser beginnt schon früh sich weiter zu entwickeln. Durch den langen Suspensor wird er weit in das Endosperm hineingeschoben und kann allseitig schnell Nahrung aufnehmen. Wenn die erste Streckung der Innenzellen erfolgt, von einem Flügelansatz also noch gar keine Rede sein kann, haben schon viele Teilungen stattgefunden, er befindet sich schon auf einem weit fortgeschrittenen Stadium. Bei den grösseren Samen nehmen 3 Schichten teil an der Flügelbildung, von denen die innerste aufgelöst wird.

Bei *Vesicaria* und *Lunaria* bleibt die zweite Schicht verhältnismässig klein, während die äusseren Zellen besonders grosses Volumen haben. Bei *Vesicaria* liegt die Aussteifung des Flügels innen, die Zellen der 2. Schicht sind ringsum stark verdickt, bei *Farsetia* liegt sie in der Mitte, die Mittellamelle der 1. und 2. Schicht ist verdickt. Bei *Lunaria* sind die kugeligen Zellen mit starken Membranen umgeben, sodass hier der Flügel nicht dünn pergamentartig, sondern massiver erscheint. Bei allen Cruciferen ist der Flügel an der Mikropyle und am Funikulus unterbrochen. Vom Funikulus gehen deutliche teils verzweigte Gefässe in die Samenanlage.

Vergleicht man die Grösse der Flügel mit der der Samen, so findet man, dass die grössten Samen nicht nur absolut, sondern auch relativ die beste Abflachung oder die grössten Anhänge haben; ihre Oberfläche muss bedeutend vergrössert werden, wenn das Verhältnis von Oberfläche zu Volumen wie bei den kleineren Samen sein soll. Bei *Iberis*, wo äusserlich noch keine Flügelanlage erkennbar ist, sieht

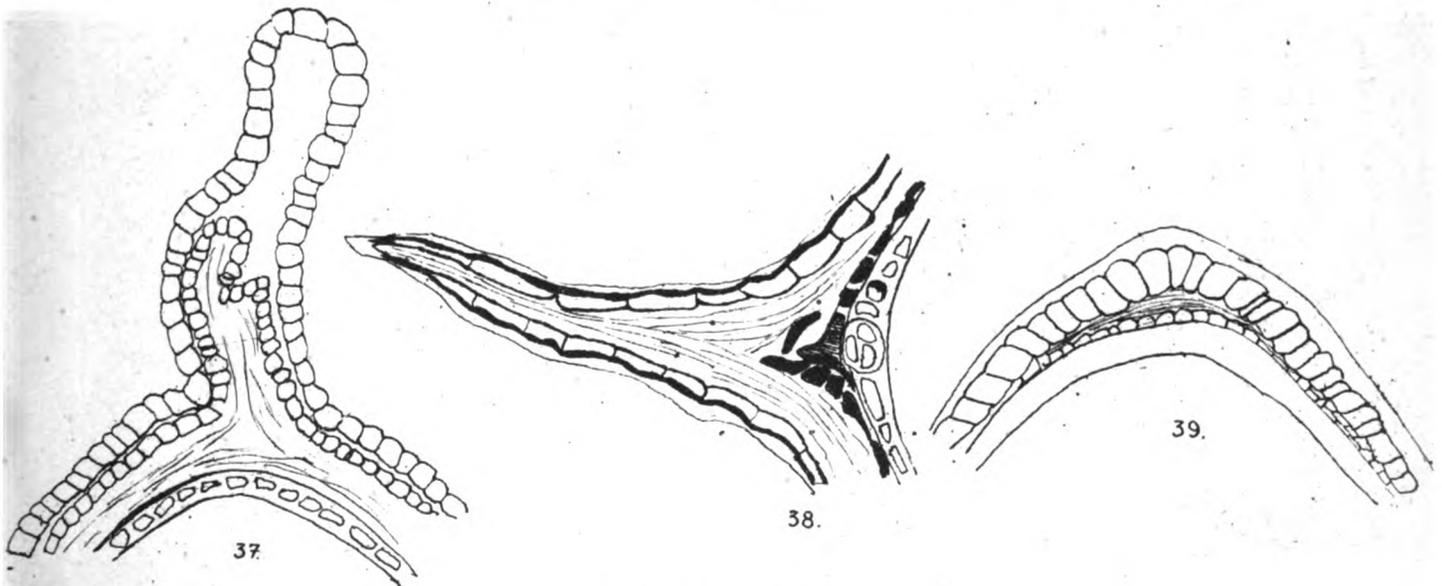


Fig. 37 - 39.

Matthiola 37, *Farsetia clypeata* 38, *Iberis* 39.

man auf einem Querschnitt, dass an der Wurzelseite die äusserste Schicht von den darunterliegenden Zellen (der 2. Schicht) abgehoben ist. Diese erscheinen auf späteren Stadien als Schlieren, werden also auch aufgelöst. Wir finden dann, angefangen bei den kleinsten Samen, die nur einen ganz dünnen hautartigen Rand ha-

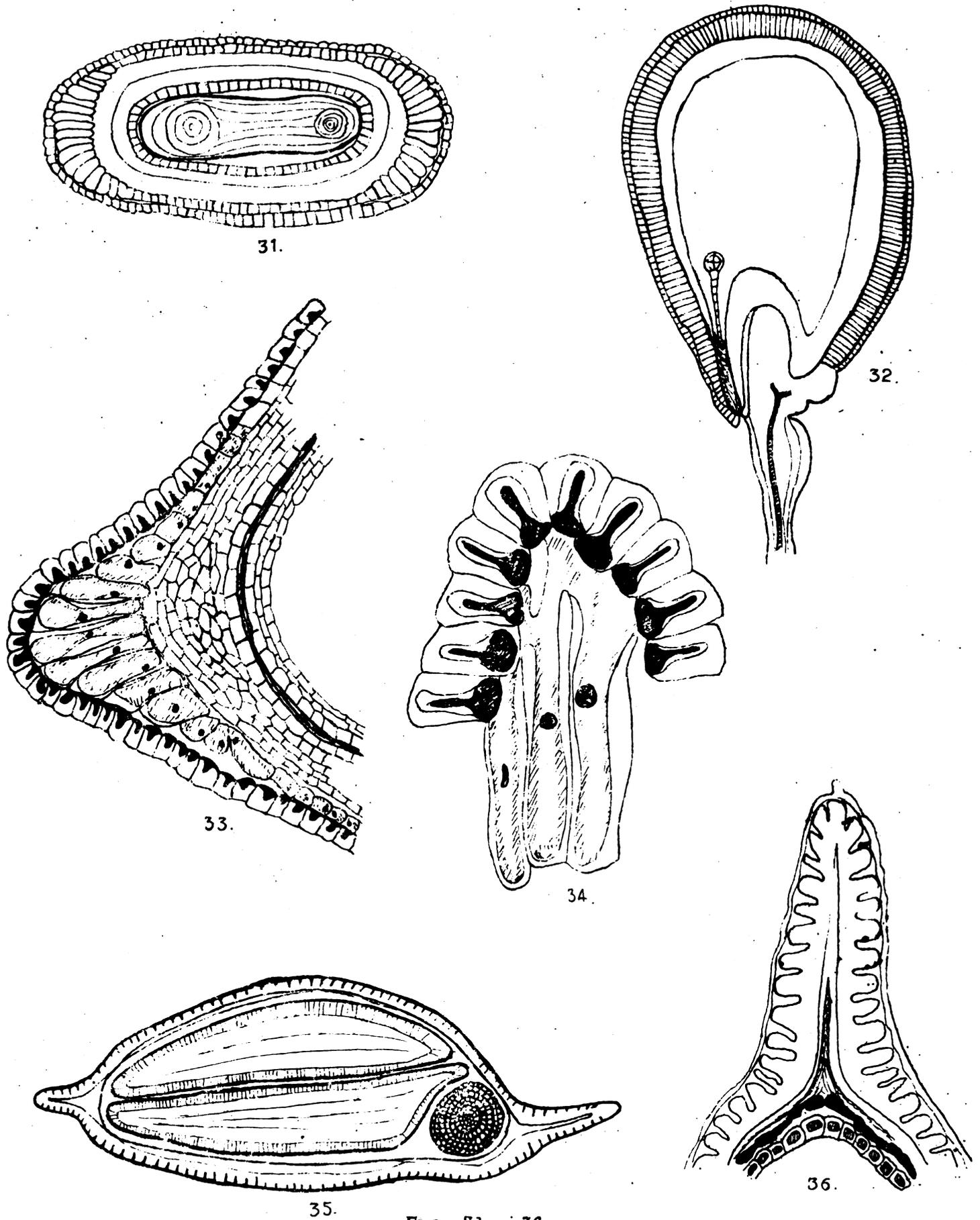


Fig. 31 - 36.

Cruciferen. 31-36 *Alyssum saxatile*, 31 Querschnitt durch jg. Samenanlage, 32 Längsschnitt, 33 Querschnitt durch den Flügel, bei 34 stärker vergrössert, 35 Reifer Samen, 36 fertig ausgebildeter Flügel.

inneren Membranen nähern sich gegenseitig fast bis zur Berührung. Doch liegen sie beim reifen Samen nicht fest aneinander, sondern es bleibt ein schmaler Kanal zwischen ihnen bestehen.

Die Aussenmembranen werden nun stark verdickt. In jede Zelle wächst dann von der Aussenwand her ein Zellulosezapfen. Danach können sich die dünnen Querwände auflösen (*Alyssum saxatile*). In den meisten Fällen bleiben sie jedoch wie die Innenmembranen unverdickt erhalten. Aus dem inneren Integument, das nicht in die Falte hineinragt, geht eine gebräunte innere Samenschale und darunter eine stärkehaltige Schicht hervor. Darauf folgt nach innen eine stärkere Zellulosemembran, die den Embryo mit dem einschichtigen Endosperm umgibt.

Dieser beginnt schon früh sich weiter zu entwickeln. Durch den langen Suspensor wird er weit in das Endosperm hineingeschoben und kann allseitig schnell Nahrung aufnehmen. Wenn die erste Streckung der Innenzellen erfolgt, von einem Flügelansatz also noch gar keine Rede sein kann, haben schon viele Teilungen stattgefunden, er befindet sich schon auf einem weit fortgeschrittenen Stadium. Bei den grösseren Samen nehmen 3 Schichten teil an der Flügelbildung, von denen die innerste aufgelöst wird.

Bei *Vesicaria* und *Lunaria* bleibt die zweite Schicht verhältnismässig klein, während die äusseren Zellen besonders grosses Volumen haben. Bei *Vesicaria* liegt die Aussteifung des Flügels innen, die Zellen der 2. Schicht sind ringsum stark verdickt, bei *Farsetia* liegt sie in der Mitte, die Mittellamelle der 1. und 2. Schicht ist verdickt. Bei *Lunaria* sind die kugeligen Zellen mit starken Membranen umgeben, sodass hier der Flügel nicht dünn pergamentartig, sondern massiver erscheint. Bei allen Cruciferen ist der Flügel an der Mikropyle und am Funikulus unterbrochen. Vom Funikulus gehen deutliche teils verzweigte Gefässe in die Samenanlage.

Vergleicht man die Grösse der Flügel mit der der Samen, so findet man, dass die grössten Samen nicht nur absolut, sondern auch relativ die beste Abflachung oder die grössten Anhänge haben; ihre Oberfläche muss bedeutend vergrössert werden, wenn das Verhältnis von Oberfläche zu Volumen wie bei den kleineren Samen sein soll. Bei *Iberis*, wo äusserlich noch keine Flügelanlage erkennbar ist, sieht

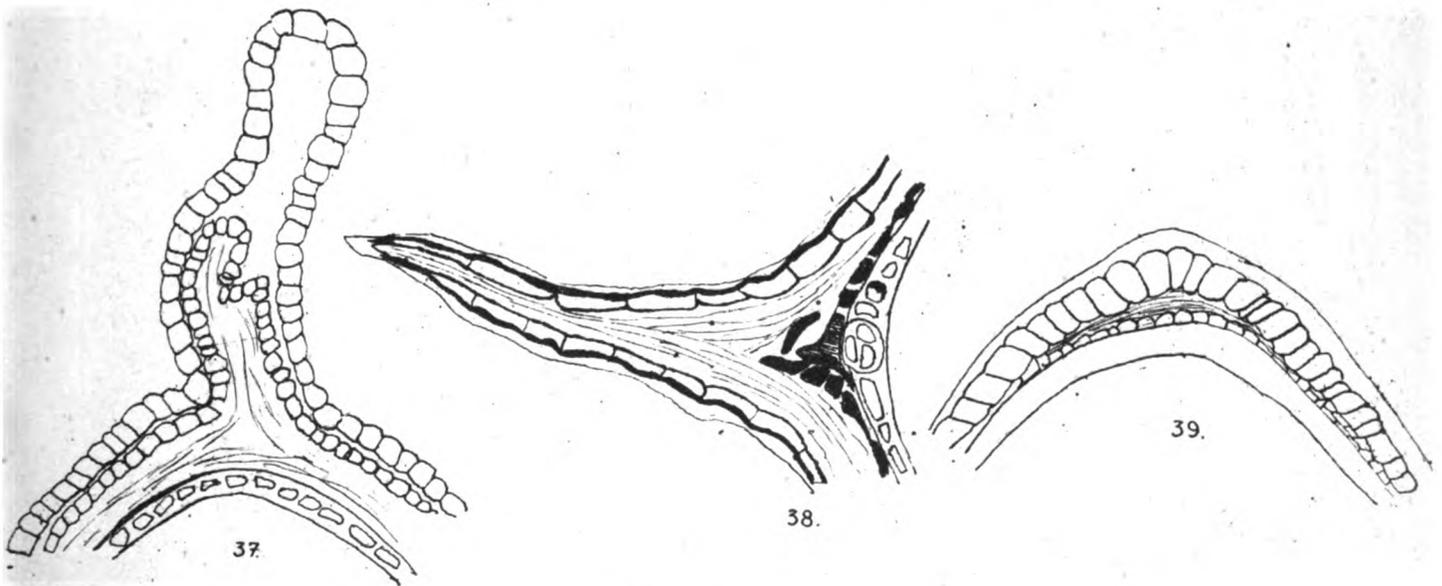


Fig. 37 - 39.

Matthiola 37, *Farsetia clypeata* 38, *Iberis* 39.

man auf einem Querschnitt, dass an der Wurzelseite die äusserste Schicht von den darunterliegenden Zellen (der 2. Schicht) abgehoben ist. Diese erscheinen auf späteren Stadien als Schlieren, werden also auch aufgelöst. Wir finden dann, angefangen bei den kleinsten Samen, die nur einen ganz dünnen hautartigen Rand ha-

ben z.B. *Arabis albida*, *pumila*, *bellidifolia*, *cebennensis*, der bei der *A. canadensis* etwas breiter wird, eine aufsteigende Reihe über *Alyssum* zu *Matthiola*, *Farsetia*, *Lunaria*, *Vesicaria*. Hervorzuheben ist also, dass der Flügel aus ein oder zwei Schichten des äusseren Integuments besteht, dass jedesmal die innerste Schicht des äusseren Integuments, deren Zellen sich zuerst durch starkes Streckungswachstum auszeichnen und die angrenzenden Zellen nach aussen drängen, später verschwinden, teils noch als Füllmasse (*Lunaria*, *Matthiola*, *Farsetia*) dienen, teils aber auch nur als Zellulosehäute nachweisbar sind (*Alyssum*, *Arabis*). Das innere Integument nimmt an der Flügelbildung nicht teil, es umgibt den Samenkern vollständig gleichmässig, eine starke Abflachung sämtlicher inneren Schichten geht der Flügelanlage voraus. Die Richtung, in der der Flügel entsteht, ist gegeben durch die Längsrichtung des Embryosackes und zwar in der Medianebene der Samenanlage, wenn man die Ebene, die man durch Funikulus, Chalaza und Mikropyle legen kann, so bezeichnet.

Dafür, dass der Flügel auch in einer anderen Ebene entstehen kann, liefern viele andere Dikotylen samen interessante Beispiele. Bei *Gentianaceen* (Fig. 40 - 54)

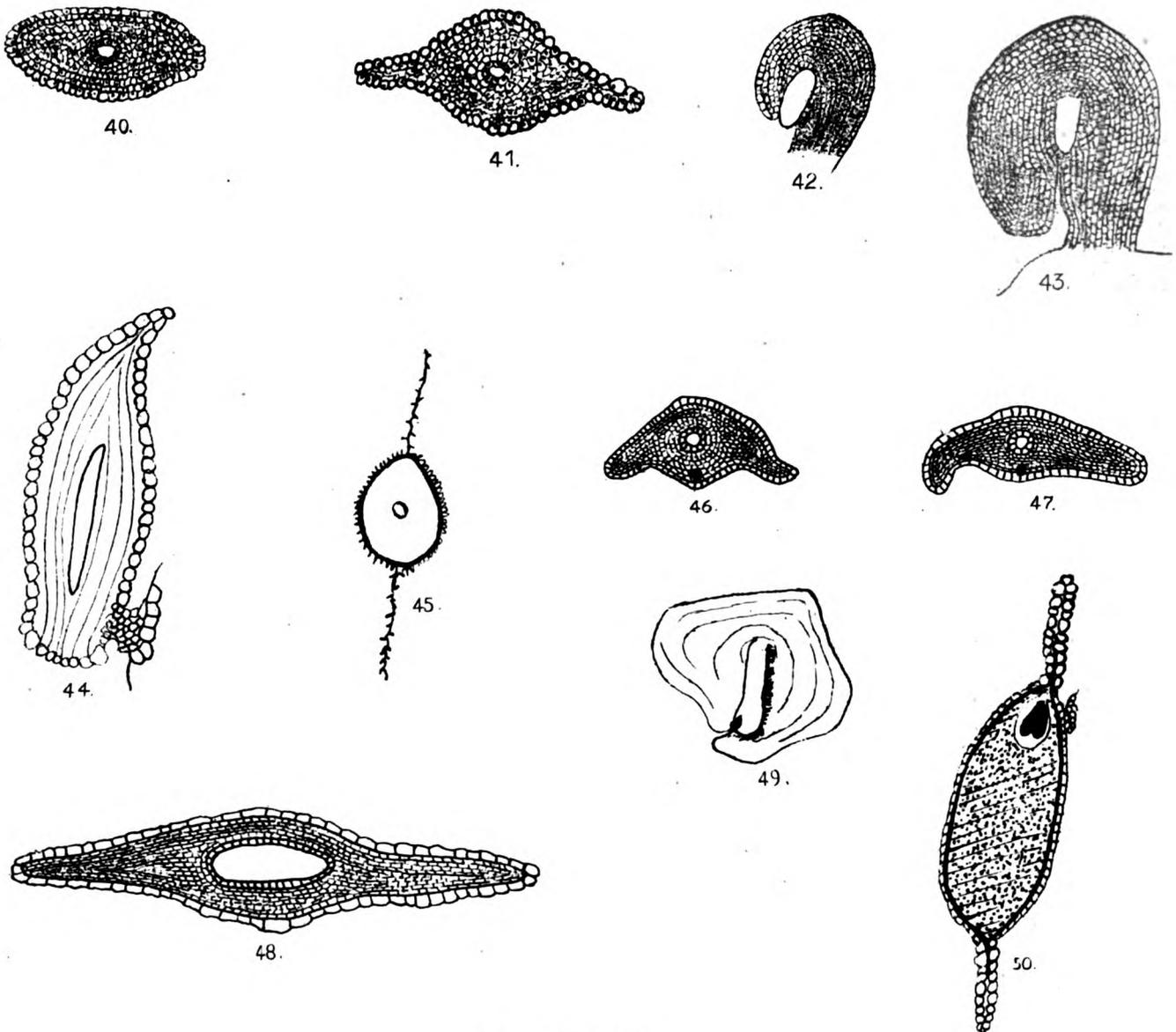


Fig. 40 - 50.

Gentianaceen. 40-45 *Gentiana asclepiadea*, Entwicklung des Flügels, 45. Reifer Samen, 46 - 50. *Sweertia connata*.

sind Flügelbildungen nicht selten. Zu der Besprechung des Typs mag *Gentiana asclepiadea* herangezogen werden. Die junge Samenanlage ist anatrop, sie zeichnet sich durch ein sehr breites Integument und schmalen Nuzellus aus. Der Funikulus ist sehr breit. Es gehen keine Leitbündelrudimente ins Integument. Wenn sich die Blüte noch im Knospenzustand befindet, erfolgt eine Abflachung der Samenanlagen. Auf Querschnitten sieht man zu beiden Seiten die inneren und Randzellen besonders stark hervorzunehmen. Schon frühzeitig hebt sich eine festere Epidermisschicht vor den zartwandigen inneren Zellen hervor. Sie bilden nachher die Hauptsubstanz des Flügels. Die inneren Zellen teilen sich anfangs ebenfalls, bleiben aber bald im Wachstum zurück und schwinden auf späteren Stadien, sodass eine Aneinanderlagerung der Innenwände der Epidermis stattfindet, wie sie bei den Cruciferen bei anderer Entstehungsweise nicht ganz erreicht wird.

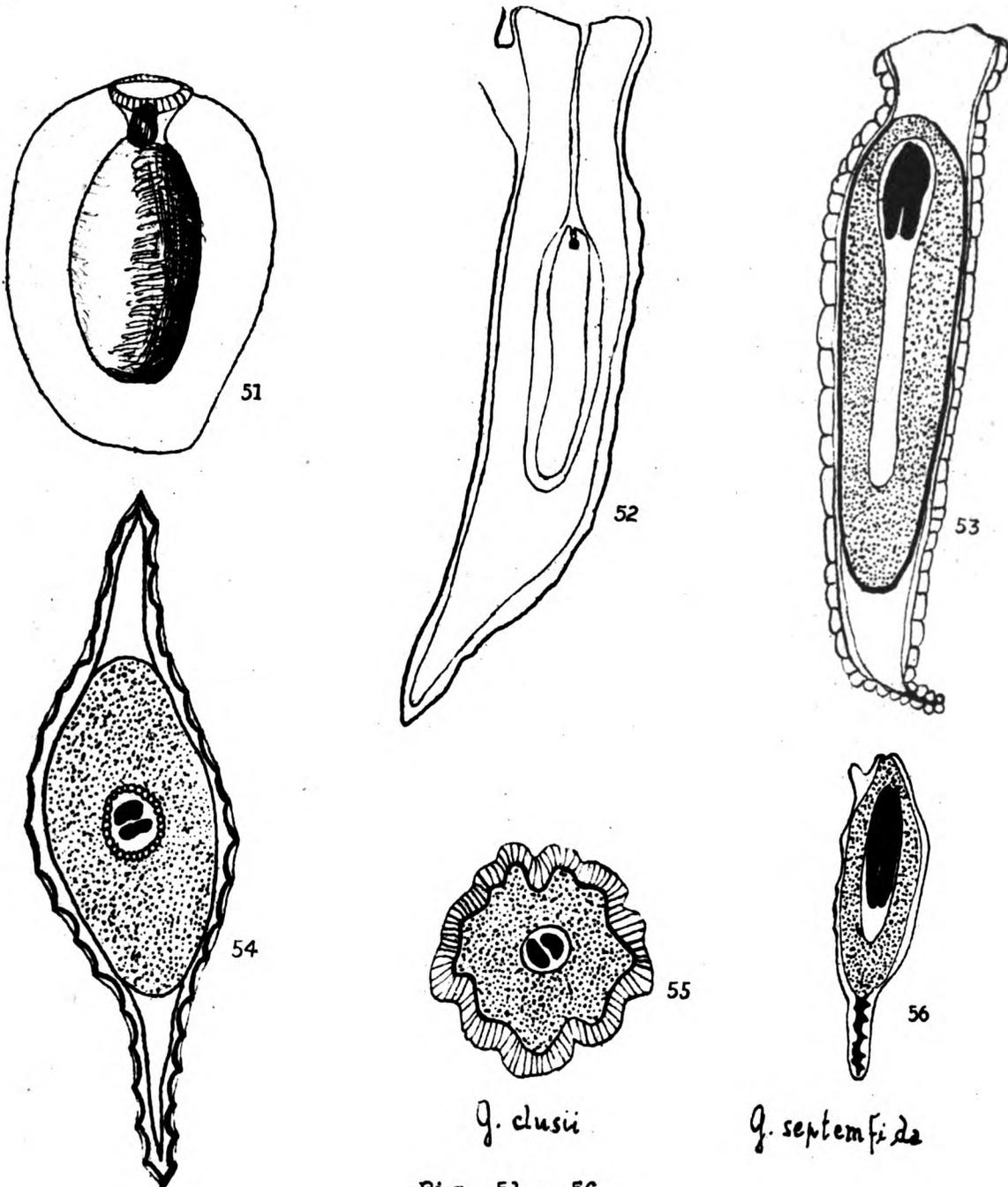


Fig. 51 - 56.

51 - 54 *Gentiana lutea*.

Die Flügel sind bei allen Gentianaceen schon vor der Befruchtung sehr gut ausgebildet, das Integument hat also sehr grosse Dimensionen, während der Nuzellus sehr klein bleibt. Gleiche Verhältnisse finden sich nachher für Samen und Embryo. Die Mikropyle stellt keine Unterbrechung des Flügels dar. Das Integument wächst zunächst sehr stark um den Kanal, später erst an den übrigen peripheren Stellen. Da eine Verwachsung nicht stattfindet, wird der Kanal immer länger. Auf der Unterseite sind ganz in ihrer Nähe manchmal noch Reste des Funikulus vorhanden. Die Abflachung erfolgt in der Längsaxe des Embryosackes, aber senkrecht zur Medianebene. Es ist dies am deutlichsten auf jungen Entwicklungsstadien zu erkennen, die Anheftungsstelle liegt immer auf der breiten, etwas (konkav) gewölbten Unterseite nahe der Mikropyle.

Bei den verschiedenen *Speertia*-Arten (*connata*, *longifolia*, *annua*) wachsen die inneren Schichten gleichmässig mit den äusseren bis fast zur Reife, daher ist der Flügel hier breiter und massiger, doch bei der Weiterentwicklung des Embryos schwinden sie. Die Epidermiszellen legen sich mit den verdickten Innenwänden aneinander. Die Aussenhände bleiben unverdickt. Der Protoplast stirbt ab, und die Zellen füllen sich mit Luft, die aber leicht durch Wasser ersetzt werden kann. Zur Wasseraufnahme ist die Mikropyle wegen ihrer trichterförmigen Gestalt sehr gut geeignet. Bringt man die Samen in einen Wassertropfen, so sieht man hier besonders zahlreiche, grosse Luftblasen auftreten. Trotzdem haben die Samen sehr gute Schwimmfähigkeit, ein Beweis dafür, dass nicht alle Luft im Innern verdrängt wird. So findet man, dass 3 - 4 Wochen lang kein Same untersinkt, es muss also in dem grossen Interzellularraum, der unter der Epidermis um den ganzen Samenkern verläuft, und der durch die Auflösung der inneren Zellen entsteht, lange Zeit Luft gespeichert bleiben. Der Keimling wird dennoch mit dem nötigen Wasser versorgt. Der Mikropylarkanal steht aber nicht mit dem Interzellularraum in Verbindung.

Der Embryo ist sehr klein, die Cotyledonen treten als breite Lappen hervor. Der Keimling grenzt nicht unmittelbar an das vielschichtige, ölreiche Endosperm, es liegt ein Safttraum, in dem die Endospermzellen aufgelöst werden, dazwischen.

Auch bei den Gentianaceen finden wir alle möglichen Übergänge von ganz glatten, runden Samen zu solchen mit welliger Oberfläche, andere mit Fortsätzen, die an *Drosera* erinnern, schliesslich abgeflachte mit besonderem Flügel. Zu der ersten Gruppe gehört *Gentiana straminea* mit einfacher glatter Netzschale. Die Testa zeigt bei *Gentiana Clusii* deutliche Längsfalten, in die aber noch Endosperm hineinreicht. Bei *Gentiana septemfida* bildet sich an der Chalaza ein lufthaltiger Fortsatz aus Zellen, deren Innen- und Radialwände besonders verdickt sind. Der Same erinnert etwas an *Drosera* in seiner äusseren Gestalt, wenn auch im Innern nicht die typischen Lufträume vorhanden sind. Da hier nur ein Integument, später also auch nur eine Samenschale auftritt, liegt diese bis auf die Falte an der Chalaza dem Endosperm überall an.

Der Flügel ist nicht immer an allen Stellen gleich breit, so erhält der Samen von *Speertia connata* dreieckige Gestalt mit abgerundeten Ecken. Die Spitze ist die Chalaza, Mittelpunkt der Basis die Mikropyle. Bei *G. lutea* besteht der Flügel aus 2 Teilen: einem dickeren Kreisring und dem äusseren, pergamentartigen Häutchen. Es lässt sich diese Entstehung in der Entwicklung des Samens verfolgen. Die inneren Zellen wachsen und teilen sich längere Zeit gemeinsam mit den Randzellen, dann hört ihre Teilungsfähigkeit auf, während sich die Epidermiszellen noch vermehren. Es erfolgt eine Ablösung von den inneren und Aneinanderlagerung der Aussenzellen mit ihren Innenmembranen.

Wesentlich anders doch in der gleichen Ebene, erfolgt die Flügelbildung bei den Asclepiadeen (Fig. 57 - 66). HILDEBRAND beschreibt schon (1872) die Entstehung der haarartigen Anhänge aus der Partie des Integuments zwischen Mikropyle und Funikulus, sie können also hier vernachlässigt werden. Die junge hemianatrophe Samenanlage zeichnet sich durch ein breites Integument, kleinen runden Nuzellus, verhältnismässig langen Mikropylarkanal aus. Bald nach der Befruchtung nimmt die Zellpartie zwischen Mikropyle und Funikulus stark an Grösse zu, während die Aussenseite im Wachstum zurückbleibt. Damit verbunden ist eine Drehung der Sa-

menanlage um den Funikulus, sodass sie hemitrop, mit ihrer Längsseite der Plazenta genähert wird. Die Mikropylaröffnung, die ursprünglich nach unten gerichtet war, wird seitlich verschoben. Nun findet weiter eine Streckung der Integumentzellen um den Nuzellus statt und ein besonders intensives Wachstum in der Medianebene.

Auf einem Längsschnitt erhält man den einfachen Teil des Flügels an der Chalaza und den komplizierter gebauten an der Mikropyle, der eine Kombination von Flügel und Haarbildung darstellt. Das Wachstum geht hier wie bei *Nepenthes* vom Funikulus zur Chalaza vor sich, während nur die Haare in der Teilfrucht nach oben gerichtet sind.

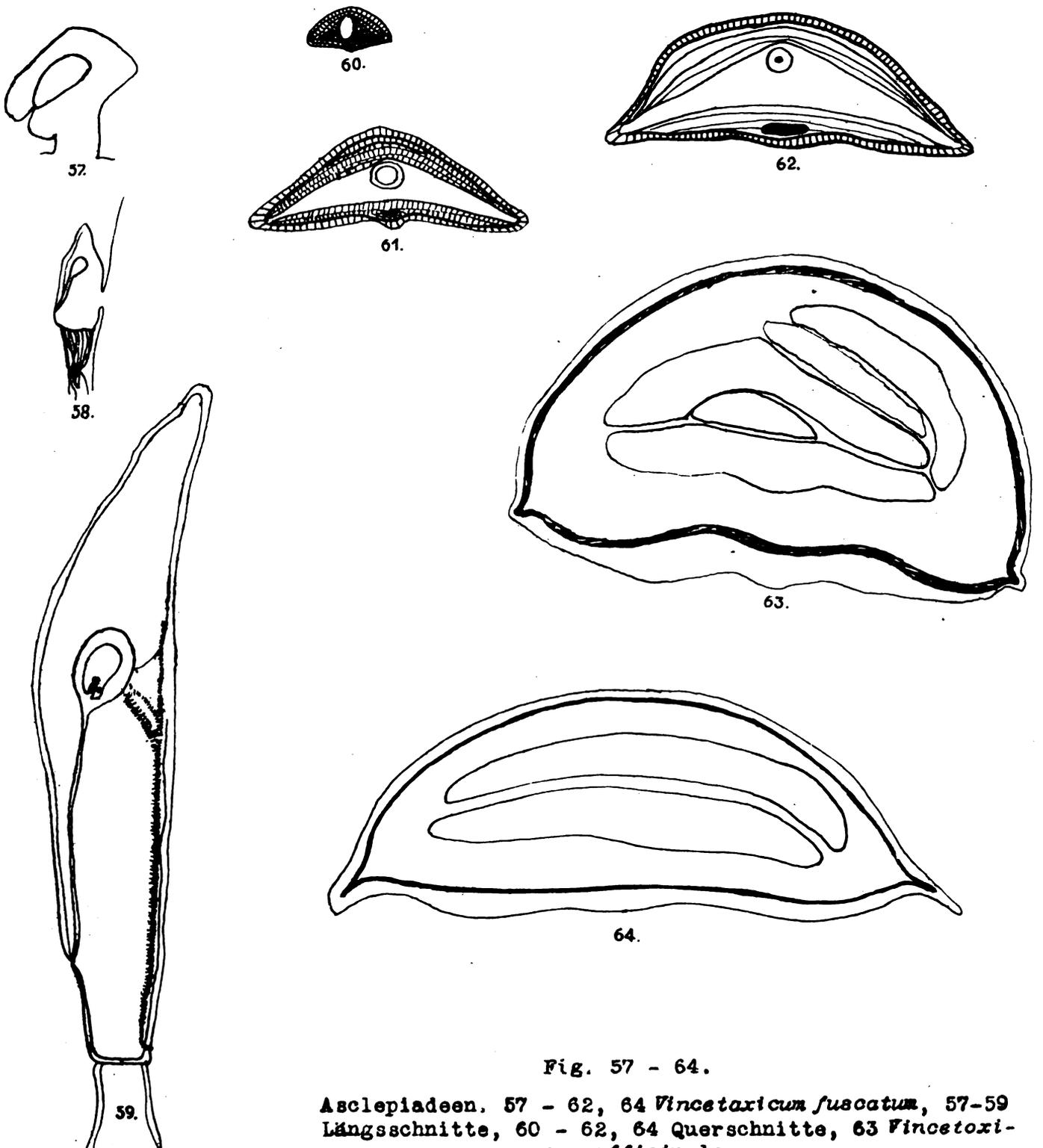


Fig. 57 - 64.

Asclepiadeen. 57 - 62, 64 *Vincetoxicum fuscatum*, 57-59 Längsschnitte, 60 - 62, 64 Querschnitte, 63 *Vincetoxicum officinale*.

Das Leitbündel und der damit ungefähr parallel verlaufende Mikropylarkanal werden immer länger. Die Integumentzellen sind alle ziemlich gleichmässig am Wachstum beteiligt, vom Nuzellus zur Mikropyle und auf der anderen Seite zur Chalaza. Dorthin geht noch ein dünner Leitbündelstrang, während der Hauptast in der Höhe des Nuzellus senkrecht umbiegt. Die Orientierung des Samen zur Plazenta lässt sich auf Querschnitten leicht verfolgen. Von der Kreisgestalt abweichend flacht sich die der Plazenta zugekehrte Seite allmählich ab, sodass ein Dreieck mit breiter Basis zustande kommt. Beim reifen Samen folgt diese Breitseite noch der Rundung der Plazenta, es entsteht also eine konvex-konkave Figur.

Der Embryo wird sehr spät weiter entwickelt, wenn die Samenanlage schon ihre endgültige Grösse erreicht hat. Da der kleine runde Embryosack, zu dem der lange Mikropylarkanal führt, (der bei *Vincetoxicum* ungefähr halb so gross wie die ganze Samenanlage ist), in der Mitte oder etwas der Chalaza genähert ist, entsteht der Embryo zentral im Samen. Er zerreist den Embryosack bald, indem die Kotyledonen zur Chalaza hinwachsen; die Radicula erweitert dann den Mikropylarkanal stark und nähert sich seiner Aussenmündung. Bei der Reife wird er von der 2- (höchstens 3-) schichtigen Samenschale geschützt, die auch am Flügel nicht mehr Reihen aufweist, da die inneren aufgelöst werden. Die einzelnen Zellen sind sehr klein und mit Luft gefüllt. Sie nehmen gierig Wasser auf, trotzdem gelangt die Flüssigkeit nur sehr langsam zum Embryo.

Der isolierte Embryo quillt im Wasser sehr stark auf. Die langen schmalen Keimblätter nehmen stark an Breite zu und weichen daher auseinander. Durch das Hinderniss, das dem Wasser durch die Innenmembranen der Samenschale gesetzt wird, wird die grosse Schwimmfähigkeit der Samen sichergestellt. Fallen sie auf eine Wasserfläche, so kommt zunächst die Chalaza mit der Wasserfläche in Berührung, dann nimmt der Same horizontale Lage ein. Die Haare nehmen kapillar Wasser auf, legen sich infolgedessen dicht aneinander (wie in der Frucht). In dieser Stellung verharren sie mehrere Tage. Dann lösen sich die Haare an ihrer Ansatzstelle los.

Nach ungefähr 10 Tagen tritt die Wurzel an der Seite hervor, die mit dem Wasser in Berührung gekommen ist. Wenn sie mehrere Zentimeter lang geworden ist, sinkt der Same unter, nach weiteren 9-10 Tagen treten dann auch die Kotyledonen hervor. Polyembryonie kommt häufig vor, nach CHAMBERLAIN gehen diese Keimlinge aus den Synergiden hervor.

Der Same hat durch die doppelte Art der Flugeinrichtungen sehr gute Verbreitungsmöglichkeit. Während die Haare als Fallschirm dienen, also der schwerere Same nach unten gerichtet ist, fällt der Same ohne Haare in horizontaler Lage. Ein Abreissen der Haare kommt in der Natur öfter vor, da einerseits die Anheftungsstelle sehr dünn ist, andererseits die Haare aller Samen dicht zusammengedrängt in der Spitze der Teilfrucht enden, sich also beim Austrocknen ineinander verflechten können.

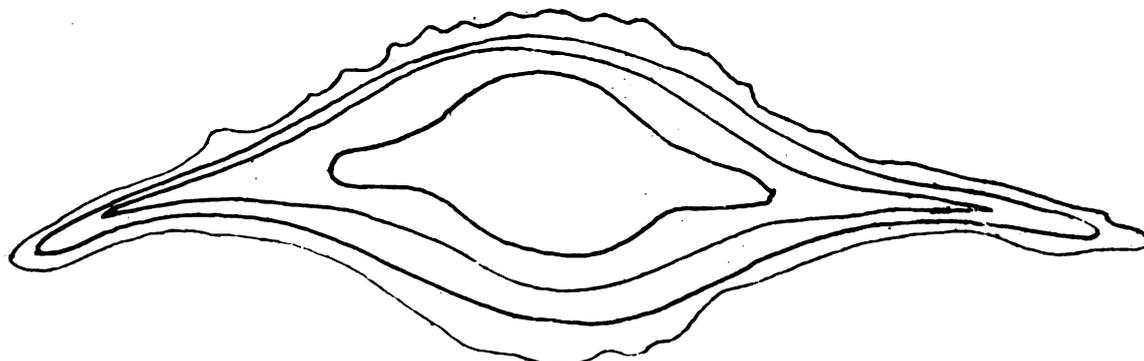
Interessant ist, dass da, wo Insekten die Haare an- oder abgefressen haben, eine stärkere Abflachung der Samen stattfindet. Ich habe dies des öfteren bei *Vincetoxicum*-Arten beobachten können. Bei den *Asclepiadeen* finden wir wieder alle möglichen Übergänge von dicken fast ungeflügelten Samen zu ganz dünn ausgezogenen mit breitem Flügel. Bei *Vincetoxicum officinale* kann man allgemein keine Abflachung der Samen feststellen. Am Rande verläuft ein dünner Streifen von wenig Zellen, die sich vom Samenkern losgelöst haben, die aber im Verhältnis zu den schweren Samen keine Gewichtserleichterung und damit langsameren Fall beim Ausstreuen der Samen bedeuten. Bei *Vincetoxicum fuscatum* ist der Samen schon deutlich platt gedrückt und weist einen breiteren Rand auf. Die verschiedenen *Asclepias*-Arten sind am besten zum Fliegen geeignet. *Asclepias curassavica*, dessen Samen ungefähr so gross wie die von *Vincetoxicum* sind, besitzt einen grossen dünnen Flügelrand, der am reifen Samen aus 2 Schichten besteht. Die grössten Ausmasse erreichen die Samen von *Asclepias Corruiti*. Hier sind schon Nuzellus und Embryosack nicht mehr rund, sondern wachsen gleichzeitig mit dem Flügel seitlich in der Abflachungsebene aus.

Die Gestalt der Bignoniaceen-Samen (Fig. 67-77) erinnert in manchen Fällen sehr

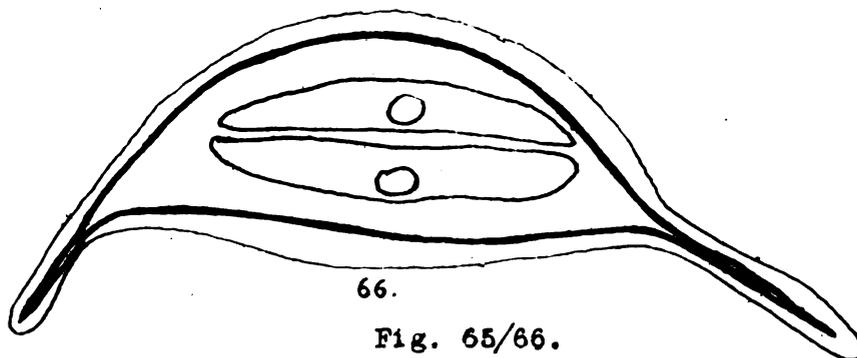
an die der *Asclepiadeen*, besonders die der *Incarvillea*-Arten. Es handelt sich dabei wieder um ursprünglich hemitrope Samenanlagen, die später durch verschiedenes Wachstum der einzelnen Teile andere Orientierung erhalten.

Schon bei sehr jungem Knospenzustand der Blüte beginnen die Chalazazellen des breiten Integuments sich stärker zu entwickeln. Die äusserste Schicht hebt sich hervor, da ihre Zellen nur in die Länge wachsen, aber keine Querteilung erfolgt. Die tiefer liegenden Schichten teilen sich und drängen die Epidermiszellen nach aussen. Nach erfolgter Befruchtung treten im ganzen Integumentgewebe lebhaftere Teilungen auf, dann nehmen sie nach aussen hin ab, sodass schliesslich der grösste Teil des Flügels durch Spitzenwachstum zustande kommt.

Die Nahrungszufuhr erfolgt durch Leitgewebe, das bis zum Ansatz des Flügels, also noch über den Embryosack hinausreicht. Während der Nuzellus auf Längsschnitten nur als schmaler Spalt erscheint, erfährt der Embryosack eine merkwürdige Entwicklung. Der Teil an der Mikropyle bleibt dünn schlauchartig, zunächst gewunden, an der Chalaza dagegen tritt er mit einem breiten Haustorium, das die Nährstoffe aus dem Integument entzieht und für die Weiterentwicklung des Embryos sorgt in Verbindung. Der Embryo wird auch hier erst weiter ausgebildet, wenn der Flugapparat fertiggestellt ist. Dann wächst der Suspensor ausserordentlich rasch. Durch die häufigen Teilungen und ungleiches Streckungswachstum legt er sich in Windungen, die aber später wieder ausgeglichen werden. Auf diese Weise wird der Embryo schnell mit dem Chalaza-Haustorium in Berührung gebracht, nachdem er weit mehr als die Hälfte der Samenanlage durchgewachsen hat. Nun nimmt er zunächst keulenartige Gestalt an, weiter bildet sich eine seichte Ausbuchtung, die Anlage der Keimblätter, die schnell an Grösse zunehmen, während der breite, mehrschichtige Suspensor zusammenschrumpft. Das Wachstum der Radicula und Kotyledonen bedeutet wieder eine Annäherung an die Mikropyle. Der Embryosack bleibt in seinem oberen Teil erhalten, er umgibt den reifen Embryo allseitig, bildet also eine



65.



66.

Fig. 65/66.

65. *Asclepias curassavica*, 66. *A. Cornuti*.

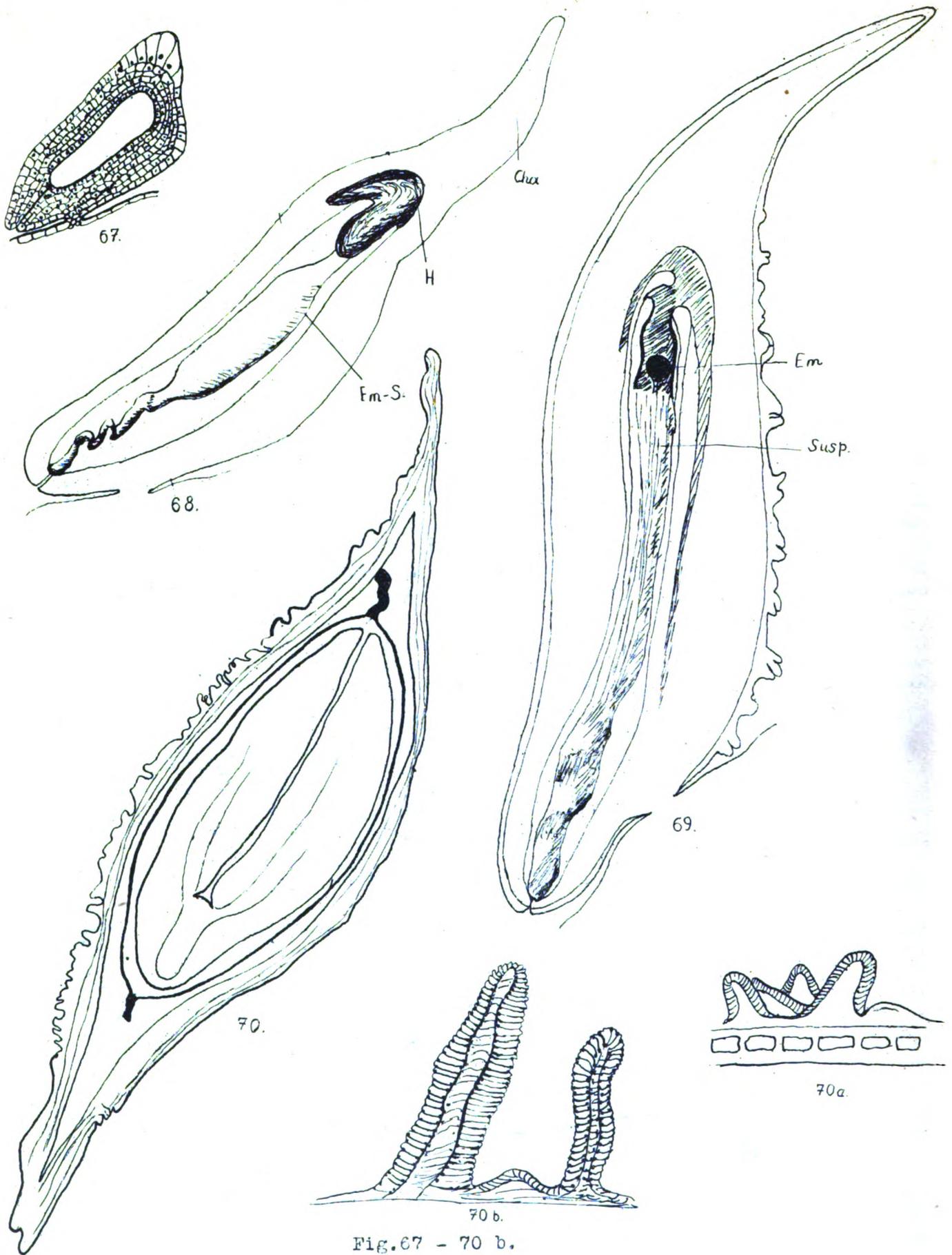


Fig. 67 - 70 b.

Signoniaceen. 67-70. *Incarvillea grandiflora*, längs geschnitten, 70a und b. Haare der Samenunterseite stärker vergrößert.

innere Samenschale und sorgt für die Befestigung durch einen Fortsatz an der Chalaza (Reste des früheren Haustoriums) und an der Mikropyle (der untere reduzierte Embryosackteil).

Der Embryo des reifen Samens ist schon sehr stark differenziert. Die grossen Kotyledonen zeigen Pallisadenparenchym und breite Leitbahnen, die Anlage der ersten Laubblätter ist ebenfalls deutlich. Die Wurzel ist verhältnismässig klein, weist aber schon den Zentralzylinder auf.

An der Unterseite des Samens (also der Plazenta zugekehrt) bilden sich zu gleicher Zeit mit den ersten Teilungen des Embryos aus der Epidermis an verschiedenen Stellen Höcker aus 2-4 aneinanderstossenden Zellen, die an Zahl und Grösse bis zur Samenreife zunehmen. Sie erhalten spiralige Wandverdickungen aus Zellulose und nehmen Wasser kapillar auf, indem die Luft sehr schnell verdrängt wird. Die eigentliche Samenschale dagegen setzt dem Eindringen des Wassers ein starkes Hinderniss entgegen, wodurch der grosse Interzellularraum des Flügels luftefüllt bleibt.

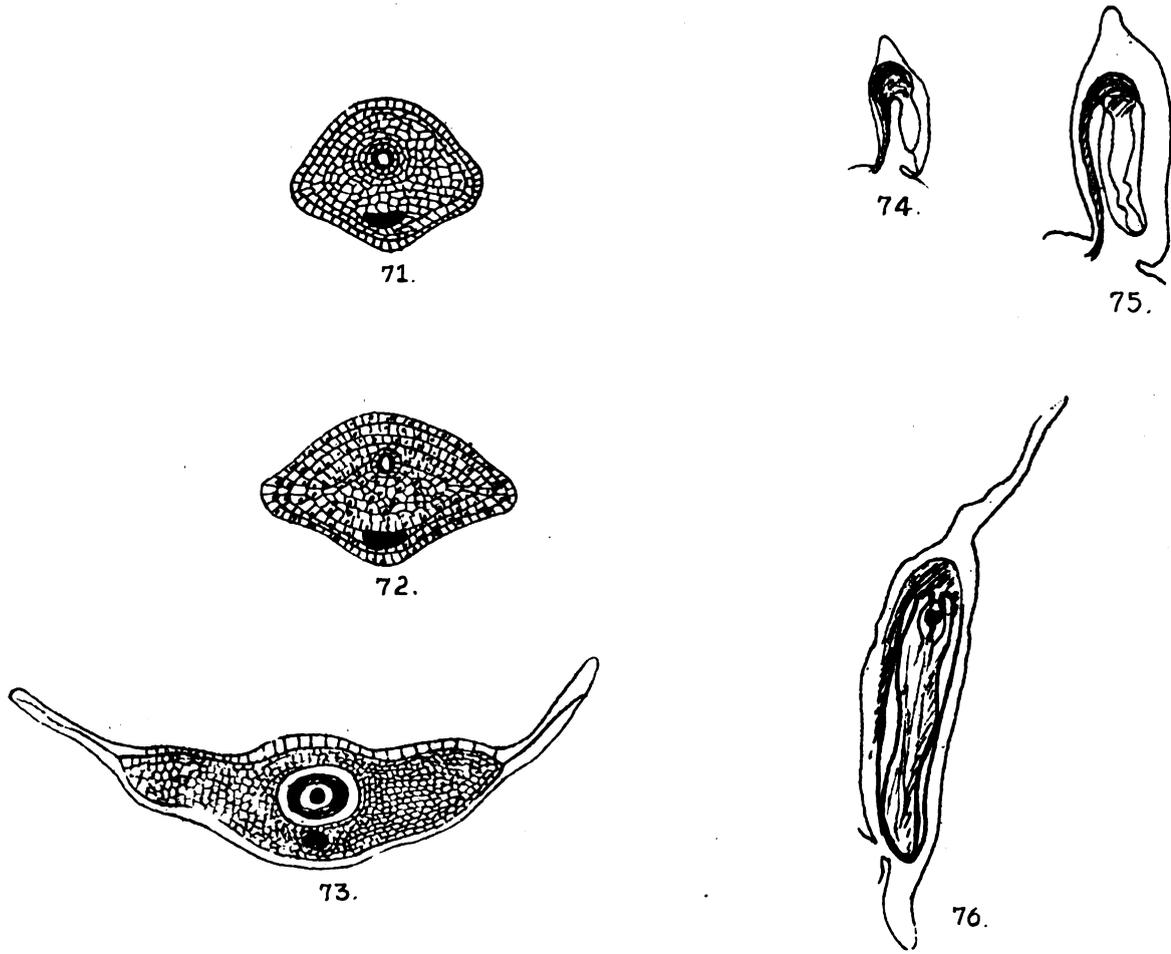
Das zur Keimung notwendige Wasser gelangt durch die Mikropyle zum Embryo. Dort geht die Aufnahme ziemlich schnell vor sich. Da aber der Mikropylarkanal nicht mit dem Interzellularraum in Verbindung steht, wird dadurch die Schwimmfähigkeit nicht beeinträchtigt. Bis zur Keimung, die schon am 4. oder 5. Tag erfolgt, bleiben sie auf der Wasseroberfläche. Dadurch, dass die Wurzel die feste Samenschale durchbricht, dringt auch Wasser ins Innere ein. Die Folge davon ist ein Untersinken der Samen. Die Schale wird danach in der Längsrichtung gespalten, die Kotyledonen schlüpfen aus. Unter Wasser entwickeln sie kein Chlorophyll, ergrünen aber, sobald sie auf feuchtes Fließpapier gebracht werden.

Was den Samen einige Ähnlichkeit mit den Asclepiadeen verleiht, ist die Stellung zu der Plazenta und die Lage der Anheftungsstelle. Der Flügel ist ein Ring, der an der Mikropyle beginnend zur Chalaza verläuft und an der anderen Seite wieder zurück zur Mikropyle. Die Funikulus-Ebene wird senkrecht von ihm geschnitten. Der Same liegt mit seiner Breitseite der Plazenta an, bezw. decken sich die Samen gegenseitig in aufsteigender Reihenfolge, sind aber nach der Peripherie der Plazenta gekrümmt, sodass sie eine konkav-konvexe Figur darstellen.

Die reifen Samen der einzelnen Bignoniaceen sind ausserordentlich verschieden von einander. Die Samen der einzelnen Arten variieren oft stark. *Incarvillea grandiflora* und *Delavayi* stimmen sehr weitgehend überein, wie auch die beiden Pflanzen im Habitus grosse Ähnlichkeit zeigen. Die Samen sind ungefähr gleich gross, der Flügel ziemlich klein und dick. Im Gegensatz dazu steht *I. Algae*, bei der der Flugapparat weit grössere Dimensionen erreicht. Der Rand ist ganz dünn und leicht gebaut. Er erscheint weisslich hell auf Grund der in den Zellen und dem grossen um den Samenkern herumlaufenden Hohlraum enthaltenen Luft. Die Samen sind durch ihre Leichtigkeit noch weit besser zum Fliegen und Schwimmen geeignet.

Während bei diesem Typ der Flügel allseitig ziemlich gleichmässig entwickelt ist, erreicht er bei *Excremocarpus* an der Mikropyle nicht ganz die Breite wie an der Chalaza. Er ist dort durch eine keilförmige Zellgruppe unterbrochen. Die Schwerpunktage bezw. die Gewichtsverteilung ist sehr günstig. An der Stelle, wo der Samen am schwersten ist, erlangt auch der dünne Rand die grösste Ausbildung. Die junge Samenanlage ist sehr klein, bis zur Befruchtung findet noch keine Abflachung statt. Erst einige Zeit später erfolgt die Anlage des Flügels. Entsprechend der anderen Plazentation und der vollkommen anatropen Anheftungsweise, folgt die Flügelebene nicht der Plazentakrümmung, hat aber doch die gleiche Orientierung zur Samenanlage wie bei den übrigen Bignoniaceen, also senkrecht zur Median-Ebene, wie man sich auf einem Querschnitt leicht überzeugen kann. Man findet dann in der Mitte den Nuzellus und Leitbündel des Funikulus, zu beiden Seiten je einen Fortsatz.

Das Wachstum geht gleichmässig von den inneren Integumentzellen angefangen nach aussen, bis schliesslich nur noch die Spitze embryonal bleibt. Die Embryoentwicklung ist ganz wie bei *Incarvillea*. Der Embryo beginnt sich erst weiter zu entwickeln, wenn er durch den langen Suspensor mit dem Chalazahaustorium in Verbindung gebracht wird. Dies ist hier 2-lappig, zu jedem Kotyledon geht ein Teil



Eoecremocarpus scaber. Längsschnitt durch die Chalazapartie des Samens.

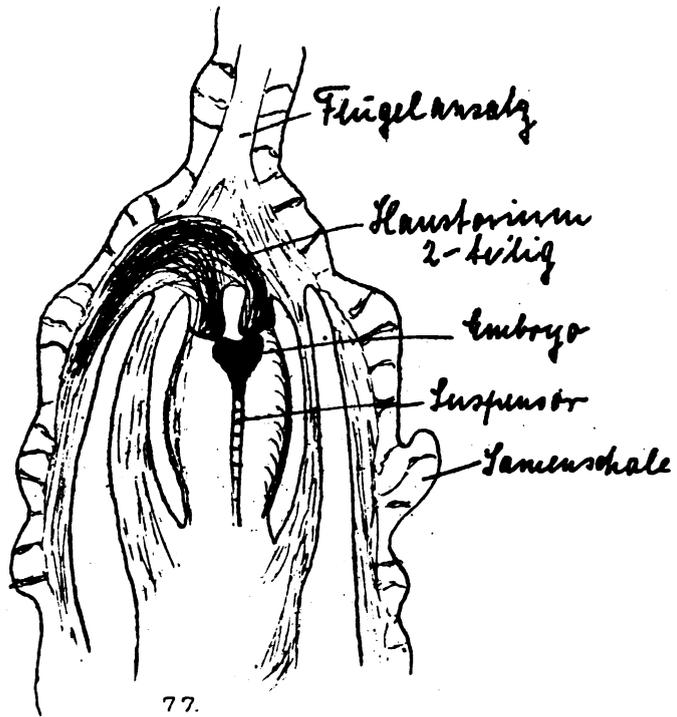


Fig. 71 - 77.

71-76. *Eoecremocarpus scaber*, 71-73 quer, 74-76 längs.

Die Testa besteht aus braunen Leisten, die am Kern dicht gedrängt aneinanderliegen, nach dem Flügel zu auseinandergehen und teils gespalten sind. Zwischen ihnen befinden sich dünnwandige, ungefärbte Zellreihen mit Spiralgefässen. Die ersteren verleihen dem Rand die nötige Festigkeit, die letzteren sorgen für die Verbindung der Nutzlamellen, also für Oberflächenvergrößerung. Die Samen sind wegen ihres absolut relativ kleinen Gewichts ausgezeichnet zum Fliegen und Schwimmen geeignet. DINGLER gibt als Fallgeschwindigkeit durchschnittlich 1,03 sec. pro Meter an. Die Flügelzellen saugen augenblicklich Wasser kapillar an; trotzdem vermögen die Samen mindestens 20 Tage über Wasser zu bleiben. Die Keimung erfolgt meist am 19. Tage, damit verbunden ist ein baldiges Untertauchen.

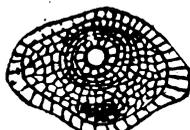
Der Flügelrand wird schliesslich bei *Macfadyenia* noch kleiner. Er nimmt nur wenig mehr als die Hälfte der Samenanlage ein. Die Mikropylarhälfte weist keinerlei besonders gestaltete Zellen auf. Die junge Samenanlage ist hemitrop, sie zeichnet sich durch besonders enge Mikropyle und breites Integument aus. An der Chalaza befinden sich wieder inhaltsreiche Zellen, die mit dem Leitgewebe des Funikulus in Verbindung treten. Die Zellulosewände werden bei der Bildung des Embryosackes aufgelöst.

Reife Samen konnte ich leider nicht untersuchen, da die Samenanlagen auf einer bestimmten Entwicklungsstufe abstarben. Nach der künstlichen Betäubung trat wohl eine Abflachung und Bildung des Flügels ein, zur Embryoentwicklung kam es aber niemals. Da der Samen aber bei allen anderen Bignoniaceen zunächst seine äussere Entwicklung beendet hat (bis auf besondere Verstärkung der Membranen), so darf man wohl annehmen, dass der Flügel auch beim reifen Samen nur um die Chalazaseite herumläuft. Die Abplattungsebene entspricht den übrigen Gattungen.

Scheinbar einen ganz anderen Typ bilden die *Catalpa*-Arten, da ihre reifen Samen sich vollkommen von den anderen unterscheiden. Die Entwicklungsgeschichte zeigt aber, dass sie nur eine geringe Modifikation des allgemeinen Typs sind, dass sie also in der Hauptsache die gleichen Stadien durchlaufen (Fig. 78 - 81).



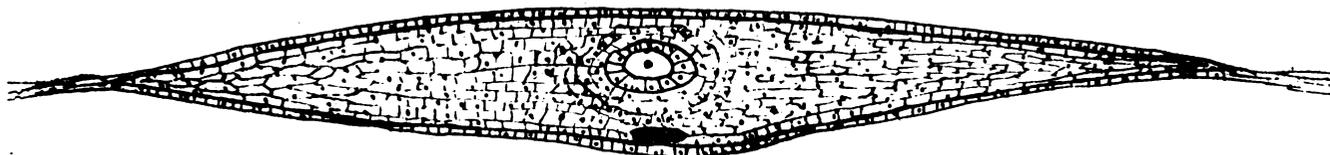
78



79



80

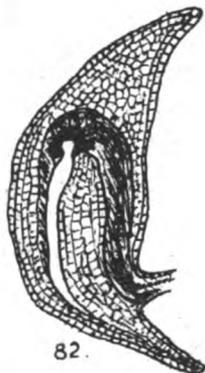


81

Fig. 78 - 81.

Catalpa ovata. Querschnitte.

Die Samenanlage ist hemitrop und zwar wie bei *Eccremocarpus*, (so dass man auf einen Querschnitt durch die Frucht Längsschnitte durch die Samenanlage erhält). Auf Querschnitten durch junge Samenanlagen sieht man seitlich die äusseren Zellen sich stark vergrössern, auf Längsschnitten findet man eine Streckung an Chalaza und Mikropyle. Damit ist die Flügelebene fixiert, sie verläuft von der Mikropyle zur Chalaza und zurück, senkrecht zur Funikulusebene unter Anlehnung der Breitseite an die Plazenta. Schon vor der Befruchtung macht sich aber auch der Hauptunterschied von den anderen bemerkbar, indem die ursprüngliche Längsaxe im Wachstum hinter der Queraxe zurückbleibt. Später wird sie von ihr so stark übertroffen, dass sie beim fertigen Samen nur ungefähr $1/6$ davon trägt.



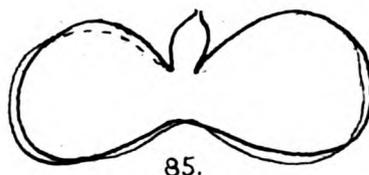
Bignoniaceen. *Catalpa ovata*.

82. Längsschnitt. 83-86. Embryoentwicklung.

Inc.



Big.



Test.

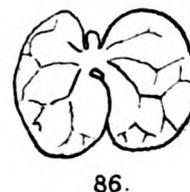


Fig. 82 - 86.

Auffallend ist auch hier wieder die dunkel gefärbte Zellpartie, die an der Chalaza einen grossen Teil des Integuments einnimmt, das an einer Seite weit bis fast zur Mikropyle herunterreicht, an der anderen dagegen nur einen kleinen Fortsatz bildet. In der Regel verläuft der längere Strang im Funikulus bis zur Anheftungsstelle. Es kommt aber auch nicht selten vor, dass er auf der Aussenseite stärker entwickelt ist. Er tritt dann später mit dem Embryo an der Chalaza in Verbindung und führt ihm die Nahrungsstoffe des breiten Integuments zu, genau wie das bei den anderen der Fall war. Auch die Embryoentwicklung ist wie die besprochene

Die Verlagerung des Embryos und seine Weiterentwicklung von der Chalaza aus erfolgt nach der Bildung des Flügels. *Catalpa Kaempferi* hat verhältnismässig kleine Samen, an denen man aber schon makroskopisch die Lage der einzelnen Teile zueinander erkennen kann. *C. ovata*, *speciosa*, *bignonioides*, *Bignonia unguis* haben ganz den gleichen Typ, werden aber bedeutend grösser.

Die grössten Samen dieser Familie, die mir vom Berliner Institut zur Verfügung gestellt wurden, waren die von *Oroxylum indicum* (*Colosanthus indica*). Sie zeichnen sich durch besonders grossen, seidig glänzenden Flügelsaum aus. Makroskopisch glaubt man, in der Aufsicht die beiden Kotyledonen recht und links zu sehen. Dies ist aber keineswegs der Fall. Es ist vielmehr der obere, stark eingebuchtete, fast 2-teilige Kotyledon, unter dem der zweite von gleicher Gestalt liegt. Auf Quer-

schnitten trifft man immer 2 Kotyledonen, während, wenn sie wirklich so nebeneinander lägen, wie es zuerst den Anschein hat, stets nur einer vorhanden sein dürfte, oder jeder müsste am Ende umgebogen sein. Eine solche Umbiegungsstelle existiert aber in der Tat nicht. Durch Herauspräparieren der Embryonen in verschiedenen Entwicklungsstufen lässt sich dann auch sehr leicht die Zweilappigkeit jeden Kotyledons beweisen.

Von der Kugelgestalt abweichend bildet sich zur Mikropyle hin gerichtet die Wurzelanlage, nach der Chalaza zu findet eine Verbreiterung statt, die Anlage zu den Keimblättern, die sich bei weiterem Wachstum mehr und mehr abflachen. Dann entsteht in der Mitte eine seichte Einbuchtung, die immer tiefer in jedem Kotyledon eindringt, ihn bis auf eine schmale Zone aufspaltet. Die beiden Lappen überlagern sich häufig etwas. Die Wurzel bleibt sehr klein, während die Keimblätter einfache bis stark verzweigte Nervatur haben. Bei der Keimung wächst sie dann kolossal rasch.

Die Abflachung des Embryo ist für sämtliche Bignoniaceen-Samen charakteristisch, wenn sie auch nicht immer so ausgeprägt ist, wie bei den stark seitlich ausgezogenen Arten. Die Gruppen, bei denen noch die Längsaxe dominiert, lassen zwar frühzeitig die Abplattung der Radicula und Kotyledonen erkennen, doch erst sehr spät bildet sich eine kleine Einschnürung zum Mittelnerv hin, die nach dem Ausschlüpfen des Keimlings aus der Samenschale zu erkennen ist. Einen weiteren Beweis dafür, dass die abgeflachten Kotyledonen nicht neben, sondern aufeinanderliegen, bringt *Scoropocarpus*, indem hier auf einem Längsschnitt an der Chalaza zwei Haustorien zu erkennen sind, die mit je einem Kotyledon in Verbindung stehen.

Während es sich bei den Bignoniaceen-Samen hauptsächlich um grosse Formen handelt, finden wir bei den Scrophulariaceen kleine Samen (Fig. 87-95), unter denen ganz typi-

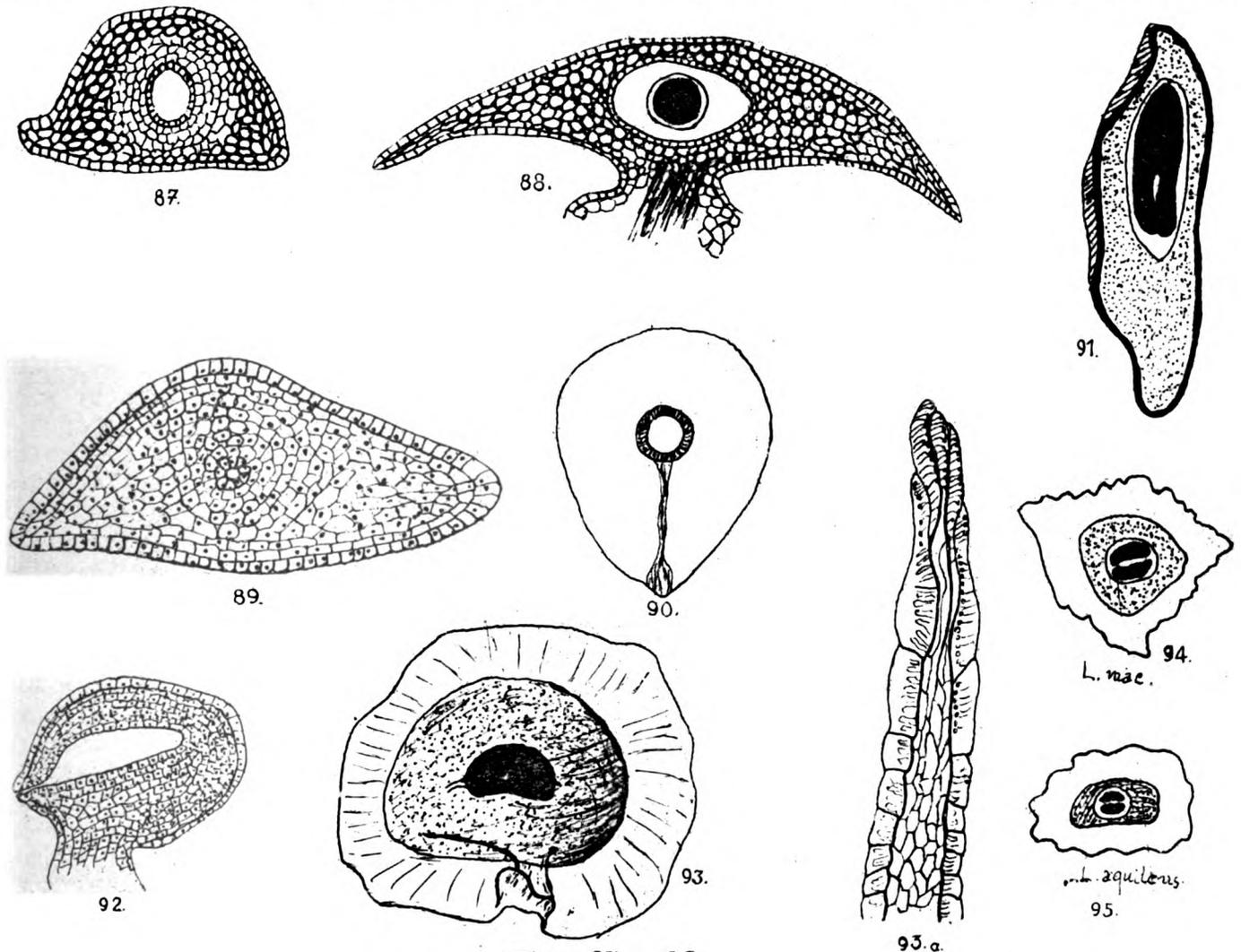


Fig. 87 - 95.

Scrophulariaceen. 87/88. *Chelone obliqua*, 89-91. *Veronica gentianoides*, 90. Reifer Samen von der Unterseite gesehen, 92-93a. *Linaria vulgaris* 93a. Flügel quer, 94. *Linaria macedonica*, 95. *Linaria aquilens*.

scho Beispiele für einfache Abflachung, für einfachen schmalen Flügelrand und für die Kombination beider vorhanden sind.

Gehen wir von den geflügelten Samen aus, so weist *Chelone obliqua* Formen auf, die in jeder Hinsicht dazu geschaffen sind, leichte Luftströmungen auszunutzen. Der Aufbau und die Stellung der Samen, sowie die Richtung der Flügelebene sind hier einfach und leicht verständlich. Sie zeigen grössere Verwandtschaft, mancherlei Übereinstimmung mit Gliedern der anderen Familien, bei denen geflügelte Samen häufig sind. Die junge Samenanlage ist hemitrop, ursprünglich im Querschnitt kreisähnlich, flacht sich aber nach der Befruchtung stark ab. Der Nuzellus weicht nicht bedeutend von der Kreisgestalt ab, ebenso später der Embryosack. Die inneren Integumentzellen teilen sich anfangs lebhafter als die äusseren. Man kann deutlich einen helleren Kranz von embryonalen Zellen von den äusseren dunkleren Partien unterscheiden. An den Rändern kommt dann noch gegen Ende der Entwicklung bedeutendes Spitzenwachstum hinzu, wenn die Umwandlung in Dauergewebe von innen nach aussen schon weit fortgeschritten ist. In dieser letzten Phase ist die Umbiegung der Samenränder zur Plazenta sehr deutlich wie bei den Asclepiadeen zu verfolgen. Ein Längsschnitt überzeugt uns, dass auch an der Mikropyle die Integumentzellen intensiv wachsen. Der Kanal bleibt aber erhalten, ja er erweitert sich noch nach aussen hin, indem die peripheren Zellen stärker in die Länge als in die Breite wachsen. Dadurch, dass die Mikropylargegend ebenso schnell wächst wie die Chalaza, rückt die Anheftungsstelle nachher nahe zur Mitte. Bei den *Aspidospermum*-Arten (Apocynen) ist der Funikulus vollkommen zentrisch angeheftet, der reife Samen ist kreisrund. Hier ist im Prinzip das gleiche Verhalten, doch wird das Extrem nicht erreicht, er hat immerhin noch bei der Reife längliche Gestalt und etwas exzentrischen Funikulus.

Die äussere Integumentschicht zeichnet sich schon früh vor den anderen aus, sie wird zur festeren Samenschale ausgebildet, indem Gerbstoffe eingelagert und die Membranen verdickt werden. Die inneren Zellen werden nach und nach aufgelöst. Es tritt also ein grosser Interzellularraum auf, der in der Flügelebene rund um den Samen verläuft. Die Samen sind wie die der *Incarvillea*-Arten und Asclepiadeen reihenweise angeordnet, sie decken sich aufsteigend, indem die Chalaza des unteren über die Mikropyle des unteren greift.

Komplizierter sind die Verhältnisse bei den *Linaria*-Arten. Die grössten Flügel hat *Linaria vulgaris*. Der Samen an sich ist kleiner als der von *Chelone*, die Proportionen zwischen Samenkern und Flügel sind ungefähr gleich gross. Betrachtet man zunächst den reifen Samen, so ist man versucht, anzunehmen, dass der Flügel mit der Medianebene des Samen zusammenfiel, da in der Aufsicht die Anheftungsstelle und der verwachsene Mikropylarkanal fast in der gleichen Ebene zu erkennen sind. Aber schon die eigenartige Gestalt der Integumentzellen an der Anheftungsstelle, die gebogen und verschieden stark gewachsen sind, lassen Zweifel an dieser Auffassung auftreten. In der Tat belehrt uns die Entwicklungsgeschichte, dass die Abflachung parallel zur Plazenta erfolgt, also senkrecht zur Medianebene. Die jungen Samenanlagen sind hemianatrop orientiert und erlangen während ihres Wachstums, indem sie sich gegenseitig absteigend decken, vollkommen hemitrope Stellung. Im Knospenzustand der Blüte ist ihr Querschnitt kreisrund. Nach der Befruchtung wird er oval und flacht sich allmählich stärker ab. Die Chalaza, die vorher schon etwas ausgesackt ist, und die Richtung des Mikropylarkanal sind massgebend für die Ebene, in der der Flügel angelegt wird.

Das Wachstum des Flügels geht vom Funikulus aus nach unten vor sich, da hier Mikropyle und Funikulus-Zellen gleich stark an der Flügelbildung beteiligt sind, während bei *Chelone* der Funikulus in Wachstum zurückbleibt, also bald von den Mikropylarzellen überholt wird, und die Samenanlage von der Anheftungsstelle aus gesehen nach oben und unten wächst. Bei *Linaria* wächst einerseits die Verbindungslinie Mikropyle - Chalaza bedeutend (also die Unterseite), andererseits schliesst sich der Funikulus der Flügelbildung auf der Oberseite an, daraus erklärt sich die Biegung seiner Zellen und die auffallende Ansatzstelle. In der Nähe der Anheftungsstelle besteht der Flügel also aus einer Kombination von Zellenwachstum in der ursprünglichen Richtung (Mikropyle - Chalaza) und an der Raphe (Mikropyle - Funikulus).

Die jungen Integumentzellen sind alle ziemlich gleich an der Abflachung beteiligt. Es lässt sich keine embryonale Zone im Innern wie bei *Chelone* unterscheiden. Die Zellen der Epidermisschicht, die anfangs besonderes Streckenwachstum zeigen, werden spä-

ter durch zahlreiche Spiralleisten verdickt. Je besser sie entwickelt werden, desto mehr treten die inneren Zellen zurück, sie bilden nur das Füllmaterial und nehmen: bis zur Reife von aussen nach innen an Zahl ab. Der äussere Flügelrand ist infolge des am Schluss eintretenden, ungleichen Spitzenwachstum an manchen Stellen eingebuchtet.

Im mittleren Teil ist die Samenschale mit Höckern versehen, ihre Zellwände sind durch zahlreiche Tüpfel unterbrochen. Die Wasseraufnahme der Flügelzellen geht rasch vor sich. Es findet kapillares Ausaugen statt, dadurch wird jedoch die Schwimffähigkeit nicht beeinträchtigt, da die Innenmembranen dem Eindringen des Wassers in den Samenkern sehr grossen Widerstand entgegensetzen.

Die Samen von *Linaria antiochia* sind ähnlich gebaut. Ihr Rand ist dünn und besteht aus zwei an der Innenseite aneinandergelagerten Epidermisschichten; er ist nicht biegungsfest, es brechen leicht Stücke davon ab. Die Samen haben einige Ähnlichkeit mit denen von *Scorocarpus*. Die *Linaria*-Arten mit kleineren Samen bilden keine Flügel mehr aus. *L. macedonica* hat dreiseitig-prismatische Samen, an deren Längskanten je ein dünnes Häutchen gebildet wird, das an der Samenmitte die grösste Breite besitzt, an den Enden fast oder ganz verschwindet.

L. aquilens erreicht die Oberflächenvergrösserung durch wellige Ausbildung der Samenschale. Die Längsfurchen sind tiefer und reihenweise angeordnet. Die Querschnitte seichter und unregelmässiger. Die Samen sind ihrem absoluten Gewicht nach so leicht, dass ihre Fallgeschwindigkeit nicht noch durch besondere Flügel verzögert zu werden braucht.

Die *Alectorolophus*-Samen sind bedeutend grösser, sie besitzen einen Flügel, der aus 2 Teilen besteht, dem unteren in der Verbindung Mikropyle - Chalaza liegenden und dem oberen schmaleren, ziemlich stark gegen den adneren abgesetzten, der über die Raphe verläuft.

Bei einigen *Veronica*-Arten ist die Tendenz zur Flügelbildung vorhanden, d.h. die jungen Stadien stimmen ganz mit denen der geflügelten Samen überein. Es tritt eine starke Abflachung der äusseren Partien ein; aber es erfolgt kein Absterben der inneren Zellen. Sie behalten ihren Inhalt und ihre Membranen, während für die Flügelzellen charakteristisch ist, dass sie tot und mit Luft gefüllt sind.

Die Abplattung ist bei *Veronica gentianoides* und *fruticulosa* am stärksten. Sie geht wie bei den anderen Scrophulariaceen in der Ebene vor sich, die senkrecht zum Funikulus verläuft. Die hemitrope Samenanlage zeigt eine Wachstumszone, die über Integument, Nuzellus und Funikulus greift, also senkrecht zu der, die GOEBEL für *Torenia asiatica* beschrieben hat. Bei *Torenia* geht sie quer über die Anlage, hier dagegen in der Längsrichtung. Die Chalaza nimmt zuerst schneller an Grösse zu, wird aber im Laufe der Entwicklung von der Mikropyle eingeholt, sodass auch hier der Funikulus in die Mitte der Samenanlage zu liegen kommt.

Der Embryo wird wie bei den anderen Scrophulariaceen spät entwickelt, er ist ebenfalls klein und in vielschichtiges Endosperm gehüllt. Die Samenschale besteht aus 2 Schichten: die innere zeichnet sich durch dünne Plazentazellen aus; die äussere durch runde, leicht quellbare Zellen mit Plasmodiesmen. Die Raphe ist auch hier besonders gekennzeichnet. Wie die Samen durch die Abflachung keine bedeutende Gewichtserleichterung erfahren, so erlangen sie durch den Bau ihrer Zellen auch kein besonderes Schwimmvermögen. Die äussere Schicht nimmt Wasser gierig auf, in wenigen Sekunden sind die Zellen prall, die innere Schicht ist mit vielen Tüpfeln versehen, begünstigt also die Wasseraufnahme auch sehr. Von dieser Schicht aus wird dann gleich das Endosperm versorgt, da keine dickeren Innenmembranen oder grösseren Luft Räume vorhanden sind. Bei *Veronica fruticulosa* sinken 30-40% der Samen in wenigen Sekunden, wenn sie auf eine Wasserfläche fallen; im Laufe einiger Stunden sind alle untergetaucht.

Die Samen von *Veronica gentianoides* saugen Wasser nicht so rasch auf. Die Aussenmembranen sind härter und weniger durchlässig. Immerhin können sie durchschnittlich nicht länger als 2-3 Tage schwimmen. Die Samen von *Veronica tubiflora* sinken ebenfalls in wenigen Sekunden unter, sie zeigen die für die beiden anderen typische Abflachung nicht mehr. Sie sind viel kleiner, im Querschnitt kreisrund, haben aber als äussere Samenschicht dünnwandige Zellen mit Verdickungsleisten, deren Wände bei trockenem Zustand konkav eingebogen sind, beim Befeuchten aber ziemlich stark quellen.

v.GUTTENBERG beschreibt für Rubiaceen ebenfalls, dass der Funikulus in der Mitte der Breitseite liegt, also die Flügelebene senkrecht dazu verläuft. *Hymenodictyon* und *Ferdinandusa* haben einen Flügel, der an der Funikulussseite 2-schwänzig ist. In Anlehnung an die *Linaria*-Samen ist der eine wohl als Flügelrand in der ursprünglichen Ebene, also senkrecht zum Funikulus aufzufassen, der andere als Verbreiterung der Raphe, wobei durch gemeinsames Wachstum die beiden Flügelsäume einander genähert sind. Ebenso findet bei der Polemoniacee *Cobaea scandens* die Flügelbildung in der gleichen Ebene statt.

Betrachten wir nun noch einige Liliifloren (Fig.96-101) als wichtigste Vertreter der Monokotylen, die sich durch geflügelte Samen auszeichnen. Bei den Dioscoreen-Samen wird das Gewicht ganz bedeutend verringert. Schon im Knospenzustand der Blüte zeigt sich eine Abflachung der Samenanlage, also die erste Anlage zur Flügelbildung. Die junge Samenanlage ist anatrop, rundlichoval mit einem Leitbündelstrang, der im unteren Teil parallel zum Nuzellus verläuft, dann rechtwinklig umbiegt und von dort aus noch weit in das Integument eindringt. Die Abflachung beschränkt sich nicht nur auf die äusseren Partien, vielmehr sind alle Teile des jungen Samens daran beteiligt. Der Nuzellus zeigt auf etwas weiter fortgeschrittenen Stadien im Querschnitt nicht mehr kreisrunde, sondern ovale Form, das innere Integument wächst seitlich stärker und das äussere Integument weist lebhaftere Querteilungen auf, sodass die Samenanlage in der Median-Ebene (in der Richtung der Fruchtblätter) komprimiert erscheint.

Während bis zu einem gewissen Zeitpunkt das Wachstum innen und aussen gleich intensiv vor sich geht, wird jetzt das äussere Integument mehr bevorzugt, indem an der Chalaza dicht hinter einander Teilung auf Teilung erfolgt mit gleichzeitiger Grössenzunahme der Zellen. Bei der Bildung des Embryosackes bis zur Eireife, hat der Chalazauswuchs bereits eine Flächenausdehnung, die halb so gross wie die ganze Samenanlage ist, erreicht. Sämtliche Chalazazellen vom Leitbündel nach aussen bleiben embryonal und gehen dann gemeinsam ins Streckenwachstum über, daraus erklärt sich die grosse Volumenzunahme.

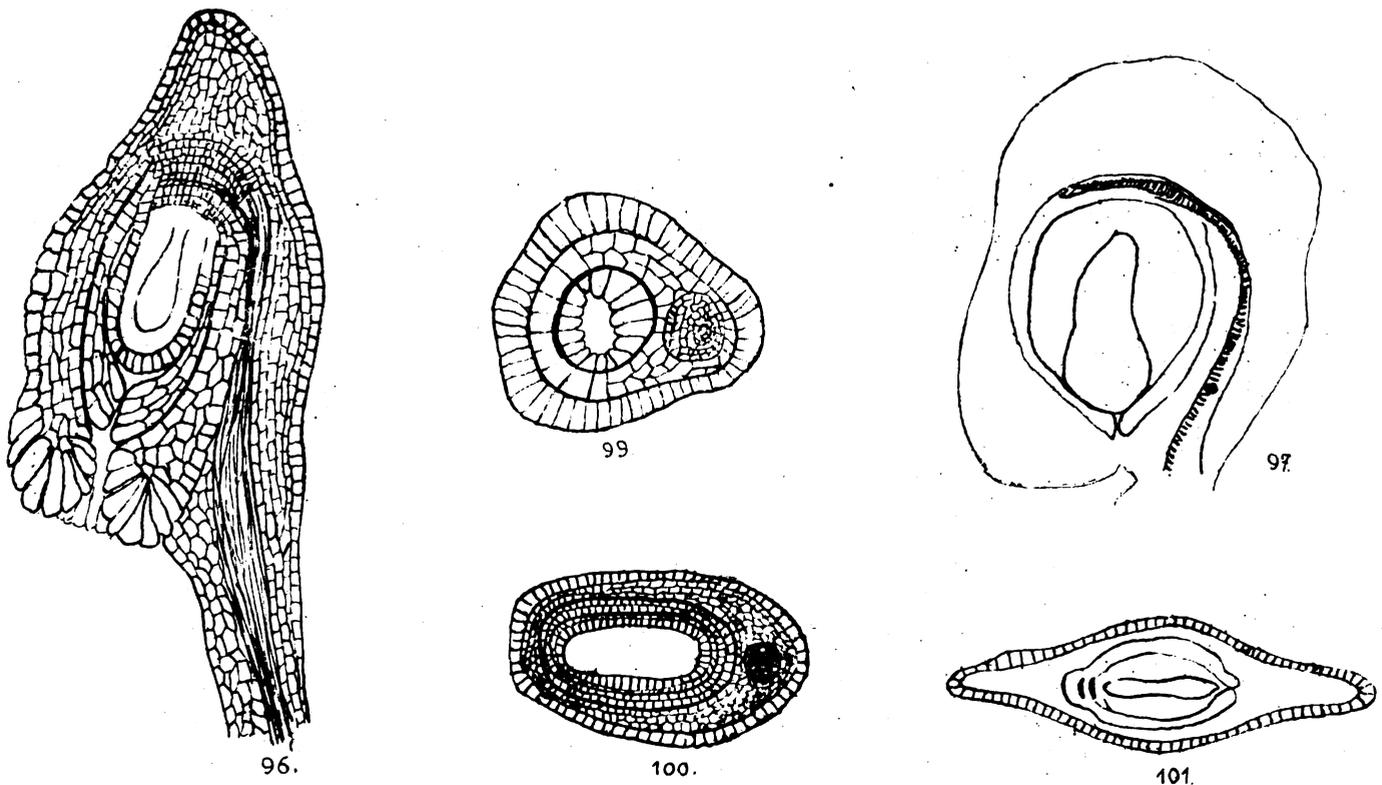
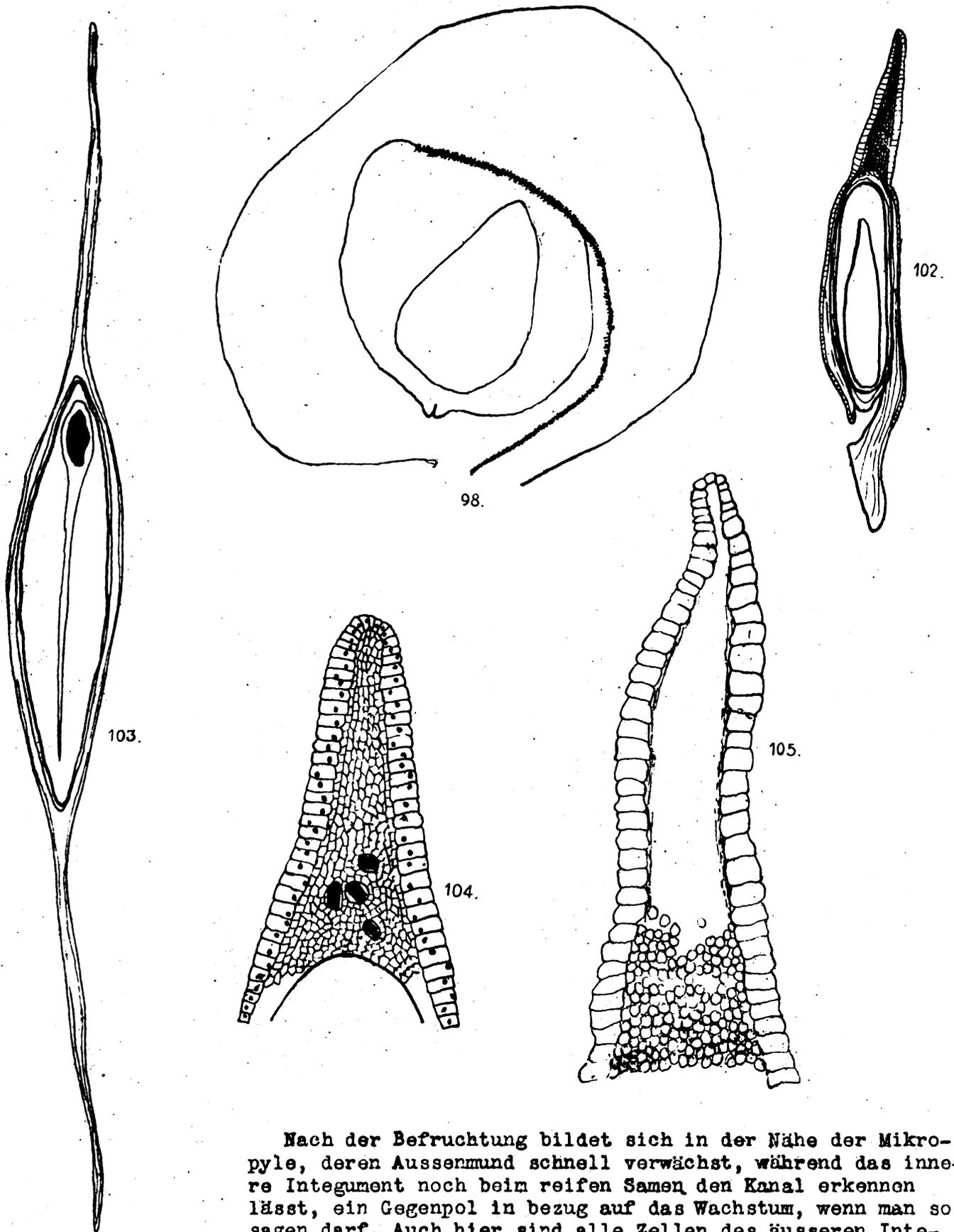


Fig. 96 - 105.

Dioscorea caucasica. 96-98. Flächenschnitte, 99-101. Querschnitte durch die jungen Samenanlagen, 102/103. Längsschnitte, 103. Reifer Samen, 104/105. Querschnitte durch den Flügel, die die Auflösung der innoren Zellen zeigen.



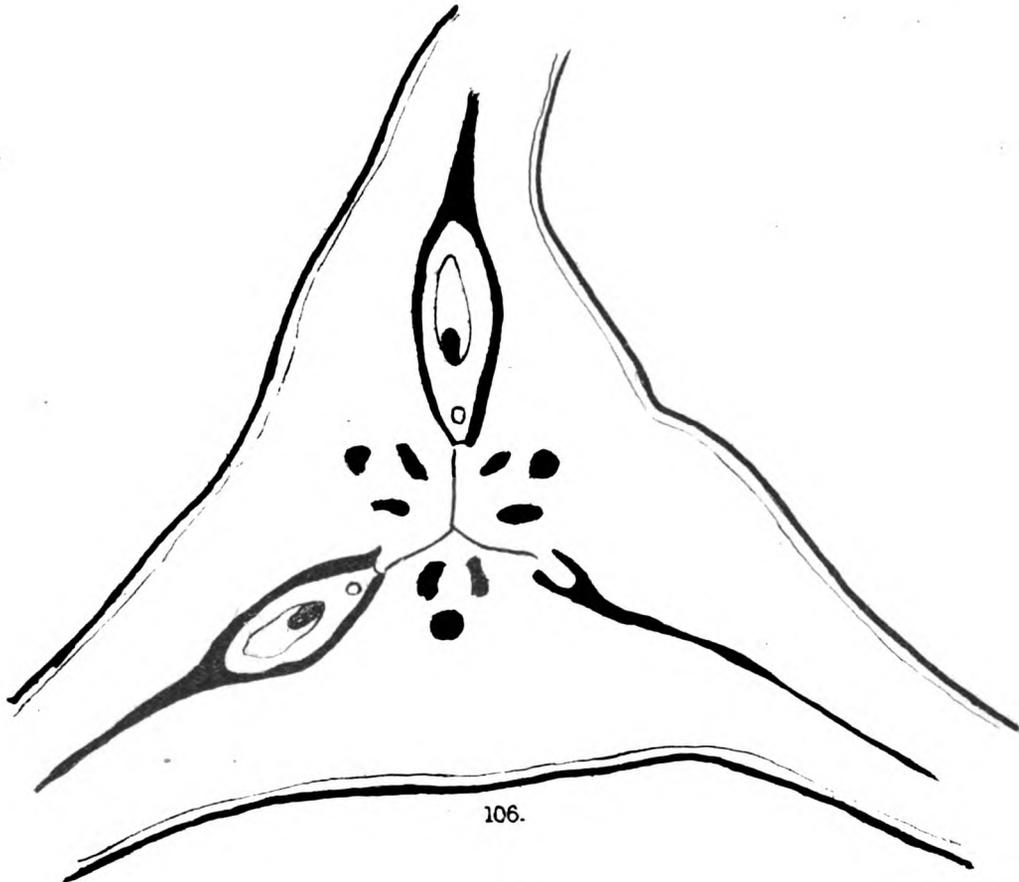
Nach der Befruchtung bildet sich in der Nähe der Mikropyle, deren Aussenmund schnell verwächst, während das innere Integument noch beim reifen Samen den Kanal erkennen lässt, ein Gegenpol in bezug auf das Wachstum, wenn man so sagen darf. Auch hier sind alle Zellen des äusseren Integuments gleichmässig an der Flügelbildung beteiligt. Nach und nach nimmt dann von innen her die Teilungsfähigkeit ab, bis schliesslich die Grössenzunahme des Samens lediglich auf Teilung und Wachstum der Epidermis beschränkt wird. Das Spitzenwachstum dauert

noch geraume Zeit an. Da die inneren Zellen bereits ihr Wachstum eingeschränkt haben, erfolgt am Rand die Loslösung der Epidermis und damit die Bildung eines grossen Interzellularraumes.

Allmählich geht gleichzeitig mit der Überführung der Epidermiszellen in Dauergewebe und ihrer Festigung (Bildung von Verdickungsleisten an den Innen- und Aussenwänden und Gerbstoffeinlagerung) eine Auflösung der inneren Schichten vor sich, die bis zur Samenreife so weit fortgeschritten sein kann, dass nur noch an den Innenwänden kleine Zellulosereste nachweisbar sind. In den meisten Fällen bleibt aber eine ganz ansehnliche Zellgruppe bestehen.

Der Embryo wird erst sehr spät weiter entwickelt. Wenn der Flügel ungefähr fertig gestellt ist, beginnen seine ersten Teilungen, sein Wachstum. Es ist dies, wie wir bei den anderen Familien gesehen haben, eine Eigenschaft sämtlicher ausgezeichneten Samen, dass zuerst die äusseren Partien, also die Integumente, durch die der Embryo geschützt, durch die er Flug- und Schwimffähigkeit erhält, ausgebildet werden. Er erreicht bis zur Reife nur ganz geringe Grösse, er bildet nur einen geringen Bruchteil des Samenkerns, der hauptsächlich von vielschichtigem Endosperm eingenommen wird.

Vom inneren Integument bleiben mehrere Schichten erhalten, besonders auffallend sind zwei dunkle Zellreihen mit stark verdickten Innenwänden. Bei *D. hirsuta* sind nach v. GUTTENBERG dort grosse Kristalle eingelagert, bei *D. caucasica* habe ich zeitweise nur an der Chalaza Raphidennadeln gefunden. Die einschichtige Samenschale ist sehr widerstandsfähig gegen das Eindringen von Wasser, da auch die Aussenmembranen verdickt sind. Infolgedessen hat der Samen eine ausgezeichnete Schwimffähigkeit; aber selbst ein Anschneiden der Samen an beliebigen Stellen, vollkommenes Entfernen der Flügel, Anschneiden des Samenkerns können keine baldige Wasseraufnahme und damit Untersinken des Samens bewirken. Alle Membranen sind sehr hart und fest, eine Eigenschaft, die schon beim Schneiden auffällt. In Kalilauge quellen sie sehr stark, sodass das Zellvolumen sich oft auf das Doppelte ausdehnt, und die Samen sehr schnell untertauchen.



106.

Fig. 106.

Dioscorea caucasica. Querschnitt durch die junge Frucht mit zwei Samenanlagen

Bei *D. sylvatica* (*Testudinaria*) ist nur an einer Stelle ein grosser dünner Flügel vorhanden, der aus einem Auswuchs in der Nähe der Chalaza entsteht. Es ist lediglich das äussere Integument daran beteiligt, wenn auch alle übrigen Teile sehr stark abgeplattet sind. Die Anatomie des Flügels beschreibt v. CUTTENBERG. An dem Leitbündel des Funikulus, das nicht sehr weit in den Flügel hineinragt, und an der Lage der Mikropyle, an der die Integumentzellen etwas spitz auslaufen, kann man sich leicht über den reifen Samen orientieren, es ist auch hier die Funikulus-Ebene, in der die Abflachung stattfindet.

Die einseitige Ausbildung der Flugeinrichtung scheint im ersten Augenblick nicht besonders günstig, da zunächst der schwerere Samenkern nach unten gerichtet ist, doch erfolgt nach dem ersten Meter Fallhöhe eine Umstellung, der Same dreht um seine freie Axe, er beschreibt eine Spiralbahn, doch so, dass der Samenkern in Richtung einer Geraden fällt; dadurch wird die Fallgeschwindigkeit ganz bedeutend herabgesetzt.

Für *D. japonica* beschreibt v. WAHL einen kleinen, ringsum gleich breiten Flügel.

Auch bei Iridaceen kommt Flügelbildung vereinzelt vor. Die *Gladiolus*-Arten tragen einen sehr breiten, dünnen Rand. Die junge anatrophe Samenanlage hat ein sehr breites äusseres und ein schmales inneres Integument, das einen langen Mikropylarkanal bildet. Die Hälfte der Samenanlage, also bis zur Chalaza, durchzieht ein breiter Leitbündelstrang, der aus dem Hauptbündel der Plazenta abzweigt. Schon vor dem Öffnen der Blüte macht sich eine starke Abflachung der Samenanlage bemerkbar. In der Funikulus-Ebene breitet sich das äussere Integument aus, zunächst in der Mitte des Samenkerns und zwar an der Aussenseite stärker. Durch das ungleiche Wachstum wird die Chalaza übergekippt zum Funikulus hin, doch tritt später wieder eine Streckung ein. Auf einem Querschnitt werden der runde Nuzellus, das 3-schichtige innere und ebenfalls mehrschichtige äussere Integument getroffen, bei dem sich die äusserste Schicht als grösste Epidermisschicht hervorhebt. Zu beiden Seiten bildet es einen Fortsatz; in den einen verläuft das Leitbündel des Funikulus.

Nach der Befruchtung geht das Wachstum bedeutend schneller von statten. Die inneren Teile, Embryosack und inneres Integument erfahren aber nur eine schwache Abflachung. Beim reifen Samen ist der Samenkern noch stark bikonvex, während bei *Dioscorea* vollkommen platt gedrückt ist. Die Zellen der inneren Schichten des äusseren Integuments bleiben sehr klein, behalten aber lange ihre Teilungsfähigkeit, bei der Epidermis liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt, die Zellen nehmen stark an Volumen zu, teilen sich aber nicht so häufig. Wenn der Flügel ausgewachsen ist, werden die inneren Zellen aufgelöst.

Der kleine Embryo, der auch hier erst sehr spät die ersten Teilungen aufweist, ist in vielschichtiges Endosperm eingebettet, das reich an Ölen ist. Die dünnen Membranen bestehen aus Zellulose, das innere Integument bildet eine innere Samenschale, die sich durch dicht aneinander liegende Zellen mit verdickten, dunkel gefärbten Membranen auszeichnet. Daraufhin folgt nach aussen eine grössere Anzahl kleiner isolierter oder nur in losem Zusammenhang stehender Zellen, die aus den inneren Schichten des äusseren Integuments hervorgegangen sind und nun als Füllmasse des Flügels dienen. Den Abschluss bilden grosse, rundliche Zellen, die keine Wandverdickungen aufweisen und, da sie lufthaltig sind, weiss erscheinen. Sie sehen den Samen von *Inoarvillea Olgae* sehr ähnlich, wenn auch die Richtung der Flügelebene anders ist.

Bei *Sternbergia lutea* kommt zwar keine eigentliche Flügelbildung zustande, die Samen sind aber auch in der Funikulus-Ebene zusammengepresst und zeigen am Funikulus selbst eine Verlängerung. Auch hier findet zunächst eine besondere Ausbildung der Chalaza durch stärkeres Wachstum auf der Aussenseite statt.

Die Samen der meisten *Iris*-Arten sind auch in der Median-Ebene ein wenig komprimiert. Dabei sind die in der Mitte der Frucht befindlichen etwas platter als die oben und unten liegenden. Die Abflachung tritt erst sehr spät ein. Sie kommt dadurch zustande, dass die Samen während ihrer ziemlich beträchtlichen Grössenzunahme aufeinander treffen und sich somit gegenseitig an einer Ausdehnung in den Fruchtmedianen hindern. Sie sind bei der Reife wie Geldstücke in einer Rolle angeordnet.

Einige Liliaceen weisen auch diese typische Abflachung, manche auch kleine Flugränder auf, während die meisten Samen eiförmige, runde Gestalt besitzen. Zu den ausgezeichneten Formen gehört *Fritillaria*. Schon bei ganz jungen Stadien bei noch nicht

geöffneter Blüte wird das Wachstum auf eine bestimmte Ebene beschränkt. Wieder ist die Medianebene des Samens die bevorzugte, wodurch der Querschnitt von der Kreisform über die Ellipse sich allmählich einer Geraden nähert. Der Flügel ist hier ziemlich klein, er besteht aus einer Epidermisschicht, deren Zellwände Mulden und Sättel zeigen, die ineinander verzahnt sind. Zwischen der Epidermis der Ober- und Unterseite befindet sich ein grosser lufthaltiger Raum, durch den einige Längs- und Quermembranen als Stützlammellen gehen. Dies sind die letzten Reste der inneren Schichten des äusseren Integuments, an denen aber keine Zellstruktur mehr zu erkennen ist. Das innere Integument bildet eine innere Samenschale, an deren einem Ende die Zellen, die den Mikropylarkanal gebildet haben und später zusammengeschrumpft sind, besonders auffallen.

Ogleich die Samen eine ziemliche Dicke besitzen, der Flügel an dem Rand also nicht dünn ausgezogen ist, haben sie ein ungewöhnlich leichtes Gewicht. Ihre Fallgeschwindigkeit kann bis zwei Sekunden pro Meter betragen. Durch einen kleinen Windstoss erfolgt eine beträchtliche Verzögerung und Änderung der Bahnlinie. Ebenso erreichen die Samen eine gute Schwimffähigkeit, da die Aussenmembranen der Epidermiszellen stark verdickt sind und somit ein Eindringen des Wassers sehr erschweren. An den inneren und radialen Wänden werden dagegen keine sekundären Lamellen angelegt.

Lilium Martagon hat ziemlich ähnliche Samen, die die gleiche Abflachung und einen schmalen Flügelsaum aufweisen. Einfache plattgedrückte Formen ohne häutigen Flügel sind bei den einzelnen Gruppen nicht selten.

Ein weiteres Beispiel für die Bildung eines Flügels in der Median-Ebene liefern die Bromeliaceen-Samen, die SZIDAT (Bot. Archiv) eingehender behandelt. So kommen auch dort einfache plattgedrückte, andere einseitig geflügelte (*Hechtia*), ausserdem Samen mit ringförmigem Flügelrand (*Auya boliviensis*) vor.

Fassen wir kurz die Ergebnisse zusammen, so ist festzustellen, dass die feilspanförmigen Samen ihre charakteristische Gestalt durch Auswüchse an Chalaza und Mikropyle erhalten. Diese Anhängsel können entweder massiv bleiben d.h. die inneren und äusseren Zellen wachsen gleichmässig und lösen sich bis zur Reife nicht voneinander (*Aeschynanthus*), oder das Wachstum der äusseren Schichten ist intensiver, sodass die Verbindung zerstört und infolgedessen ein Hohlraum entsteht (*Nepenthes*, *Drosera*). Gleiche Verhältnisse gelten für die geflügelten Samen. Man hat dabei zu unterscheiden zwischen Formen, die nur eine Abflachung erfahren unter Umwandlung sämtlicher Zellen in Dauergewebe und solchen, die einen ringförmig um den Samenkern verlaufenden Interzellularräum bilden. Dieser kann wieder auf zweierlei Weise entstehen, indem entweder die inneren Zellen nicht mitwachsen, oder dadurch, dass sie nachträglich aufgelöst werden (Cruciferen). In den meisten Fällen handelt es sich um eine Kombination dieser Vorgänge. Es lassen sich bei allen Samen Übergänge von einfachen „normalen“ Samen zu den extremen Formen finden, wie auch zwischen feilspanförmigen und geflügelten Samen Bindeglieder vorkommen.

Für die Richtung der Flügelebene sind zwei Ebenen massgebend. Immer verläuft der Flügel in einer Ebene, die man durch die Mediane des Embryosackes legen kann. Bei den Monokotylen ist die Medianebene des Samens, die über Funikulus-Chalaza-Mikropyle geht, die bevorzugte, d.h., Abflachung und Bildung einer Flughaut kommt nur in dieser Richtung vor, für die Dikotylen-Samen ist die darauf senkrecht stehende Ebene bestimmend. Die Abweichung, die die Cruciferen von diesem Typ bilden, erklärt sich aus der Krümmung des Embryosackes.

Gemeinsam für die ausgezeichneten Samen ist, dass schon vor der Befruchtung besondere Anlagen in mehr oder minder hohem Masse vorhanden sind: Bei *Gentiana asclepiadea* schon das gleiche Verhältnis vom Samenkern zum Flügel; bei den meisten nur eine auffallende Zellgruppe an der Chalaza, da von hier aus zuerst die Bildung der Fortsätze oder Flügel ausgeht. Wenn zwei Integumente vorhanden sind, so werden die Zellen des äusseren Integuments besonders ausgebildet, beim Auftreten eines Integuments erfolgt die Loslösung der festeren Epidermisschicht. An der Mikropyle kann eine Unterbrechung des Flügels stattfinden (Bignoniaceen, Dioscoreen), bei anderen sind dagegen die Integumentzellen an der Mikropyle ebenso gut teilungsfähig wie an der Chalaza, wodurch einige Dikotylen-Samen die Gestalt eines Schildes erlangen, in dessen Zentrum der Funikulus angeheftet ist (*Apocynum*).

Allgemein tritt die Weiterentwicklung des Embryos erst nach der Entwicklung der

äusseren Partien ein. Taube Samen mit vollkommen ausgebildeter Flugeinrichtung sind nicht selten. Man darf also nicht behaupten, dass die Befruchtung allein die extreme Form hervorruft, die Anlage dazu ist schon vorher erkennbar. Andererseits ist zur Entwicklung der Embryonen das Eindringen eines Pollenschlauches erforderlich, parthenogenetische Entwicklung trat in keinem Falle ein.

Mit guter Flugfähigkeit ist gleichzeitig eine günstige Einrichtung zum Schwimmen erreicht. Die grossen inneren Zellularräume bleiben immer mit Luft gefüllt; die Zellmembranen der Samenschale setzen entweder an der Aussen- oder Innenschale dem Eindringen des Wassers grossen Widerstand entgegen.

Ob die Flugeinrichtungen für die pflanzengeographische Verbreitung eine Rolle spielen, ob die ausgezeichneten Samen den anderen gegenüber im Kampf ums Dasein im Vorteil sind, ist mehr als fraglich, da sie, wenn sie weiter transportiert werden, in den meisten Fällen keine günstigen Bedingungen zur Keimung und Weiterentwicklung auffinden. Die Lösung dieser Frage fällt nicht in den Bereich dieser Aufgabe, sie mag den Pflanzengeographen überlassen bleiben.

Die Arbeit wurde im Pflanzenphysiologischen Institut München angefertigt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat v. GOEBEL, sage ich für die vielseitige Anregung und wohlwollenden Rat herzlichen Dank.

LITERATUR.

DIELS, Droseraceae, 1906. - DINGLER, Die Bewegung der pflanzl. Flugorgane, 1889. - v. GOEBEL, Pflanzenbiologische Schilderungen. - v. GUTTENBERG, Die Bewegungsgewebe, 1926. - HILDEBRAND, Über die Entwicklung der haarigen Anhänge an Pflanzensamen, Bot. Ztg. 30. - HILDEBRAND, Die Verbreitungsmittel der Pflanzen, 1873. - LANG, Unters. üb. Morph. Anat. und Samenentwicklg. von Polypompholyx und Byblis, Flora 1901. - NETOLITZKY, Anatomie der Angiospermensamen, 1926. - STERN, Beiträge zur Kenntnis der Nepenthaceen. Flora 1917. - SZIDAT, Die Samen der Bromeliaceen in ihrer Anpassung an den Epiphytismus, MEZ, Arch. I, 1922. - v. WAHL, Vergleichende Untersuchungen üb. d. anatom. Bau d. geflügelten Früchte und Samen, Bibl. Bot. Bd. VII.

ABSTRACT.

Briefly summarising the results of the preceding work, it may be established that the flat seeds get their characteristic form by exorecesses on chalaza and micropyle. These appendages may remain either solid, i. e. the interior and exterior cells grow equally and till maturity do not part (Aeschynanthus), or the growth of the outer layers is more intensive, so that the connection becomes disturbed, and a cavity results (Nepenthes and Drosera). It is the same with the winged seeds. One ought to distinguish between those forms which changing all cells into permanent tissue are flattened only, and those which shape a ring-like intercellular room around the seeds. The latter again may arise in two ways, either because the inferior cells do not grow simultaneously, or because they are dissolved afterwards (Cruciferae). In most cases it depends on a combination of these occurrences. In all seeds transitions are to be found from the plain normal seeds to extreme forms, as there occur also links between flatly pressed and winged seeds.

Two plains are authoritative for the wing plain. The wing is always directed in a plain which goes through the mediane of the embryo sack. The Monocotyles prefer the mediane plain which goes over funiculus, chalaza, micropyle, i. e. flatness and flying membrane occur in this direction only, the thereon vertically standing plain is determining for the seed of the dicotyles. The variation from this type, as shown by the Cruciferae, is to be explained from the curving of the embryo sack. It is common to the marked seeds that already before the fertilisation special characters are present in a more or lesser degree: on Gentiana asclepiadea already the equal proportions of nucleus and wing; on most of the others only a remarkable group of cells on the chalaza, as from here the formation of appendages or wings firstly proceeds. If two integuments are present, only the cells of the exterior integument

become especially developed, if there appears one integument only, then happens the separation of the more solid epidermis layer. An interruption of the wings may occur on the micropyle (Bignoniaceae, Dioscoreae), on others, in return, are the integument cells on the micropyle just as well capable of division as on the chalaza, thereby some dicotyle-seeds obtain the shape of a scutellum, in the centre of which the funiculus is adnexed (Apocynum).

Generally the further development of the embryo happens but after the development of the exterior parts. Dead seeds with a fully developed flying apparatus are not rare. One may therefore conclude that not the fertilisation alone occasions the extreme form, the primordium is already discernible before. The penetration of the pollen tube on the other hand is necessary for the development of the embryones; a parthenogenetical development occurred in no case.

Combined with a good capability of flying a favourable swimming arrangement is attained at the same time. The large interior cavities always remain filled with air. The cell membranes of the testa either on the exterior or on the interior testa resist greatly to the penetration of water.

If the flying arrangement play an important part in the plant geographical distribution, if the marked seeds are more advantageously equipped as others in the struggle for life, is more than questionable, as in most cases, if they are carried far away, they do not find favourable conditions for germination and further development. This question does not concern this work, and may be left to the plant geographer.

Der Einfluss der Größe der Versuchsteilstücke auf die Sicherheit des Ergebnisses des Feldversuches und die Auswertung von 105 Sortenbauversuchen.

Von ERICH PARIS (Königsberg Pr.).

Die Frage, wie gross wir die einzelnen Teilstücke bei unseren Feldversuchen für die verschiedenen Kulturpflanzen zu wählen haben, um eine möglichst grosse Sicherheit der Ergebnisse zu erzielen, ist, solange das Feldversuchswesen besteht, viel erörtert worden. Erst neuerdings kommt man mehr und mehr zu der auf theoretischen wie praktischen Erfahrungen beruhenden Erkenntnis, dass eine Anwendung kleiner Teilstücke, d.h. mit einer Grösse von etwa 5-25 qm das zweckentsprechendste ist. Der Praktiker 1) tritt zwar mit seltener Ausnahme für das grosse Teilstück ein und hat eine Abneigung gegen das Rechnen mit Quadratmetern. Als Grund führt er an, dass es unmöglich ist, die hohen Erträge dieser kleinen Teilstücke im feldmässigen Durchschnitt zu gewinnen. Die grösseren Teilstücke gäben eher ein genaueres Bild. In seinem Sinne hat der Landwirt Recht, aber er hat ein ganz anderes Ziel im Auge als sein Versuchsleiter. Er will einfach im Versuch seinen feldmässigen Durchschnitt sehen, während der Versuchsleiter nur auf die Unterschiede zwischen den verschieden gedüngten oder auch mit verschiedenen Sorten bestellten Teilstücken Wert legt, also die Gesamterträge ausser Acht lässt. Davor, vom ganzen Felde die gleichen hohen Erträge zu erwarten, die wir auf den aufs sorgfältigste bestellten und gepflegten Versuchspartellen erhalten, kann gar nicht dringend genug gewarnt werden. Wenn sich der praktische Landwirt von dieser Gewohnheit erst völlig frei gemacht haben wird, wird er sein Vorurteil gegen das kleine Versuchsteilstück sehr bald aufgeben und von seinen Vorteilen gegenüber den grossen Teilstücken, auf die noch einzugehen sein wird, überzeugt sein.

Zunächst will ich kurz die Ergebnisse der bedeutensten einschlägigen wissenschaftlichen Arbeiten angeben, damit wir sehen, wie sich rein theoretisch der Einfluss der Grösse des Teilstückes auf die Sicherheit des Ergebnisses des Feldversuches auswir-

1.) HORN, W., Versuchspraxis, Pflanzenbau 1925/26, Nr. 2, S. 28.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1927

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Hauss Hertha

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Flugeinrichtungen bei höheren Samen 74-108](#)