

Zur Biologie feilspanförmiger Samen

VON ELLA FLEISCHER, Königsberg (Pr.)

Einleitung

Die „Feilspannsamen“ sind ein weitverbreiteter und vielfach verkannter Samentyp. Unserer Ansicht nach sind sie biologisch für das Erreichen eines bestimmten Keimbettes gebaut, nicht nur zum Erzielen einer großen Flugfähigkeit.

Daher ist zum richtigen Verständnis ihrer Biologie von Anfang an eine Festlegung des Begriffes: richtiger Keimhorizont nötig. Um diesen Begriff festzulegen, wollen wir uns einmal an der Hand der Literatur über die Keimungsbedingungen orientieren.

Wir müssen hierbei gleich zwischen autotrophen und heterotrophen Pflanzen unterscheiden. Die Bedingungen der sich selbständig ernährenden Pflanzen sind im wesentlichen einfacher gelagert, als die derjenigen Gewächse und sei es auch nur der Keimlinge, die auf den Bezug vorgebildeter Nahrung angewiesen sind. — Beginnen wir mit den

Keimungsfaktoren der Autotrophen.

Wir sind hierbei in der glücklichen Lage, eine vorzügliche Zusammenfassung in NEGERS Biologie der Pflanzen (1) benutzen zu können. Die Faktoren kann man in folgende Rubriken einteilen: Wasser, Wärme, Licht, chemische Reize. Da der Samen aber die zur Keimung unbedingt nötigen Faktoren nur an der richtigen Örtlichkeit und in der richtigen Bodentiefe vorfindet, kommen die vier Faktoren letzten Endes auf diese zwei hinaus: 1. die richtige Örtlichkeit und 2. die richtige Keimbett-Tiefe.

Nur wenige Pflanzen wie die Mistel (TUBEUF, 2) sind imstande, in der Trockenheit oder bei Gegenwart einer verhältnismäßig geringen Wassermenge zu keimen. Wir werden daher bei den Samen solcher Pflanzen Einrichtungen erwarten dürfen, welche Wasser aufspeichern, Anpassungen, welche dem Samen erst dann die nötige Ruhe gestatten, wenn das nötige Naß vorhanden ist. Diese Einrichtungen werden natürlich nur bei Gewächsen extrem trockener Örtlichkeit zur Geltung kommen.

Über die Rolle der Temperatur wird nur wenig zu sagen sein, da deren spezifischer Einfluß auf das ganze Pflanzenleben und seine einzelnen Zustände zu bekannt ist. Ebenso wie in einer gewissen Erdschicht eine der Keimpflanze zusagende Feuchtigkeit nicht fehlt, so wird unter bestimmten Voraussetzungen auch die richtige Wärme in einer bestimmten Tiefe vorhanden sein. Auch dieser Faktor dürfte nur bei Gegenwart besonderer Verhältnisse in der freien Natur eine ausschlaggebende Wirkung erzielen.

Wir könnten uns es sehr wohl vorstellen, daß z. B. in einem Wüstensande die tieferen Erdschichten etwas weniger heiß sein könnten, als die sonnendurchglühten oberen. Meist wird hier aber der Mangel an Wasser hinzukommen. Umgekehrt ist es denkbar, daß in Gegenden mit Nachfrösten im Frühjahr oder zur Keimzeit die tieferen Schichten wärmer sind als die oberen. Auch kann es wieder Böden geben, welche sich schlecht erwärmen, in denen also tief unten, wie in den Tundren und Mooren, im Frühjahr noch Frost und Eis vorhanden ist, die eine Keimung nicht ermöglichen. Für die Gewächse aber ist es doch bei der gegenseitigen Konkurrenz von unbedingter Notwendigkeit, zur rechten Zeit auf der Stelle zu sein, um das durch die Grasdecke kommende Licht und das Bodenareal auszubeuten. Die Wärme als Keimfaktor wird daher eine Rolle spielen, sei es so, daß sie direkt oder indirekt wirkt. Es ist ja bekannt, daß in der Ökologie die physiologische Auslösung oft von einem ganz anderen Faktor bedingt ist als der ökologischen Bedeutung.

Gerade dieser letzte Satz dürfte von dem Keimfaktor Licht gelten. Es ist doch eigentlich ganz einerlei, ob ein Keimling im Lichte oder in der Dunkelheit keimt. Für ihn selbst ist das zunächst ohne „Nutzen“. Wenn wir nur die Keimung allein betrachten, so würde uns die Anpassung an Dunkel- oder Lichtkeimung völlig rätselhaft erscheinen. Wenn wir aber die gesamte Organisation der aus dem Samen am Standorte entstehenden Pflanzen im Auge haben, dann werden uns solche Dinge wohl verständlich. Die funktionale Zweckmäßigkeit konnte diese „nützliche“ Einrichtung blind hochzüchten. (Gleich an dieser Stelle möchte ich folgendes betonen: Wo ich auch immer hier dem Gedanken der Zweckmäßigkeit Raum gebe, gebrauche ich den Begriff nur in dem Sinne der funktionalen Zweckmäßigkeit.)

Dagegen dürfte ein Teil der chemischen Reize als auslösende Faktoren der Keimung bereits mit der Anpassung des Stoffwechsels

der Pflanzen zu tun haben. Ein Gewächs, das auf einen hohen Salpeterreichtum des Nährbodens abgestimmt ist, wird uns nur dann eine erfolgreiche Keimung zeigen, wenn, wie bei den Ackerunkräutern, gerade die Nitrat-Ionen in der den Samen umspülenden Flüssigkeit da sind. Dagegen wird die Abstimmung auf einen bestimmten p_H -Grad dieser Lösung sehr häufig mit einer Abstimmung des Stoffwechsels auf Ammonsalze zusammenhängen, da saure und schlecht gepufferte Böden bekanntlich keine Nitri-fikation zeigen.

Die genannten Keimfaktoren werden primär die Keimung auslösen, und erst bei ihrem Eintritt wird — da ein ungekeimter Samen noch wanderungsfähig ist — der Same zur Ruhe kommen oder sagen wir im richtigen Horizonte förmlich festgelegt. Auch hier müssen wir natürlich insofern einen Unterschied machen, als es Pflanzen gibt, die überall und solche, die nur in bestimmten Schichten keimen. Andererseits kann für eine Pflanzenart eine Sameneinrichtung auf einem oben und unten gleichen Boden völlig wertlos sein, während sie auf den geschichteten Böden der Natur sich als eine vorzügliche Anpassung erweist. Das Studium dieser Einrichtungen muß die Pflanze in der Umwelt ihres natürlichen Vorkommens zum Gegenstand haben. Eine reine Laboratoriums-ökologie ist wertlos. — Besondere Verhältnisse liegen natürlich bei den

Heterotrophen

vor. Hier sind die Samen und mehr noch die Keimlinge auf ganz andere Bodenverhältnisse oder eine wesentlich andere Umwelt angewiesen als bei den Autotrophen. Wir werden hier verwickeltere Verhältnisse erwarten können.

Beginnen wir etwa mit den Betrachtungen über die Parasiten. Wenn wir da die Wurzelparasiten herausgreifen, so werden die Samen dieser Gewächse ein gewisses „Interesse“ haben, in den Schichten zu keimen, in denen das Wurzelsystem ihrer Wirte seine Hauptentfaltung zeigt. Das kann so weit gehen, daß nur dann eine Keimung erfolgt, wenn eine geeignete Wirtswurzel in der Nähe ist. Ob das nun auf spezifische Abscheidungen oder auf Stoffe zurückzuführen ist, die aus den absterbenden Wurzelhaaren der Wirtspflanze in die Umgebung diffundieren, sei dahingestellt. Auch hier haben wir ein sehr hübsches Beispiel dafür, daß ein scheinbar ökologisch ganz nebensächlicher Vorgang physiologisch die Auslösung bedingen könnte. Die beiden Denkrichtungen sind eben keine

Gegensätze. Das physiologische Geschehen ist das Primäre, das ökologische dagegen der durch die Zuchtwahl hochgebrachte Umstand. Natürlich sind nicht alle Lebewesen in gleicher Weise vollkommen angepaßt, denn auch solche Erscheinungen wie der Parasitismus haben eine phylogenetische Entwicklung. Gehören ja doch die Parasiten z. B. der *Scrophulariaceae* zu den schönsten aufsteigenden Reihen.

Ganz ähnliche Verhältnisse liegen für die große Zahl der Mykotrophen vor. Wir müssen uns da von Anfang an aber vor einer allzu weiten Dehnung dieses Begriffes hüten.

Soweit unsere Kenntnisse reichen, gibt es da zwei große Gruppen: die Keimmykotrophen und die, bei denen die Mykotrophie erst bei der erwachsenen Pflanze erscheint.

Diese zwei Gruppen könnte man auch bei Salzparasiten und echten Parasiten unterscheiden. Der höhere Grad von Anpassung wäre bei den Keim-Mykotrophen zu erwarten. Doch ist die Mykotrophie phylogenetisch wohl auf zwei verschiedenen Wegen entstanden. Die Keimlingsmykotrophie kann nur in den ersten Stadien eine Bedeutung besitzen, während die erwachsene Pflanze völlig selbständig wird. Bei der Keim-Mykotrophie, die für unser Thema die wertvollste ist, werden wir die Gegenwart des Pilzes als auslösendes Moment der Keimung erwarten. Der Umstand aber, daß auch in sterilen Böden die Samen zum Keimen zu bringen sind, wenn Fruktose oder andere Stoffe da sind, bezeugt, daß ein chemischer Reiz durch Produkte des Pilzes vorliegt.

Auch hier wieder erzeugt der scheinbar wertlose Vorgang die Keimung unter am Standorte „nützlichen“ Bedingungen. Die Samen werden bei den Keim-Mykotrophen genau so wie bei den Wurzelparasiten einen tiefen Keimhorizont zu erlangen suchen, weil die tieferen Schichten günstiger Böden für die Symbionten sind.

Wie durch die Arbeiten von FUCHS und ZIEGENSPECK (3) nachgewiesen wurde, ist der Keimhorizont der Orchideen die Zone des merkwürdigen Rohhumusbodens, wo die Humuskolloide ausgesalzen werden. Wir sehen also, daß die Eigenart der natürlichen Standorte und die Eigenart der Ernährung der Pflanze oft das Erreichen eines bestimmten Keimbettes nötig machen. Wir wollen nun an der Hand von einigen Beispielen die Feilspannsamen studieren, die auf diese Art „erklärt“ werden können.

Allgemeiner Teil

Die Feilspansamen finden sich bei vielen Pflanzenfamilien, so bei den meisten *Orchidaceae*, vielen *Ericaceae*, *Saxifragaceae*, *Gentianaceae*, *Utriculariaceae*, *Nepenthaceae*, *Droseraceae*, *Sarraceniaceae*, *Orobanchaceae*, *Hydrophyllaceae*, *Burmanniaceae*. Auf die biologischen und ernährungsphysiologischen Eigenheiten dieser Vertreter werden wir noch zurückzukommen haben. Wir wollen zunächst nur die Eigenheiten betrachten, welche für die Verbreitung der Samen in Frage kommen.

Größe der Feilspansamen

NEGER u. a. sieht in der geringen Größe dieser Samen ein Mittel, ihre Flugkraft zu erhöhen. Sehr eingehend beschäftigt sich HAUSS (4) mit dieser Seite des Problems.

Es wird vor allem immer das geringe Gewicht hervorgehoben; wir möchten eine Zusammenstellung, die keinen Anspruch auf Vollständigkeit hat, geben:

KERNER (5*) schreibt auf S. 788 seines Pflanzenlebens: „Als solche staubförmige Samen sind vor allem jene der Orchideen anzuführen. So wiegt z. B. ein einzelner Same von *Goodyera repens* 0,000002 g. Auch mehrere andere Gewächse, namentlich Schmarotzer und solche, welche auf tiefem Humus als Verwesungspflanzen leben, besitzen ungemein leichte Samen, wie aus der nachfolgenden Tabelle hervorgeht:

<i>Stanhopea oculata</i>	0,003 mg	<i>Sempervivum acuminatum</i>	0,02 mg
<i>Monotropa glabra</i>	0,003 „	<i>Parnassia palustris</i>	0,03 „
<i>Pirola uniflora</i>	0,004 „	<i>Sedum maximum</i>	0,04 „
<i>Umbilicus erectus</i>	0,006 „	<i>Lepigonum marginatum</i>	0,07 „
<i>Gymnadenia conopea</i>	0,008 „	<i>Spiraea Aruncus</i>	0,08 „
<i>Orobanche ionantha</i>	0,01 „	<i>Veronica aphylla</i>	0,1 „

NEGER gibt folgende Tabelle über Samengewichte an:

<i>Cephalanthera pallens</i>	0,002 mg	<i>Saxifraga aspera</i>	0,010 mg
<i>Monotropa hypopitys</i>	0,003 „	<i>Rhododendron ferrugineum</i>	0,025 „
<i>Gentiana nivalis</i>	0,015 „	<i>Primula farinosa</i>	0,07 „

Und nach BECCARI, Malesia I S. 207, beträgt das Samengewicht von

<i>Dendrobium antematum</i>	0,00565 mg
<i>Nepenthes phyllamphora</i>	0,035 „

zitiert nach MALGUTH (5**).

Neben der Berücksichtigung der absoluten Leichtigkeit ist auch die Betrachtung der Schwelöfähigkeit dieser Feilspansamen nicht zu vernachlässigen. Es handelt sich hier, wie so oft, um die Reibung an der Oberfläche und das Verhältnis von Gewicht zu Oberfläche. Die größeren Samen schließen mit Luft erfüllte Hohlräume ein, die

ihr Volum vergrößern. Entweder verläuft ein großer Interzellularräum unter der Epidermis ringförmig um den Samenkern (Gentianeen), oder die Lufträume befinden sich zwischen dem inneren und dem äußeren Integument, z. B. an Micropyle und Chalaza. Das letztere ist u. a. bei *Drosera*- und Orchideensamen der Fall. Mit der Verbreitungsmöglichkeit durch den Wind ist dieses Problem nicht erschöpft. Mit ihrem geringen Gewicht und ihrem im Verhältnis noch relativ großen, aber absolut doch kleinen Volumen verbinden diese Samen eine sehr wesentliche Eigenschaft:

Die schwere Benetzbarkeit und Schwimmfähigkeit

Diese kann natürlich erst nach der Windverbreitung am Standorte selbst in Erscheinung treten und dient dem Samen zum Auffinden des richtigen Keimhorizontes.

Die schwere Benetzbarkeit kann einerseits auf die chemische Beschaffenheit der Wände der Samen zurückzuführen sein. HAUSS gibt an, daß die Testazellen äußerst langsam Wasser aufnehmen, weil eine Verholzung (Cyrtandreen) oder Imprägnation mit Gerbstoffen (Apocynaceen) stattgefunden habe. Die extreme Verdickung der Außenwände wird jedoch zum großen Teil durch Kutikularisierung und Korkklamellen bedingt. Diese geben bekanntlich öfters auch „Holzreaktion“. Die starre Beschaffenheit der Wände muß wohl mit der festen Form der oberflächlichen Testazelle zu tun haben. Wenn dagegen die Außenzellen benetzbar sind, so finden sich weiter innen unbenetzbare Gewebeelemente.

Viel wichtiger vielleicht als die stofflich verhinderte Benetzbarkeit ist die Struktur der Testa. Es handelt sich hier zumeist um netzig erhabene Leisten auf der Samenschale. Diese können einerseits dadurch entstehen, daß die äußeren tangentialen Wände der Testa eingebault sind, daß also die starren senkrecht zur Oberfläche verlaufenden Wände hervorragen. Andererseits kann auch eine Auflage netziger Kutikularleisten prinzipiell das gleiche Bild ergeben. Es ist bekanntlich sehr schwer, aus völlig bis auf eine kleine Öffnung geschlossenen Räumen die kapillar festgehaltene Luft zu beseitigen. Wenn ein solcher Same auf dem Wasser schwimmt, so berührt er nur mit den sehr schmalen Netzleisten die Flüssigkeit. Es kann nur ein Benetzen der Tangentialwände erfolgen, wenn die Luft vom Wasser absorbiert wird. Solche Samen werden, auch ohne daß eine Unbenetzbarkeit vorliegt, wegen der chemischen Beschaffenheit der Außenwände sich eine Zeitlang schwimmend erhalten, sofern die Tragfähigkeit der im Innern der

Kammern und der Testa eingeschlossenen Luft groß genug ist. Nach einiger Zeit wird aber bei Abwesenheit „chemischer“ Unbenetzbarkeit ein Untersinken erfolgen. Ich werde nun einige Originalstellen über diese Einrichtungen einfügen.

Einer der ersten, der die Struktur der Samentesta gewürdigt hat, ist KOCH in seiner *Orobanche*-Arbeit (6). Auf S. 181 dieser Arbeit hebt KOCH eine Einrichtung des *Orobanche*-Samens besonders hervor, weil sie „die Verbringung des Kornes an die Nährwurzel begünstigt“. „Die Testa des *Orobanche*-Samens hat nämlich ihre Außenwandung nur sehr schwach angelegt, so daß die schwachen Wände teils einreißen, teils auch, wohl infolge mechanischer Eingriffe, ganz entfernt werden. Im letzteren Falle ist die Samenoberfläche von geöffneten muldenförmigen Zellen bedeckt, in die Wasser sehr schwer eindringt. Im ersteren besitzt das Korn mit Luft erfüllte Oberflächenzellen. Der Samen wird infolgedessen von Wasser getragen. Bringt man ihn auf die genannte Flüssigkeit, so schwimmt er, selbst wenn man ihn häufig untertaucht, wochenlang. Entzieht man ihm, und zwar speziell den Zellen der Testa, die Luft vermittels Alkohol, ersetzt man diesen durch Wasser, so gehen die Körner unter. Die Testa fungiert somit als Schwimmapparat.“ Hier ist es zum ersten Male ausgesprochen, daß die Luft in den Testazellen den Samen schwimmfähig macht und dieser Schwimmapparat die Beförderung im Boden, bei der nach KOCH die Wasserbewegung eine große Rolle spielt, beträchtlich erleichtert. KOCH schreibt weiter: „Würden die Samenkörner in den zeitweise zwischen den Bodenpartikelchen befindlichen Wassersäulen untersinken, so könnten sie öfters durch Bodenteilchen festgehalten werden. Das schwimmende Korn dagegen wird leichter mitgeführt und hat somit mehr Aussicht, in Kontakt mit einer Nährwurzel, der ja der Keimung voranzugehen hat, zu treten.“

Was KOCH an *Orobanche*-Samen feststellte, konstatierten BRUCHMANN und LÜSTNER im Jahre 1898 für Lycopodiensporen.

Da BRUCHMANN Lycopodien-Prothallien stets in einer Tiefe von $\frac{1}{2}$ bis zu 10 cm im Waldboden eingebettet fand, fragte er sich, wie die diese Prothallien erzeugenden Sporen in solche Bodentiefe gelangten. Zuerst möchte ich auf eine Beobachtung von BRUCHMANN hinweisen (S. 5/6/7). „Die staubfeinen Sporen aller *Lycopodium*-Arten besitzen die Eigenschaft, vom Winde leicht bewegt zu werden: allein wegen ihrer sehr geringen Größe und Schwere bleiben sie auch leicht an den Waldpflanzen hängen, ein Umstand, der ihre Fortbewegung durch den Wind erschwert. Haften sie einmal an einem Körper, so vermag selbst eine starke Luftbewegung sie nicht abzutreiben. Man kann sich davon überzeugen, wenn man den Finger oder einen anderen Gegenstand in eine Sporenmenge dieser Arten nämlich *L. clavatum*, *L. annolinum*, *L. complanatum* und *L. alpinum* steckt und darauf die anhaftenden Sporen aufzublasen versucht. Nun sind aber die Sporen genannter Lycopodien-Arten schwer benetzbar, namentlich die der ersten beiden Arten (während andere wieder, z. B. die von *L. Selago*, leicht benetzt werden können). Läßt man also Wasser aus einer Pipette an solche mit Sporen bestäubte Körper tröpfeln, so findet sich, daß die Wassertropfen, welche zu den benetzbaren Körpern größere Adhäsion als zu den unbenetzbaren Sporen besitzen, letztere von den Körpern ablösen und mit sich zu Boden führen.“

Die schwere Benetzbarkeit dieser kleinen Sporen von 0,03 bis 0,04 mm Durchmesser ist nach BRUCHMANN darauf zurückzuführen, daß diese eine Exine mit Leisten besitzen, „welche in netzartigen Maschen zueinanderstehen und so bienenzellartige Vertiefungen bilden“. LÜSTNER nennt sie deshalb auch „Netzsporen“. In diesen winzigen Kapillaren der Exine adhärirt Luft und läßt sich durch Wasser nicht leicht verdrängen, wie BRUCHMANNs mikroskopische Untersuchungen der Sporen zu erkennen gaben. Wenn er unter dem Mikroskop Alkohol zusetzte, so sah er, wie sich die Lufthülle abschied. Zusammenfassend schreibt BRUCHMANN: „Durch solche Lufthülle an ihrer Oberfläche wird die Spore leicht und unbenetzbar und kann selbst von dem Erdboden durch das Wasser abgehoben und fortgeschwemmt werden.“ Er kommt also zu demselben Resultat wie KOCH, nämlich, daß die staubförmigen Lycopodiensporen mit ihrer Lufthülle einmal durch Luft, zum andern aber infolge ihrer Schwimffähigkeit durch Wasser beweglich sind.

Wie die Lycopodiensporen bei solcher Beweglichkeit auch in der Bodentiefe Bestattung erlangen können, das erläutert BRUCHMANN näher durch seine Versuche: er füllte mit einem feinen Drahtnetz versehene Blechgefäße 2, 4, 6 oder 8 cm hoch mit Walderde (von lockerer oder fester Form), in der er Prothallien gefunden hatte, und steckte sie auf Bechergläser. Nachdem er die Erdoberfläche mit Sporen bepudert hatte, setzte er sie dem Regen aus, bis das durchgesickerte Wasser eine Höhe von 3 bis 5 cm in den Glasgefäßen erreichte. Es zeigte sich, daß in dem durchgesickerten Wasser sich Sporen befanden, doch schwammen sie nicht auf dem Sickerwasser, sondern lagen in den meisten Gefäßen auf dem Grunde. Sie waren benetzbar geworden. Sie hatten auf ihrem Wege durch den Boden die Lufthülle abgestreift.

Auch LÜSTNER gibt von den durch die Töpfe mit Erde gegangenen Lycopodien-Sporen an, daß sie durch das Experiment für immer benetzbar geworden waren. Diese Erscheinung läßt sich dadurch erklären, daß durch „mechanische Einwirkungen“ die die Luft festhaltenden Kammern und Ränder der Luftporen während des Durchgangs beschädigt werden oder Formveränderungen erleiden.

Die durchgeschwemmte Sporenmenge hing stets von der Dichte und Tiefe der durchdrungenen Bodenart ab. So ließen die 6 und 8 cm dicken, besonders festen Erdschollen mit moosiger Oberfläche keine Sporen mit dem Sickerwasser hindurch, sondern am Grunde der Moospflanzen schienen die Sporen bereits zurückgehalten zu werden.

BRUCHMANNs und LÜSTNERs Versuche lehren, daß die Lufthülle der Spore nicht nur ein geeignetes Flug- und Schwimm-, also Verbreitungsmittel, sondern auch ein Bestattungsmittel ist und daß die Bestattung der Sporen lediglich mit Hilfe des Regens in lockeren nackten Bodenarten bis zu Tiefen von $\frac{1}{2}$ bis 10 cm, in welcher BRUCHMANN die Prothallien fand, ganz gut führen kann.

BRUCHMANN und LÜSTNER stimmen also mit KOCH darin überein, daß die biologische Bedeutung der Unbenetzbarkeit und Schwimffähigkeit von Samen in dem erleichterten Eindringen in den Boden mit Hilfe des Wassers zu sehen ist.

1909 findet BURGEFF (8) an den feilspanförmigen Orchideensamen analoge Verhältnisse: Netzstruktur der Testa und hohen Grad von Unbenetzbarkeit und Schwimffähigkeit.

BURGEFF bezweifelt aber die KOCH-BRUCHMANN-LÜSTNERSche Theorie von der Netzstruktur bei Samen und Sporen als eines Mittels zur erleichterten Bestattung derselben.

BURGEFF füllte zwei Glaszylinder mit kleinen Torfstückchen, gab auf die Oberfläche des einen unbenetzte, auf die des anderen aber zuerst mit Alkohol, dann mit Wasser benetzte Orchideensamen derselben Art und in gleicher Menge auf. Als er auf beide Gefäße dann langsam Wasser goß, zeigte sich, daß die unbenetzbaren Samen fast nicht eindringen, die benetzten aber im anderen Zylinder ungefähr 5 cm in die Tiefe vorgedrungen waren. Dies Ergebnis veranlaßte BURGEFF zu einer Nachprüfung der BRUCHMANN-LÜSTNERSchen Versuche mit *Lycopodium*-Sporen, und er stellte fest, daß von 5 g unbenetzten Sporen nur 0,044 g, von 5 g benetzten Sporen dagegen 0,223 g die Torfschicht passiert hatten, woraus er entnehmen zu können glaubt, daß die Schwimmfähigkeit und Unbenetzbarkeit von Samen „gerade das Eindringen in den Boden verhindert, statt es zu fördern“. Er sucht daher eine andere Deutung der Unbenetzbarkeit der Orchideensamen, und da er findet, daß gerade die Orchideenarten Samen von besonders geringer Benetzbarkeit besitzen, denen die Elateren als Aussäunungsmechanismus fehlen, schließt er, die schwere Benetzbarkeit der Orchideensamen sei in erster Linie eine Anpassung an die durch das erleichterte Austrocknen ermöglichte „Abtragung aus den Behältern der Mutterpflanze durch den Wind und die dadurch vermittelte Aussäunung“. In zweiter Linie, und speziell bei den Samen der mycotrophen terrestrischen Orchideen, kommt nach BURGEFF die Deutung der Unbenetzbarkeit „als Anpassung gegen die sonst zu rasch erfolgende Auslaugung der an die Testa gebundenen chemotropisch auf den Pilz wirkenden Stoffe“ in Frage.

Auf S. 25 seiner Arbeit gibt BURGEFF auch an, daß „außer der Windverbreitung der Orchideensamen in manchen Fällen noch die Verbreitung durch das Wasser eine Rolle spielen mag“. Er meint: Das Wasser, das die schwimmenden Samen an seiner Oberfläche trägt, kann diese transportieren, bis sie „endlich benetzt, in eine Erdspalte gelangen“.

Fassen wir nun unsere eigenen Gedanken zusammen, so kommen wir zu folgendem Bilde: Zunächst werden die Samen in den Kapseln schwer benetzt. Dadurch wird ebenso wie durch die Hygroskopizität der Fruchtschalen ein Verkleben der Samen verhindert. Das Material läßt sich leichter verstäuben. Wenn die Samen durch den Wind vertragen werden, so können sie sich sehr gut schwebend halten. Das Bestreichen eines weiten Areales ist, wie wir sehen werden, gerade für diese besondere Standortbedingungen benötigten Feilspansamen-Pflanzen sehr wichtig. Wenn nun der trockene Wind die Samen an einen trockenen Körper weht, so adhäreren die Samen leicht. Das Verwehen hat ein Ende. Wenn nun Wasser hinzutritt, so beginnen die Samen mit dem „Herumvagabundieren“ auf dem Standorte. Solange sie unbenetzbar sind und das Wasser alles bedeckt, sinken sie nicht unter. Wenn das Wasser verdunstet, so sammelt es sich zunächst in Lachen. Erst

dann versinkt es. Wir werden daher Pflanzen mit solchen schwer benetzbaren feilsparförmigen Samen gerade dort finden, wo das Regenwasser versickert. Wenn dieser Prozeß des Herumschwimmens eine Zeitlang sich abgespielt hat, dann werden die Samen benetzt. Sie sinken nunmehr unter. Sie werden, wenn das Wasser versickert, mit diesem kapillar nach unten gezogen werden. Das kann nur so lange gehen, bis sie irgendwo adhäreren, was da erfolgt, wo der Boden ein dichteres Gefüge erhält. Das ist aber, wie wir sehen, in vielen Fällen gerade das Keimbett dieser Pflanzen. Da die Wurzeln immer dem Absinken des Wassers gewisse Bahnen geben, so werden viele Samen (von Wurzelschmarotzern) in die Nähe der Wirtspflanzen gebracht. Bei Pflanzen feuchter Orte werden die Samen nicht auf der freien Wasserfläche herumtreiben, sondern an die Ränder der Wasserfläche kommen, wo sie förmlich durch die Filtration des Wassers an Moosen usw. festgehalten werden. Auch auf Bäumen werden sie besonders in dem Geflechte der Moose beim Filtrieren des Wassers durch diese zurückgehalten werden. Wir sehen also, daß die prinzipiellen Verbreitungsverhältnisse ähnlich sind. Aber sie werden sich auf den verschiedenartigsten Standorten ganz verschieden auswirken.

Wollen wir uns darüber Klarheit verschaffen, so dürfen wir nicht die Gesamtheit der feilsparförmigen Samen betrachten, sondern wir müssen die Eigenart der Pflanze auf ihre natürlichen Standorte untersuchen.

Spezieller Teil

Es dürfte sich empfehlen, die Gewächse nach ihrer Ernährungsart zu gliedern. Fragen wir uns, welche Art von Pflanzen besonders zur Ausbildung dieser kleinen schwer benetzbaren feil- oder sägesparförmigen Samen neigt, so stehen die

Mycotrophen

obenan. Von ihnen sind die

Orchideen

in der Entwicklungsgeschichte am besten studiert. Wir verdanken die Kenntnis derselben vornehmlich BERNARD (9), BURGEFF (8) und FUCHS und ZIEGENSPECK (3).

BERNARD (9) war der erste, welcher Keimlinge von *Neottia* fand. Es war eine Art Zufall, daß er beim Abheben eines stark humösen Bodens die unterirdischen Blüten- und Samenstände entdeckte.

Die Art des Eindringens der Samen in den Boden wurde zuerst von BURGEFF (8) behandelt. Über die Beschaffenheit der Böden, auf denen die Orchideen keimen, geben uns vornehmlich Arbeiten von FUCHS und ZIEGENSPECK (3) Aufschluß.

Die Böden gehören zu denen mit zweierlei Schichten. Im Walde liegt die Mulmschicht an der Oberfläche. Durch die Arbeit von MATTERN (10) ist gezeigt worden, daß in dieser Schicht Hemmungsstoffe zugegen sind, welche die restlose Verarbeitung des stickstoffhaltigen Materials zu Nitraten verhindern. Der Boden ist in der dem Untergrunde ferneren Zone nicht imstande, die durch die Tätigkeit der Mikroorganismen erzeugte Säure zu binden. Es mangelt hier am Kalke. Durch unveröffentlichte, von PILASKI in unserem Institute ausgeführte Arbeiten ist nun besonders gezeigt worden, daß die Säuren des Bodens vornehmlich in der Form von Salzen einem weiteren bakteriellen Abbau ausgesetzt sind. Bei Fehlen des neutralisierenden Kalkes wird die Säure fossilisiert. Die organischen Bestandteile werden nicht restlos abgebaut, sondern die Menge häuft sich an.

Zugleich bietet dieses Material einen günstigen Nährboden für niedere und höhere Pilze aller Art. Die Folge der Tätigkeit dieser Pilze ist die Erzeugung von sauren Humusstoffen. Besonders die Imprägnationsstoffe des Holzes erweisen sich als widerstandsfähig. In den Schichten sammeln sich diese Körper, darunter auch Pentosen (Xylane usw.) an. Die Humusstoffe, oder besser gesagt, der große Wirrwarr von Körpern kolloidaler Struktur hat die Eigentümlichkeit, sich in Wasser von entsprechend niedriger p_H -Zahl als Hydrosol zu lösen. Das Wasser sinkt nun im Erdreich nieder. Die Folge dieser Hydrosollösung ist gleichzeitig die Schutzkolloidwirkung dem Aluminium und Siliciumhydroxyd gegenüber, auch diese werden peptisiert. Die Lösung gelangt nun in die Tiefe und kommt mit dem Mineralboden in Berührung. Es erfolgt eine Absättigung der Humusstoffe und eine Ausfällung derselben. Es wird sich eine dichtere Bodenschicht ausbilden. Diese ist reich an Nährstoffen für Pilze. Hier ist das erwünschte Keimbett für Keim-Mykotrophe, hier finden diese die richtigen Pilze und das richtige Nährmaterial. Die Samen benötigen die Gegenwart der Pilze zum Keimen, bzw. die Pilze müssen im Gewebe des Embryos Stoffe erzeugen, wie etwa Fruktose, die die Samen zur Keimung anregen.

So ist nun aus der Struktur des Bodens sofort ersichtlich, daß die Samen der Keim-Mykotrophen bis gerade in diesen Horizont hinabsinken müssen und hier zur Keimung gelangen. Da im Walde

das Wasser nicht überall gleichmäßig im Boden versinkt, sondern bestimmte Stellen im Frühjahr mit Wasserlachen besetzt sind, so werden die Samen besonders hier zusammengeschwemmt. An solchen Stellen finden sich dann vornehmlich die Mykotrophen ein. Da der Waldhumus in seinen oberen Schichten sehr locker ist und die ausfällende Schicht leicht durch eine Art Podsolierung zu dicht wird, so finden wir bei Waldorchideen Samen von nicht allzu kleinen Größen.

Die einmähigen Wiesen und steppenartigen Bodenflächen, welche den Standort anderer Orchideen unserer Heimat darstellen, gehören ebenfalls zu den Böden mit zwei Horizonten. Sie besitzen zudem eine sonderbare Verteilung der Feuchtigkeit. Im Herbst und Winter bis ins zeitige Frühjahr hinein sind sie naß oder feucht, im Hochsommer dagegen stark trocken. In diesen Böden wird die Mikroflora nicht so recht mit dem Abfalle des Herbstes fertig. Es bildet sich daher eine saure kalkarme Auflage auf dem Boden. Dies kann im Laufe langer Zeiträume so weit gehen, daß selbst auf einem kalkreichen, aber wenig *verwitterten* Untergrunde eine saure Rohhumusschicht sich anhäuft. Sie hat zwar keine große Mächtigkeit, aber sie ist genügend, um den Mykotrophen das nötige Material zu liefern. Da hier die Ausfällung der Humate, des Tones gleich ziemlich dicht erfolgt und ein Eindringen in etwas tiefere Schichten, die etwas wasserbindig sind, nötig ist, so finden wir bei diesen Wiesenorchideen mehr rundliche bis eiförmige Samentypen.

Die dritte Art von Böden, die für Mykotrophe geeignet sind, sind die humiden Rohhumusschichten der Moore. Hier liegen wieder andere Verhältnisse vor. Eine große Ähnlichkeit damit haben die Mooswälder in den Alpen und Mittelgebirgen. Hier ist es die übergroße Feuchtigkeit, welche wenigstens zeitweilig den Zutritt von Luft erschwert. Das macht sich dann ebenfalls in einer gehemmten und vielleicht durch Torfmoos völlig unterbundenen Verarbeitung des stickstoffhaltigen Materials geltend. Es erfolgt hier gleichfalls die Fossilisation der Säure. Damit entsteht ein guter Boden für allerlei Pilze. Zur Ausbildung eines ausgeprägten Fällungshorizontes kommt es hier zumeist nicht. Das Material gliedert sich in lockeres, noch wenig verarbeitetes Moospolster und aufgequollene Torfschicht. Das Wasser an der Grenze der Torfschicht bleibt zum mindesten zur Keimzeit stehen. Die Samen erhalten hier ihr Ruhebett und keimen, wenn sie sich benetzt haben, und wenn die Luft durch die Abkühlung ins Innere des Samenmantels Wasser

ingesogen hat. Hier haben wir ein Herumvagabundieren, bis der Same im richtigen Horizont anlangt.

Etwas andere Verhältnisse haben wir scheinbar bei den Epiphyten, doch werden diese bei genauem Hinsehen viel ähnlicher, als es auf den ersten Blick scheinen mag. Die Bäume in den Tropen tragen nämlich ein dichtes Mooswerk. Das Regenwasser nimmt die Samen von den glatten Stellen mit sich; es kommt in die Polster und hier wird das Wasser filtriert.

Die Samen der Epiphyten sind größer und besitzen oft zudem kleine Häkchen. Man muß sich nur einmal die Reihen von Abbildungen der Samen tropischer Orchideen bei BÆER (11) ansehen, um sich über diese Dinge völlig klar zu sein. Die Einrichtungen pflegen bei den Samen der epiphytischen Orchideen dahin zu gehen, daß diese sich verhältnismäßig *leicht* benetzen (BURGEFF). Es kann nur ein kurzer Transport in Frage kommen und „dienlich“ sein.

Fügen wir hier noch BURGEFFs nähere Angaben über die Verhältnisse der Orchideensamen ein.

Die Zellen des Integuments werden bei den Orchideensamen an den quer zur Oberfläche gerichteten Wänden stark verdickt. Die Tangentialwände dagegen bleiben dünn und sinken ein. Dadurch berühren die Samenschalen nur mit den Radialwänden das Wasser, und die in den entstandenen Senken befindliche Luft wird festgehalten. Besonders bei den sägespanartigen Samen der Erdorchideen ist die streifig verdickte Außenwand tief eingesenkt und das Benetzen mit Wasser stark erschwert. Dagegen vermag Alkohol mit seiner großen Oberflächenspannung die Luft aus den Vertiefungen der Testa zu verdrängen. Der Luft in den inneren Hohlräumen aber kann auch der Alkohol nicht entgegenwirken.

BURGEFF bestimmt nun die Dauer der Unbenetzbarkeit der Samen, indem er die Anzahl der Tage, welche vergehen, ohne daß etwa die Hälfte der auf Wasser befindlichen Samen untergesunken ist, in eine Kolumne bringt. Seine Tabelle enthält drei Kolumnen. Die Samen der ersten Kolumne gab er unmittelbar auf Wasser, die der zweiten benetzte er mit Alkohol, d. h. er entfernte die Luft aus den Kammern der Testa-Oberfläche, so daß diese Kolumne die Schwimmfähigkeit der Samen angibt, die dritte stellt die Differenz der beiden ersten Kolumnen dar, zeigt also die Benetzbarkeit der Samen an.

Von seinen terrestrischen Orchideen möchten wir einmal die natürlichen Standorte betrachten, da diese uns bei den einheimischen Arten genau bekannt sind.

Allen Arten voraus stehen in der schweren Benetzbarkeit ihrer Feilspansamen die Moor-*Orchidaceae* oder diejenigen, welche doch auf Mooren gedeihen.

Unbenetzbarkeit der Samen von:

Sturmia	41 Tage	Epipactis palustris	25 Tage
Goodyera repens	60 „	Orchis maculata	19 „
Corallorhiza innata	60 „		

Die Schwimmfähigkeit der benetzten Samen dauerte immer noch 6 bis 8 Tage.

Dann kommen wir zu den Arten, die in stark moosigen Wäldern gedeihen:

	Unbenetzbar.	Schwimmfähigk. i. Tg.
<i>Orchis maculata</i>	19	8
<i>Coeloglossum viride</i>	19	8
<i>Neottia nidus avis</i>	4	2
<i>Goodyera repens</i>	60	6
<i>Corallorhiza innata</i>	60	7

Neottia nimmt hier eine Ausnahmestellung ein und findet sich meist an moosfreien Stellen. Nun nehmen wir Pflanzen von etwas weniger bemoosten Wäldern:

	Unbenetzbar.	Schwimmfähigk. i. Tg.
<i>Orchis mascula</i>	11	7
<i>Orchis pallens</i>	20	8
<i>Coeloglossum viride</i>	19	8
<i>Platanthera chlorantha</i>	11	5
<i>Platanthera bifolia</i>	7	4
<i>Epipactis rubiginosa</i>	16	7
<i>Epipactis latifolia</i>	11	5
<i>Cephalanthera grandiflora</i>	23	5
<i>Listera ovata</i>	2	4
<i>Cypripedium calceolus</i>	17	7

Wir finden hier durchschnittlich eine etwas bessere Benetzbarkeit. Die Schwimmfähigkeit der Samen ist etwas geringer als bei den vorigen Pflanzengruppen. *Listera ovata* verhält sich wie *Neottia*.

Eine verhältnismäßig geringe Schwimmfähigkeit und leichte Benetzbarkeit haben die Samen von Pflanzen sehr trockener Standorte.

	Unbenetzbar.	Schwimmfähigk. i. Tg.
<i>Ophrys apifera</i>	3	3
<i>Himantoglossum hircinum</i>	12	9
<i>Ophrys muscifera</i>	9	4
<i>Coeloglossum viride</i>	19	8
<i>Platanthera chlorantha</i>	11	5
<i>Platanthera bifolia</i>	7	4
<i>Gymnadenia conopsea</i>	9	5

Die Samen der epiphytischen Orchideen sind 1—4, selten 7—8 Tage unbenetzbar. Ihre Schwimmfähigkeit ist gleich Null, mit Ausnahme der *Laelia-Cattleya*-Samen, die sich einen Tag lang auf dem Wasser schwimmend erhielten. Es zeigt sich hier das oben erwähnte

Verhalten. Wir sehen da eine Einrichtung, die nur auf kurze Zeit „bedacht“ ist, und erkennen, daß nicht nur die Größe, sondern auch der Grad der Benetzbarkeit der Samen eine Beziehung zum Keimbett zeigt. Die Samen mancher epiphytischer Orchideen werden durch Vogelkot verbreitet, doch werden wahrscheinlich auch diese kleinen Samen die Erscheinung der Einschwemmung zeigen.

Nur ein Hinweis BURGEFFS möge hier nochmal hervorgehoben werden, daß nämlich die Epiphyten, deren Samen durch den Wind verbreitet werden und sehr leicht benetzbar sind, häufig Elateren besitzen.

Die geschilderten biologischen Verhältnisse lassen sich ohne weiteres auf die

Pirolaceae

übertragen, sofern diese feilspanförmige, schwer benetzbare Samen besitzen. Auch diese Gewächse sind mykotroph und häufig mit den Orchideen vergesellschaftet, ja ihre Samen können in der äußeren Erscheinung den Orchideen-Samen zum Verwecheln ähnlich sehen. Wird uns die Aufgabe gestellt, die Samen einer *Pirola* oder *Monotropa* von denen einer Orchidee zu unterscheiden, so ist diese nach dem äußeren Aussehen nicht zu lösen. Daneben aber kommen Arten vor, die etwas anders gestaltete Samen, nämlich Flügelsamen tragen (*Pterospora*). Im Prinzip wirken aber diese Flügelsamen wie die der Verwandten *Monotropa*. Wir haben in dieser Familie alle Übergänge von Pflanzen etwas selbständigerer Lebensweise bis zu völligen Mykotrophen. Ob hier aber nicht auch ein allmähliches Selbständigerwerden von vollkommenen Keim-Mykotrophen vorliegt, ist noch nicht ganz klar.

Die Benetzbarkeit und Schwimmfähigkeit der Feilspannsamen dieser *Pirolaceae* hat BURGEFF ebenfalls einer Untersuchung unterzogen. Wir wollen seine Ergebnisse als Verhältniszahlen: Benetzbarkeit zu Schwimmfähigkeit, wiedergeben:

<i>Monotropa hypopitys</i>	5/1	<i>Pirola rotundifolia</i>	8/1
<i>Pirola umbellata</i>	8/1	<i>Pirola secunda</i>	4/1
<i>Pirola chlorantha</i>	6/3		

An dem Maßstabe der Orchideen-Samen gemessen, haben diese Samen etwa die Benetzbarkeit der Pflanzen eines nicht zu feuchten Waldes, die Schwimmfähigkeit ist dagegen viel geringer. Wir möchten also hier weniger an ein Verschwimmen der Samen denken als an das kapillare Einziehen in den Boden.

Von den Verwandten scheinen die kleinen Samen der *Clethraceae* mit Flugsäcken und geringer Benetzbarkeit ausgerüstet zu sein. — Bei einem Teil der

Ericaceae

finden wir dieselben Verhältnisse. „Die elliptisch eirunden Formen flachen sich zu platten, geflügelten, sägespanartigen oder pulverförmigen ab.“ (DRUDE [12] in Engler-Prantl, IV, 1 S. 88). Es sind vornehmlich die *Rhododendroideae*, die auch auf solchen Böden gedeihen wie die *Pirolaceae*. Der Same von *Ledum* ist fast ganz wie der einer *Pirolaceae* gestaltet. Bei *Bejaria* fallen die winzigen stark geflügelten Samen auf. Daß die *Ericaceae* besonders zu Mykotrophie neigen, ist bekannt. Auch die Keimungsgeschichte dieser Pflanzen hat, wie die der *Pirolaceae*, eine große Ähnlichkeit mit der der *Orchidaceae*. Wenn in der Keimungsgeschichte auch natürlich Unterschiede vorhanden sind, so ist die Heterotrophie der Keimstadien außer allem Zweifel. — Wir wenden uns nun zur Beschreibung der

Burmanniaceae.

Durch die kleinen Samen soll eine Beziehung der *Burmanniaceae* zu den *Orchidaceae* bestehen, so daß manche Systematiker, wie z. B. ENGLER sich durch diese Konvergenz verleiten ließen, beide Gruppen zur Kunstabteilung der *Mikrospermae* zusammenzufassen.

Als ersten möchte ich hier JOHOW (13) verschiedentlich zitieren (S. 438): „Sowohl *Monotropa* und *Neottia* nebst den übrigen grünen und nicht grünen Orchideen, welche allesamt mehr oder weniger saprophytisch zu leben scheinen, als auch die eigentlichen Parasiten haben bekanntlich sehr zahlreiche und sehr kleine Samen mit rudimentär entwickelten Embryonen. Die biologische Erklärung dieser Tatsache ist nicht schwer zu finden und in der Tat schon öfter gegeben worden. Für das Aufkommen der Keimpflanze jener Gewächse genügt es nicht, sagt HABERLANDT, wenn die auf dem Erdboden verstreuten Samen bloß unter günstige Keimungsbedingungen gelangen. Hier tritt noch eine weitere Bedingung hinzu: für die Schmarotzerpflanzen die unmittelbare Nähe eines geeigneten Wirtes; für die Humusbewohner die Aussäung auf geeignetes Substrat. Bedingungen, die um so schwerer erfüllt werden, je mehr der Same seinen Aufgaben nachkommt und sich vom Standorte der Mutterpflanze so weit als möglich entfernt. Wenn nun diese Bedingungen nicht erfüllt sind, dann wird selbst der größte Reichtum an Reservestoffen nutzlos. Sind sie es aber, so wäre er bald überflüssig. Und weil nun derart die Chancen einer gedeihlichen Fortentwicklung um ein Bedeutendes verringert werden, muß die Pflanze bei fast vollständiger Außerachtlassung des Schutzes der Keimpflänzchen eine ausnehmend hohe Anzahl von Samen produzieren.“

„Die uns vorliegenden Saprophyten-Spezies (*Burmannia*) schließen sich der bezeichneten Regel im allgemeinen an: sie haben durchweg sehr zahlreiche und sehr kleine Samen mit unvollkommen entwickelten Embryonen.“

Über die Standorte äußert sich JOHOW auf S. 418 seiner Arbeit: „*Wulfschlaegelia* und die beiden Burmanniaceen gedeihen nur auf lockerem und feuchten, sehr humusreichem Boden; die letzteren Pflänzchen bewohnen nicht selten auch das faulende Holz umgefallener Baumstämme oder wachsen auf kleinen, lose auf dem Boden liegenden Fragmenten herabgefallener Zweige, aus denen sie gleich zierlichen Schwämmen hervorsprossen. Dieses Vorkommen ist deshalb besonders instruktiv, weil es die echt saprophytische Lebensweise der Art (*Burmannia capitata*) mit Deutlichkeit vor Augen führt.“

BERNARD und ERNST (14) haben uns den Bau der mykotrophen Organe kennen gelehrt, so daß an der Keim-Mykotrophie hier wohl kein Zweifel aufkommen kann, wenn auch die Keimstadien ebensowenig aufgefunden sind als die Entwicklungsgeschichte bekannt ist.

GOEBEL weist bei Behandlung der Samen auf die Beziehungen zum Saprophytismus hin, ohne sich näher auszulassen. WETTSTEIN (15) dagegen sieht in der geringen Größe der Samen vornehmlich ein Mittel zur Windverbreitung. Demgegenüber möchten wir fragen, ob am Boden eines dichten Urwaldes ein heftiger Wind auftreten kann. Es handelt sich hier wohl sicher um die Verschwemm-Einrichtungen, so daß die Pflanzensamen an den Stellen, wo das Wasser in den Boden versinkt, in das richtige Keimbett gebracht werden.

Habituell den anderen Holosaprophyten oder sagen wir besser den Voll-Mykotrophen ähnlich sind die

Triuridaceae.

GOEBEL (16) (S. 1776) nennt sie mit den *Burmanniaceae* in einem Atemzuge, wenn er von den reduzierten Embryonen spricht. Der Standort ist ein sehr dichtes Bambusgebüsch, wie LOTSY (17) für *Sciaphila* ausführt.

WIRZ (18) berichtet von *Epirrhizanthus elongata* über die morphologischen und chemischen Umwandlungen, die die Zellen der inneren Schicht des zweischichtigen äußeren Integumentes im Samen durchmachen: „Protoplasma und Kern verschwinden, es bleibt von den ursprünglichen Zell-Lumina nur ein schmaler Spalt zurück, die Membranen verholzen und werden kutinisiert, die Schicht wird völlig hart und spröde.“

Für *Sciaphila spec.* gibt WIRZ auch an, daß die inneren Zellen des äußeren Integumentes der Testa eine radiale Streckung erfahren, während JOHOW für *Sciaphila Schwackeana* dasselbe an beiden Schichten des äußeren Integumentes konstatierte. WIRZ schreibt: „JOHOW möchte die Vergrößerung der gestreckten und

später mit Luft erfüllten Integumentzellen mit der Verbreitung der Samen in Zusammenhang bringen.“

„Die Verbreitung der Samen soll nach BECCARI durch Regenwürmer resp. Vögel, denen diese Samen zur Beute werden, erfolgen. Eine Verfrachtung durch den Wind, wie sie JOHOW auf Grund des Baus der Samenschale annehmen möchte, sei nach den Standorten der Pflanzen auf windgeschütztem Waldboden nicht zu erwarten. Die gleiche Verbreitungsweise schreibt BECCARI auch anderen Saprophyten, so der Gattung *Epirrhizanthes*, zu.“

Am Grunde eines dichten Bambusbestandes wird kaum ein nennenswerter Luftzug vorhanden sein. Die Verbreitung wird daher aller Wahrscheinlichkeit nach durch eine Verschwemmung stattfinden. — Eine weitere Familie, die starke Mykotrophie zeigt, sind die

Gentianaceae.

Über die Art der Samen finden wir eine ganz kennzeichnende Angabe bei GILG (19) (Engler-Prantl 4, 2 S. 58): „Die Samen sind im allgemeinen sehr übereinstimmend. Sie sind fast stets sehr *klein*, kugelig, eiförmig, unregelmäßig, eckig, kantig, seltener einfach geflügelt oder mit drei Flügelleisten versehen. Die Samenschale ist glatt, runzelig, grubig oder meist mit *Netzleisten* versehen, dünn oder krustig.“ „Sehr interessant sind die von JOHOW eingehend studierten Verhältnisse von Frucht und Samen bei Arten der saprophytischen“ (total mykotrophen) „Gattung *Leiphaimos*. Hier sind die Samen geradeläufig, ohne die Spur einer Krümmung, weisen auch nie die Andeutung von Integument auf, sie sind in großer Zahl an den Plazenten vertreten.“ „Nach erfolgter Befruchtung entwickelt sich aus der Samenanlage der Same in der Weise, daß eine einschichtige, oft in lange Hörner ausgezogene Samenschale zur Ausbildung gelangt.“

Angaben über die Standorte und die Verbreitung der Samen von *Leiphaimos* erbringt GOEBEL (16) (Organographie III, S. 1755): „Ich hatte vor Jahren Gelegenheit, in Venezuela *Leiphaimos azureus* zu sammeln, welcher mit seinen blauen Blüten den schattigen Waldboden schmückte, zusammen mit einer Anzahl monokotyler Saprophyten.“ „Der Same selbst war bei dem von mir gesammelten und untersuchten *Leiphaimos azureus* außerordentlich klein (Länge etwa 1 mm, größte Breite aber 0,05 mm), während der Funikulus und das Endanhängsel (welche offenbar der Verbreitung dienen) sehr lang sind. Dieses Verhalten zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit

dem unten zu schildernden von *Balanophora*.“ Und einige Reihen weiter fährt GOEBEL fort: „Vielmehr werden wir sagen können, daß die allgemeine Reduktion der Samenanlage bei *Leiphaimos* auch auf das Integument sich erstreckt, und daß der Same, trotzdem er keine eigentliche Schale besitzt, unter den *eigenartigen* Lebensbedingungen (er wird wohl bald auf den feuchten Waldboden gelangen und in diesem liegend, wie ein Orchideensame sich verhalten) für die Verbreitung der Pflanze geeignet ist.“

Über die Lebensart dieser Pflanzen möchte ich JOHOW (13, S. 56) zitieren: „Von besonderem Interesse sind die saprophytischen Arten, welche bei den *Gentianaceae* in mehreren miteinander nur zum Teil verwandten Gattungen auftreten (*Cotylanthera-Leiphaimos*, *Voyra-Bartonia*, *Obolaria*). Während die beiden letzteren Gattungen noch schwach grün gefärbt sind, also noch Chlorophyll enthalten, ist bei den übrigen die Farbe der vegetativen Teile ein blasses Rot. Für diese sämtlichen Gattungen ist die Reduktion der Laubblätter auf oft winzige Schüppchen charakteristisch. Man hat dieselben früher meist als Parasiten angesprochen, doch besteht kein Zweifel, daß wir es mit Saprophyten zu tun haben, welche meist in *feuchten, dunklen* Urwäldern auf vermodernden Stoffen, sehr häufig auf morschen Baumstämmen vegetieren. Einzelne derselben sind durch knollige Rhizome ausgezeichnet“ (diese haben eine überraschende Ähnlichkeit mit denen von *Monotropa*), „welche von den Eingeborenen gegessen werden, die meisten besitzen jedoch zarte, feine verzweigte Wurzelstöcke, in welchen sich häufig (oder immer?) Mykorrhizen finden.“

Betrachtet man den Samenbau dieser Extrem-Mykotrophen, so findet man das Prinzip der schweren Benetzbarkeit wieder. *Cotylanthera* hat „winzige, sehr zahlreiche mit deutlich netzadriger Samenschale versehene Samen“. Bei *Bartonia* sind die Samen „sehr zahlreich, glatt oder schwach netzadrig“. Die verwandte *Obolaria* besitzt solche von winzigem Ausmaße und glatter schwachnetziger Oberfläche.

Sehr eingehende und in unserem Sinne leicht verständliche Angaben über die Testa der *Voyria*-Samen macht JOHOW:

„Die Struktur der Samenschale, welche noch kurz zur Sprache gebracht sei, ist bei *Voyria trinitatis* eine wesentlich andere als bei *V. tenella* und *V. uniflora*: Dort erhält die Innenwand der Zellen eine eigentümliche ungleichmäßige Verdickung, bestehend aus runden, in kleinen Häufchen oder Perlschnüren angeordneten Klumpen kutinisierten Zellstoffs, der — wie sich deutlich be-

obachten läßt — durch direkte Substanz-Metamorphose aus dem im Grunde der Zelle sich ansammelnden Protoplasma hervorgeht, hier werden die Zellen sowohl der eigentlichen Samenschale als auch der beiden schwanzartigen Fortsätze des Samens mit zarten, spiralförmigen Verdickungsbändern ausgekleidet und kutinisiert.“

Wir sehen also Einrichtungen, wie sie uns von den Orchideensamen her geläufig sind.

Über die Samen der *Gentianaceae* hat sich auch HAUSS (4) geäußert. Sie behandelt die Samen der *Sweetia*-Arten, welche Bewohner von feuchten Mooren sind. — Kurz vor der Samenreife beginnen die inneren Schichten des äußeren Integumentes zu schwinden, so daß unter der Epidermis, um den ganzen Samenkern verlaufend, ein Interzellularraum entsteht. Mit den verdickten Innenwänden legen sich die Epidermiszellen aneinander. Besonders zu betonen ist die Bildung eines Netzwerkes; nämlich dadurch, daß die Außenwände der Epidermis unverdickt bleiben und das Füllwasser schwindet, werden diese Wände eingebault. Die Autorin glaubt an eine leicht durch Wasser ersetzbare Luftfüllung der Epidermiszellen. Man könnte vielleicht auch annehmen, daß es sich hier um verdünnten Wasserdampf handelt. Durch die trichterförmige Mikropyle kann nach einiger Zeit Wasser in den Samen eindringen. Dieses kommt jedoch mit dem großen Luftraum unter der Epidermis nicht in Berührung, weil zwischen dem Mikropylarkanal und dem Interzellularraum keine Verbindung besteht. Darum sinkt 3—4 Wochen lang keiner der aufgestreuten Samen im Wasser unter. Wenn der Wasserspiegel sinkt, so bleiben die Samen an den Moosen haften, bleibt der Wasserspiegel jedoch stehen, so kann eine Keimung erfolgen, da der Embryo durch den Mikropylarkanal mit Wasser versorgt wird. Die Samen keimen dann also schwimmend. So finden wir hierin eine gute Einrichtung, um ein zu tiefes Einsinken der Samen in das nasse Moor zu verhindern. Die geringe Benetzbarkeit dieser Samen ist eine Einrichtung, um im Mooshorizont des Niedermoors zu bleiben.

Über die Benetzbarkeit und Schwimmfähigkeit der Samen unserer einheimischen *Gentianaceae* hat wiederum BURGEFF gearbeitet. Es liegen hier keine so extremen Verhältnisse vor, wie bei den vorher geschilderten Gruppen. Immerhin haben die spannförmigen Samen von *Gentiana ciliata* eine gewisse Schwimmfähigkeit und einen gewissen Widerstand gegen Benetzung. Sie waren drei Tage lang unbenetzbar und hielten sich zwei Tage an der Wasseroberfläche. Sie gleichen darin etwa den *Ophrys*-Arten oder

Neottia. Die Standorte sind: Wegränder, Bergabhänge oder Gebüsche. Doch sind uns auch Standorte im Walde bekannt. Die Samen der anderen *Gentiana*-Arten sind, soweit sie BURGEFF untersucht hat, verhältnismäßig größer. Ihre Benetzbarkeit ist gering, aber die Schwimmfähigkeit gleich Null. Die Pflanzen sind bei weitem nicht so mykotroph, an eine Keimungsmykotrophie ist, soweit man weiß, nicht zu denken.

Ähnliche kleine spanförmige Samen kommen auch unter den *Loganiaceae* (*Buddleia*) vor. Da uns aber über die Keimungsgeschichte und die natürlichen Standorte die nötigen Unterlagen fehlen, so können wir nichts Sicheres aussagen. — Über die Gestaltung der Samen der

Asclepiadaceae

äußert sich u. a. SCHUMANN (20) (Engler-Prantl, 4, 2 S. 204): „Eine noch geringere Differentiation in der Formentwicklung weisen die Samen auf, stets begegnet uns dieselbe eioblonge bis oblonge Gestalt, die an den Seiten nicht selten etwas verdickte Ränder besitzt, sie trägt, und zwar nur an dem oberen Ende, meist einen Haarschopf, der als Transportmittel zur Verbreitung der Samen dient. Die zwei Gattungen *Finlansonia* und *Sarcolobus* sind es allein, welche des Haarschopfes entbehren. Anderweitige Anhängsel, Flügel oder dergleichen kommen niemals vor.“

Die *Asclepiadeae* sind besonders windende Halbsträucher. Daneben kommen Epiphyten vor: *Dischidia*. Außerdem gibt es Halbstauden von Kakteenwuchs.

Bei diesen Steppenpflanzen ist uns das Verschwemmen und schwere Benetzen der Samen sehr wohl verständlich. Sie haben ihren Standpunkt gerne an den etwas feuchteren Stellen, da, wo das Wasser in den temporären Wasserläufen verschwindet. Die Samen der Epiphyten müssen von den Zweigen herabgeschwemmt werden oder in den dichten Moospolstern der Bäume keimen. Wir haben hier also mancherlei Ähnlichkeiten mit den Standorten, ohne daß hier eine Keim-Mykotrophie vorläge.

Über die Benetzbarkeit der Samen hat HAUSS (4) einige Untersuchungen angestellt: Die Asclepiadeen haben eine Samenschale, deren einzelne Zellen „sehr klein und mit Luft gefüllt“ sind. „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 Hindernis,

das dem Wasser durch die Innenmembranen der Samenschale gesetzt wird, wird die große Schwimmfähigkeit der Samen sichergestellt. Fallen sie auf eine Wasseroberfläche, so kommt zunächst die Chalaza mit der Wasseroberfläche 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 zehn 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. — Über ähnliche Verhältnisse bei

Apocynaceae

liegen Angaben von MATTHES und SCHÜTZ (21, S. 162) vor. Da diese Arbeit den Botanikern weniger zugänglich ist, so möge sie auszugsweise, soweit sie für uns hier in Betracht kommt, wiedergegeben werden.

„Die mit Flugborsten etwa 1 cm, ohne Flugborsten etwa $\frac{1}{2}$ cm langen Samen des *Nerium* sind sehr dicht seidig behaart, ähnlich wie bei den Verwandten, z. B. *Strophanthus*-Arten. Die Flugborsten haben die Form eines Trichters, und man kann sie beim genaueren Betrachten des flachen Samens, an dessen einer Spitze sie sitzen, deutlich von dem kürzeren, ebenfalls nach oben gerichteten Haarkleid unterscheiden.“ „Sehr leicht hebt sich am Gipfel ein Haartrichter heraus . . . aber dennoch bleiben am Samen noch Flugborsten stehen.“ „Man möchte glauben, daß die Flugborsten zum Tragen des Samens bestimmt sind, und, wenn er auf festen Boden kommt, abgeblasen werden. Der bleibende, lange Haarbesatz an der Spitze ist dann immer noch genügend, um Wind zu fangen. Das kurze, infolge seines Fett- und Wachsgehaltes schwer benetzbare Haarkleid ist ebenfalls nach dem Gipfel zu gerichtet, dagegen ist das spitze Ende des Samens frei. Vielleicht ist hierin eine Einrichtung zu sehen, die den Samen etwas in die Erde hineintreibt, wozu sich auch die flache, lang zugespitzte Gestalt besonders eignet. Die hellbräunlichen, glänzenden Haare sind das Auffälligste am Samen, sie verleihen ihm ein ganz eigenartiges Aussehen. Die Flugborsten sind ziemlich dünnwandig und weich, sehr voluminös. Entweder verdanken sie ihre Bildung einer einzigen Zelle, oder es hat am Grunde eine Fächerung stattgefunden. Das Gewicht der Flugborsten beträgt fast ebenso viel wie das des Samens selbst.“

„Wesentlich kleiner und anders gestaltet sind die Seidenhaare am Samen. Sie bestehen aus vier Zellen und sind seitlich bis zum Schwinden des Lumens zusammengedrückt. Auch sie sind aber nicht starr, sondern biegsam und dünnwandig. Da sie das Wasser schwer zum Samen eindringen lassen, so kann dieses Seidenkleid sehr wohl zum Verschleppen durch strömendes Wasser in plötzlich auftretenden Wasserläufen, wie das ihr Standort erfordert, dienen. Der Bau der Samenhaare ermöglicht der Pflanze vorzüglich das Erreichen der ihr zusagenden Standorte.“

Ergänzungsweise möchten wir die Standorte des Oleanders kurz als ephemere Wasserläufe bezeichnen, wo das Grundwasser also der Pflanzenwelt in den dürren Gegenden ein Leben erlaubt.

An die schwer benetzbaren feilspanförmigen Samen schließen sich die ähnlich wirkenden staubförmigen Sporen der Cryptogamen an. Wir haben ja bereits die Sporen der

Lycopodiaceae

behandelt. Ich stelle sie deshalb hier an den Anfang.

Hinsichtlich der Benetzungsfähigkeit und Keimbett-Tiefe bestehen in der Gattung *Lycopodium* ganz ähnliche Verhältnisse wie bei den *Orchidaceae*.

Die erste Gruppe umfaßt die Epiphyten; wir entnehmen die Angaben hierüber LÜSTNER, und zwar nach der BURGEFFSchen Überarbeitung (8). „Tüpfelsporen, die mit Tüpfeln zur raschen Wasseraufnahme bei der sofort eintretenden Keimung versehen sind, entbehren eines ausgeprägten Leistennetzes; typisch sind sie für *Lycopodium phlegmaria* und für die meisten anderen Epiphyten.“ „Die Epiphyten mit ihren Tüpfelsporen sind auf rasche Keimung an der Oberfläche angewiesen, wo man die Prothallien findet.“ Die Sporen der epiphytischen Lycopodien werden gewiß durch das herabfließende Wasser verschwemmt und gelangen ins Innere der Moospolster oder Rinden, auch wenn sie leicht benetzbar sind. Man muß sich nur die tropischen Regengüsse vorstellen.

Die Erdlycopodien haben zumeist Sporen mit ganz anderer Oberfläche. Sie besitzen „Netzsporen“. Der bestbekannte Vertreter dieses Typs ist *L. claratum*. Eine Ausnahme von diesem Typ bilden *L. cernuum*, *L. inundatum* und *L. Selago*. Die Sporen dieser Arten nehmen eine mehr intermediäre Stellung zwischen Tüpfel- und Netzsporen ein. BRUCHMANN (7) beschreibt die leichte Benetzbarkeit der *L. Selago*-Sporen: „Die Sporen von *L. Selago* besitzen eine getüpfelte Exine, sie sind benetzbar und dadurch scheinbar mehr für

eine Keimung an der Erdoberfläche eingerichtet; dennoch vermögen sie, wie die Prothallienfunde zeigen, ebenso gut unterirdisch wie oberirdisch zu keimen und dürften auf erstere Keimungsart am meisten angewiesen sein.“ Wir möchten hierzu bemerken, daß *L. Selago*, soweit unsere Kenntnis aus den Alpen und dem Norddeutschen Tieflande reichen, in dichten Moospolstern seinen Standort hat. Hier sind die grünen Formen dann zu Hause, wenn ihre Sporen an den feuchten Stellen oben haften bleiben. An den trockneren Örtlichkeiten dagegen sind die ganz zu saprophytischer Lebensweise angepaßten zu finden.

Es wäre sehr wertvoll, einmal die Sporen der einzelnen Lycopodien in der Geschwindigkeit der Benetzung und Adhäsionsfähigkeit zu untersuchen. Man könnte in den Stacheln, die vielfach auf der Exine an die Stelle der Netze treten, eine Erleichterung des Festhaftens erblicken. Solche Stachelsporen hat *L. densum*. Die unterirdisch keimenden Lycopodien, die Sporen vom *L. clavatum*-Typus besitzen, bevorzugen etwas trockene Standorte: *L. clavatum* trockene Nadelwälder, unter Heidekraut, *L. alpinum* Gebirgsweiden, *L. annotinum* Nadelwäldungen, allerdings auch in Moosen, aber mehr an ihrem Grunde keimend, *L. complanatum* Heiden, Wälder.

Über die Sporen schreibt u. a. BURGEFF nach LÜSTNER: „Netzsporen, das sind solche, die mit einem im Wasser Luft führenden Leistennetz versehen sind, besitzen unsere einheimischen Lycopodien,“ mit den bereits mitgeteilten Ausnahmen. „Sie keimen unterirdisch, die Unbenetzbarkeit soll ihnen das Eindringen in den Boden und in die Nachbarschaft des mit hoher Wahrscheinlichkeit die Keimung auslösenden Wurzelpilzes erlauben.“ „Unbenetzbare Sporen scheinen somit tatsächlich eine spezifische Eigenschaft der mit unterirdischen Prothallien ausgestatteten Lycopodien zu sein.“ Nach BURGEFFS Beobachtungen waren *L. clavatum*-Sporen vier Tage unbenetzbar. — Auch bei den

Selaginellaceae

finden wir derartige Einrichtungen. Aber es ist ganz charakteristisch, daß diese auf die Mikrosporen beschränkt sind. Die Mikrosporen sollen ja oben keimen, damit sie ihre Spermatozoen zu den Makrosporangien entlassen können. Wir haben wieder bei Epiphyten glatte Sporen, daneben sogar Stacheln, die das Adhären erleichtern, bei Bodenformen gibt es die Netze auf der Exine, ja sogar Schwimmhäute sind da.

Leider finden sich hierüber keine Untersuchungen. Es handelt sich wohl um die rasche Keimung; ein Hinabgleiten in die Erde wird nicht erfolgen oder doch von der Keimung überholt sein. — Von den Sporen der epiphytischen

Psilotaceae

finden wir die Angabe, daß Leisten fehlen. Die bohnenförmige, sperrige Gestalt der Sporen begünstigt ein Gefangenwerden und die Adhäsion im Moospolster. *Tmesipteris Vaillanti*, ein Gewächs, das auf dem Boden vegetiert, fällt in bezug auf die Gestalt der Sporen aus dem Rahmen heraus. Soweit Beobachtungen bisher ergeben haben, ist die Wand dieser Sporen derber. Wie es mit der Benetzbarkeit steht, darüber fehlen jegliche Angaben.

Unter den Pteridophyten sind die Procormi und auch die späteren Pflanzen der

Ophioglossales

hochgradig mykotroph. Es liegt hier ebenfalls eine Keim-Mykorrhizie vor. Damit steht die Angabe in Einklang, daß diese Sporen ein den Lycopodiensporen und Orchideensamen analoges Verhalten zeigen.

Bei *Ophioglossum* selbst sind die Sporen stets Netzsporen. Sie keimen auch stets mehr oder minder tief und erzeugen ein chlorophyllfreies Prothallium. Inwiefern zwischen den Erdarten und den Epiphyten Unterschiede bestehen hinsichtlich der Benetzbarkeit der Sporen, darüber konnte ich keine Literaturangaben finden. Bei den Botrychien gibt es zweierlei Sporentypen: areolig-netzige und warzige. Soweit bekannt, hat *Botrychium Lunaria*, eine Pflanze, die tief keimt und lange rein mykotroph lebt, Sporen mit netziger Exine. *B. matricariae* keimt ähnlich wie *B. Lunaria* und steht auf den gleichen Standorten; es hat ebenfalls Sporen mit sehr feinen Netzen. Dagegen hat *B. virginianum*, das sehr bald Blätter entwickelt und etwas höher liegende Procormi besitzt, nur runde Warzen. Es wäre wertvoll, hier einmal die einzelnen Arten hinsichtlich ihrer Keimgeschichte zu untersuchen und zu vergleichen. — Die Sporen der

Farne

sind zum Teil besser bekannt. Aus den Abbildungen im Pollenatlas von MEINKE (22) erschen wir, daß die Farnsporen keine netzige Struktur besitzen, sie sind mehr oder minder benetzbar. Es gibt Formen, welche dem Tüpfeltyp angehören. Auch feine Stacheln

finden sich. Soweit uns bekannt, hat als einziger Farn *Ceratopteris* Netzsporen. Dieser ist eine Wasserpflanze. Die Sporen haben daher die Einrichtungen zum Verschwemmen. Das ist besonders deswegen beachtenswert, weil die Sporen selbst *der* Arten, die auf feuchterem Substrat, im Moore leben, Stacheln usw. haben; die Sporen müssen eben am Lichte keimen. Eine Untersuchung von Standort, Keimbett und Sporenstruktur wäre hier von Wert. — Bei den Sporen der

Moose

haben wir offenbar z. B. bei *Dicranum scoparium* Netzsporen. Ihre Protonemafäden sind imstande, ans Licht zu wachsen. Dagegen haben *Polytrichum*- und *Sphagnum*-Sporen kein ausgesprochenes Netz. Es müssen natürlich auch noch Versuche über die Benetzbarkeit dieser Sporen einsetzen, bevor man irgendwelche bindende Schlüsse ziehen kann. — Einige Worte sind vielleicht noch über die Sporen der

Pilze

zu sagen. Es fällt uns da vor allem auf, daß die Teleutosporen der Uredineen glatte oder etwas stachelige Oberfläche haben. Die Uredosporen und Aecidiosporen sind öfters mit Stacheln ausgestattet. Die Gewächse sind nur dann in ihrer Fortpflanzung gesichert, wenn sie gut anhaften, und zwar am allerbesten in feuchtem Zustande. Ein Einschluß von Luft wäre nicht funktionsgemäß.

Anders sind die Verhältnisse bei manchen Ustilagineen. Hier finden wir z. T. schwer benetzbare Sporen bei den *Tilletiaceae*. Diese Familie hat eine andere Keimungsart als die sonstigen Brandsporen. Während letztere durch Verstäuben verbreitet werden und umfangreichere Promycelien entwickeln, entlassen jene die Sporen nicht in den Wind. Sie kommen durch Zerfall der „Sklerotie“ in Freiheit und müssen dann verschwemmt werden. Eine leichte Benetzbarkeit ist hier nicht „erwünscht“, wir finden die netzige Sporenexine. Die anderen Brandsporen haben glatte Oberfläche, z. T. sogar Stacheln. Die Brandsporenballen von *Turbicinia Trientalis*, also einer Pflanze auf lockerem moosigen Boden, stäuben nicht so recht aus und sind von Mycelsträngen umgeben, die kapillar die Luft festhalten können. Wir möchten auch hier an ein Verschwemmen denken.

Sporenballen, die Luft in sich schließen, finden wir auch bei Brandpilzen, die auf Pflanzen feuchter Standorte gedeihen. Ähnliche Schwimmeinrichtungen (locker beigegebene Nebensporen)

finden wir bei den Doassansien und Doassansioptiden. Bemerkenswerterweise handelt es sich um Parasiten von Pflanzen mit Schwimmblättern (*Hydrocharis*, *Potamogeton*, *Alisma*). Hier liegt unserer Ansicht nach offenbar ein Verschweben und schwimmendes Keimen vor. Ebenfalls gibt es bei Peronosporen solche Beziehungen. So ist es gerade kennzeichnend, daß die Oosporen von *Peronospora Myosotidis* Netzstruktur zeigen.

Unter den höheren Pilzen haben wir besonders häufig Netzsporen bei Tuberaceae und Gastromyceten. Es ist zu beachten, daß diese Pilze zu denen gehören, welche Mykorrhizen bilden. Wir sehen also, daß der Same der höheren Pflanzen, die auf den Pilzen parasitieren, dieselben Einrichtungen besitzen, in das richtige Keimbett zu gelangen, wie die mit ihnen vergesellschafteten Pilze.

Inwieweit diese Dinge auch für andere Ascomyceten und Basidiomyceten zutreffen, das ist schwer ohne genaue Detailuntersuchungen zu eruieren. Es gibt aber hier Formen mit Netzsporen, z. B. *Peziza aurantia*.

Diese Untersuchung über Keimbett und Sporenform dürfte bei Pilzen manches Interessante zutage fördern.

Bei den Myxomyceten, die ja auch von manchen zu den Pflanzen gerechnet werden, haben wir sehr häufig Netzsporen. Auch hier ist fraglos an eine Verschwebung zu denken, weil diese ja vielfach ebenfalls in den Humusfällhorizonten gedeihen.

Wir hätten also hier die dritte Art Lebewesen, die in diesem Horizont lebt und sich auf dieselbe Art und Weise verbreitet, nämlich durch schwer benetzbare feilspanförmige Samen oder Sporen, die in den Boden kapillar eingezogen werden.

Zusammenfassend können wir sagen, daß sich solche Sporen oder Samen, die schwere Benetzbarkeit und geringe Größe zeigen, besonders häufig bei Mykotrophen vorfinden. Sie dienen einerseits der Verbreitung durch Verschweben. Man muß sich nur einmal den tropischen Urwald und selbst unsere dichten Wälder vorstellen, um dem Gedanken einer Verbreitung der kleinen Samen durch Verwehen allein nicht in allen Fällen Raum zu geben. Wenn das Verwehen auch vielfach zum Wandern über weite Strecken dient, so muß doch zugegeben werden, daß durch das Verschweben und Einziehen in den Boden die Samen an besonders geeignete Keimstellen und in vorzügliche Keimhorizonte gelangen. Man wird in diesem Gedanken noch bestärkt werden, wenn man erfährt, daß auch die Pilze, wenigstens soweit man etwas weiß, auf gleiche Art und Weise ihr Keimbett erreichen. Aber dieser Weg ist natürlich

nicht für alle Mykotrophe maßgebend. Wir finden z. B. unter den *Ericaceae* (*Vaccinium*), unter den Orchideen (*Vanilla*) bereits solche Formen, die durch Vogelkot verbreitet werden. Man muß besonders scharf zwischen den Keim-Mykotrophen und den anderen Mykotrophen unterscheiden. Jene bedürfen zum Keimen die Pilze und können sich eventuell erst im erwachsenen Zustande von den Pilzen völlig unabhängig machen (*Cypripedium*, *Listera*). Die anderen Mykotrophen, und zu diesen gehört die Buche, die Eiche und andere Waldbäume, keimen *unabhängig* von den Pilzen. Erst wenn die Keimpflanze eine gewisse Zeit gewachsen ist, dann erfolgt die Infektion. Bei solchen Mykotrophen gibt es, soweit unsere Kenntnisse reichen, *keine* sägespanförmigen Samen.

Bereits bei den Sporen parasitischer Pilze hatten wir die schwere Benetzbarkeit als ein Mittel zum Erreichen der Wirte gefunden. Es wird uns daher nicht in Erstaunen setzen, solche feilspanförmige schwer benetzbare Samen zum Erreichen der Wirtswurzeln bei Keimparasiten auf Wurzeln wiederzufinden. Genau so wie die keimmykotrophe Pflanze sind auch viele Wurzelparasiten und ein Teil der epiphytischen Parasiten durch feilspanförmige Samen befähigt, den richtigen Keimhorizont aufzusuchen. Wie bei den Mykotrophen gehen auch bei den Parasiten die Auswirkungen der Heterotrophie bis in die Embryoentwicklung, ja bis in den Blütenbau hinein. Da in beiden Fällen die Bedingungen der Samenkeimung sehr verwickelt sind, da die Wahrscheinlichkeit, Keimungsgelegenheit zu finden, sehr gering ist, so bedarf die Pflanze einer großen Zahl von Samen. Diese kann nur auf zwei Wegen erreicht werden, erstens durch Vergrößerung der Anzahl auf Kosten der Größe der Samen in dem Fruchtknoten. Das hat aber sowohl physiologische wie biologische Folgerungen. Um die Befruchtung der vielen Ovula zu garantieren, bedarf es einer sehr großen Masse von Pollen, wir finden Pollenpakete, Verklebung der Pollenkörner durch Viscin usw. Die Reifung vieler Samen in einem Fruchtknoten macht eine äußerst sparsame Verwendung der Reservestoffe nötig. Wir sehen die Eichen sehr klein und sehr häufig mit Haustorien am Endosperm oder Embryo versehen. Erst nach erfolgter Befruchtung beginnt infolge hormonaler Einwirkung ein langsames Reifen der Ovula, eine nicht befruchtete Blüte macht sich gar nicht die „Mühe“, die Ovula auszubilden. Oder die Sexualität wird aufgegeben, es werden die vielen Samen auch ohne Bestäubung gebildet. m. a. W. die Fruchtknoten entwickeln sich nur

auf Grund hormonaler Einwirkungen, sei es des Pollens, sei es der jungen Embryonen, weiter.

Als ein zweiter Weg besteht die Verkleinerung der Fruchtknoten, aber die Zusammenstellung derselben zu ungemein reichen blütenartigen Ständen oder Cyathien zur Verfügung. Die Kleinheit der Samen macht einen anderen Weg der Entwicklung nötig. Die unumündigen kleinen Samen müssen eine „Amme“ finden. Wir sehen die merkwürdigen Jugendformen, die aufeinanderfolgenden „Larvenstadien“. So treibt ein Keil den andern, und da, wo ähnliche Ansprüche an die Organisation gestellt werden, da werden gleiche Wege beschritten, auch wenn das auslösende Moment einer solchen langen phylogenetischen Entwicklung ein grundverschiedenes ist.

Nach diesen allgemeinen Gedanken, die sich jedem aufdrängen, der die

Orobanchaceae

mit den *Orchidaceae* oder *Monotropeae* vergleicht, wollen wir die Feilspannsamen der Orobanchen betrachten. Doch muß darauf hingewiesen werden, daß es nicht ausgemacht ist, ob die Heterotrophie der Keimung das Primäre war oder die Kleinheit der Samen: Bei den *Orchidaceae* möchten wir das erstere, bei den *Orobanchaceae* das letztere annehmen.

Ich folge nun vornehmlich der ausgezeichneten Arbeit von Koch (6). Hinsichtlich der Keimung sind die Angaben besonders wertvoll, welche zeigen, daß die Samen lange Zeit im Boden herumvagabundieren bzw. jahrelang herumliegen, bis sie in die Nähe einer geeigneten Wirtspflanzenwurzel gelangen, dann beginnt die Keimung. Wir müssen beim Studium der Verhältnisse natürlich stets die in der Natur herrschenden im Auge haben und dürfen weniger an unsere Kulturäcker denken. Da werden die Wirtspflanzen auf einem großen Areal verteilt sein; damit die Wahrscheinlichkeit der Infektion vergrößert wird, müssen die Parasiten noch viel zahlreicher sein. Leider fehlt uns jeglicher Anhalt über die Tiefe, die die Wurzeln der Wirte in den einzelnen Böden erreichen. Da die Orobanchen auf verschiedenen Pflanzen und verschiedenen Böden gedeihen, so könnte man an Verhältnisse denken, die denen bei den *Orchidaceae* ähnlich sind. Die Versuche über die Benetzbarkeit und Schwimmfähigkeit der feilspanförmigen Orobanchensamen habe ich bereits im Allgemeinen Teil gebracht.

Aus diesen sehr kleinen Samen hat sich ein Keimparasitismus entwickelt, der auf Wurzeln ausgeht.

Es ist vielleicht nicht uninteressant, daß die *Orobanchaceae* auf Grund dieser kleinen Feilspannsamen mit den *Gesneriaceae*, die auch solche besitzen, in der Systematik zusammengebracht werden.

Bei den *Scrophulariaceae*, die größere Samen besitzen, hat sich kein Keimparasitismus direkt entwickelt, sondern die Wurzelparasiten unter ihnen suchen den Wirt durch wachsende Nebenwurzeln auf. Nur *Lathraea squamaria* wird durch Ameisen verschleppt und kommt so in die Tiefe; da kann es einen Keimparasitismus geben. — Einen wesentlich anderen Weg zur Bildung kleiner Samen haben die

Balanophoraceae

besprochen. Wie in der Arbeit von BITZEK (23) genau ausgeführt ist, stammen sie von einem Kreise ab, der bereits kleine Fruchtknoten besaß. Diese stellten den letzten Rest der Blüte dar. Die Fruchtknoten verwachsen nun zu einer gemeinsamen Gewebemasse; die Ovula und die Fruchtknoten selbst zeigen Erscheinungen der Prolepsis. Es kommt gerade so wie bei den Orobanchen darauf hinaus, daß nur die befruchteten und sich entwickelnden Fruchtknoten Material bekommen. Das Ergebnis sind ziemlich kleine Samen. Der Embryo derselben ist äußerst reduziert, die Samenschale fällt hier, da ja schon das Integument mangelt, fort. Das Nährgewebe ist noch vorhanden, im Verhältnis zum Embryo wohl groß, jedoch absolut genommen klein. „Ob ein Transport stattfindet, ist nicht bekannt, bei einigen weit verbreiteten Arten aber anzunehmen“ (ENGLER [24] in Engler-Prantl, 3, 1 S. 299). Etwas eingehender äußert sich GOEBEL (16): „Diese Hemmung kann aber ausgenützt werden, da sie ermöglicht, zahlreiche kleine Samen zu bilden, was die Wahrscheinlichkeit, daß sie an für ihre Keimung geeignete Standorte gelangen, erhöht.“ Wie es mit der Benetzbarkeit dieser Samen steht, ist leider nicht bekannt. Man könnte aber ihre Kleinheit mit dem Eindringen in den Boden zusammenbringen. — Die

Rafflesiaceae

besitzen auch solche kleinen Samen in ungeheurer Zahl. Über die Verbreitung derselben äußert sich WINKLER (25) in seiner neuesten Zusammenstellung: „Bei der Art, wie die sehr kleinen und sehr zahlreichen Samen frei werden, nämlich, sofern die Frucht nicht gewaltsam zerstört, zertreten oder zerquetscht wird, durch Ver-

faulen der Fruchthüllen und der Plazenten, dürfte in der Tat die Verbreitung durch Tiere gewährleistet sein, die ihre Füße oder ihre Haut mit dem Samenbrei beschmieren. Man wird in erster Linie an die überall in diesen Gegenden so häufigen Wildschweine denken, die sich ja auch auf dem Boden wälzen und durch ihre wühlende Tätigkeit auch dafür sorgen können, daß die Samen mit unterirdischen Pflanzenteilen in unmittelbare Berührung kommen: möglicherweise erleichtern sie auch den kleinen Keimlingen noch das Eindringen, indem sie bei ihrer Wühltätigkeit die *Cissus*-Wurzeln oberflächlich verwunden. Bis zu einem gewissen Grade muß übrigens auch das *Wasser* an der Samenverbreitung beteiligt sein, da bei unebenem Gelände die Rinnsale der täglichen starken Regengüsse die Samen mit fortschwemmen müssen. Freilich ist dadurch nur die Verbreitung nach tiefer gelegenen Stellen möglich.“

Wir möchten in diesem Falle wie vielleicht auch bei den *Balanophoraceae* daran denken, daß die Dinge ähnlich wie bei den Trüffeln liegen. Die Tiere fressen die Früchte oder Fruchtkörper und verbreiten sie mit ihrem Kote. Dann aber bemächtigt sich das Wasser der winzigen, noch keimfähigen Samen und schwemmt sie in die Erde hinein. Kommen die Samen auf diese Weise in große Tiefe, so ist ihre Keimung nicht gefährdet, weil die Wirtswurzeln auch verhältnismäßig tief gehen. Auch an ein Vertrampeln durch Tiere ist sehr wohl zu denken.

Wir hätten somit den winzigen Feilspsansamen, die durch den Wind verbreitet und durch das Regenwasser in das Keimbett geschwemmt werden, die Samen an die Seite zu setzen, deren Verbreitung auf die weiten Strecken endo- oder epizoisch verläuft, bei denen jedoch genau wie bei den anderen das Erreichen des Keimbettes durch Verschwemmen erfolgt. Das Gegenstück finden wir bei den Pilzen in den Gegensätzen von *Tuber* und *Bovista*.

Allen diesen bisher behandelten Arten mit Feilspsansamen war der Keimparasitismus auf Wurzeln gemeinsam. Beim Keimparasitismus auf oberirdischen Organen liegen ebenso andere Dinge vor wie bei den Wurzelparasiten, die sich durch wachsende Nebenwurzeln den Wirt suchen.

Es ist ganz auffällig, daß z. B. *Cuscuta* wohl kleine Samen hat, aber diese doch zu groß sind, um tief in den Boden zu gelangen. Noch mehr gilt dies von den großen Früchten von *Cassytha*. Es sind Pflanzen, welche *auf* dem Boden keimen. Hier wären uns Einrichtungen, die das Eindringen in den Boden erleichtern, unverständlich.

Bei den *Santalaceae* liegen ganz ähnliche Dinge vor. Die auf der Erde keimenden (wie *Thesium*) haben auch große Samen. Sie gehören zu den Pflanzen, welche sich ihre Wirte durch Wurzeln suchen. „Die Dissemination erfolgt bei vielen Samen dadurch, daß Vögel und Säugetiere durch die süßen Teile der Früchte zum Genuß derselben angelockt werden, wobei der in das harte Endokarp eingeschlossene Samen wahrscheinlich durch den Darmkanal geht, ohne daß die Keimfähigkeit des Samens dadurch gefährdet wird“ (HIERONYMUS [26] in Engler-Prantl 3, 1 S. 210). Ganz die gleichen Verhältnisse haben wir bei den *Loranthaceae*. Hier werden die Samen durch Vögel verschleppt und an die Pflanzen angeklebt.

Bei den *Myzodendraceae* aber ist die Verbreitung durch den Wind mittels Flughaaare an die Stelle der endozoischen Verbreitung getreten. Die merkwürdigen Haare umschlingen die oberirdischen Äste der Wirtspflanze. Wir haben also hier Einrichtungen, welche das Verschweben vermeiden und die Samen, sei es durch Viszin, sei es durch hygroskopische Haare, an den glatten Stellen der jungen Äste festheften.

Eine andere Art des Keimparasitismus erfordert eben eine andere Art des Erreichens der geeigneten Stellen der Wirte.

Wir sehen also, daß eine große Anzahl von Keimparasiten auf unterirdischen Organen in den kleinen Sägespansamen eine vorzügliche Einrichtung besitzt, durch Verschweben an die Wirtswurzeln zu kommen. Bei *Lathraea* haben wir einen anderen Weg.

Bereits bei den Mykotrophen fanden wir eine ganze Reihe von Epiphyten. Es liegt nun der Gedanke nahe, auch bei anderen Epiphyten nach unbenetzbaren und kleinen Feilspansamen zu suchen, die eine leichte Verschwebbarkeit zeigen. Wir wollen mit den

Gesneriaceae

beginnen. Die Familie zeichnet sich geradezu durch sehr kleine Samen aus. Neben Kapseln finden wir auch Beeren. Wir erinnern daran, daß ja auch die Vaccinien im Verwandtschaftskreise der *Ericaceae* Beeren mit sehr kleinen Samen haben. Dasselbe gilt von *Vanilla* unter den *Orchidaceae*, ja selbst unter den *Rafflesiaceae* finden wir solche Beeren mit kleinstem Samen. Es handelt sich bei den Epiphyten wohl wieder um ein Verschweben am Stamme, nicht aber um eine weite Verbreitung in horizontaler Richtung. Diese sowohl wie die durch den Wind sind durch die endo- bzw. epizoische Ausbreitung ersetzt.

Daß bei solch kleinen, überaus zahlreichen Samen Mikropylar-Haustorien vorhanden sind, die nur dann das nötige Material aus dem Fruchtknoten herbeisaugen, wenn wirklich ein Samen reift, ist uns bei solchen mit unendlich vielen Eichen versehenen Fruchtknoten eine geläufige Sache; ob es nun ein chalazales Haustorium, ein Mikropylar-Haustorium oder gar ein Suspensor ist, der sich weit als Haustorium hinausstreckt, das ist einerlei. Damit ist natürlich nicht gesagt, daß nicht auch in Früchten mit wenig Samen die Haustorien erscheinen. Soweit aber unsere Kenntnisse gehen, ist dann die Einzelblüte an einen großen, zumeist reichblütigen Blütenstand gestellt. Hier tritt dann eben physiologisch der Fruchtknoten an die Stelle des Eichens. Es kommt also im wesentlichen das Versorgen mit Nährmaterial auf eine Produktion von „Hormonen“ und auf die Gegenwart von Haustorien hinaus, so daß diejenigen Samenanlagen etwas erhalten, welche Samen bilden. Es setzt eine Sparsamkeit ein.

Das Nährgewebe kann bei den *Gesneriaceae* (*Cyrtandroideae*) im Samen fehlen. Der Embryo ist klein und mit kleinen Keimblättern versehen.

Die *Aeschynantheae* haben Fluganhängsel an den Samen. Es gilt wohl der Ausspruch NEGERS gerade für diese Reihe: „Größere Samen müssen, wenn sie mit jenen wetteifern wollen, mit hautartigen Flügeln oder Haaren versehen sein.“

Über die Keimung von *Aeschynanthus* möchte ich zuerst GOEBEL (Biologische Schilderungen, 27, S. 153) zitieren: „Besonders eigentümliche Flugvorrichtungen besitzen einige *Aeschynanthus*-Arten. Diese Cyrtandreen fallen in den Bergwäldern Javas wohl jedem auf.“ „Der Same von *Aeschynanthus pulchra*, welche ich näher untersuchte, ist außerordentlich klein, mit bloßem Auge kaum sichtbar.“ „Es fällt auf, daß derselbe an jedem Ende mit einer langen Borste versehen ist, welche an und für sich schon einen freilich unvollkommenen Flugapparat darstellt, welcher bei manchen *Aeschynanthus*-Arten der einzig vorhandene ist. Bei der genannten Art aber befindet sich an einem Ende des Samens noch eine weitere Flugvorrichtung, nämlich eine Anzahl hervorgewölbter, mit Luft gefüllter Zellen, welche dieselbe Bedeutung haben wie der lufthaltige Raum unter der Samenschale der Orchideen und die beiden Luftsäcke zwischen Exine und Intine der *Pinus*-Pollenkörner.“

Bei der Keimung eines Epiphyten-Samens handelt es sich offenbar darum, denselben rasch auf der Zweigoberfläche zu

befestigen. „Die stets kleinen und zahlreichen Samen haben meist eine glatte, aber mannigfach gestreifte oder netzartig gezeichnete Testa“ (FRITSCH [28], Engler-Prantl 4, 3 b).

Über ihre Benetzbarkeit findet sich etwas in der Arbeit von HAUSS. „Bei den *Aeschynanthus*-Arten dürfte es sich wohl nur um einen ganz geringen Transport durch das Wasser handeln, wobei die schwer benetzbaren Samen dann im Moose usw. haften bleiben.“ Ich gebe hier einige diesbezügliche Sätze wieder: „Sämtliche Zellen, die beim reifen Samen an die Oberfläche grenzen, sind verholzt, sowohl die beiden Anhänger als auch der kragenartige Fortsatz, dessen Zellen am reifen Samen ebenfalls inhaltlos, d. h. luffertfüllt sind, außerdem die welligen Verdickungsleisten, die die ganze Samenschale überziehen.“ „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 Schwimffähigkeit, 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. bis 22. Tage nach der Aussaat durchbricht der Keimling die Samenschale.“

An Samen von *Streptocarpus* hat HAUSS folgendes beobachtet: „Der Samenkern ist ähnlich dem von *Aeschynanthus*, d. h. der Embryo, der auch hier deutliche Gliederung in Cotyledonen 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 warzenartige Erhebungen auf, die deutlich aus einem inneren verdickten und einem äußeren verdickten, leicht quellbaren Teil bestehen.“ „An beiden Enden, an der Radicula und den Cotyledonen sind gleichfalls Endosperm-Haustorien zu erkennen. Doch erfolgt auch hier die Wasseraufnahme nicht so rasch, obgleich die Zellen der Samenschale an beiden Enden unverdickt sind.“

Über den Samenbau von *Ramondia* schreibt HAUSS: „Beim reifen Samen sind die Haustorien stark zurückgebildet, bei manchen vollkommen verschwunden, so daß zwischen Embryo und

Samenschale ein Hohlraum entsteht.“ „Die Samenschale, die allseitig spitze Höcker mit deutlicher Mittel-Lamelle aufweist, ist an der Chalaza besonders kräftig entwickelt, in den meisten Fällen findet eine schneckenartige Einrollung statt. Das ist auch ein Beweis dafür, daß das Haustorium hier nicht zur Wasseraufnahme dient. An der Mikropyle sind die Höcker ausgezogen, das Haustorium erfüllt pfropfenartig den Kanal. Die Wasseraufnahme geht auch hier sehr langsam vor sich, deshalb besitzen auch diese Samen ausgezeichnete Schwimmfähigkeit.“ „Die Loslösung der Samenschale an Mikropyle und Chalaza und damit das Vorhandensein luftgefüllter Zellularräume trägt noch zur Verringerung des Gewichts bei, das an sich wegen der Kleinheit der Samen schon sehr gering ist.“ „Jetzt noch einige Worte über *Klugia zeylanica*, eine andere Gesneraceae, die sich auch durch besonders große luftspeichernde Zellen auszeichnet.“ „Im reifen Samen ist keine Endospermschicht mehr vorhanden. Eine dünne Zellulose-Membran, ein Rest des Embryo-Sacks, schließt den Embryo ein, die Zellen der Samenschale sind an den Außenmembranen sehr dünn, die Radial- und Innenwände sind bedeutend kräftiger.“ „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.“

Wir sehen also auch hier wieder die typischen schwimmfähigen, verschwemmbareren Feilsamensamen. Samen mit Flugorganen, welche nachträglich verschwemmt werden können: sie sind sehr häufig, besonders bei Epiphyten.

Da über die Epiphyten keine sehr weitgehenden Untersuchungen vorhanden sind, so wollen wir als letzte noch die

Nepenthaceae

vornehmen. Schon in ihrer Entwicklung und der Leichtigkeit ihrer Samen (0.035 mg) besitzen sie eine große Ähnlichkeit mit den *Gesneraceae*. Die Samen haben eine Testa mit Verdickungsleisten, bei der Keimung bleibt die Hauptwurzel in der Samenschale stecken und sofort nach den Keimblättern kommen Schlauchblätter eigener Gestaltung. GOEBEL (27, II S. 98) schildert uns diese sehr leichten und kleinen Samen. „Sie besitzen zwei langgestreckte Anhängsel, welche, wie der Längsschnitt zeigt, der äußeren Samenschale angehören und mit Luft erfüllt sind, ähnlich wie solche Luftsäcke sich

auch bei den Samen vieler Orchideen in der Samenschale befinden. BECCARI gibt an, daß das Gewicht eines Samens von *Nepenthes phyllamphora* im Mittel zu 0,000035 g ermittelt wurde, es ist also klar, daß derartige Samen durch den Wind sehr leicht verbreitet werden können.“ „Die äußere Schicht der Samenschale wird von einer einzigen Zelllage gebildet, deren Zellen dadurch ausgezeichnet sind, daß sie gelbliche Verdickungsleisten auf ihrer Außenseite besitzen. Der Embryo liegt in einem wenig umfangreichen Endosperm.“ Es sind durchaus nicht alle *Nepenthes*-Arten Epiphyten und Felspflanzen, sondern wir beobachten vielfach Pflanzen des Waldmoders unter ihnen. Sie entwickeln sehr früh die kleinen Kannen. HEINRICHER beobachtete, daß die Erdkannen von *N. melamphora* (die noch nicht gerade extrem ist) „nur teilweise aus dem modrigen abgefallenen Blattwerk hervorragen und dementsprechend ganz etioliert sind,“ ja es kommt vor, daß der Urnenrand gerade im Niveau der Laubdecke liegt und nur der Deckel sich frei über dem dunklen Loch der Fallgrube erhebt (zit. nach NEGER [1], S. 333). Diese Angabe von HEINRICHER und das vielfach unterirdisch wachsende Rhizom scheinen dafür zu sprechen, daß die *Nepenthes*-Arten nicht in den obersten Schichten keimen. Die große Länge der Flughaut der Samen macht uns aber ein nicht allzu tiefes Eindringen verständlich. Genaue Untersuchungen über die Benetzbarkeit der Samen finden wir leider nicht. Nach DECAISNE und MAOUT (29) vermögen sich die Samen eine Zeitlang schwimmend zu halten und auf dem Wasser zu flottieren, bis sie, von diesem durchtränkt, zu Boden sinken, wo sie keimen.

Neben der Jugendform der Fangschläuche gibt es die mit Ranken versehenen. Wir sehen auch hier also wieder eine Heterotrophie in der Jugendform bereits erscheinen, die dann unter Umständen, wenn die Pflanze erstarkt und sich schlingend aufrichtet, etwas zurücktreten kann. Es können bei den oberen Blättern die Kannen verkümmern. Ja, es ist bekannt, daß *Nepenthes*-Arten auch ohne Insektivorie leben können, aber dann haben sie reichlich Gelegenheit zu assimilieren und aus dem Boden Salze aufzunehmen. Dagegen ist der schwächliche Samen auf anderen Stoffwerb angewiesen. Da entscheiden eben gerade die Kannen über die Existenzfähigkeit. Wir können hier auch von einer Keim-Insektivorie reden. Es wäre interessant, ob nicht diese Keimlingsform, durch die Ungunst der Standorte bedingt, sich sehr lange halten kann, bis die Pflanze ins Licht kommt und nunmehr die von der Insektivorie unabhängige Folgeform erscheint. Ich möchte zum Schluß

noch KERNER (5*; Pflanzenleben I S. 122) zitieren: „Sie gedeihen nur auf sumpfigem Boden am Rande kleiner Wasseransammlungen in den feuchten Wäldern. Die Samen keimen dort im seichten Wasser, und die jungen Pflänzchen, welche dem Moorboden entwachsen, besitzen rosettig gestellte Blätter, ganz ähnlich wie jene der *Sarraceni*. Auch in der Gestalt zeigen sie so große Übereinstimmung mit den *Sarraceni*, daß jeder, der eine junge *Nepenthes*-pflanze ohne Kenntnis ihrer Entwicklungsgeschichte zum ersten Male sieht, sie für eine *Sarracenia* halten muß.“

Wir haben hier eine Erklärung für die schwere Benetzbarkeit der Samen. Sie dürfen eben nicht sogleich im Wasser untersinken, sonst wären sie für die Keimung verloren. Ob alle *Nepenthes*-Arten sich so verhalten, wie KERNER hier schildert, ist natürlich zweifelhaft. Aber die Keim-Insektivorie ist sowohl bei Pflanzen, die an Sumpfrändern oder in den tiefen Schatten von Wäldern wachsen, wie auch bei Epiphyten verständlich. — Nahe verwandt mit den abgeleiteten *Nepenthes*-Arten sind die

Sarraceniaceae,

die als unserer Ansicht nach ursprünglicher Typ Kannen tragen, welche wir bei *Nepenthes* manchmal nur als Jugendform wiederfinden. Allerdings könnte man, an die oben genannten *Nepenthes*-Arten anknüpfend, auch den Gedanken entwickeln, daß die *Sarraceni* durch Neotenie der Jugendform von den *Nepenthes* entstanden seien. Dem widerspricht aber der Samenbau. Diese Samen sind von ganz verschiedener Gestalt.

Es gibt hier bei *Heliophora* größere Samen mit umfangreicher Flughaut. Wie es mit der Benetzbarkeit steht, darüber ist nirgends etwas zu finden. Die Samen haben große Ähnlichkeit mit denen mancher epiphytischer Orchideen. Die Pflanze wächst in hohen Gebirgslagen. Es ist beachtenswert, daß dies die Nebelzonen sind, in denen ungeheure Mengen Moose gedeihen. Es ist sehr wohl möglich, daß die Samen von *Heliophora* etwas hoch in den Moosen keimen.

Die Samen von *Darlingtonia* sind mit einem Belag weicher Haare auf der einen Seite versehen. Nach dieser Richtung liegen die Cotyledonen. Die Wurzelseite ist langausgezogen. Es macht den Eindruck, als ob auch hier keine auf tiefes Eindringen ausgehende Einrichtung vorhanden wäre, sondern als ob die Samen förmlich in den Boden gesteckt würden. Die Keimpflanzen entwickeln zunächst die Cotyledonen und dann ein kleines, flaches Blättchen, das

man nach GOEBEL als letzten Rest der ursprünglichen normalen Blattform bezeichnen könnte. Dann erst folgen die einfacheren Schlauchblätter. Die Pflanze erwirbt sich die Insektivorie erst allmählich. Wir haben keine völlig ausgesprochene Keim-Insektivorie. Die Pflanze bewohnt die Gebirgssümpfe der Sierra Nevada. Sie ist also eine Bewohnerin sehr feuchter Orte, bei der offenbar wohl ein Verschwemmen, aber kein tiefes Einsinken „erwünscht“ ist.

Die abgeleiteten der *Sarraceniaceae* im Blütenbau sind wohl die Sarracenieen selbst. Die Samen sind hier nach einer Seite flügelartig verlängert. Auch hier dürfte kein sehr tiefes Einsinken vorkommen. Ein Verschwemmen in horizontaler Richtung ist möglich. Auch die Sarracenieen sind Bewohner von Sphagneten. Auch hier ist ein allzu tiefes Einsinken für die Samen gefährlich. Bei der Keimung bilden sich zunächst zwei etwas größere Cotyledonen. Dann kommt ein einfaches Schlauchblatt wie bei *Darlingtonia*. Wir haben hier schon eine etwas deutlichere Keiminsektivorie. Wir müssen beachten, daß hier eine Produktion von Honig stattfindet; eine Assimilation ist daher mehr oder minder nötig, bevor der Insektenfang anfangen kann.

Nach unseren serologischen Untersuchungen stehen diese Familien in der Nähe der *Saxifragales*. Es ist daher eine nahe Verwandtschaft mit *Cephalotus* vorhanden. *Cephalotus* hat einsamige Schließfrüchte. Da die Pflanze zwar auch in Sümpfen gedeiht, aber noch reichlich Laubblätter besitzt, so führt die Keimung auch nicht direkt zu einer Insektivorie, sondern die zunächst assimilierende Keimpflanze geht dann durch Bildung der Kannen zur Insektivorie über. Wir hätten somit eine sehr schöne Reihe, die von der autotrophen Pflanze mit Folgeinsektivorie zur Keiminsektivorie führt. Diese kann zuletzt wieder neotenisch werden und die Pflanze bleibt auf dem Jugendstadium stehen, wie manche *Nepenthes*-Arten. — Obwohl unserer Ansicht nach, im Einklang mit WETTSTEIN die

Droseraceae

nichts mit den Sarracenieen zu tun haben, so ähneln sie ihnen doch in den Samen. Aber bei genauem Hinsehen wird man auch hier keine allzu große Ähnlichkeit finden. Wir unterscheiden mit DIELS nach dem Bau der Testa drei verschiedene Samentypen: die Sägespansamen mit weiter Flügeltesta, die die *Drosera*-Arten charakterisieren, große Samen mit mehrschichtiger Testa, wie sie für *Erythrorrhiza* charakteristisch sind. Daneben gibt es, selbst wenn

wir die *Byblidaceae* nicht hinzurechnen, wie dies ENGLER tut, noch Samen mit anliegender Samenschale, welche großmaschige Warzen und starke Rippen besitzt. Zu letzterem Samentyp gehören *Drosophyllum*, *Dionaea*, *Aldrovandia* und ein Teil der *Drosera*-Arten.

Wir bleiben zunächst bei den *Drosera*-Arten, welche die säge-spanartigen Samen haben. Es ist dies der dritte Typus nach DIELS (30). Der kleine Embryo liegt in einem größeren Endosperm mit Stärkeinhalt. Dann folgt die harte kutinisierte Samenschale.

„Die Zellen der eigentlichen äußeren Samenschale sind“ nach HAUSS (4) „an den inneren und Querwänden verdickt.“ „Die Außenwände sind dagegen dünner, 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 feilspanförmigen 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.“

Es handelt sich danach offenbar um eine sehr schwere Benetzbarkeit der kutinisierten Außenlamellen. Das Lumen der Zellen ist scheinbar mit verdünntem Wasserdampfe gefüllt und nicht durchlässig für Luft. Ganz langsam wird durch den luftverdünnten Raum das Wasser von der Rückseite eingesogen. Wenn man die Viskosität des Wassers durch Erwärmen vermindert, so dringt es rascher ein.

Auch hier spricht das monatelange Herumvagabundieren für unsere Auffassung von der Verbreitung der *schwimmfähigen* Feilspansamen durch Wasserströmung.

Die Feilspansamen der *Drosera*-Arten sind ganz vorzüglich dem Standorte angepaßt. Zunächst halten sie mit ihren konkaven Außenwänden die Luft fest. Diese Einrichtung bedingt, daß zunächst kein Adhärieren stattfindet. Die Schwimffähigkeit hält sie zudem über Wasser. Ein Einsinken würde auf den Mooren ein Untergehen bedeuten. Wenn nun nach langem Herumvagabundieren des Samens die Außenwände sich vorwölben, dann wird die Luft nicht mehr kapillar festgehalten, die Samen adhärieren, sie werden, da sie noch Luft in den Schwimmbblasen haben, durch die vorgewölbten Papillen oben im Moos festgehalten. Wir haben also hier eine Einrichtung, welche die Fähigkeit besitzt, am Anfang die Verbreitung und am Ende das Festhaften der Samen zu bewirken.

Die leichte Benetzbarkeit bei noch vorhandenem Schwimmvermögen tritt nunmehr in ein ganz anderes Licht. Das gilt letzten Endes auch für die Orchideen- und die anderen sägespanförmigen Samen.

Es muß also, wenn man die Einrichtungen der Samen völlig richtig beurteilen will, noch die Adhäsionsfähigkeit der Feilspannsamen bestimmt werden.

Die Keimung dieser Arten ist ganz dem Bilde einer Keim-Insektivorie entsprechend; es fehlt die Wurzel. Dagegen wird unmittelbar nach den kleinen Cotyledonen das erste Blättchen mit Tentakeln hinausgestreckt. Wir sehen also, daß bei dieser Pflanze die Insektivorie an die Stelle der Ernährung durch die Wurzel tritt. Es ist von Anfang an vielleicht noch gar nicht animalische Nahrung, die aufgenommen wird. Man könnte sehr wohl an aufgewehten Pollen denken, der ja auch als ein Regen auf die Moore niedergeht. So erstarken die Pflanzen ganz langsam. Daß daneben auch mit den Wurzelhaaren Nahrung aufgenommen wird, ist selbstverständlich. Doch wird die Bildung von Tentakeln unter diesen Umständen kaum bedeutungslos sein.

Die Sägespansamen finden sich in mehreren Sektionen, aber nicht immer herrschend. Bei *Rossolis*, *Phycopsis* und bei *Poly-peltes* werden sie angegeben. Soweit die Standorte und die Samen dieser Art bekannt sind, handelt es sich um überschwemmte Plätze, Bachränder, überrieselte Felsen u. dgl.

Bei den verschiedenen Samen der *Droseraceae* bestehen oft enge Beziehungen zum Standorte. Die Sektion der *Erythrorrhizae* besitzen in ihren Samen ein sehr umfangreiches Endosperm. Die Samen sind dementsprechend ziemlich groß und von einer Sägespanform kann keine Rede sein. Die Samen haben alle Eigenschaften, die ein tiefes Einsinken verhindern. Damit steht die Art der Standorte im Zusammenhang: sandige, kiesige Stellen, lichte Wälder, Lehmflächen usw.

Die Beschreibung der Samen ist nach DIELS (30) folgende (S. 43): „Bei dem zweiten Typus, der für die Sektion *Erythrorrhiza* von *Drosera* bezeichnend ist, wird die Testa mehrschichtig und stellt eine relativ mächtige, gekammerte Wandung um den Kern des Samens her. Dabei ist die Größe des Samens recht beträchtlich.“ Leider ist die Keimungsgeschichte dieser interessanten Abteilung nicht bekannt.

Bei dem ersten Samentypus von DIELS „liegt die Testa dem Samenkern dicht an und ist meist mit papillösen Ausstülpungen

oder anderweitigen Skulpturen, wie kleinen Rippen, Leisten und dgl. besetzt. Diesem Schema folgen wohl die meisten *Droseraceae*. Als Beispiel kann *Drosera intermedia* dienen.“

Die Samen sind sehr klein. Es kann hier offenbar kein Verschwemmen in dem Sinne eintreten, wie wir das bei den anderen Droseren geschildert haben. Es wäre möglich, daß damit die Standorte zusammenhängen, die in diesem Falle durchaus nicht immer Moore sind. Es wird u. a. über ihr Vorkommen gesagt: Verbreitete Heidepflanze. Die Samen sind sicher leicht benetzbar und adhären gut. Die Samen von *Aldrovandia* werden durch Fäulnis frei und keimen unter Wasser. Die Keimlinge haben noch keine Insektenfallen. *Drosophyllum* ist eine Bewohnerin trockener, sandiger Stellen; hier haben die Verschwemmungseinrichtungen keinen Sinn und fehlen. Beim Keimen gibt es eine Primärwurzel.

Die Fangblätter von *Dionaea* sollen auf die Keimblätter gleich folgen. Die Primärwurzel scheint gebildet zu werden. Es macht den Eindruck, als wenn hier die Samen nicht verschwemmt würden.

Es gibt aber offenkundig noch eine ganze Reihe von schwer benetzbaren feilspanförmigen Samen bei den *Droseraceae*, soweit man aus der Oberflächenbildung der Samenschalen schließen kann.

Eine Familie, die in diesen Kreis der Insektivoren hineingeht und welche nicht minder interessant in ihren Lebensstypen ist, sind die

Lentibulariaceae.

Wir haben hier als Ausgangspunkt Landformen oder sagen wir besser Formen, die auf feuchten Standorten oder gar im Niedermoor wachsen.

An den Anfang kann man wohl Typen mit sehr unvollkommener Insektivorie stellen, wie *Pinguicula*. Über die Standorte von *Pinguicula* schreibt GOEBEL (27) auf S. 116 seiner Biologischen Schilderungen: „Wie ihre Verwandten lebt auch *Pinguicula* an feuchten Standorten, teils auf moorigem Boden (*Pinguicula vulgaris*), teils auch zwischen *Sphagnum* und auf feuchten Felswänden (z. B. Norwegen), ebenso wie auch *Sphagnum* selbst in Gegenden mit großer Luftfeuchtigkeit und dementsprechend reichen Niederschlägen auf Felzboden wachsen kann, während es in trockneren Gegenden auf Wasseransammlungen angewiesen ist.“ Die Pflanze hat nach den Abbildungen einen nicht zu kleinen Samen von länglicher Gestalt mit Netzgruben. Wir werden also kaum

fehlgehen, wenn wir hier die Möglichkeit einer Verschwemmung annehmen; zu einem Einsinken wird es hier nicht kommen.

Die anderen Landformen besitzen bereits wurzellose Keimlinge. Es entwickelt sich aus den meist kleinen Samen ein Keimblatt, und dann beginnt bereits die Bildung der insektenfangenden Schlauchblätter. Das Gleiche gilt von den hier weit verbreiteten Epiphyten. Wir müssen hieraus den Schluß ziehen, daß die Pflanze eine gewisse Menge Assimilate benötigt, wohl um die Anlockungsstoffe für die Tiere zu erhalten. Es kann daher hier kein unterirdisches Keimen in Frage kommen. Wir werden darum Einrichtungen an den Samen erwarten dürfen, die ein leichtes Festhaften garantieren. Das ist auch der Fall. Bei den Gliedern der Sektion *Phyllaria* finden wir die glochidienartigen Haare an der Samenschale. Bei den Landformen der *Oligocista* sind die Samen glatt, wenn auch klein. Ein Verschwemmen ist hier möglich, aber zu einem tiefen Einsinken wird es wohl nicht kommen (wegen der guten Adhäsion). Kennzeichnend für das leichte Haftenbleiben sind u. a. die mit langen Fortsätzen versehenen Samen von *Utricularia geminiloba*. Ganz im Gegensatz dazu stehen die Samen der *unter* Wasser keimenden Sektion *Megacista* und *Lentibularia*. Wir haben hier kurz prismatische Samen, die eben auf den Grund des Wassers entlassen werden. Hier sind es die Keimpflanzen, die heraufschwimmen und sich dann durch Strömung im Wasser verbreiten.

Dagegen möchten wir bei der Sektion *Parcifolia* mit ihren breit geflügelten Samen ein Schwimmen auf dem Wasser annehmen, so daß die Samen etwa so verschwemmt würden, wie wir das bei Erlen- und Birkensamen sehen können. Hier haben wir wohl kaum eine allzu weite Verschleppung durch den Wind anzunehmen. Die Fruchtsände befinden sich ja nur wenig über dem Wasser.

Vielleicht verhalten sich alle Glieder dieser Sektion ähnlich, wie es GOEBEL (27) für *Utricularia oligosperma* schildert (S. 136): „Zunächst sei *Utricularia oligosperma* erwähnt. Schon die Art und Weise, wie die Samen in das Wasser gelangen, ist hier eigentümlich. Es werden die Samen hier nicht durch Aufspringen der Fruchtkapseln außerhalb des Wassers ausgestreut, sondern die Kapseln gelangen in das Wasser und werden hier gesprengt durch eine aus ihnen hervortretende schleimige Masse. Es ist dies die kugelige Placenta, welcher die Samen angeheftet sind, diese nimmt beim Liegen im Wasser in den schleimigen Inhalt ihrer Zellen Wasser auf, vergrößert sich und bringt so die Samen ins Wasser. Die Samen sind von schildförmiger Gestalt.“

Unter den Land-Utricularien schildert GOEBEL *Utricularia reniformis*: „Die genannte Art wächst in der Bergregion Brasiliens. Sie besitzt lange, im Moose kriechende Ausläufer, von denen sich langgestielte Blätter mit nierenförmiger Blattspreite erheben, welche letztere ganz den Bau anderer Luftblätter zeigt.“ „Weicht so der Habitus schon recht auffallend von dem der geschilderten Wasser-Utricularien ab, so gilt dies nicht minder auch für die Beschaffenheit des Embryo im Samen. Bei den genannten Wasser-Utricularien war derselbe vor der Keimung recht dürftig ausgestattet. Hier finden wir ihn schon innerhalb der Samenschale, bei der Loslösung von der Mutterpflanze, mit einer Anzahl grüner Blattorgane versehen; es sind die Samen offenbar nicht für eine Ruheperiode, sondern für sofortige Keimung eingerichtet. Eine Verbreitung derselben durch den Wind erleichtert der Bau der dünnen Samenschale, welche mit lufthaltigen Ausstülpungen versehen ist, die am oberen Ende des Samens eine schirmförmige Erweiterung zeigen. Durch diese Hervorragungen wird nicht nur dem Winde eine größere Fläche geboten, sondern sie wirken auch als Luftsäcke, wie solche in der Samenschale vieler Orchideen z. B. sich finden.“ „Die Samenschale ist nur eine Zellschicht dick, und da die Außen- und Innenwände derselben nicht verdickt sind (nur die gelblich gefärbten Seitenwände der Samenschalen-Zellen sind verdickt), so sieht man schon innerhalb der Frucht die grünen Blätter des Keimlings durchschimmern. Alles dies zeigt, daß diese *Utricularia* zu den Bewohnern feuchter Standorte zählt, bei denen zwischen Aussaat und Keimung eine Ruhepause nicht liegt, was auch durch die direkte Beobachtung bestätigt wird.“

Die Haken deuten auf ein baldiges Haften der schwimmfähigen Samen, was durch den Moosstandort in den Tropen leicht verstanden werden kann. Bei der Keimung entwickeln sich zunächst einige Blätter, dann das umfangreiche unterirdische System von tierfangenden Blasen.

Bei *Utricularia montana* finden wir nach GOEBEL eine starke Reduktion der Blätter. Wir haben hier einen Schritt nahe zur Keim-Insektivorie. Die Samen von *Utricularia montana* sind säge-spanförmig.

Wir könnten im Bau der Samen bei den Utricularien manche Ähnlichkeit mit den *Droseraceae* und auch den epiphytischen Orchideen und *Gesneraceae* erwarten. Aber die Literatur läßt uns dabei nur allzusehr im Stich.

Wir sind nun bereits zu den Wasserpflanzen gelangt. Hier möchte ich nur noch das Verhalten bei *Hydrolea* erwähnen, über das ZIEGENSPECK in einem Referat im Botanischen Echo (31) berichtet: „Sehr interessant sind die winzigen, kaum 1 mm langen Samen von *Hydrolea*: die Samen sind schwer benetzbar und schwimmen durch Wasserverdrängung; einmal untergetaucht, kommen sie aber nicht wieder an die Oberfläche. Obwohl sie spezifisch schwerer als Wasser sind, können sie sich doch tagelang schwimmend erhalten, was der Verbreitung durch Wasservögel dienen mag.“ Um die Anpassung des Samens voll zu würdigen, muß man nach ZIEGENSPECK noch bedenken: „*Hydrolea* erwies sich als typischer Lichtkeimer, Dunkelheit, sowie auch die zweite Spektrumlhälfte wirkten absolut hemmend. Die Keimkraft geht dabei keineswegs verloren.“ ZIEGENSPECK weist in diesem Zusammenhang darauf hin, daß gleichartige Samen bei vielen Sumpf- und Wassergewächsen vorkommen: *Sarracenia*, *Drosera*, *Malaxis* u. a. m. und daß er anläßlich der Beschreibung der Keimung der Orchideensamen des öfteren auf diesen Umstand aufmerksam gemacht hat. Der Referent fährt dann fort: „Die Samen werden durch solche Einrichtungen in günstigster Weise verschwemmt und können bei Wasserpflanzen gerade an die für die Keimung günstigen Stellen gebracht werden. Selbst die schwimmend gekeimten Samen können noch weiter verschwemmt werden. Sie gelangen so an die Wasserränder, an die Zonen, welche zeitweise überschwemmt sind. Kommen sie dagegen durch das Versickern in allzu tiefe Bodenschichten, so schützt sie das bei Lichtmangel schwierige Aufgehen.“ „Das leichte Festhaften an eingetauchten Gegenständen“ kann als eine Einrichtung gedeutet werden, „welche das für die Pflanze geeignete Keimbett erreichen läßt“. Auf weite Strecken hin wird natürlich die Verbreitung durch Wasservögel stattfinden, was ja durch den genannten Gedankengang nicht ausgeschlossen wird.

Da weitere Einzelheiten nur ermüdend wirken würden, ohne daß wirklich Neues ohne experimentelle Basis herbeigeschafft werden könnte, will ich nun kurz die Niederschläge dieser Literaturbetrachtung zusammenfassen.

Zusammenfassung

Die Feilspansamen und ähnliche Bildungen sind, wie längst bekannt, ein vorzügliches Mittel zur leichten Verbreitung durch den Wind. Das kann jedoch nicht die einzige biologische Bedeutung dieser Samen sein: denn wir finden Samen ganz ähnlicher Formen

auch im Fruchtfleisch eingebettet, und vor allem an Standorten im tiefsten Waldesdunkel, wo von wesentlichen Luftströmungen nicht die Rede sein kann.

Es müssen daher noch andere Momente in Frage kommen. Von diesen mögen die Verschwemmung und das kapillare Einsaugen in den Boden hervorgehoben werden. Diese Feilspsansamen können besonders im Walde an die Stellen gebracht werden, wo das Regenwasser versinkt, sie kommen so an Orte, wo die gelösten Humusstoffe reichlich zusammengeschwemmt und eventuell in tieferen Schichten ausgefällt werden.

Hinsichtlich der Schwimmfähigkeit der Samen bestehen sicher deutliche Beziehungen zur Natur der Standorte einerseits und der Ernährungsart der Keimlinge andererseits.

Wir müssen hinsichtlich der Benetzbarkeit und Adhäsion an feuchten Körpern zwei gegensätzliche Samentypen unterscheiden. Erstens die leicht benetzbaren und gut adhärierenden. Sie finden sich da, wo eine nicht allzu weite Verschwemmung „erwünscht“ ist und ein allzu tiefes Einsaugen in den Boden vermieden werden soll. Das sind besonders die Epiphyten und die Insektivoren und auch Gewächse, die auf sehr nassen Böden ihr Keimbett haben und deren Samen meist keine große Schwimmfähigkeit besitzen. Es ist so, als ob die Moospolster diese Samen beim Filtrieren des Wassers abfangen. Wir finden häufig Vorwölbungen, Häkchen u. dgl. an diesen Samen.

Der andere Samentypus ist durch eine schwere Benetzbarkeit und geringe Adhäsionsfähigkeit ausgezeichnet, Eigenschaften, die durch das Einbeulen der dünnen Außenwände der Testa oder der Sporenhaut erzielt werden. Die in den Höhlungen an der Außenhaut gefangene Luft verhindert das Benetzen und, da die Außenhaut kutikularisiert ist, so dringt in den Hohlraum der Zellen nur sehr langsam das Wasser ein. Der in sich geschlossene Zellraum (der wahrscheinlich mit Wasserdampf gefüllt ist) zieht sehr langsam das Wasser durch die Mikropyle oder die Keimporen an. Wenn sich dann das Zell-Lumen mit Wasser gefüllt hat, wölbt sich die Außenwand vor, ja sie kann sogar zur Papille werden. Charakteristisch ist der verspätete Eintritt der Benetzbarkeit. Die an sich schwimmfähigen Feilspsansamen können so sehr lange herumvagabundieren, bis sie endlich in tiefere Schichten kapillar eingesogen werden, durch das versinkende Regenwasser in größere Bodentiefe gelangen. Wir finden sie daher sehr häufig bei obligaten

Keim-Mykotrophen. Es bestehen auch hier gute Beziehungen zur Art des Standortes und zur Art der Keimung. Besonders beim Einziehen in den Boden wird das Verhältnis der Größe der Samen zu der der Poren des Bodens eine gewisse Rolle spielen.

Recapitulation

Seeds, shaped like file-raspings, and similar structures are excellent means, as is well known, to an easy distribution by wind. This however can hardly be the sole biological sense of these seeds, as we find seeds of quite similar forms embedded in pulpous fruits and even in the deepest forest, where no currents of air are noticeable.

There surely must be some other points to be considered. Here must be mentioned the floating-away of seeds and the way they are drawn by capillarity into the soil. Especially in forests these „file-raspings seeds“ may be carried to those parts, where the rain water becomes submerged, and thus they arrive at places, where dissolved humus substances are accumulating richly and eventually may be deposited in deeper layers.

Two contrasting types of seeds with regard to their ability to get easily moistened and to adhere to moist bodies, are to be distinguished. Firstly the easily moistened and well adhering seeds. They are found, where they are destined not, to float too far, and should not be drawn too deeply into the soil. This are especially the seeds of Ephyphytes and Insectivores, and of those plants as well, which find a suitable bed of germination in wet soil and have little ability to float. It seems, as if the moss pulvinus etc. catch the seeds, in filtering the water. Frequently we find vaults, little hooks and the like, on these seeds.

The second type of seeds does not take moisture easily and has an insignificant capability of adhesion which is caused by incurvations of the thin outer wall of the testa or the sporodermis. The air, enclosed in the caves of the outer wall, prevents the moistening, and as the epidermis is cuticularised, the water penetrates the hollow space of the cells very slowly only. The cell room closed in itself (probably filled with aqueous vapours), absorbs the water very slowly through the micropyle or the germ pores. When the cell lumen has become filled the outer wall begins to vault and may even become a papille. Characteristic is the delayed beginning of the moistening. For this reason, the „file-raspings seeds“, though able to float, may wander about a long time, until at last, attracted by capillarity they are drawn into deeper layers and with the submerging rain water arrive at a greater depth of the soil. Therefore we frequently find them on the obligate mycotrophes. Here also exist distinct relations to the nature of the habitat and the way of germination. Especially when they are being drawn into the soil, the proportion of the size of the seeds to the size of the pores of the soil is of a certain importance.

Literatur

1. NEGER: Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage. Stuttgart 1913. —
2. TUBEUF: Monographie der Mistel. Oldenbourg, München 1923. —
3. FUCHS u. ZIEGENSPECK: Aus der Monographie des Orchis Traunsteineri Saut. I. Teil. Mez, Arch. II. 1922. — II. Teil: Mycorhiza und Boden. Mez.

- Arch. III. 1923. — III. Teil: Entwicklungsgeschichte einiger deutscher Orchideen. Mez, Arch. V. 1924. — V. Teil: Die Pilzverdauung der Orchideen. Mez, Arch. V. 1924. — 4. HAUSS: Flugeinrichtungen bei Samen. Mez, Arch. XX. 1927. — 5*. KERNER v. MARILAUN: Pflanzenleben. Bd. I u. II. Lpz.-Wien 1891. — 5**. MALGUTH: Biologische Eigentümlichkeiten der Früchte epiphytischer Orchideen. Inaug.-Diss. Breslau 1901. — 6. KOCH, LUDWIG: Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen. Heidelberg 1887. — 7. BRUCHMANN: Über die Prothallien und die Keimpflanzen mehrerer europäischer Lycopodien. Gotha 1898. — 8. BURGEFF: Zur Biologie der Orchideen-Mycothiza. Inaug.-Diss. Jena 1909. — 9. BERNARD, NOEL: Recherches expérimentales sur les orchidées. Revue Générale de Botanique. Tome XVI. Nr. 191/192. Paris 1904. — 10. MATTERN: Die Physiognomie eines Buchenwaldes. Mez, Archiv XXII. 1928. — 11. BEER, J. G.: Beiträge zur Morphologie und Biologie der Familie der Orchideen. Wien 1863. — 12. ENGLER u. PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Lpz. (seit 1887). IV, 1: DRUDE: Ericaceae. — 13. JOHOW: Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens. Pringsheims Jahrb., Bd. 16. — 14. ERNST, A., und BERNARD, C.: Entwicklung des Embryos etc. von *Burmannia cand.* u. *Burmannia Champ.* Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg. XXV. 1912. — Entwicklung des Embryos etc. von *Burmannia coel.* Ann. Jard. Bot. Buit. XXVI. 1912. — Embryologie von *Burmannia tub.* Ann. Jard. Bot. Buit. XXVIII. 1914. — 15. WETTSTEIN: Handbuch der systematischen Botanik. 3. Aufl. Lpz.-Wien 1924. — 16. GOEBEL: Spezielle Organographie der Samenpflanzen. Teil III. Jena 1923. — 17. LOTSY: Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Jena 1909. — 18. WIRZ: Beitr. z. Entwicklungsgesch. v. *Sciaphila spec.* etc. Flora n. F. I. Bd. 1910. — 19. GILG: Gentianaceae in Engler-Prantl. Tl. IV. Abt. 2. Lpz. 1895. — 20. SCHUMANN: Asclepiadaceae in Engler-Prantl. Tl. IV. — 21. MATTHES u. SCHÜTZ: Über den Samen von *Nerium Oleander* L. in d. Festschr. f. Alex. Tschirch. Lpz. 1926. — 22. MEINKE: Atlas und Bestimmungsschlüssel zur Pollen-Analyse. Mez, Arch. XIX. 1927. — 23. BITZEK: Der Centrospermen-Ast der Dikotylen. Mez, Archiv, XXII, 1928. — 24. ENGLER: Balanophoraceae in Engler-Prantl. 3, 1. — 25. WINKLER: Über eine *Rafflesia* aus Zentralborneo. Planta IV, Heft 1/2. Bln. 1927. — 26. HIERONYMUS: Santalaceae in Engler-Prantl, 3, 1. — 27. GOEBEL: Pflanzenbiologische Schilderungen. Tl. I u. II. Marburg 1891. — 28. FRITSCH: Gesneraceae in Engler-Prantl. IV, 3b. — 29. DECAISNE-MAOUT: Traité Générale de Botanique. 1868. — 30. DIELS: Droseraceae, Das Pflanzenreich von A. Engler. IV. Hft. 26. Lpz. 1906. — 31. ZIEGENSPECK: Referat über *Kainradel*, E: Beiträge zur Biologie von *Hydrolea spinosa* L. mit besonderer Berücksichtigung von Fruchtwand und Samenentwicklung (Sitzbericht Ak. Wien. Math.-Naturwiss. Kl. 1927) im Bot. Echo S. 248.

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: 1929

Band/Volume: [26](#)

Autor(en)/Author(s): Fleischer Ella

Artikel/Article: [Zur Biologie feilspanförmiger Samen 86-132](#)