

Zur Kenntnis des Mechanismus der Samenausschleuderung von *Oxalis*.

Von

Fritz Overbeck.

Mit 12 Textfiguren.

Einleitung.

Bei der Samenausschleuderung der *Oxalis*-Arten handelt es sich nicht um den sonst so häufigen Fall, daß irgendwelche Teile der Fruchtknotenwand dabei mechanisch wirksam sind oder den Schleudermechanismus tragen, sondern darum, daß der Mechanismus am Samen selber sitzt und ein Teil des Samens den andern fort-schleudert.

Die Beobachtung dieses Vorgangs ist frühzeitig gemacht worden, und schon in Schkurs Botanischem Handbuch I (1791) findet sich eine Beschreibung der *Oxalis*-Samen sowie ihrer Ausschleuderung; dazu eine Abbildung auf Tafel 125. Schkur schreibt: „... jeder Saame ist in dem Behältnisse noch von einem besonderen weißen Umschlag umgeben. Wenn sich das Saamenbehältnis bey der Reife öffnet, daß die äußere Luft auf den Umschlag wirkt, so springt derselbe mit einer Schnellkraft auf, wirft den Saamen weit von sich und der Ueberzug bleibt zurück.“ — De Candolle nennt in seiner Pflanzenphysiologie Röper als den Entdecker der Samenausschleuderung von *Oxalis*. Röper weist dieses Urhebertum aber von sich und führt in den Anmerkungen seiner Übersetzung der De Candolle-schen Physiologie verschiedene Autoren an, die den Vorgang vor ihm beschrieben haben. Diese älteren Berichte besagen im wesentlichen nichts anderes als der Schkurs; von Interesse ist darüber hinaus nur die Deutung jenes weißen Umschlags als Arillus, die ihm De Candolle und Gärtner geben. Auch Bischof spricht von einem Arillus. Johs. Gärtner schreibt: „Arillus carnosus

albus semen totum involvens, primum glaber et undique clausus, demum vero apice elastice dehiscens et in se revolutus, corrugatusque semen cum ingenti impetu explodens.“ Tatsächlich handelt es sich nicht um einen Samenmantel; es ist vielmehr das äußere Integument, das sich zu der weißen Schleuderschicht ausbildet. Aber auch ohne diese Verhältnisse gerade durch Untersuchung einer jungen Samenanlage festgestellt zu haben, wendet sich Auguste de Saint-Hilaire gegen die Auffassung seiner Vorgänger. Er meint, um einen Arillus könne es sich nicht handeln, da die fragliche Schicht bei *Oxalis* einen vollkommen geschlossenen Sack bilde, während die wahren Samenmäntel an einem Ende offen seien, und so spricht er von einem *tégument extérieur charnu*. Die Entstehung der elastischen Hülle bei *Oxalis* aus dem äußeren Integument hat auch Treviranus richtig erkannt, allein die fälschliche Bezeichnung Arillus behält er bei. In späterer Zeit hat Lohde die Samenauskleuderung beschrieben, und ungefähr gleichzeitig Hildebrand, der zum ersten Mal versucht den Mechanismus näher aufzudecken, ohne aber zum Beleg seiner Erklärung das Experiment genügend heranzuziehen. Das tut zum ersten Mal Zimmermann, aber doch nicht so, daß nicht gegen seine Versuche schwerwiegende Einwände zu machen wären. Später liefert Chauvel noch einmal eine Erklärung des Schleudervorgangs, aber auch wieder rein aus dem oberflächlich Gesehenen heraus auf gewisse physiologische und physikalische Verhältnisse schließend und ohne seine Theorie durch irgend einen Versuch zu stützen.

Es fehlte bei alle diesen Arbeiten das exakte experimentelle Vorgehen, wie es auf ähnlichen Gebieten zuerst von Steinbrinck durch Versuch und Messung angewandt wurde und dessen sich v. Guttenberg bei seinen Untersuchungen über den Mechanismus von *Ecballium* und *Cyclanthera* bedient hat. So erschien es denn angebracht, angesichts der verschiedenen, einander widerstrebenden Arbeiten, in denen das fragliche Problem außerdem immer nur als Bruchteil einer größeren Arbeit in wenigen Absätzen abgetan wurde, noch einmal die Frage aufzuwerfen und zu versuchen, Klarheit zu schaffen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Jost, unter dessen Leitung diese Arbeit entstand, bin ich dafür zu wärmstem Dank verpflichtet. Auch Herrn Professor Lieske danke ich für das Interesse, das er diesen Untersuchungen entgegenbrachte.

Abschnitt I.

Bau des Fruchtknotens, der Samenanlagen und ihre Entwicklung zum Samen.

Der Fruchtknoten ist 5 fächerig. Die Samenanlagen sind anatrop und hängend mit ventraler Raphe; ihre Lage ist zentralwinkelständig. In jedem Fache entwickeln sich ein bis viele Samen. Bei *Oxalis acetosella*, an die ich mich in erster Linie bei meinen Untersuchungen gehalten habe, und auf die sich die folgenden Angaben beziehen, soweit es nicht anders vermerkt ist, sind es ein bis drei Samen in jedem Fache.

Die folgenden Befunde hinsichtlich des Baus der Samenanlagen stimmen mit den kurzen Angaben Hofmeisters überein und den

etwas eingehenderen Untersuchungen Billings, stehen aber im Widerspruch zu denen von Lohde und Chauvel. Ein Nucellus ist zur Zeit der Befruchtung nicht mehr vorhanden. Die beiden Integumente sind gut ausgebildet. Das innere Integument (Fig. 1) besteht zu dieser Zeit aus vier Zellagen, von denen die innerste durch besonders dichten Inhalt auffällt. Sie und die beiden folgenden Lagen werden aus annähernd kubischen Zellen gebildet. Die vierte, also äußerste Lage des inneren Integumentes besteht aus Zellen, die in der Längsrichtung der Samenanlage stark gestreckt sind und im Querschnitt eine viel geringere Größe besitzen als die übrigen Zellen des inneren Integuments. Aus dieser Zellage geht die spätere Hartschicht des Samens hervor. Das äußere Integument wird auf der der Placenta zugekehrten Seite (Funikulus-Seite) von 7 bis 8 Zellagen gebildet.

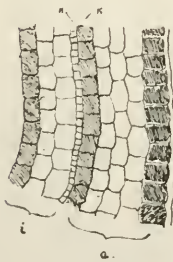


Fig. 1.

Oxalis acetosella.
Querschnitt durch die junge Schleuderschicht und inneres Integument.

a = Äußeres, i = inneres Integument, H = junge Hartschicht, K = Kristallschicht.

Bis zur gegenüberliegenden, in der Samenanlage nach außen gewendeten Seite aber gehen die Lagen auf drei herunter. In der innersten Lage hat man kubische, sehr inhaltreiche Zellen; in der darauf folgenden weniger regelmäßige, und in der äußersten Lage parallelepipedische, radial leicht gestreckte Zellen, die sich wiederum durch einen sehr dichten Inhalt auszeichnen. Hierüber liegt als Abschluß nach außen ein kutikulaähnliches Gebilde, das bereits vor der Befruchtung eine merkwürdige Dicke zeigt und das weiterhin

noch Gegenstand eines besonderen Interesses sein wird. Der Funikulus ist derartig mit dem äußeren Integument verwachsen, daß er der Samenanlage aufliegt wie die Raupe dem Raupenhelm. Dadurch wird in der Chalazagegend eine Art Höcker gebildet, dem, wie wir später sehen werden, eine Bedeutung bei der Samenausschleuderung zukommt. Der dünne Gefäßstrang, der den Funikulus durchzieht, löst sich an der Chalaza in ein kleines Büschel auf, von dem aus sich noch einige gestreckte Zellen gegen die Basis des Embryosacks erstrecken.

Verfolgt man den Verlauf der Entwicklung der beiden Integumente nach der Befruchtung, so zeigt sich, daß die drei inneren Lagen des inneren Integuments allmählich durch das Endosperm verdrängt werden und vollständig verschwinden. Die Außenmembran des Endosperms, die ursprüngliche Embryosackwand also, erfährt schließlich als Abgrenzung gegen die Hartschicht eine Verkorkung oder Kutisierung. Erst durch mehrmaliges Aufkochen mit 20 % Kalilauge lassen sich die mit Sudanglyzerin kräftig färbbaren Stoffe aus der Membran entfernen. Die Elemente der nun folgenden Hartschicht verdicken sich erst spät, und noch zu einer Zeit, wo die unter ihr liegenden Zelllagen bereits durch das Endosperm verdrängt sind und die erwähnte verkorkte Lamelle ausgebildet ist, erscheint die Hartschicht auf Querschnitten gewöhnlich gequetscht und zusammengedrückt. Schließlich aber verdicken sich ihre Membranen so weit, daß von den Zellumina nicht mehr viel übrigbleibt; das heißt, den auch später noch deutlich erkennbaren mittleren Lamellen werden zahlreiche Folgelamellen aufgelagert. An manchen Stellen bildet die Hartschicht eine doppelte Lage, und wo das der Fall ist, lassen ihre Zellen kleine Interzellularen zwischen sich. Kurz vor der Ausschleuderung der Samen — in den letzten 24 Stunden etwa — nimmt die Schicht eine kräftige Braunfärbung an.

Lohde macht ganz und gar andere Angaben. Nach ihm besteht das äußere Integument nur aus einer, das innere Integument aus zwei Zellagen. Die übrigen zur Zeit der Befruchtung noch vorhandenen Zellagen schreibt er dem Knospkern zu. So kommt er zu dem Befunde, daß bei den Oxalideen nicht die Integumente den Hauptanteil an der Bildung der Testa haben, sondern daß sie im wesentlichen aus dem Knospkern hervorgeht. Von Pax ist



Fig. 2.
Nahezu reifer
Samen, quer.

diese Angabe Lohdes übernommen worden. Chauvel erkennt zwar das Fehlen des Knospenkerns richtig, rechnet aber die Hartschicht zum äußeren anstatt zum inneren Integument. Zur selben Zeit, wo die Verdickung der Hartschicht beginnt, fängt die Schicht an, auf Querschnitten eine Wellung zu zeigen (Fig. 2), die immer ausgeprägter wird und am fertigen Samen schließlich zur Ausbildung von Rippen und Tälchen führt, die von der Mikropyle zum Chalazazende verlaufen (Fig. 6). Diese Wellung kommt durch ungleichmäßiges Wachstum des Endosperms zustande, das an Orten, wo die Rippen entstehen sollen, mehr Zellen ausbildet, als dort, wo die Tälchen zu liegen kommen.

Gehen wir jetzt zum äußeren Integument über, so finden wir in seiner innersten Lage eine verschiedenartige Ausbildung der Zellen, je nachdem, ob sie einem Tälchen oder einer Rippe der



Fig. 3.

Hartschicht u.
Kristallschicht
auf einer Rippe
in späterem Zu-
stand.

H und K wie
in Fig. 1.

Hartschicht anliegen. Die Zellen, die in einem Tälchen liegen, führen in einem späteren Zustande je einen Kristall von Kalziumoxalat. Es handelt sich meist um rhombische Tafeln, die zugespitzt sind und die die Zellen fast ganz ausfüllen. Anders ist es bei den Zellen, die auf einer Rippe liegen: Hier fehlen die Kristalle. Die äußeren Tangentialwände sind, wie die der Tälchenzellen überhaupt, dünn; die inneren Tangentialwände, sowie die Radialwände dieser auf den Rippen liegenden Zellen aber sind stark verdickt (Fig. 3). Wenn das äußere Integument sich bei der Samenausschleuderung löst, bleiben von der Kristallschicht diese verdickten Radialwände sowie die inneren Tangentialwände auf der Hartschicht stehen und tragen zur Vermehrung der Rauigkeit ihrer Oberfläche bei. Davon wird aber weiterhin noch zu reden sein.

Ogleich das äußere Integument sich also nicht ganz vollständig ablöst, wird der Einfachheit wegen später, wenn vom Abspringen der „Schleuderschicht“ die Rede sein wird, nicht jedesmal wiederholt werden, daß einige Reste der Kristallschicht auf der Hartschicht sitzen bleiben. Die Zellen dieser Kristallschicht standen ursprünglich den übrigen des äußeren Integuments an Größe nicht nach; zur Zeit der Samenausschleuderung aber sind sie bei weitem die kleinsten Elemente. Auch die Größenverhältnisse der übrigen Zellagen verschieben sich im Laufe der Entwicklung. Sowohl die Zellen der Epidermis, wie die der zweitinnersten Lage sind später

bedeutend kleiner, als die der mittleren Lagen, während zur Zeit der Befruchtung keine nennenswerten Größenunterschiede bestanden.

Abgesehen von der Kristallschicht ist das ganze äußere Integument von einer Zeit ab, wo die Elemente der Hartschicht anfangen sich zu verdicken, reichlich mit Stärke angefüllt, und zum Schluß, wenn die Hartschicht braun geworden ist, macht das Integument den Eindruck einer durchscheinenden fleischigen Hülle, die den braunen Samen allseitig umgibt. Diese Hülle – der weiße Umschlag, wie Schkur sagt – ist es, die das Fortschleudern des Samens bewirkt und die deshalb als Schleuderschicht bezeichnet sein möge.

Das erwähnte kutikulaartige Gebilde ihrer Außenseite, das schon anfangs durch seine Dicke und frühzeitige Ausbildung aufgefallen war, hat jetzt eine außerordentliche Dicke erreicht, besonders im Vergleich mit den Membranen der darunterliegenden Zellen (Fig. 4). Auf der Funikuluseite des ausgebildeten Samens wurde ihre Dicke mit $11\ \mu$ gemessen. Bis zur gegenüberliegenden, in der Kapsel nach außen gekehrten Seite verringert sie sich um gut die Hälfte; durchschnittlich wurden hier $5\ \mu$ gemessen. Dies führt also, ebenso wie die Abnahme des äußeren Integuments selbst, die oben beschrieben wurde, zur Bildung eines Ortes geringsten Widerstandes, an dem später das Aufreißen der Schleuderschicht erfolgt. Diese auch in der Literatur mehrfach erwähnte, aber niemals näher charakterisierte „Kutikula“ zeigt zunächst Reaktionen der Suberin- und Kutinstoffe. Das heißt, sie färbt sich mit Sudanglyzerin lebhaft rot, mit Chlorzinkjod gelbbraun und widersteht konzentrierter Schwefelsäure. Chlorophylllösung färbt grün. 20% Kaliumhydroxyd führt beim Erwärmen augenblicklich, ohne daß es bis zum Sieden erhitzt zu werden braucht, zur Bildung von gelblichen Klumpen, die sich schließlich in der Lauge lösen. Auch 10% Kaliumhydroxyd ruft unter den gleichen Bedingungen nach einiger Zeit dieselben Erscheinungen hervor. Auffällig ist indessen schon, daß selbst in der Kälte 20% Kaliumhydroxyd nach mehrstündiger Einwirkung zu lösen vermag. Wendet man 30% Kalilauge an, so geschieht das in der Kälte bereits nach einigen 10 Minuten. Es ist dann gut zu verfolgen, wie zunächst das ganze Gebilde schwammartig aufgetrieben wird und alsdann jene gelblichen Klumpen bildet, die vermutlich aus Kaliseifen



Fig. 4.
Außenhaut.

bestehen. Kochendes Wasser sowie siedendes Öl blieben ohne Einwirkung. In all diesen Fällen widersteht jedoch der Kalilauge zunächst eine dünne äußere Lamelle, die erst nach stärkerem Erhitzen mit 20% Kalilauge verschwindet. Dieses Häutchen ist zweifellos eine echte Kutikula. In dem übrigen Teil der Membran hat man es aber mit etwas anderem zu tun. Es kann sich auch nicht um etwas handeln, das unter den Begriff „Kutikularschicht“ fallen würde, um kutisierende Stoffe also, die in Kohlehydratlamellen eingelagert sind; denn eine eigentliche Kohlehydratunterlage ließ sich nicht nachweisen, und das Verhalten gegen Kalilauge ist durchaus verschieden von dem der Kutikularschichten von Blättern bei *Agave*, *Ilex* und *Ficus elastica*, die zum Vergleich herangezogen wurden. Denn während bei diesen die fraglichen Schichten erhalten bleiben und nur die kutisierenden Substanzen entfernt werden, verliert die Schicht bei *Oxalis* jede Membran- oder Lamellenform. Der größte Teil ihrer Substanz bildet die beschriebenen gelben Klumpen. Daneben tritt aber auch noch eine feinkörnige ebenfalls gelbe Masse auf, die aber nicht als Grundlage der Schicht angesehen werden kann und die, wenn sie überhaupt stofflich anders beschaffen ist, nur eine verhältnismäßig schwache Einlagerung darstellt. Nach Einwirkung von Fettlösungsmitteln, Ather und Chloroform zeigte die Schicht keine Veränderungen in ihrem Verhalten. Eigentümlich und durchaus abweichend von dem der Suberin- und Kutinstoffe ist folgendes Verhalten: Mit Methylenblau tritt, abgesehen von der dünnen echten Kutikula, eine sehr kräftige blaviolette Färbung ein, die sich auch nach Einbettung in Glyzeringelatine hält, während alle übrigen Teile der Schleuderschicht sich darin entfärben. Es wurden nun Reaktionen auf die verschiedensten Membransubstanzen angestellt, soweit man deren Vorhandensein nur irgend für möglich halten konnte. Die Methylenblaufärbung ließ an Pektinstoffe denken. Versuche mit Rutheniumrot ergaben indessen nur eine sehr schwache Färbung, auch wenn der Farbstoff in ammoniakalischer Lösung angewandt wurde. Färbungen mit Anilinsulfat und Phloroglucinsalzsäure auf Lignin verliefen ebenfalls erfolglos. Mit Phloroglucin erhielt man zwar eine sehr schwache gelbrötliche Färbung, aber nicht die geringste Andeutung von violettrot. Daß verholzende Stoffe nicht wesentlich am Aufbau beteiligt sein können, ergibt sich auch daraus, daß die Lamelle nach 24stündiger Behandlung mit Javellewasser, das ja die Ligninstoffe in kurzer Zeit entfernt, keine Veränderungen

zeigt. Es sei nun eine interessante Färbung erwähnt, über deren Bedeutung sich allerdings zurzeit noch nicht viel sagen läßt.

Eine besonders auffällige Eigenschaft der dicken „Kutikula“ ist ihre große Elastizität. Beim Aufspringen der Schleuderschicht kontrahiert sie sich um rund 35 % ihrer ursprünglichen Länge. Das ist für ein derartig dickes Membrangebilde eine ungewöhnliche Kontraktion. Durch diese rein äußerliche Ähnlichkeit mit dem Verhalten der elastischen Fasern des tierischen Bindegewebes veranlaßt, wurde die Wirkung zweier Elastin-Farbstoffe versucht. Der erste war der bekannte „May-Grünwald“ (Methylenblau-Eosin). Daß er auch hier, wie sonst bei den Elastinsubstanzen, eine kräftige Blaufärbung ergab, sagt noch nichts Neues, da sich die dicke Lamelle auch mit reinem Methylenblau gut färbte. Beim zweiten handelt es sich um einen neuen noch nicht veröffentlichten, amphochromen Teerfarbstoff „Elastin H“ (Hersteller Dr. Karl Hollborn, Leipzig) über den zurzeit noch nicht mehr mitgeteilt werden kann, als daß seine Elastinfärbung in der histologischen Technik für spezifisch gelten kann. Seine Verwendbarkeit bei pflanzlichen Objekten ist noch nicht näher untersucht; zweifellos würde er aber auch hier von Bedeutung sein, denn er ergibt im pflanzlichen Gewebe sehr schöne, ebenso kräftige wie klare Doppelfärbungen von rot und blau, die in Canadabalsam haltbar sind. Im vorliegenden Falle färbte er die dicke Außenmembran der Schleuderschicht rot und die darunterliegenden Zellagen blau. Das bedeutet wieder die Farbreaktion der elastischen Fasern. Bei *Agave* und *Ficus* färbte sich die Kutikula nicht, wohl aber die verholzten Elemente der Gefäßbündel. Daß aber die Ursache der Färbung bei *Oxalis* nicht in Ligninstoffen zu suchen ist, geht aus dem oben Gesagten hervor. Weitere Farbreaktionen sind folgende: Safranin kirschrot. (Diese Farbe nehmen im allgemeinen plasmatische, verholzte und verkorkte Elemente an.) Die orangerote, für Pektinstoffe charakteristische Färbung trat nicht ein, die anfangs nach der starken Methylenblaufärbung erwartet wurde. Benzoazurin: färbt nicht. Benzopurpurin: schwach orangerot. Hämatoxylin-Ehrlich: färbt nicht. Jodjodkalium: gelbbraun.

Nach alledem ist es klar, daß man es hier mit einem noch unbekanntem Membranstoff zu tun hat, dessen chemische Zusammensetzung leider nicht untersucht werden konnte. Es mußte vielmehr genügen, ihn durch die angeführten Reaktionen einigermaßen charakterisiert zu haben. Es braucht wohl kaum gesagt zu werden,

daß nähere Beziehungen zwischen ihm und dem Elastin, dessen Farbreaktion er gibt, äußerst unwahrscheinlich sind, schon da sich die elastischen Fasern gerade durch ihre Resistenz gegen Kalilauge auszeichnen. Eine Lamellierung konnte trotz der Dicke innerhalb des fraglichen Stoffes nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Von außen nach innen gerechnet sind nur folgende drei „Schichten“ zu unterscheiden: Die echte Kutikula, die dicke Schicht des fraglichen Stoffes und die darunter liegenden Zellulosemembranen der ersten Zellage.

Über die Beschaffenheit der übrigen Teile der Schleuderschicht ist folgendes zu sagen: Nach Behandlung mit Javellewasser ergeben die Membranen mit Jodjodkalium und Schwefelsäure die Zellulosereaktion. Die Methylenblaufärbung ist nicht besonders kräftig und ist gar nicht zu vergleichen mit der der dicken Außenhaut. Bei Einbettung in Glyzeringelatine verschwindet sie sehr rasch wieder. Dennoch scheint das Gewebe reich an Pektinstoffen zu sein: Werden Schnitte mit Rutheniumrot vorgefärbt und dann mehrere Tage mit Kupferoxydammoniak behandelt zur Entfernung der Zellulose, so behalten sie Struktur und Färbung bei. Versucht man umgekehrt die Pektinverbindungen zu entfernen und die Zellulose zu erhalten, indem man Schnitte $\frac{1}{2}$ Stunde lang in 2% Salzsäure kocht, auswäscht und dann längere Zeit mit kochender 2proz. Kalilauge behandelt, so zerfällt das an und für sich schon zarte Gewebe vollständig. Man wird auch hieraus auf eine starke Beteiligung von Pektinverbindungen am Aufbau der Membranen schließen dürfen. Dem Kochen mit verdünnter Säure, ohne nachfolgende Behandlung mit kochender 2proz. Kalilauge, widerstehen die Schleuderschichten. So wurden Schnitte 9 Stunden mit 5% Schwefelsäure bei 90° behandelt und auch zeitweise aufgeköcht, ohne daß die Membranen sich stark veränderten. Hemizellulosen scheinen also nicht oder nur wenig vorhanden zu sein.

Abschnitt II.

Die Ausschleuderung der Samen.

Die chasmogamen Frühlingsblüten von *Oxalis acetosella* erheben sich an ihren Blütenstielen über die Laubblätter hinaus. Ist die Befruchtung vollzogen und fallen die Blütenblätter ab, so erfolgt dicht unterhalb des Kelches eine Abwärtskrümmung des Blütenstieles, und die junge Kapsel wendet sich nunmehr nach unten und

hält sich in der Höhe der Laubblätter. Kurz vor der Reife aber, etwa zur selben Zeit, wo die Hartschicht des Samens anfängt, sich zu bräunen, richtet sich die Kapsel wieder senkrecht in die Höhe, hebt sich über die Laubblätter hinaus und verschafft so den Samen ein freies Schußfeld.

Auch die kleistogamen Sommer- und Herbstblüten, die sich oft halb unter dem Laub des Waldbodens verborgen halten, erheben sich zur Zeit der Samenreife über die Laubblätter heraus; dabei führen die Blütenstiele die eigenartigsten karpotropischen Krümmungsbewegungen aus, um die Kapsel in die günstigste Lage zu bringen.

Die Ausschleuderung selber erfolgt, wie schon erwähnt, dadurch, daß die aus dem äußeren Integument hervorgegangene Schleuderschicht auf einer Reißlinie auseinanderplatzt, sich mit großer Heftigkeit zurückrollt und dabei den Samen fortschleudert. An seinem Mikropylenende läuft er spitz zu, und die Schleuderschicht zeigt hier ein gut entwickeltes Hilum und am gegenüberliegenden Ende eine ähnlich gestaltete zäpfchenartige Bildung, die aus dem Höcker hervorgegangen ist, den der Funikulus an der Samenanlage in der Chalazagegend bildete. Dieses sind die beiden stärksten Punkte der Schleuderschicht, und zwischen ihnen erfolgt, entlang der am stärksten konvexen Linie des Samens, der Riß. Ein Trennungsgewebe, derart, daß die voneinander weichenden Zellen sich in ihrer Mittellamelle trennen, ist nicht ausgebildet; das zeigen die zerrissenen Membranen längs des Risses an der abgesprungenen Schleuderschicht. Aber dadurch, daß sowohl die Schleuderschicht selbst, als auch ihre dicke Außenhaut auf dieser Linie dünner, als an anderen Stellen ist, und die beiden genannten Verdickungen ein Weitergehen des Aufreißens verhindern, sind Ort und Ausdehnung des Risses von vornherein festgelegt. Die Orientierung des Samens innerhalb der Kapsel ist so, daß die Reißlinie nach außen gekehrt ist.

Nun erfolgt das Zurückrollen der Schleuderschicht, und zwar mit so großer Geschwindigkeit, daß sich der Vorgang mit den Augen nicht verfolgen läßt. Sie findet dabei ein Widerlager an den Radialwänden der Kapsel und an der Placenta und schleudert den Samen weit fort. Nach meinen Beobachtungen bekommt dabei die Kapsel erst in diesem Augenblick einen Riß, wird also regelrecht aufgeschlagen. Wenigstens habe ich an den reifen Kapseln vor der Ausschleuderung nie einen Riß bemerken können. Jedoch ist die Reißstelle gut vorgebildet (Fig. 5); denn während man an allen

anderen Teilen der Kapseln ein lückenloses Gewebe findet, liegt hier eine Anzahl von kleineren Zellen in außerordentlich lockerem Verband; sie lassen große Interzellularen zwischen sich und trennen sich bei der Samenausschleuderung so voneinander, daß selten Zellen dabei zerrissen werden.

Um an reifen Samen das Zurückrollen der Schleuderschicht verfolgen zu können, brachte ich Samen in erstarrende Gelatine und Gummi arabicum von bereits so fester Konsistenz, als es nur möglich war, ohne den Samen vorzeitig beim Einbringen zum Springen zu bringen. Allein ohne Erfolg. Auch in diesem dichteren Medium erfolgte die Bewegung mit nicht sichtlich verringerter Geschwindigkeit. Es läßt sich aber ein Einblick in den Vorgang

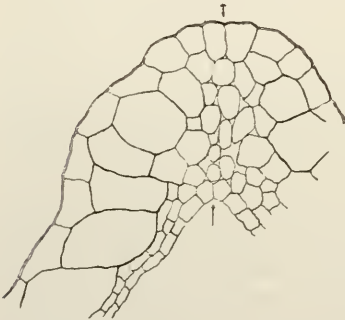


Fig. 5.

Oxalis acetosella. Querschnitt durch die Wandung eines Kapselfaches an der Aufrißstelle.

gewinnen nach Beobachtung unreifer Samen, bei denen die Schleuderschicht gerade anfängt, sich abzuheben, wenn man sie verletzt, und nach Betrachten abgesprungener Schleuderschichten, die durch längeres Liegen in Alkohol ihre Einrollung zum Teil rückgängig gemacht haben. Bis zu dem Augenblick, wo sich die Schicht vom Samen vollständig losgelöst und umgestülpt hat, so daß die ursprüngliche Außenseite nach innen zu liegen gekommen ist, hat sie eine Bewegung um die lange Achse des Samens gemacht. Den

Endzustand dieses Vorganges zeigt Fig. 7. Dann aber erfolgt eine andere Bewegung, die am einfachsten dadurch gekennzeichnet ist, daß das Hilum und die ihm gegenüberliegende zweite zäpfchenartige Verdickung sich einander nähern, bis die dann gänzlich zusammengerollte Schleuderschicht das Aussehen der Fig. 8 zeigt. Die Rippen und Tälchen des Samens, die auch an der Schleuderschicht ausgeprägt sind, werden also bei dieser zweiten Bewegung mit ihren Enden zusammengebogen, während sie bei der ersten Bewegung verhältnismäßig gestreckt bleiben. Vor dem Ausschleudern, sowie im Stadium der Fig. 7 laufen Rippen und Tälchen in zwei Punkten zusammen: im Hilum und an der Stelle der zweiten zäpfchenartigen Verdickung. Nun aber, wo diese beiden Punkte sich fast bis zur Berührung einander genähert haben, scheinen

Rippen und Tälchen von einem einzigen Punkt auszustrahlen. Es soll übrigens im vorhergehenden nicht gesagt sein, daß bei der Einrollung die beiden Bewegungsarten tatsächlich zeitlich scharf voneinander getrennt verlaufen. In Wahrheit wird die zweite ihren Anfang nehmen, ehe die erste vollkommen beendet ist, und die scharfe Trennung der beiden voneinander wurde nur vorgenommen, um den ganzen Vorgang durch Zerlegung in zwei Komponenten anschaulicher machen zu können.

An dieser Stelle sei auf eine irreführende Abbildung aufmerksam gemacht, die sich in Baillons Hist. des plantes und Dictionnaire botan. findet und von dort von Engler-Prantl und v. Wettstein übernommen wurde. Baillon zeichnet an der zurückrollenden Schleuderschicht eine Streifung, die gerade senkrecht zu der tatsächlich vorhandenen, nämlich zu den Rippen und Tälchen ver-



Fig. 6.

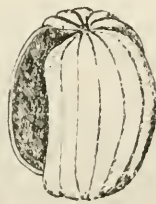


Fig. 7.



Fig. 8.

Fig. 6. *Oxalis acetosella*. Reifer Same ohne Schleuderschicht.

Fig. 7 und 8. Schleuderschicht (siehe Text).

läuft. Wahrscheinlich hat er sich durch das Aussehen der abgesprungenen Schleuderschicht (Fig. 8) irreführen lassen und war der Meinung, daß in der Richtung der langen Achse der Schleuderschicht auch die lange Achse des Samens gelegen habe. Dafür spricht auch seine Darstellung der abgesprungenen Schleuderschicht, die beim Ausschleudern des Samens in der Kapsel stecken geblieben und durch den Spalt eines geöffneten Kapsel-faches hindurch sichtbar ist. Sie wendet hier ihren Riß nach außen. Diese Abbildung muß gleichfalls zu falschen Vorstellungen führen; denn normalerweise liegt die Schleuderschicht, die übrigens in den meisten Fällen mit dem Samen aus der Kapsel herausspringt, so in ihrem Fache, daß der Riß der Innenseite der Placenta zugewendet ist, wie man es nach den Bewegungen, die sie vollführt, auch gar nicht anders erwarten kann.

Die Trennung der Schleuderschicht von der Hartschicht erfolgt in der Kristallschicht, wobei ihre dünnen Membranen einfach zerreißen. Dabei bleiben die größeren Teile der Zellen samt den Kristallen an der Oberfläche der Hartschicht des Samens haften. Aber auch an der abgesprungenen Schleuderschicht kann man sehr häufig die feinen Membranreste der zerrissenen Kristallschicht wahrnehmen. Lohde, der dieses Zerreißen innerhalb der Kristallschicht gar nicht bemerkt hat, vielmehr der Meinung gewesen sein muß, die Loslösung der Schleuderschicht erfolge auf der Hartschicht selbst, wundert sich darum sehr begreiflicherweise über das plötzliche Verschwinden der Kristalle aus der Schleuderschicht.

Eine wichtige Rolle im Schleudermechanismus spielen die Rippen und Tälchen des Samens oder allgemeiner die Gestaltung seiner Oberfläche. Schon Ballerstädt hat bei *Oxalis stricta* und



Fig. 9.
Reifer Same
von *O. stricta*
ohne Schleuder-
schicht.

O. corniculata darauf hingewiesen, daß die seitlichen Furchen, in die die Erhebungen der Schleuderschicht hineinpassen, als Schienen wirken, die die Bewegung nach vorn vorschreiben. Wäre der Samen glatt, liefe er Gefahr, nach oben oder unten umzuschlagen. Das ist zweifellos richtig. Untersucht man aber die Samen anderer *Oxalis*-Arten, so findet man eine ganz verschiedenartige Gestaltung der Oberfläche und kommt dabei, über die spezielle Deutung der Streifung bei *O. stricta* hinaus, noch zu einem allgemeineren Gesichtspunkt, unter dem die Oberflächengestaltung der *Oxalis*-Samen zu betrachten ist.

Nach dem Material, das zur Untersuchung zur Verfügung stand, lassen sich drei verschiedene Typen unterscheiden. Zum ersten gehört *O. acetosella*. Auf jeder Seite des Samens befinden sich hier in der Regel 6 Längsrippen, die alle an der Mikropyle beginnen und zum Chalazaende verlaufen (Fig. 6). Der zweite ist der *O. stricta*-Typ (Fig. 9). Die Streifung verläuft hier quer. Außerdem umzieht den Samen in der Ebene der beiden größeren Achsen eine Ringfurche, aus der sich auf der Seite, auf der der Riß der Schleuderschicht erfolgt, noch ein hervorspringender Kiel erhebt. Zu diesem Typ scheint die Mehrzahl der *Oxalis*-Arten zu gehören. Festgestellt wurde dies bei *O. stricta*, *O. corniculata*, *O. sericea*, *O. ceratilis*, *O. europaea*, *O. Navieri*. Einen dritten Typus stellt *Biophytum* dar. Eine Streifung wie bei den beiden vorhergehenden fehlt, vielmehr ist der ganze Same mit Höckern

besetzt, die ebensogut in Längsreihen wie in Querreihen angeordnet betrachtet werden können.

Es scheint also zunächst nicht darauf anzukommen, daß diese oder jene Art von Furchung vorhanden ist, sondern daß überhaupt eine Rauhhigkeit vorhanden ist. Hätte man es mit einem glatten Samen zu tun, so würde er nur durch eine einzige, an der hinteren Kante angreifende, radial gerichtete Kraft (R) vorwärts getrieben werden (Fig. 11). Ist aber der Same rauh, so bieten sich außerdem auf beiden Seiten Angriffspunkte für tangential gerichtete Kräfte (T , Fig. 10). Dabei ist es von untergeordneter Bedeutung, wie die Rauhhigkeiten beschaffen sind. Welcher von beiden Samen, der rauhe oder der glatte, eine sicherere Führung seiner Bewegung erhält, ist klar. Beide stehen etwa in einem Verhältnis zueinander wie zwei Ruderboote, von denen man das eine mit einer Stange, die am Heck angesetzt ist, vor sich herschiebt, das andere dagegen mit zwei Stangen fort-

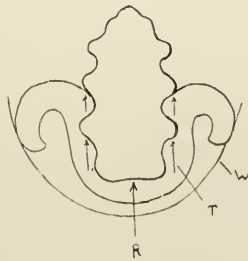


Fig. 10.

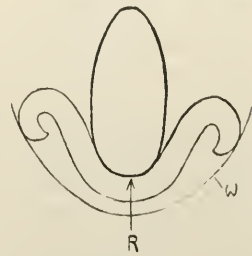


Fig. 11.

schiebt, die an den Dollen, also zu beiden Seiten mittschiffs, angesetzt sind. Das erste Boot sowie auch der glatte Same befinden sich zur angreifenden Kraft in einem labilen Verhältnis. Bei der geringsten Störung laufen sie Gefahr, nach der einen oder anderen Seite aus der Richtung zu schlagen. Das wird durch das Vorhandensein von Rauhhigkeiten am Samen und damit durch das Angreifen von tangentialen Kräften verhindert.

Bei dem *Oxalis acetosella*-Typus mit Längsstreifung lassen sich der Same und die beiden Hälften der Schleuderschicht mit einer beiderseitig gezähnten Zahnstange und zwei Zahnrädern vergleichen. Auf jeder Seite befindet sich eins, und sobald sie (an den Kapselwänden) Widerstand gefunden haben, treiben sie durch ihre Drehung die Zahnstange (den Samen) vorwärts. Daß eine derartige Anordnung in dem vorher entwickelten Sinn äußerst günstig wirken muß, ist einleuchtend. Beim *Biophytum*-Typus mit Höckern und entsprechenden Vertiefungen an Samen und Schleuderschicht liegen die Verhältnisse ähnlich. Auch hier ließe sich der Zahnradvergleich anwenden. Beim *Oxalis stricta*-Typ kommen die Rippen als solche.

da sie quer verlaufen, als Angriffspunkte von Tangentialkräften nicht in Frage. Allein sie tragen doch so viele Unebenheiten durch die erwähnten Reste der Kristallschicht, daß sicherlich die Reibung so groß ist, daß doch Tangentialkräfte zur Wirkung kommen. Das aber bewirken die Querreihen hier zweifellos: Sie verhindern, daß der Same nach oben oder unten umschlägt, wie es schon Ballerstädt zeigte; denn eine Bewegung um seine kleinste Achse ist dem Samen bei der Ausschleuderung unmöglich, solange er die Schleuderschicht, in deren Nuten die Rippen des Samens hineinpassen, nicht vollständig verlassen hat.

Hildebrands Ansicht über die Natur des Schleudermechanismus ist folgende: Die inneren Zellagen der Schleuderschicht befinden sich zur Zeit der Reife in einem stärker turgeszenten Zustande als die äußeren. Durch diese Turgordifferenz wird schließlich das Platzen der Schleuderschicht bewirkt, worauf sich der bereits beschriebene Vorgang der Zurückrollung und Samenaus schleuderung vollzieht. Zimmermann meint nun dagegen: „Sollte diese Erklärung richtig sein, so ist es klar, daß, wenn man solche Samen mit Mitteln behandelt, die die Turgeszenz aufheben, dieses Aufspringen nicht mehr erfolgen kann. Ich fand nun aber, daß nach mehrstündigem Liegen in 10proz. Salzlösung das Fortschleudern der Samen noch in derselben Weise erfolgt. Ferner beobachtete ich, daß an Schnitten von Samen, die tagelang in Spiritus gelegen hatten, auf Zusatz von Wasser sich die Außenschicht (Schleuderschicht) stets vom Samen abbiegt.“ Zimmermann ist der Ansicht, daß unter der Einwirkung der 10proz. Salzlösung jede Turgeszenz aufgehoben sein müsse. Wenn trotzdem noch ein Aufspringen der Samen erfolge, seien eben andere als Turgorspannungen dafür verantwortlich zu machen. Er führt dann auf Grund des eben angegebenen Verhaltens von Spiritusmaterial den Mechanismus auf Quellungserscheinungen der Membranen zurück, wobei die starke Außenhaut als Widerlage dient. Daß außerdem noch Turgeszenzverhältnisse mitwirken, stellt er übrigens nicht in Abrede. Eine Erklärung von Lohde, die aber nichts als eine Beschreibung des Schleudervorgangs ist und nichts Neues besagt, kann hier übergangen werden. Erwähnt sei noch seiner Eigentümlichkeit wegen das, was Chauvel sagt: . . . on constate dans ces éléments (in denen der Schleuderschicht) la présence d'un mucilage abondant. A notre avis c'est par sa présence qu'il faut expliquer la projection élastique. A la maturité de la graine, toute cette couche se con-

tracte . . . et cette couche, devenue sèche, membraneuse, s'enroule avec rapidité par l'effet de la contraction du mucilage.“

Die erste Angabe Zimmermanns ließ sich leicht bestätigen: Selbst nach 17stündigem Liegen in 10 % KNO_3 sprangen die Samen noch, wenn auch nicht mehr ganz mit der ursprünglichen Gewalt. Allein das sagte nicht viel, denn es war wahrscheinlich, daß die starke Außenhaut das Eindringen der Salpeterlösung überhaupt verhinderte. Um die Aufhebung der Turgeszenz sicherer zu erreichen, wurden ringförmige Abschnitte aus der abgesprungenen Schleuderschicht herausgeschnitten, so daß die Salpeterlösung jetzt von drei Seiten her eindringen konnte. Es zeigte sich, daß der Schnitt seine Einrollung nur zum kleinen Teil rückgängig machte. Wurde statt des ringförmigen Ausschnittes die ganze abgesprungene Schleuderschicht in Salpeterlösung gelegt, so war das Zurückgehen der Einrollung so geringfügig, daß es kaum mit dem bloßen Auge wahrzunehmen war. Es scheint also, als wenn dem ringförmigen Schnitt gegenüber die abgesprungene Schleuderschicht als Ganzes eine gewisse Starrheit besitzt, die durch ihre Form bedingt ist, wie ja auch in ähnlicher Weise ein vom Wind überklappter Regenschirm dem Zurückbringen in die alte Form einen Widerstand entgegensetzt, dessen Ursache in der Gestalt des Schirmes liegt.

Was den zweiten Befund Zimmermanns anbelangt, nämlich daß an Samenschnitten, die tagelang in Alkohol gelegen hatten, sich die Schleuderschicht bei Zusatz von Wasser abbiegt, so ließ sich auch das bestätigen. Freilich erwies sich dieses Abheben der Schicht als recht geringfügig, und Alkoholmaterial durch Quellungs- mittel, wie Wasser, Kalilauge oder Salzsäure, gar zum Springen zu bringen, war ganz unmöglich. Überhaupt waren bei Material, das durch Alkohol abgetötet worden war, in den Schleuderschichten jegliche Spannungszustände zerstört, einerlei, ob sie direkt in Alkohol oder nach Zusatz von Wasser oder in Kalilauge daraufhin untersucht wurden. Das zeigt schon, daß es sich nicht um einen Quellungs- mechanismus handeln kann. Zwar sind die pektinreichen Membranen der Schleuderschicht quellbar. Diese Angabe Zimmermanns ist richtig. Sie werden etwas dünner bei Wasserentzug durch starken Alkohol und schrumpfen an der Luft. Sie quellen in kaltem Wasser und noch besser bei Zusatz von Salzsäure. Die stärkste Quellung aber trat an Schnitten ein, die in Benzoazurin gelegt wurden. Bei der eintretenden Färbung hob sich deutlich eine Mittellamelle hervor, auch wurden kleine Interzellularen sichtbar. Eine Verquellung

irgendwelcher Lamellen zu Schleim trat nicht ein, und wie Chauvel dazu kommt, von einem „mucilage abondant“ zu sprechen, ist nicht recht verständlich. Betrachtet man aber die lebenden Zellen einer frisch abgesprungenen Schleuderschicht in Zuckerlösung, so sind ihre Membranen nicht gequollen. Es kann darum die Quellfähigkeit auch kaum eine Rolle im Schleudermechanismus spielen; denn täte sie es, müßten die abgesprungenen reifen Schleuderschichten den unreifen gegenüber gequollene Membranen zeigen.

Wenn man noch unreife Samen mit einer Nadel ritzt oder ansticht, treten sofort weit auseinander klaffende Spalten oder Sprünge in der Außenhaut der Schleuderschicht auf. Die Außenhaut befindet sich also in einem Spannungszustande und ist für das unter ihr liegende Gewebe der Schleuderschicht gleichsam zu eng. Es

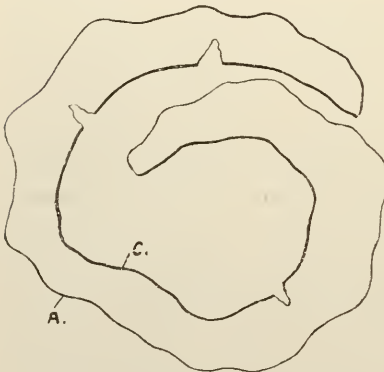


Fig. 12. Erklärung s. Text.

war nun festzustellen, ob diese Spannung durch ein Ausdehnungsbestreben der Innenseite der Schleuderschicht oder der ganzen Schicht oder durch ein Verkürzungsbestreben der Außenseite zustande kommt, oder ob diese verschiedenen Möglichkeiten zusammen wirken. Es wurden zu diesem Zweck Querschnitte aus noch nicht reifen Samen hergestellt, bei denen die Spannungsverhältnisse in der Schleuderschicht aber doch schon so weit

entwickelt waren, daß diese sich von dem zugehörigen Samenauschnitt abhob und zurückrollte. Sie wurde dann neben den Samenschnitt auf einen Objektträger gelegt (Fig. 12). Bei völlig reifen Samen wäre es wegen der zu starken Spannungsverhältnisse unmöglich gewesen, zu einem Schnitt durch den Samen den zugehörigen ringförmigen Abschnitt der Schleuderschicht zu erhalten, da die Schleuderschicht bei der leisesten Berührung fortspringt.

Es wurden mit Hilfe des Zeichenapparates durch Messung folgende Längenverhältnisse festgestellt (Vergrößerung etwa 80mal):
 Es betrug der Umfang der Hartschicht des Samens 300 mm,
 die Länge der ursprünglichen Innenseite der Schleuderschicht (A), die der Hartschicht vor dem Abspringen

angelegen hatte 397 mm,
 es hat also A eine Längenzunahme erfahren von 97 mm.

Das bedeutet 32,3 % der ursprünglichen Länge. Die dicke Außenhaut, die nun innen liegt, hat jetzt eine Länge von $C = 250$ mm (ohne Spalten gemessen). Auch bei der Herstellung von Querschnitten treten in ihr die erwähnten Rißspalten auf, wie sie die Fig. 12 zeigt. Es sind an diesen Stellen nicht etwa Teile von ihr verloren gegangen. Die Länge $C = 250$ mm ist bereits geringer als die des Umfangs der Hartschicht. Da die Außenhaut noch um die Dicke der Schleuderschicht weiter außen als die Hartschicht gelegen hat, bedeutet das, daß sich die Außenhaut sehr stark verkürzt hat. In Prozenten läßt sich diese Verkürzung nur annähernd angeben, da die ursprüngliche Länge nicht meßbar ist; jedoch hat man einen ziemlich sicheren Anhalt, wenn man den Umfang des Samens samt der Schleuderschicht rekonstruiert und dabei die mittlere Breite des Querschnittes der Schleuderschicht zugrunde legt. Außerdem ist es belanglos, wenn man auf diese Weise einen Fehler selbst von einigen Prozenten erhalten sollte, da man bei Messungen an anderen Schnitten immer von Fall zu Fall abweichende Werte erhält. Daß die Schleuderschicht beim Abspringen ihre Dicke nicht wesentlich ändert, ließ sich mehrfach beobachten. Wird also der rekonstruierte Umfang des Samens + Schleuderschicht = 393 mm als richtig angenommen, so ergibt sich für die Außenhaut eine Verkürzung von 36,3 %.

Im folgenden sind die Messungsergebnisse von vier Fällen in Prozenten angegeben:

	I	II	III	IV
Verkürzung der Außenseite:	36,3	35	33,9	34,5
Verlängerung der Innenseite:	32,3	50	13,3	35,9

Es ist anzunehmen, daß den sehr viel größeren Spannungsverhältnissen vollständig reifer Samen auch noch höhere Zahlen entsprechen. — Festgestellt ist also, daß sich die Innenseite der Schleuderschicht beim Abspringen ausdehnt, während sich gleichzeitig die Außenseite verkürzt.

Es fragt sich nun, ob man es wirklich mit zwei verschiedenen Kräften zu tun hat, einer Druckkraft auf der Innenseite und einer Zugkraft auf der Außenseite, oder ob nur eine von beiden wirksam ist. Letzterer Fall wäre denkbar: Wird z. B. ein elastischer Balken durch eine auf einer Seite in ihm wirkende Druckkraft — es möge Quellung sein — gebogen, so vergrößert sich die Länge

dieser Seite, und während eine neutrale Faser ihre Länge beibehalten kann, kann die andere konkave Seite an Länge abnehmen. Dies ist jedoch bei der Schleuderschicht nicht anzunehmen. Einmal ist es an sich schon unwahrscheinlich, daß die außerordentlich starke Außenhaut ihre Verkürzung einem Druck verdankt, der durch die Ausdehnung der Gegenseite zustande kommt, daß sie also zusammengeschoben wird. Dann aber würden in diesem Falle auch die Rißspalten, nachdem der Schnitt sich umgestülpt hat, zusammengedrückt und geschlossen sein. Das trifft aber nicht zu. Man muß daraus den Schluß ziehen, daß auf der Außenseite tatsächlich eine Zugkraft vorhanden ist, deren Sitz allem Anschein nach in der dicken Außenhaut zu suchen ist. Dennoch ist es nicht so, daß Schnitte, an denen man auf möglichst großen Strecken die Außenhaut entfernt, an denen also die Kontraktionskraft aufgehoben ist, daraufhin ihre Einrollung rückgängig machen. Das geschieht nur zum sehr kleinen Teil. Daß das Zurückgehen der Einrollung auch bei Aufhebung etwaiger Druckkräfte — Turgor oder Quellung — nur zum kleinen Teil stattfindet, ist bereits gesagt. Da nun bei Aufhebung dieser dritten Kraft, der Kontraktionskraft, dasselbe wieder zu finden ist, kann man sagen, daß die Bewegung der Schleuderschicht, nachdem sie sich einmal vollzogen hat, im wesentlichen fixiert ist. Das bedeutet, daß sich während oder nach dem Ausschleudern Wachstumsvorgänge in ihr abgespielt haben müssen. Doch hiervon wird weiterhin noch zu reden sein.

Um festzustellen, wie die Verhältnisse auf der Innenseite der Schleuderschicht liegen, ob hier eine Druckkraft vorhanden ist oder die Ausdehnung durch den Zug der Gegenseite bewirkt wird, wurden die Verhältnisse des osmotischen Wertes in der Schleuderschicht untersucht. Leider erwies sich das Gewebe als ziemlich ungünstig für derartige plasmolytische Untersuchungen. Mit Schnitten ließ sich überhaupt kaum arbeiten, da die Zellen gewöhnlich beschädigt und gequetscht waren oder sehr rasch abstarben. Am besten fuhr man, wenn die ganze abgesprungene Schleuderschicht in das Plasmolytikum gelegt und die am Rande erscheinenden Zellen beobachtet wurden. Auf diese Weise konnte man aber nur für die Zellen der ursprünglichen Innenseite zuverlässige osmotische Werte feststellen. Für die Außenseite lagen die Verhältnisse noch ungünstiger. Von sehr unreifen Samen ließen sich wenigstens Flächenschnitte der Schleuderschicht abheben, solange diese noch am Samen festsaß, und leidlich beobachten. Über reife Schleuder-

schichten ließen sich aber überhaupt keine Angaben machen, denn alle Versuche, die eingerollten Schleuderschichten auseinander zu biegen und von innen zu beobachten, mißlangen.

Da sich die Zellen von *Oxalis stricta* zur Beobachtung der Plasmolyse als etwas günstiger erwiesen als die von *O. acetosella*, wurde nach verschiedenen Versuchen zu *O. stricta* übergegangen. Ehe auf die Befunde hinsichtlich der Turgorverhältnisse einzugehen ist, ist es angebracht, zunächst das Folgende voranzuschicken. Unreife Samen sind weiß, und sämtliche Zellen der Schleuderschicht, abgesehen von denen der Kristallschicht, enthalten reichlich Stärke. Schon in diesen weißen Samen zeigen sich frühzeitig Spannungsverhältnisse der Schleuderschicht, indem bei leichtem Anstechen die erwähnten Rißspalten auftreten. Beginnt bei fortschreitender Reife die Hartschicht des Samens sich leicht zu bräunen, wobei wegen des Durchscheinens durch die Schleuderschicht der ganze Same hellbraun erscheint, so hat die Spannung bereits soweit zugenommen, daß auf leichten Berührungsdruck hin die Schleuderschicht abspringt. Die Zellen sind dabei immer noch voll von Stärke. Vollständig reife Samen, die sich entweder gar nicht mehr aus der Kapsel heraus präparieren lassen oder bei der leisesten Berührung springen, erscheinen kräftig braun. Die Stärke ist hier in den meisten Fällen ganz, sonst aber zum größten Teil aus den Zellen verschwunden. So läßt sich nach einiger Übung dem Aussehen der Samen nach leicht beurteilen, wie weit ihre Reife vorgeschritten ist und ob sie sich in einem Zustand befinden, in dem sie noch Stärke zu enthalten pflegen oder nicht. Bei Samen von *Oxalis stricta*, die keine Stärke mehr in der Schleuderschicht enthielten, trat die Grenzplasmolyse in einer 16proz. Rohrzuckerlösung ein. Dabei wurden für fünf Fälle folgende Verkürzungen festgestellt: 20 %, 16,5 %, 16,5 %, 24,7 %, 19,4 %.

Dem entspricht ein Mittelwert von 19,4 %, eine Verkürzung, die zwar recht beträchtlich ist, aber doch nicht der Ausdehnung der Innenseite der Schleuderschicht beim Abspringen gleichkommt, die bereits am unreifen Samen 32 % im Mittel betrug. Es muß also ein Teil der ursprünglich osmotischen Dehnung durch plötzliches Wachstum fixiert worden sein. Bei der Berechnung des hier interessierenden osmotischen Wertes kann man nicht, wie sonst üblich, derart vorgehen, daß man unter Berücksichtigung der ermittelten Verkürzung aus dem osmotischen Wert der durch Plasmolyse entspannten Zelle den der gespannten errechnet. Dabei käme man zu einem kleineren Wert, als ihn die entspannte Zelle hatte.

Im *Oxalis*-Schleudermechanismus ist der bei der Ausschleuderung wirksame osmotische Wert nicht kleiner, sondern erheblich größer als der, den die plasmolysierte Zelle der abgesprungenen Schleuderschicht zeigt. Denn bei der Berechnung ist ja nicht das Volumen der turgeszenten Zellen der abgesprungenen Schleuderschicht zugrunde zu legen, sondern das Volumen, das die Zellen vor der Ausschleuderung besaßen. Man hat also folgendermaßen vorzugehen:

Beim Ausschleudern erfuh die Innenseite der Schleuder-	
schicht eine Dehnung von	32,0 %,
beim Plasmolysieren darauf eine Verkürzung von . . .	19,4 „
Um	12,6 %

ist also bei der abgeschleuderten und plasmolysierten Schleuderschicht auf der Innenseite noch eine Dehnung gegenüber der nicht abgesprungenen Schicht vorhanden. Da die gemessenen Zellen der Innenseite trotz ihrer Vielseitigkeit in ihrer Gestalt dem Würfel nahe kommen, sei die Würfelform der Volumenberechnung zugrunde gelegt, und da die Membranen sowohl in tangentialer wie in radialer Richtung überall die gleiche Stärke zeigen, sei eine allseitig gleichmäßige Kontraktion angenommen, ohne daß das nachgeprüft werden konnte, weil sich an Querschnitten durch lebendes Material zu schlecht plasmolytische Untersuchungen machen ließen. Bei einer Kantenlänge von $a = 58$ mm (nach Zeichnung mit Zeichenapparat) ist demnach das Volumen der plasmolysierten Zelle:

$$V = a^3 = 195112 \text{ mm}^3,$$

das Volumen der Zelle vor der Ausschleuderung, wobei a um 12,6 % geringer zu setzen ist und als $a_1 = 50,7$ mm bezeichnet sei:

$$V_1 = a_1^3 = 130323 \text{ mm}^3.$$

Die Plasmolyse trat bei 16 % Rohrzucker ein; das entspricht einem Wert von $P = 11,3$ Atm. (1 % Zucker = 535 mm nach Pfeffer). Für die Zelle vor der Ausschleuderung ergibt sich dann ein Wert von

$$P_1 = \frac{P_1}{P} = \frac{V}{V_1}; P_1 = \frac{V \cdot P}{V_1} = 16,9 \text{ Atm.}$$

Man hat es also in Anbetracht, daß es sich um einen Mechanismus handelt, in dem der osmotische Druck eine große Rolle spielt, mit einem durchaus nicht hohen Wert zu tun, fand doch z. B. v. Guttenberg im Spritzmechanismus von *Ecballium* einen Wert von 27 Atm.

Dabei ist bei *Oxalis stricta* noch wenige Stunden vor der Ausschleuderung der Zuckerwert noch erheblich geringer als 16 ‰. Bei Samen, die gerade anfangen sich zu bräunen, deren Schleuderschicht aber noch voll von Stärkekörnern war, trat die Plasmolyse bereits bei 10 ‰ Rohrzucker ein. Dieses rasche Anwachsen des osmotischen Wertes von 10 ‰ auf 16 ‰ Rohrzucker hat seine Ursache offenbar in einer Verzuckerung der Stärke, die sich innerhalb weniger Stunden vor der Ausschleuderung vollzieht; denn während in stärkeführenden Schleuderschichten keine Spur von Zucker nachzuweisen war, trat er in vollständig reifen Schleuderschichten an Stelle der Stärke auf.

Da die Spannungsverhältnisse nun in der noch stärkeführenden Schleuderschicht schon so weit ausgebildet sind, daß der Vorgang des Ausschleuderns bei leichter Berührung mit großer Heftigkeit erfolgt, so liegt es nahe, in dem plötzlichen Anwachsen des osmotischen Wertes den Auslösefaktor zu suchen, der die Schleuderschicht am locus resistentiae minoris zum Platzen bringt; denn daß gleichzeitig auch eine Steigerung der Turgeszenz erfolgt, erscheint dem ganzen Verhalten der Schleuderschicht nach recht wahrscheinlich.

Woher erhalten die Zellen, deren „Saugkraft“ durch Verzuckerung der Stärke nunmehr größer geworden ist, das Wasser, dessen Vorhandensein nötig ist, um einen gesteigerten osmotischen Druck zur Wirkung gelangen zu lassen? Es wurden weiße Samen, in denen die Stärke also noch vorhanden war, aus der Kapsel herauspräpariert und in die feuchte Kammer gelegt. Im Verlauf von 1—2 Tagen waren sie regelmäßig braun geworden und vollständig nachgereift. Sie sprangen dann schließlich von selber mit der gewohnten Heftigkeit. In der Hälfte aller Fälle etwa war die Stärke jetzt verschwunden, in der anderen Hälfte noch in Resten vorhanden. Wenn also jetzt, wo der Same aus der Kapsel herausgelöst ist, noch eine Steigerung der Turgeszenz stattgefunden hat, so kann das nicht durch weitere Wasseraufnahme von außen durch das Gefäßbündel des Funikulus geschehen sein, vielmehr muß im Innern des Samens eine andere Verteilung des Wassers vor sich gegangen sein. Es wäre möglich, daß das nötige Wasser in erster Linie aus der Kristallschicht stammt, die ja keine Stärke enthielt, also auch nicht durch plötzliches Auftreten von Zucker eine Erhöhung ihrer Zellsaftkonzentration erfahren konnte. Sie wird also vielleicht von der übrigen Schleuderschicht ausgesaugt. Ein be-

sonderer Umstand spricht sogar für diesen Erklärungsversuch oder zeigt wenigstens, daß in oder an der Kristallschicht tatsächlich in diesem Stadium Veränderungen vor sich gehen. Im allgemeinen ist ja die Schleuderschicht, wenn keine Stärke mehr vorhanden ist, nicht mehr durchscheinend, sondern durchsichtig. An manchen Stellen haben sich unter ihr jetzt kleine Lufträume in den Tälchen gebildet, die auf dem Braun der Hartschicht als weiße Flecken erscheinen.

Wenn im Vorhergehenden gesagt ist, daß das Nachreifen und die Steigerung der Spannungszustände bis zum Ausschleudern auch im losgelösten, von der Zufuhr durch den Funikulus abgeschnittenen Samen erfolgt, heißt das natürlich nicht, daß im andern Falle, wenn der Same in der Kapsel verbleibt, nicht außerdem eine Wasserzufuhr durch den Funikulus stattfindet, durch die die letzte Steigerung der Turgeszenz erfolgt.

Es ergibt sich nun zusammenfassend folgendes Gesamtbild über die Natur des Schleudermechanismus:

Bereits vor der Befruchtung ist das äußere Integument der *Oxalis*-Samenanlage — die spätere Schleuderschicht — allseitig von einer außerordentlich starken, äußerlich kutikulaähnlichen Außenhaut umgeben. Dem allmählichen Heranwachsen des Samens folgt diese Außenhaut nicht in entsprechendem Maße nach; sie wird vielmehr elastisch gedehnt und befindet sich in einem immer mehr zunehmenden Zustand der Spannung. Nicht allein durch das Wachstum der Zellen der Schleuderschicht erreicht diese Spannung ihren Höhepunkt, sondern auch durch deren starke Turgeszenz. Schließlich reißt die gedehnte Außenhaut an ihrer schwächsten Stelle auf und kontrahiert sich nun energisch infolge ihrer Elastizität. Die Elastizitätsverhältnisse dieser Außenhaut, die aus einem noch nicht bekannten Membranstoff besteht, sind sehr bemerkenswert, ist doch das Kontraktionsvermögen so stark, daß sich dieses dicke Membrangebilde beim Platzen um 35 % verkürzt. In dem Augenblick, wo die Umhüllung, die Außenhaut, gesprengt ist, können auch die Zellen der Schleuderschicht ihrem Ausdehnungsbestreben folgen. Auf der Außenseite, wo sie unter der sich kontrahierenden starken Außenhaut liegen, ist ihnen das freilich nicht möglich, auf der Innenseite aber dehnen sie sich beträchtlich (etwa um 33 %). So kommt, durch Verkürzung der Außenseite und

Ausdehnung der Innenseite, ein Umstülpen der Schleuderschicht zustande. Sie rollt sich mit großer Gewalt an dem Samen zurück, findet dabei eine Widerlage an den Wandungen der Kapselfächer und schleudert den Samen fort.

Literatur.

- Askenasy, Über explodierende Staubgefäße. Naturhist.-Med. Verein Heidelberg, N. S., II. Bd.
- Ballerstädt, M., Über eine interessante Vorrichtung zum Ausschleudern der Samenkörner bei *Oxalis stricta* und *corniculata*. Naturw. Rundschau, I. Jahrg., Nr. 45.
- De Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877.
- Billings, F. H., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora 1901, 88. Bd.
- Chauvel, Fr., Recherches sur la famille des Oxalidacées. Thèse de l'école supérieure de pharmacie de Paris, 1902—03, Nr. 2.
- Eichholz, Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen und Früchten dienender Bewegungserscheinungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 17, 1886.
- Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien.
- Goebel, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biol. Centralbl., Bd. XXIV, 1904.
- v. Guttenberg, H., Zur Kenntnis des Spritzmechanismus von *Ecballium elat.* Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXXIII, 1915.
- —, Über den Schleudermechanismus der Früchte von *Cyclanthera explodens*. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Kl., Bd. CXIX, Abt. I, 1910.
- Hildebrand, Die Lebensverhältnisse der *Oxalis*-Arten. Jena 1884.
- —, Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 12.
- Hofmeister, W., Neue Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 1, 1858.
- Jost, L., Pflanzenphysiologie, III. Aufl.
- Kraus, G., Die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen. Habilitationsschr. Halle 1867.
- Lohde, Über die Entwicklung und den Bau einiger Samenschalen. Diss. Leipzig 1874.
- Meyer, Artur, Erstes mikroskopisches Praktikum. Jena 1907.
- Molisch, H., Mikrochemie der Pflanze.
- Neger, Fr. W., Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1913.
- Pax, Morphologie.
- Rippel, Semipermeable Zellmembranen bei Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXXVI, 1918.
- Röper, Übersetzung der De Candolleschen Pflanzenphysiologie. Stuttgart und Tübingen 1833.
- Schkur, Botan. Handbuch. Leipzig 1808.
- Schroeder, Über die semipermeable Hülle des Weizenkorns. Flora 1911, Heft 2.
- —, Über die Einwirkung von Silbernitrat auf die Keimfähigkeit von Getreidekörnern. Biol. Centralbl., Bd. XXXV, Nr. 1, 1915.

- Schroeder, Die Widerstandsfähigkeit des Weizen- und Gerstenkornes gegen Gifte und ihre Bedeutung für die Sterilisation. Centralbl. f. Bakt.- u. Parasitenkunde u. Inf.-Krankh., 28. Bd., 1910.
- Steinbrinck, C., Über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. Biol. Centralbl., Bd. XXVI, 1906.
- —, Untersuchungen über die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte. Diss. Bonn 1873.
- Strasburger-Körnicker, Das botanische Praktikum, 6. Aufl., 1921.
- v. Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik.
- Wisselingh, C. v., Sur la cuticularisation et la cutine. Archives Néerl. des sciences exactes et naturelles, 1895.
- Zimmermann, A., Mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 12.
- —, Mikrotechnik.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [62](#)

Autor(en)/Author(s): Overbeck Fritz

Artikel/Article: [Zur Kenntnis des Mechanismus der Samenausschleuderung von Oxalis. 258-282](#)