

MILORAD M. JANKOVIĆ und  
JELENA BLAŽENČIĆ

**ÜBER DIE ERSCHEINUNG ZWEISAMIGER FRÜCHTE UND ZWEI  
FÄCHERIGER KEIMUNG BEI DER ART *TRAPA LONGICARPA*  
M. JANK.**

Der Bau der Blüte und Frucht, sowie das Keimen der Frucht der Wasserpflanze »Wassernuss« (verschiedene Gattungsarten der *Trapa L.*) ist in vielen Dingen sehr interessant und sehr ausnehmend. Die kryptodorsiventrale Blüte der *Trapa* hat einen unteren Fruchtknoten mit zwei zusammengewachsenen Karpellen, und ist ihr Fruchtknoten demzufolge 2=fächerig; in jedem einzelnen dieser beiden Fruchtknotenteile befindet sich je eine hängende apotrope Samenanlage (Abb. 1, 2). Das was aber von besonderem Interesse ist, das ist die Erscheinung, dass sich weiter nur eine von diesen zwei Samenanlagen entwickelt, während die andere gänzlich verkümmert und schliesslich verschwindet (Abb. 3). Hierüber sagt Gams (H. G a m s 1925), dass die Blüte der *Trapa* mit unterem und zweikarpeligem Fruchtknoten »... in jedem Teil mit je einer umgewendeten, hängenden apotropen Samenanlage ist, von denen nur eine ausreift«.

Auf diese Weise die Frucht einsamig und in ihr macht sich die Differenzierung zwischen den Keimblättern der zwei Kotyledonen klar bemerkbar: sie sind von sehr verschiedener Grösse, so dass eine von ihnen so gross ist, dass sie fast das ganze Innere der Frucht ausfüllt; sie hat die Funktion eines Reservoirs für die Stärke und für andere Nährstoffe, und spielt in der ersten Entwicklungsstufe der Keime eine sehr wichtige Rolle in ihrer Ernährung; gelegentlich des Keimens bleiben sie ständig in der Frucht bis zu ihrer vollständigen Verzehrung. Die andere Kotyledone ist im Gegensatz sehr klein, nur auf ein schuppiges Blättchen herabgeführt, das beim Keimausbruch zusammen mit dem Keim aus der Frucht hervorkommt und in der ersten Entwicklungsphase wahrscheinlich die Rolle der zusätzlichen autotrophen Ernährung hat (sehr oft ist es von

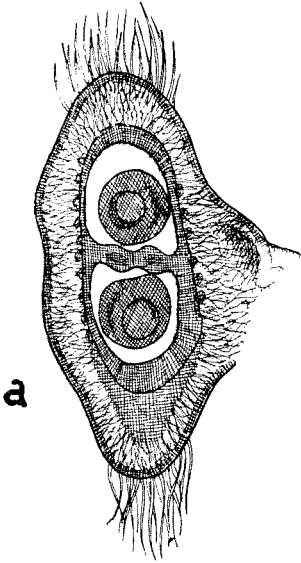


Abb. 1 Querschnitt durch den Fruchtknoten der *Trapa*: a) Samenanlagen (Original)  
Sl. 1 Poprečni presek kroz plodnik trape: a) semeni zameci (original)

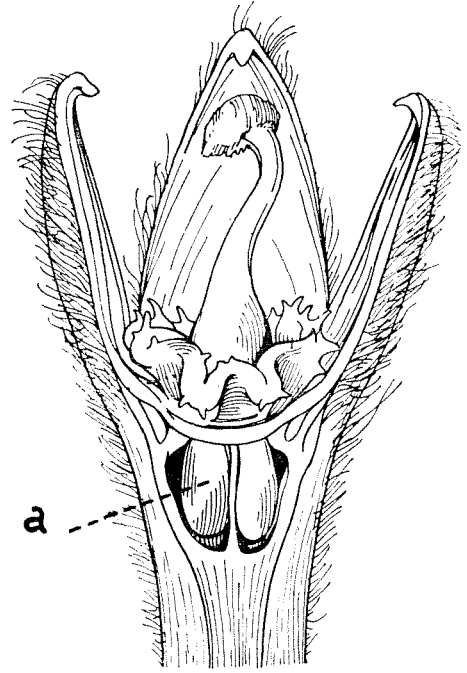


Abb. 2 Längsschnitt durch den Fruchtknoten der Wassernuss: a) Samenanlage (Original)  
Sl. 2 Uzdužni presek kroz plodnik trape: a) semeni zameci (original)

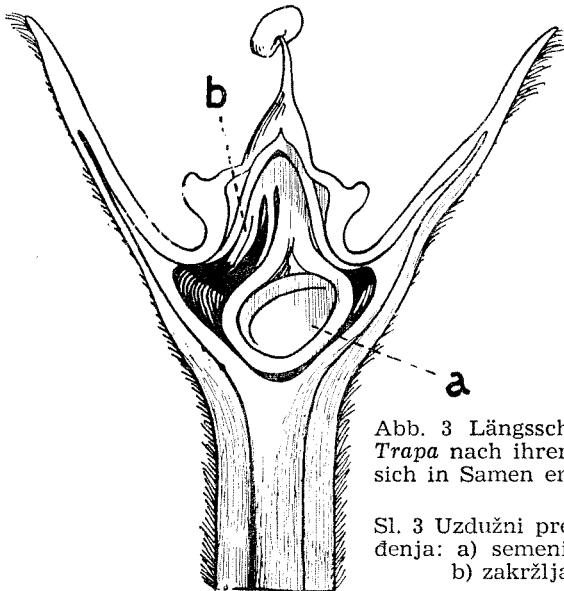


Abb. 3 Längsschnitt durch den Fruchtknoten der *Trapa* nach ihrer Befruchtung: a) Samenanlage, die sich in Samen entwickelt, b) Verkümmerte Samenanlage (Original)

Sl. 3 Uzdužni presek kroz plodnik trape posle oplodjenja: a) semeni zametak koji se razvija u seme, b) zakržljali semeni zametak (original)

grüner Farbe), bis zur Bildung der ersten Blätter und ist jedenfalls auch an der Absorbierung der Mineralstoffe, Gase und Wasser aus der Wassermitte beteiligt.

Wieweit es uns bekannt, ist bis heute in der Literatur nirgends verzeichnet, dass sich auch die zweite Samenanlage bis zum Ende entwickeln kann, wie auch nicht jenes, dass die Frucht der *Trapa*, zwei normal entwickelte Samen besitzend, mit zwei Keimlingen keimen kann. Demzufolge war die Entwicklung nur einer Samenanlage und die vollständige Atrophie der zweiten, wie auch das Keimen der Frucht mit nur einem Keimling als eine normale Erscheinung, als Regel ohne Ausnahme, betrachtet.

Indessen, wir hatten das gute Glück, konnten wir unten den keimenden *Trapa*-Früchten, die wir im Botanischen Garten der Natur-Mathematischen Fakultät in Beograd ziehen und jedes Jahr beobachten, zwei Früchte bemerken, eine im Frühling 1961 und die andere im Frühling 1962, die mit zwei Keimlingen keimten.

Ein derartiger Fall 2=fächerigen Keimens der *Trapa*-Frucht war, soviel uns bekannt ist, bis jetzt in der Literatur noch nicht beschrieben worden, weshalb wir es als wichtig halten, diese Erscheinung durch deren detailliente Beschreibung bekannt zu geben. 1961 erlaubten wir, dass die Frucht der *Trapa* mit Doppelkeim ungehindert keimt und sich beide Keime bis zur Blüte und Fruchtbildung normal entwickeln, weil wir feststellen wollten, in welchem Masse diese beiden Pflänzchen für die Reproduktion vital und fähig sind. Das hat uns allerdings unmöglich gemacht zu sehen, auf welcher Basis es zur 2=fächerigen Keimung gekommen ist, obschon wir voraussetzten, dass es sich um die normale Entwicklung beider Samenanlagen handelt, d. h. um die Anwesenheit von 2 normalen Samen in der keimenden Frucht.

Glücklicherweise erschienen auch im nächsten Jahre zwei Keime aus einer Frucht und öffneten wir deswegen diese Frucht und stellten bei dieser Gelegenheit fest, dass es sich wirklich um zwei normale Samen, bzw. darum handelt, dass dieses 2=fächerige Keimen auf der erfolgreichen Befruchtung und Entwicklung beider Samenanlagen basiert.

Diese Fälle einer 2=fächerigen Keimung sind an den Früchten der Art *Trapa longicarpa* M. J a n k. ssp. *valida* M. J a n k. beobachtet; das Material (die Früchte), an denen die Beobachtungen vorgenommen wurden, wurde jedes Jahr aus dem Sumpf Agle an der Donau, bei Sremski Karlovac in unmittelbarer Nähe von Novi Sad (auf der Bačka — Seite) entnommen.

Das 2=fächerige Keimen der Frucht *Trapa longicarpa* ssp. *valida* ist zum erstenmale am 8. IV. 1961 bemerkt worden; aus einer Trapaf Frucht

sprossen damals 2 Pflänzchen normalen Aussehens aber ungleicher Länge. Die ersten Messungen und Beschreibungen dieser beiden Keimlinge wurden am 10. IV. 63 vorgenommen, sowie deren Fotografierung (Abb. 4). Das längere Pflänzchen war von dunkler, grünlicher Farbe, während das zweite, kürzere, von weisser Farbe war. An diesem Tage war die längere insgesamt 6,5 cm lang und von der Keimöffnung an der Frucht bis zur schuppigen Kotyledone betrug deren Länge 2,09 cm; das bedeutet, dass es am Hypokotyl (mit der Wurzel) selbst, bis zu ca. 4,5 cm gekommen ist. Der kürzere Keim war 3,84 cm lang (von der Keimöffnung bis zu den Keimblättern um die Kotyledonen 1,25 cm, Länge des Hypokotyls und der Wurzel 2,59 cm.). Schon am 11. IV. kam es am Winkel zwischen Zweig und Blatt der längeren Pflanze am schuppigem Kotyledon zum Durchbruch eines Stieles mit einem Büschel submersiver linealischer Blätter. Ausserdem erschienen ausser diesem Hauptstiel den Tag darauf (am 12. IV) auch die Nebenstiele; im Bereich der Kotyledonen kommt es

zum positiven geotropen Biegen, wodurch das Hypokotyl mit der Wurzel mehr oder minder eine horizontale Lage einnimmt. An diesem Tage setzten wir in das Gefäss mit Wasser, in dem sich diese keimende Trapafrucht befand, eine schlammige Ernährungssubstanz (Kompost).

Schon in den nächsten 2 Tagen bemerkte man, dass das längere Pflänzchen zwei Stiele hat, von denen einer, der längere, ausser submersiven, linealischen Blättern, auch die Anlage der fiedrigen adventiven Wurzeln hat. Das kürzere Pflänzchen verfügte damals ebenfalls über einen Stiel mit einem Büschel linealischer Blätter (Zustand am 14. IV. 63. gezeigt auf der Abb. 5 und 6).

Am 17. IV. 1961 erschienen auf der grösseren *Trapa* pflanze üppige adventive Wurzeln am Hypokotyl, wie auch auf dem Grunde des Hauptstieles. Sie ist jetzt sehr ausgeprägt entwickelt, mit vier klar ausgedrückten Knoten. Auf dem ersten sind zwei gegenüberliegende linealische Blätter, sowie vier adventive fiedrige Wurzeln. Auf den oberen drei Knoten befindet sich nur je 1 linealiches Blatt, wie auch die Keime der Adventivwurzeln. Direkt an der Stielspitze sind Blätter, die den stufenweisen Uebergang von den linealischen submersiven Blättern zu den flotantenrhombischen darstellen; bei ihnen ist der Grund etwas verengt, während die Mittleren und Spitzenteile erweitert sind und 3—4 Zacken haben. Auch der Nebenstiel, der im Winkel zwischen Zweig und Stiel zwischen dem Hauptstiel und dem Hypokotyl erschienen ist, entwickelt sich gut

und trägt eine Reihe linealischer Blätter. Ausser ihm erscheinen auch



Abb. 5 Zweifächeriges Keimen der Art *Trapa longicarpa*: Aussehen der Pflänzchen am 14. IV. 1961 (Originalzeichnung). Sl. 5 Duplo klijanje vrste *Trapa longicarpa*: izgled biljčica 14. IV. 1961. (originalan crtež)



Abb. 4 Zweifächeriges Keimen der Art *Trapa longicarpa*: Anfangsstadium der Entwicklung der entsprossenen Pflänzchen (10. IV. 1961). (Photo: M. M. Janković)

Sl. 4 Duplo klijanje vrste *Trapa longicarpa*: početna faza razvoja prokljalih biljčica (10. IV. 1961) (foto M. M. Janković)

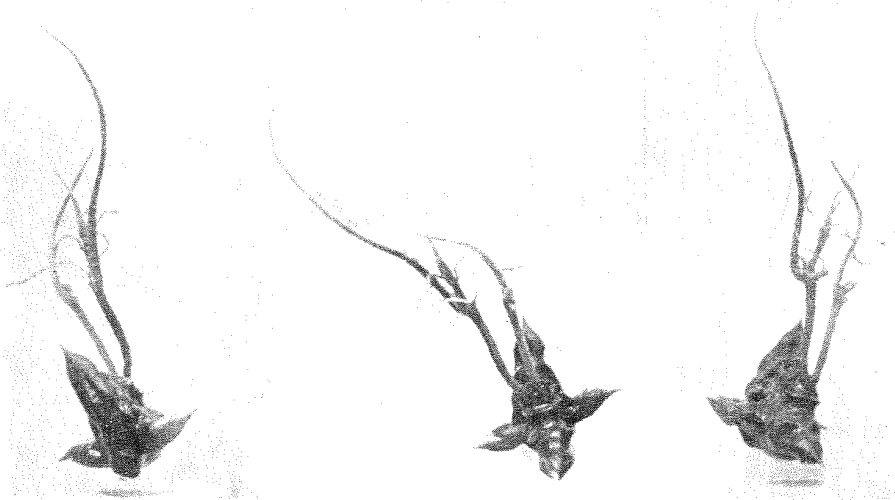


Abb. 6 Zweifächeriges Keimen der Art *Trapa longicarpa*: Das Aussehen der Pflänzchen am 14. IV 1961. (Photo: M. M. Janković)

Sl. 6 Duplo klijanje vrste *Trapa longicarpa*: izgled biljčica 14. IV. 1961. (foto M. M. Janković)



andere Nebenstiele im Winkel zwischen den schuppigen Keimblättern um die Kotyledonen und dem Hauptstiel.

Der Hauptstiel der kleineren *Trapa*-Pflanze trägt noch immer nur linealische Blätter; in seinem Winkel zwischen Stiel und Blatt erschien ein Nebenstiel, lang ca. 1 cm.

Folgenden Tages (am 18. IV.) wurde ein verstärkter Wuchs der Stiele und der Adventivwurzeln bemerkt, vor allem bei der grösseren Pflanze. Es heben sich die gesägten Blätter jetzt schon klar hervor und dies nicht nur am Hauptstiel, sondern auch an den Nebenstielen.

Am 19. IV. bemerken wir, dass sich beide Pflanzen rasch entwickeln, mit einer immer grösseren Differenzierung ihrer Teile. Mit Rücksicht auf ihren verstärkten Wuchs und Entwicklung an diesem und im Laufe des folgenden Tages, sahen wir uns gezwungen, sie am 24. IV. in ein grösseres Gefäss umzusetzen, in welchem sie sodann bis zu Bildung der Frucht und ihrem Ausgang geblieben sind Auch hier ist der Grund Kompost. Beide Pflanzen haben noch immer Verbindung mit der Frucht, obgleich sie schon ganz entleert ist und im Wasser schwebt.

Die oberen Blätter am Hauptstiel der grösseren Pflanze haben am 21. IV. einen klar differenzierten Blattstiel und Blattspreite, an welcher sich auf jeder Seite je 6 Zacken befinden. Dieser Stiel hat jetzt 12 Knoten; Vom ersten bis zum fünften befinden sich linealische submerse Blätter, während am sechsten und siebenten ebenfalls mehr oder weniger längliche Blätter sind, jedoch mit Anzeichen von Zacken; am achten und neunten sind die Blätter ebenfalls länglich, lanzettenförmig aber mit lar gesägten Zacken und Beginn der Differenzierung der Blattspreize; vom zehnten bis zwölftem Nodus haben die Blätter die Rhombform und sind ausgeprägt gezackt, sie umgeben die etwas verdickte Stielspitze mit angeschmiegt und noch nicht entwickelten Blättern um die Vegetationskuppe.

Der erste Nebenstiel hat 7 Knoten von denen die ersten fünf linealische Blätter tragen.

Der Hauptstiel der kleineren Pflanze hat 10 Nodus, von denen die ersten fünf linealische Blätter tragen, während an den übrigen sich die Blätter in verschiedenen Formen abwechseln und einen Uebergang zu den rhomboidischen Blättern am 9. und 10. Knoten darstellen. Der erste Nebenstiel hat 6 Knoten und ist ca. 1,5 cm lang.

Schon nach drei Tagen, d. h. am 24. IV. kommt der Hauptstiel der grösser Pflanze an der Wasseroberfläche hervor, auf welcher er die Rosette mit den flotanten Blättern formiert. An den Adventivwurzeln des ersten und zweiten Knotens erscheinen Knollen, welche Keime der Seitenauswüchse dieser fiedrigen photosynthetischen Organe darstellen. Es entwickelte sich aber nur ein Nebenstiel (jener der im Winkel zwischen dem Hauptstiel und dem Hypokotyl hervorspross) und er erstreckt sich in seiner Länge bis zur Hälfte des Hauptstieles.

Der Hauptstiel der kleineren Pflanze wächst ebenfalls schnell zur Wasseroberfläche empor. Im Gegensatz zu dem, ist der Nebenstiel klein, schwach entwickelt, mit nur linealischen Blättern, und nur 1,5 cm lang.

Zu dieser Zeit hatten sich die Adventivwurzeln sehr üppig entwickelt, am Hypokotyl und am Grund des Hauptstieles und sie sind es, die die Pflanze im Schlamm befestigen.

Am 26. IV. kann man ganz klar bemerken, dass die Nebensteile stagnieren im Verhältnis zu den Hauptstielen, die sich schnell entwickeln. Die Rosete des Hauptstieles der grösseren Pflanze hat 8 Schwimmblätter, während sich das neunte und zehnte in der Entwicklung befinden. An den floatanten. Blättern des zwölften Knotens sind hydrostatische Verdickungen an den Stielen bemerkbar.

Am 27. IV. bricht an der Wasseroberfläche auch der Hauptstiel der kleineren Pflanze mit einer 7-blättrigen Rosette hervor. Gleichzeitig besitzt die Rosette des Hauptstieles der grösseren Pflanze 12 Schwimmblätter.

Im weiteren Zeitlauf entwickeln sich beide Rosetten und wachsen weiter bis sie schliesslich die Blütenknospen formieren, so dass sie innerhalb etwas mehr als einem Monat, genau gesagt, am 5. VI. 1961, erblühten. An einem jeden Stiel waren damals je vier Blüten, die am 9. VI. verblüht waren und sich in denselben schon der Fruchtkeim ansetzte. Gleichzeitig entwickelten sich an neuen Stielteilen neue Blüten.

Während der Juli und August Monate hatten wir keine Möglichkeit uns mehr um diese Pflanzen zu kümmern und war dies der Grund — wie wir es glauben —, dass sie nicht ergiebiger fruchteten, (denn wir sammelten nur 11 Früchte), wie auch, dass die Früchte sehr klein und steril waren, obgleich sie im Hinblick der äusseren Morphologie vollkommen formiert waren.

Die äusseren Bedingungen im Laufe der Entwicklung dieser *Trapa*-Pflanzen waren sehr günstig, mit Rücksicht, dass sie im Glashaus gezüchtet wurden mit optimalen Temperatur- und Licht-Bedingungen. An einzelnen Tagen war die Wassertemperatur sehr hoch, besonders in den Sommermonaten, in welchen sich die Früchte entwickelten (so z. B. am 26. VI. 1961 betrug die Temperatur des Wassers im Bassin um 13,00 Uhr 40° C). Jenes, was für die Entwicklung der Früchte jedenfalls sehr ungünstig gewesen ist, das ist die Tatsache, dass im Laufe der Monate Juli und August das Wasser nach und nach verdunstet, so dass die grünen Pflanzenteile vertrockneten. Darauf ist — unserer Meinung nach — die Verkümmern der formierten Früchte, deren kleiner Wuchs und ihre Sterilität zurückzuführen, bzw. zu erklären.

Aufgrund des hier Gesagten kann beschlossen werden, dass sich beide *Trapa*-Pflanzen, die aus einer zweisamigen Frucht, jede aus je einem Samen hervorgekeimt sind, ganz normal entwickelten und nicht im Geringsten anders als jene Pflanzen, die allein, einzeln, aus einer Frucht mit nur einem Samen hervorkeimten. Auf diese Weise sichert auch die Erscheinung der 2-fächerigen Keimspriessung, d. h. die Entwicklung beider Samenanlagen und die Formierung von 2 Samen in einer Frucht, den keimenden Pflanzen eine normale Entwicklung und deren völlige Vitalität, unabhängig davon, dass sich 2 Samen in einer Frucht gezwungenener-



massen in ihrem Volumen um die Hälfte verkleinern müssen, im Verhältnis zu einem Samen in einer Frucht, bzw. unabhängig davon, dass die grossen Keimblätter um die Kotyledonen eines jeden Samens eine Hälfte weniger Reserve an Nährstoffen enthalten, als die Keimblätter um die Kotyledonen einer einsamigen Frucht. Nachdem es sich in unserem Falle um ziemlich grosse Früchte handelt, ist es klar, dass in einem solche Falle die Grösse der ernährenden Kotyledonen kein begrenzender Faktor sein

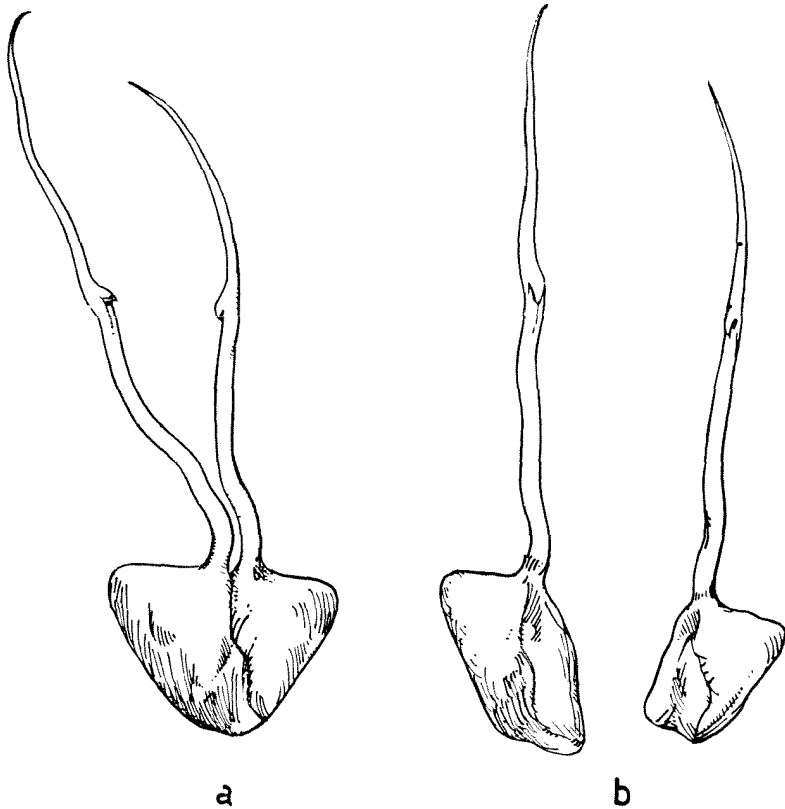


Abb. 7 Zweifächeriges Keimen der Art *Trapa longicarpa*: Das Aussehen der entsprossenen Pflänzchen und der inneren Keimblätter um die Kotyledonen nach Entfernung der Schale (5. V. 1962); a) mit verbundenen Kotyledonen, b) mit entzweiten Kotyledonen (Original).

Sl. 7 Duplo klijanje vrste *Trapa longicarpa*: izgled prokljalih biljčica i unutrašnjih kotiledona pošto je uklonjena ljuska (5. V. 1962); a) sa spojenim kotiledonima, b) sa razdvojenim kotiledonima (original).

kann, da sich auch die Pflanzen normal entwickeln, die aus ganz kleinen Früchten keimten, deren einziger Ernährungskotyledon jedenfalls kleiner ist, als jener dieser zweisamigen Früchte.

Im nächsten Jahre, Ende April 1962, hatten wir das grosse Glück, dass wir zwischen den keimenden Früchten der Art *Trapa longicarpa* ssp. *valida* noch eine Frucht mit 2 Keimen vorfanden. Bis zu diesem Momente wussten wir nicht genau, auf welcher Grundlage im vorherigen Jahre die vorstehend beschriebene 2 = fächerige Keimspriessung basierte, obwohl

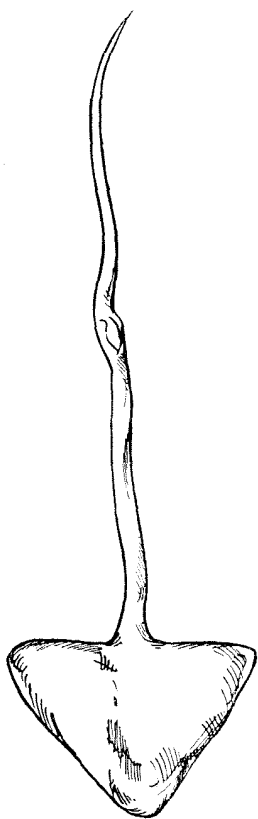


Abb. 8 Das Aussehen des entsprossenen Pflänzchens und der Keimblätter um die Kotyledonen bei einer normalen Frucht der Art *Trapa longicarpa* nach die Schale entfernt ist (Original).

Sl. 8 Izgled prokljajale biljčice i kotiledona kod normalnog ploda vrste *Trapa longicarpa*, pošto je uklonjena ljuska (original).

wir Überzeugt gewesen sind, dass es sich um 2 Samen, bzw. um gleichberechtigte Entwicklungen beider Samenanlagen handelt. Deswegen beschlossen wir, diese keimende Frucht zu opfern und hat uns deren Öffnen bewiesen, dass unsere Voraussetzung richtig war: in ihr befanden sich tatsächlich 2 grosse Kotyledonen (mit schuppigen Keimblättern um die Kotyledonen, die mit ihrem Keim nach Aussen durchgebrochen sind insgesamt 4 Kotyledonen), was bedeutet, dass sich beide Samenanlagen bis zum Ende nebeneinander entwickelten und schliesslich 2 Samen in einer Frucht formierten. Beide grosse Kotyledonen waren annähernd von gleicher Grösse und nahmen jeder die Hälfte des Fruchttinneren ein; sie waren in der Mitte der Frucht eng aneinander geschmiegt, aber, scheinbar, ohne irgendwelche intime Verbindung zueinander (Abb. 7). Jeder von ihnen trug an seiner Spitze je einen Keim, der schon aus der Frucht hervorspross, so dass sie ganz nahe einer zum anderen unter der Fruchtkeimöffnung waren. Eine derartige Lage ermöglichte Beiden, leicht und gleichzeitig aus der Frucht hervorzukeimen. Zweifellos konnte die gleichzeitige Entwicklung beider Samenanlagen vor allem durch den teilweisen Wuchs der grösseren Kotyledonen verwirklicht werden, in nur einer Hälfte der Fruchttinneren, im Gegensatz zu normalen Fällen, in welchen die grossen Kotyledonen nur einer Samenanlage das ganze Innere der Frucht besetzen, während die andere Samenanlage verkümmert.

Den Formierungsprozess der Trapafrucht rein morphologisch und physiologisch betrachtend, kann man zum Beschluss kommen, dass keinerlei Grund besteht, dass sich nicht beide Samenanlagen entwickeln und es nicht zur zweifächerigen Keimspriessung kommt. Wir nehmen an und glauben, dass derartige Fälle in der Population der *Trapa* auch unter normalen natürlichen Bedingungen vorkommen und auch nicht sehr selten sind (obzwar sie bis jetzt nicht bemerkt waren) obgleich sie je-

denfalls sehr selten sind im Verhältnis auf die Zahlnormaler einfacher Keimspriessungen.

Im Forschungs-Falle entwickelten sich beide Pflanzen normal und zwischen ihnen bestand kein grosser Unterschied in Hinsicht Geschwindigkeit im Wachsen und in ihrer Entwicklung. Die ökologischbiologische Rechtfertigung des 2=fächerigen Keimens könnte darin ruhen, dass bei der Vernichtung eines Keimes der andere zurückbleibt, um die nächste Generation zu produzieren. Aber trotzdem ist eine solche 2=fächerige Keimspriessung in der Natur jedenfalls ausserordentlich selten (M. M. J a n k o v i ć untersuchte in den vergangenen zehn Jahren eine sehr grosse Zahl Trapapflanzen, die an Ihrem Standort unter natürlichen Bedingungen keimten, in deren ersten Entwicklungsphase und konnte in keinem einzigen Falle einen Fall 2=fächerigen Keimens feststellen), Ohne Zweifel, dass die Verminderung der Ernährungsmaterie im grossen Kotyledonen-Keim, zu der es gelegentlich der Formierung zweier Samen in ein und derselben Frucht kommt, was die Verminderung der Nahrung der Pflanze in ihrer ersten Entwicklungsphase bedeutet, einen entscheidenden Einfluss bedeutet. Vorauszusetzen ist, obgleich solche Beobachtungen nicht gemacht wurden, dass der Wuchs und die Entwicklung schneller vor sich geht bei Pflanzen mit nur einsamiger Frucht, die Nährstoffe nur für sich hat, als bei Pflanzen aus zweisamiger Frucht, die ihre Reserve an Ernährungstoffen teilen müssen.

Ebenso darf nicht vergessen werden, dass 2 Pflanzen aus einundderselben zweisamigen Frucht entsprossen sich gegenseitig von grösserer Konkurrenz sind, als 2 Pflanzen die aus 2 einsamigen Früchten entsprossen. Im ersteren Falle befinden sie sich viel zu nahe, ihre Ernährungsoberfläche ist ganz verengt und im anderen Falle haben sie einen grösseren Raum zur Verfügung, auch wenn sogar die Früchte, aus denen sie hervorgekemt sind, nahe aneinander liegen. Man muss im Sinne haben, dass überhaupt in dichten Populationen junger Trapapflanzen, wenn eine grosse Dichtigkeit keimender Früchte besteht, es später stufenartig zu ihrer immer grösseren Reduktion kommt, wobei schliesslich nur noch diejenigen Pflanzen zurückbleiben, die eine grössere Geschwindigkeit in ihrer Entwicklung und in Ihrem Wuchs zeigten, oder einen anderen Vorteil. Je mehrsing 2 Pflanzen, die aus einer Frucht entsprossen sind, langsamer entwickeln und wachsen als Pflanzen aus einsamiger Frucht, umsoweniger haben sie Chancen in der Konkurrenz mit diesen letzteren. Fügt man dem noch die verstärkte gegenseitige Konkurrenz hinzu, ist es verständlich und klar, warum 2=fächerige Keimung weniger ökologischbiologische Vorteile bietet, als das einfache Keimen.

Schliesslich soll auch nicht übersehen werden, dass in Fällen 2=fächeriger Keimspriessung die viel zu grosse Nähe der Pflanzen in deren Entwicklung auch noch andere Schwierigkeiten hervorruft. Trotzdem aber, obschon uns die ökologischen Vorteile und Nachteile sowohl der einen als auch der anderen Art der Keimspriessung der *Trapa* zur Genüge klar sind, ist es dennoch in keiner Weise klar, wie es zur Entwicklung von nur einer Samenanlage und zur Atrophie der anderen im normalen Falle,

bzw. zur gleichberechtigten Entwicklung beider Samenanlagen im Falle 2=fächeriger Keimung kommt. Evolutionistisch betrachtet, war die zweite Art wegen ihrer ökologischen Mängel wahrscheinlich verdrängt, so dass durch die natürliche Auswahl nur jene Individuen favorisiert wurden, bei denen eine starke Tendenz zur Formierung nur einsamiger Früchte bestand. Diese Eigenschaft wurde auf solche Weise stufenweise und erblich befestigt in den Populationen, während die Zweisamigkeit und die 2=fächerige Keimung bei der *Trapa* eine grosse Seltenheit wurde. Trotzdem sind uns der physiologische und andere Mechanismen der Formierung einsamiger Früchte unklar, bzw. die Atrophie einer Samenanlage; im Falle der Formierung einer zweisamigen Frucht, welche fähig ist zweifächerig zu keimen und 2 vitale Pflanzen hervorzubringen, ist es ohne Zweifel, dass beide Eizellen in beiden Samenanlagen befruchtet sein mussten. Aber es ist nicht klar, ob auch bei einsamigen Früchten beide Eizellen befruchtet sind und sodann eine Samenanlage aus irgendeinem Grunde absterbt, oder aber ob es zur Befruchtung von nur einer Eizelle in einer Samenanlage gekommen ist, die sich später dann auch weiter als der einzige Samen einer einsamigen Frucht entwickelte. Hierüber sagt G a m s (H. G a m s 1925) nur das, dass von 2 Samen nur 1 Samenanlage reif wird.

Die vorstehend beschriebenen Fälle zweisamiger *Trapa*früchte und deren 2=fächeriges Keimspriessen werden zweifellos manche Fragen aus dem Gebiete der Befruchtung und Embryogenese dieser ausserordentlich interessanten Pflanze aufwerfen, so dass entsprechende Forschungen in dieser Richtung nicht ihren Sinn entbehren würden.

#### LITERATURA

- Apinis A.* (1940): Untersuchungen über der *Trapa*. — Acta Horti bot. Univ. Lat. Nr. 1/3, XIII. Riga.
- Čelakovský L.* (1873): Über die Frucht von *Trapa natans* L. — Sitzungsber. d. K. böhm. Ges. d. Wiss., Prag.
- Gams H.* (1925): Hydrocaryaceae, in Hegi, »Flora von Mitteleuropa«, Bd. V<sub>2</sub>, München.
- Gams H.*: Die Gattung *Trapa* L. Die Pflanzenareale, 1 Reihe, H. 3., Jena.
- Jäggi J.* (1883): Die Wassernuss, *Trapa natans* L., Und der *Tribulus* der Alten. — Zürich.
- Janković M. M.* (1958): Ekologija, rasprostranjenje, sistematika i istorija roda *Trapa* L. u Jugoslaviji. (Oekologie, Verbreitung, Systematik und Geschichte der Gattung *Trapa* L. in Jugoslawien). — Srpsko biološko društvo, Posebna izdanja 2 (Soc. Serbe de biologie, Editions speciales 2), Beograd.
- Terasawa J.* (1927): Experimentelle Studien über die Keimung der Samen von *Trapa natans* L. — Bot Magazine, Vol. XLI, Tokyo.
- Vasiljev, V. N.* (1947): K sistematiko u biologii roda *Trapa* L., Sov. bot., t. 15, No 6, Leningrad.

MILORAD M. JANKOVIĆ i  
JELENA BLAŽENČIĆ

### Re z i m e

#### O POJAVI DVOSEMENIH PLODOVA I DVOJNOG KLIJANJA KOD VRSTE *TRAPA LONGICARPA* M. Jank.

Građa cveta i ploda, kao i klijanje ploda vodene biljke raška (različite vrste roda *Trapa* L.) u mnogo čemu su vrlo interesantni i izuzetni. Kriptodorzi ventralni cvet trape ima podcvetan plodnik sa dve karpelje koje su srasle, pa je plodnik prema tome dvook; u svakom od ova dva dela plodnika nalazi se po jedan viseći apotropni semeni zametak (sl. 1 i 2). Ono što je od posebnog interesa jeste pojava da se dalje razvija samo jedan od ta dva semena zametka, dok drugi sasvim zakržljava, i najzad iščezava (sl. 3). O tome Gams (H. Gams 1925) kaže da je cvet trape sa podcvetnim i dvokarpelnim plodnikom »... u svakom delu sa po jednim preobraćenim, visećim apotropnim semenim zametkom, od kojih sazreva samo jedan«.

Na taj način plod je jednosemeni, i u njemu se zapaža jasna diferencijacija između dva kotiledona: oni su vrlo različite veličine, pa je jedan od njih tako veliki da ispunjava gotovo čitavu unutrašnjost ploda; on ima funkciju rezervoara skroba i drugih hranljivih materija, pa u prvim fazama razvića klice igra veoma važnu ulogu njene ishrane; prilikom klijanja ostaje stalno u plodu, sve do svoje potpune istrošenosti. Drugi kotiledon je nasuprot tome veoma malen, sveden samo na jedan ljušpičasti listić, koji prilikom klijanja izlazi zajedno sa klicom iz ploda, i u prvim fazama razvića klice ima verovatno ulogu dopunske autotrofne ishrane (vrlo često je zelene boje), sve do obrazovanja prvih listova, a svakako da učestvuje i u apsorpciji mineralnih materija, gasova i vode iz vodene sredine.

Koliko je nama poznato do danas u literaturi nije nigde zabeleženo da se i drugi semeni zametak može do kraja razviti, kao ni to da plod trape, posedujući dva normalno razvijena semena, može klijeti sa dve klice. Prema tome, razvoj samo jednog semenog zametka i potpuna atrofija drugog, kao i klijanje ploda samo sa jednom klicom, smatrani su normalnom pojavom, pravilom bez izuzetaka.

Međutim, mi smo bili dobre sreće da među prokljalim plodovima trape, koju u Botaničkoj bašti Prirodno-matematičkog fakulteta u Beogradu gajimo i posmatramo svake godine, primetimo dva ploda, jedan u proleće 1961. a drugi u proleće 1962. godine, koji su prokljali sa dve klice.

Ovakav slučaj dvojnog klijanja plodova trape bio je do sada, koliko je nama poznato, nezabeležen u literaturi, pa smatramo značajnim da ga detaljnije opišemo i prikažemo. 1961. godine dopustili smo da plod trape sa dvojnim klijanjem nesmetano klija, i da se obe klice normalno razvijaju sve do cvetanja i obrazovanja plodova, pošto smo želeli da utvrdimo u kojoj meri su ove dve prokljale biljčice vitalne i sposobne za reprodukciju. Ali nam je to onemogućilo da vidimo na kojoj osnovi je došlo do dvojnog klijanja, mada smo pretpostavili da se radi o normalno razvijena oba semena zametka, tojest o prisustvu u prokljalom plodu dva normalna semena.

Srećom, i iduće godine pojavile su se iz jednog ploda dve klice, pa smo ovaj plod otvorili i tom prilikom utvrdili da se stvarno radi o dva normalna semena, odnosno o tome da ovo dvojno klijanje bazira na oba uspešno oplodena i razvijena semena zametka.

Ovi slučajevi dvojnog klijanja posmatrani su na plodovima vrste *Trapa longicarpa* M. Jank. ssp. *valida* M. Jank.; materijal (plodovi) na kome su vršena posmatranja, donošen je svake godine iz bare Agle kraj Dunava, kod Sremskih Karlovaca u neposrednoj blizini Novog Sada (na Bačkoj strani).

Dvojno klijanje ploda vrste *Trapa longicarpa* ssp. *valida* zapaženo je prvi put 8. IV. 1961. godine; iz jednog ploda trape izrasle su tada biljčice, normalnog izgleda ali nejednake dužine. Prva merenja i opisi ovih dveju klica izvršena su 10. IV. 1961., kao i njihovo fotografisanje (sl. 4). Duža biljčica je bila tamnije, zelenkaste boje,

dok je druga, kraća, bila bele boje. Toga dana je duža klica imala ukupno 6,5 cm u dužini, a od otvora za klijanje na plodu do ljuspastog kotiledona dužina je iznosila 2,09 cm; to znači da je na sam hipokotil (sa korenom) došlo oko 4,5 cm. Kraća klica bila je dugačka 3,84 cm (od otvora za klijanje do kotiledona 1,25 cm, dužina hipokotila i korena 2,59 cm). Već 11. IV. na dužoj biljčici je u pazuhu ljuspastog kotiledona izbila stabljika sa čuperkom linearnih submerznih listova. Osim toga, pored ove glavne stabljike, pojavila se sutradan (12. IV.) i sporedna stabljika; u predelu kotiledona dolazi do savijanja, pozitivno geotropnog, pa hipokotil sa korenom zauzima najviše horizontalan položaj. Toga dana u sud sa vodom u kome se nalazio ovaj proklijali plod trape stavili smo hranljivi muljevit supstrat (kompost).

Već kroz sledeća dva dana (14. IV.) primećuje se da duža biljčica ima dve stabljike, od kojih jedna, duža ima pored submerznih linearnih listova i začetke perastih adventivnih korenova. Kraća biljčica takođe raspolaže tada sa jednom stabljikom na kojoj je čuperak linearnih listova (stanje 14. IV. 1961. predstavljeno je na sl. 5 i 6).

17. IV. 1961. na većoj biljci trape javljaju se obilno adventivni korenovi na hipokotilu, kao i na osnovi glavne stabljike. Ona je sada vrlo izrazito razvijena, sa četiri jasno izražena nodusa. Na prvom su dva naspramna linearna lista, kao i četiri adventivna perasta korena. Na gornja tri nodusa nalazi se samo po jedan linearni list kao i začeci adventivnih korenova pored njih. Na samom vrhu stabljike su listovi koji čine postepen prelaz od linearnih submerznih listova ka flotantnim rombičnim; kod njih je osnova nešto sužena dok su središnji i vršni delovi prošireni, i na njima su 3—4 zupca. I sporedna stabljika, koja se pojavila u pazuhu između glavne stabljike i hipokotila, dobro se razvija i nosi niz linearnih listova. Osim nje pojavljuje se i druga sporedna stabljika, u pazuhu između ljuspastog kotiledona i glavne stabljike.

Kod manje biljke trape glavna stabljika nosi još uvek samo linearne listove; u njenom pazuhu pojavila se sporedna stabljika, dugačka oko 1 cm.

Sledećeg dana (18. IV.) zapaža se pojačan porast stabljika i adventivnih korenova, pre svega kod veće biljke. Nazubljeni listovi se sada već jasno izdvajaju, i to ne samo na glavnoj stabljici već i na sporednim.

19. IV. primećujemo da se obe biljke brzo razvijaju, diferencirajući se sve više u svojim delovima. S obzirom na njihov pojačan rast i razviće ovog i sledećeg dana, bili smo prinuđeni da ih 24. IV. premestimo u veći sud, u kome su zatim ostale sve do obrazovanja plodova i uginuća. I tu je podloga kompost. Obe biljke još uvek imaju vezu sa plodom, mada je on već sasvim ispražnjen i lebdi u vodi.

Na glavnoj stabljici veće biljke gornji listovi imaju 21. IV. jasno diferenciranu lisnu dršku i lisnu ploču, na kojoj se nalazi po 6 zubaca sa svake strane. Ova stabljika ima sada 12 nodusa: od prvog do petog nalaze se linearni submerzni listovi, a na šestom i sedmom su takođe višemanje izduženi listovi, ali sa naznakama zubaca; na osmom i devetom listovi su takođe izduženi, lancetasti, ali sa jasnom nazubljenošću, kao i početkom diferenciranja same liske; od desetog do dvanaestog nodusa su listovi rombičnog oblika sa izrazitom nazubljenošću, koji okružuju nešto zadebljali vrh stabljike, sa pripijenim, još nerazvijenim listovima, oko vegetacione kupe.

Prva sporedna stabljika ima 7 nodusa, od kojih prvih pet nose linearne listove.

Glavna stabljika manje biljke ima 10 nodusa, od kojih prvih pet nose linearne listove, dok se na ostalima smenjuju listovi različitog oblika koji čine prelaz ka rombičnim listovima na devetom i desetom nodusu. Prva sporedna stabljika ima 6 nodusa, i dugačka je oko 1,5 cm.

Već kroz tri dana, znači 24. IV., glavna stabljika veće biljke izbija na površinu vode, na kojoj se formira rozeta sa flotantnim listovima. Na adventivnim korenovima prvog i drugog nodusa javljaju se kvržice, koje su začeci bočnih izraštaja ovih perastih fotosintetičkih organa. Samo se jedna sporedna stabljika razvila (ona koja je izbila u pazuhu između glavne stabljike i hipokotila), i ona svojom dužinom dopire do polovine glavne stabljike.

Glavna stabljika manje biljke takođe brzo raste ka površini vode. Nasuprot tome sporedna stabljika je mala, slabo razvijena, samo sa linearnim listovima, dugačka svega oko 1,5 cm.

U ovo vreme vrlo su se obilno razvili adventivni koreni na hipokotilu i osnovi glavnih stabljika, i oni ukorenjuju biljku u mulj.

26. IV. jasno se zapaža da sporedne stabljike stagniraju, nasuprot glavnim, koje se brzo razvijaju. Rozeta glavne stabljike veće biljke ima 6 flotantnih listova, dok se deveti i deseti razvijaju. Na flotantnim listovima dvanaestog nodusa zapažaju se hidrostatička zadebljanja na peteljka.

27. IV. na površini vode izbija i glavna stabljika manje biljke, sa rozetom od 7 listova. Istovremeno, rozeta glavne stabljike veće biljke poseduje 12 flotantnih listova.

U toku daljeg vremena obe rozete se i dalje razvijaju i rastu, formirajući najzad i cvetne pupoljke, tako da su kroz nešto više od mesec dana, tačnije 5. VI. 1961., biljke procvetale. Na svakoj stabljici nalazilo se tada po četiri cveta. 9. VI. ovi cvetovi su precvetali, i u njima se zameću plodovi. Istovremeno, na novim delovima stabljika razvijaju se novi cvetovi.

U toku jula i avgusta nismo bili u mogućnosti da se bolje staramo o ovim biljkama, pa je to, verujemo, i bio razlog da one nisu obilnije rodile (sakupili smo samo 11 plodova), kao i za to da su plodovi bili vrlo sitni i sterilni, mada u pogledu spoljašnje morfologije u potpunosti formirani.

Spoljašnji uslovi u toku razvoja ovih biljaka trape bili su vrlo povoljni, s obzirom da su gajene u staklari sa optimalnim temperaturnim i svetlosnim uslovima. Temperatura vode je u pojedinim danima bila vrlo visoka, posebno u toku letnjih meseci, kada su se i plodovi razvijali (tako na primer 26. VI. 1961. temperatura vode u bazenu je u 13 h iznosila 40° C). Ono što je za razvoj plodova bilo svakako vrlo nepovoljno, jeste činjenica da je tokom jula i avgusta voda iz akvarijuma postepeno isparila, tako da su se zeleni delovi biljaka sasušili. Time se, verujemo, i može objasniti zakržljalost formiranih plodova, njihov mali rast i sterilnost.

Na osnovu svega rečenog, može se zaključiti da su se obe biljke trape, prokliale iz jednog dvosemenog ploda a svaka iz po jednog semena, sasvim normalno razvijale, nimalo drukčije od onih biljaka koje se same, pojedinačno, razvijaju iz ploda sa samo jednim semenom. Na taj način i pojava dvojnog klijanja, što znači razvoj oba semena i formiranje dva semena u jednom plodu, obezbeđuje normalan razvoj prokljalih biljaka i njihovu punu vitalnost, nezavisno od toga što su dva semena u jednom plodu nužno za polovinu smanjeni u svojoj zapremini u odnosu na jedno seme u jednom plodu, odnosno nezavisno od toga što će veliki kotiledon svakog semena sadržavati za polovinu manje hranljivih rezervnih materija nego kotiledon jednosemenog ploda. Pošto se u našem slučaju radilo o dosta krupnim plodovima, jasno je da veličina hranljivog kotiledona ne može biti u takvim slučajevima ograničavajući faktor, jer se normalno razvijaju i biljke koje su prokliale iz sasvim sitnih plodova, čiji je jedini hranljivi kotiledon svakako manji od hranljivih kotiledona ovih dvosemenih plodova.

Iduće godine, krajem aprila 1962., imali smo sreću da među prokljalim plodovima vrste *Trapa longicarpa* ssp. *valida* pronađemo još jedan plod sa dve klice. Sve do tada mi nismo tačno znali na kojoj osnovi je prethodne godine bilo napred opisano dvojno klijanje, mada smo bili uvereni da se radi o dva semena, odnosno o ravnopravnom razvoju oba semena zametka. Zato smo rešili da ovaj prokljalni plod žrtvujemo. Njegovim otvaranjem dokazali smo da je naša pretpostavka bila tačna: u njemu su se stvarno nalazila dva velika kotiledona (sa ljuspastim kotiledonima, koji su sa klicama izbili napolje, ukupno 4 kotiledona), što znači da su se oba semena zametka do kraja uporedo razvijala, formirajući najzad dva semena u jednom plodu. Oba velika kotiledona bila su približno iste veličine, zauzimajući svaki po polovinu unutrašnjosti ploda; oni su bili tesno priljubljeni jedan uz drugi u sredini ploda, ali, kako izgleda, bez neke intimnije veze između sebe (sl. 7). Svaki od njih je na svome vrhu nosio po jednu klicu, koje su prokliale i izbile iz ploda napolje, tako da su one bile sasvim jedna uz drugu, ispod plodovog otvora za klijanje. Ovakav njihov položaj obezbedio im je da mogu lako i istovremeno prokljati kroz otvor ploda. Nema sumnje da se istovremeni razvoj oba semena zametka mogao ostvariti pre svega delimičnim rastanjem većih kotiledona, samo u jednoj polovini unutrašnjosti ploda, nasuprot normalnom slučaju u kome veći kotiledon

samo jednog semenog zametka zauzima čitavu unutrašnjost ploda, dok drugi semeni zametak zakržljava.

Posmatrajući proces formiranja ploda trape čisto morfološki i fiziološki, može se doći do zaključka da ne postoji nikakav razlog da se ne razviju oba semena i da ne dode do dvojnog klijanja. Verujemo da se ovakvi slučajevi u populacijama trape dešavaju i pod prirodnim uslovima i da nisu suviše retki (iako do sada nisu bili uočeni), mada su svakako veoma retki u odnosu na broj normalnih, jednostrukih klijanja.

U posmatranom slučaju obe biljke su se normalno razvijale, a između njih nije bilo neke veće razlike u pogledu brzine rasteanja i razvića. Ekološko-biološka opravdanost dvojnog klijanja mogla bi da bude u tome što prilikom uništenja jedne klice ostaje druga da proizvede sledeću generaciju. Pa ipak, ovakvo dvojno klijanje je u prirodi svakako izvanredno retko. (M. M. Janković je u proteklih desetak godina pregledao vrlo veliki broj biljaka trapa proklijalih u prirodnim uslovima, na njihovom staništu, u prvim fazama razvića, i ni jednom nije konstatovao slučaj dvojnog klijanja). Nema sumnje da smanjenje hranljivih materija u većem kotiledonu klice, do čega dolazi prilikom formiranja dva semena u istom plodu, što znači smanjenje hrane za biljku u prvim fazama njenog razvića, ima odlučujući značaj. Može se pretpostaviti, iako takva posmatranja nismo mogli da vršimo, da je brži razvoj i brže rasteanje kod biljke jednosemenog ploda, koja ima na raspolaganju hranljive materije u plodu samo za sebe, nego što je razvoj biljaka iz dvosemenog ploda, koje njegovu rezervu hranljivih materija moraju da dele.

Isto tako ne treba zaboraviti da su dve biljke proklijale iz istog, dvosemenog ploda, sebi veći konkurenti nego dve biljke proklijale iz dva, jednosemena ploda. U prvom slučaju one su isuviše blizu jedna drugoj, njihova površina ishrane je sasvim sužena; u drugom slučaju one imaju veći prostor na raspolaganju, čak i ako su plodovi iz kojih su proklijale vrlo blizu jedan drugome. Treba imati na umu da uopšte u gustim populacijama mladih biljčica trape, kada postoji velika gustina proklijalih plodova, dolazi docije postepeno do sve veće njihove redukcije, pri čemu ostaju do kraja samo one biljke koje su pokazale veću brzinu u svome razviću i rasteanju, ili neku drugu prednost. Ukoliko se dve biljčice proklijale iz istog ploda sporije razvijaju i rastu od biljaka jednosemenih plodova, utoliko će i njihove šanse u konkurenciji sa ovim poslednjim biti manje. Ako se tome doda i pojačana njihova uzajamna konkurencija, biće jasno zbog čega dvojno klijanje pruža manje ekološko-bioloških prednosti od jednostavnog.

Najzad, ne treba zanemariti ni pretpostavku da u slučaju dvojnoga klijanja suviše velika približenost biljaka stvara u njihovom razviću i neke druge teškoće.

Međutim, mada su nam ekološke prednosti i nedostaci jednog i drugog načina klijanja kod trape dosta jasni, nije ni malo jasno kako dolazi do razvića samo jednog semenog zametka a do atrofije drugog, u normalnom slučaju, odnosno do ravnopravnog razvića oba semena zametka, u slučaju dvojnog klijanja. Evolucionistički posmatrano, drugi način je zbog svojih ekoloških nedostataka bio verovatno potiskivan, pa su putem prirodnog odabiranja favorizovane samo one individue kod kojih je postojala pojačana tendencija za formiranjem samo jednosemenih plodova. Ova je osobina tako postepeno i nasledno učvršćivana u populacijama, dok je dvosemenost i dvojno klijanje kod trape postalo krajnja retkost. Ali nam ipak nisu jasni fiziološki i drugi mehanizmi obrazovanja jednosemenog ploda, odnosno atrofija jednog semenog zametka; u slučaju obrazovanja dvosemenog ploda, koji je sposoban da dvojno klija i da dve vitalne biljke, nesumnjivo je da su obe jajne ćelije, u oba semena zametka, morale biti oplodene. Ali nije jasno da li su i kod jednosemenih plodova oplodene obe jajne ćelije, pa je zatim jedan semeni zametak iz nekih razloga izumro, ili je pak došlo do oplodjenja samo jedne jajne ćelije, u jednom semenom zametku, koji se docije i razvio dalje u jedino seme jednosemenog ploda. O tome G a m s (H. G a m s 1925) kaže samo to da od dva semena zametka sazreva samo jedan.

Opisani slučajevi dvosemenih plodova trape i njihovog dvojnog klijanja nema sumnje da potstiču neka pitanja iz oblasti oplodjenja i embriogeneze ove vanredno interesantne biljke, pa odgovarajuća ispitivanja u tome pravcu ne bi bila lišena svoga smisla.