

MILORAD M. JANKOVIC I
JELENA BLAŽENČIĆ

**UPOREDNA STUDIJA STRUKTURE ENDOKARPA PLODOVA
RAZLIČITIH VRSTA RODA TRAPA L.
I NJEN EKOLOŠKI ZNAČAJ**

UVOD

Za ekologiju, biologiju i evoluciju vodene biljke oraška (*Trapa* L.) njegov plod je od izuzetnog značaja. U ekološkom pogledu treba istaći tri osnovna momenta: prvo, potreba da plod svojim spoljašnjim omotačima (pre svega endokarpom) zaštiti od nepovoljnih spoljašnjih uticaja klicu i veliki kotiledon sa hranljivim materijama u njemu; drugo, potreba da se plodom, budući da je zoohornog i hidrohornog tipa, obezbedi rasejavanje i rasprostiranje vrste; treće, potreba da se, pre svega endokarpom, seme zaštiti od mehaničkih nepovoljnih uticaja, kao što su lomljenje, pucanje, itd. Tome treba dodati i potrebu za ukotyljavanjem na dno vodenog bazena, što se ostvaruje pre svega kracima ploda (vidi M. M. Janković, 1958), kao i onemogućavanje prodiranja vode i mikroorganizama u plod, i sprečavanje izlaska iz njega tečnog rastvora organskih i mineralnih materija (u vreme klijanja).

Sve ove ekološke i biološke potrebe omogućene su složenom strukturom i formom ploda, koje su adaptivnog i funkcionalnog značaja. Pre svega, plod raška, koji je izmenjena koštunica, svojim spoljašnjim omotačima, vrlo složene forme i strukture, suprotstavlja se nepovoljnim mehaničkim uticajima (led, stenovita i kamenita podloga dna), a isto tako i nepovoljnim uticajima niske (ili, pak, visoke) temperature i isušivanju.

Kao što je poznato, u jesen zreli plodovi oraška odvajaju se od biljke i padaju na dno vodenog bazena. Tu prezimljuju, da bi u proleće, s porastom temperature, proklijali. Pošto je *Trapa* jednogodišnja biljka, za održanje vrste od izuzetnog je značaja sudbina njenih plodova. U toku zime oni su, na dnu vodenih bazena, izloženi niskim temperaturama, što je bezopasno (čak i korisno), ako se ta temperatura kreće oko 4°C. Međutim, u mnogim područjima, pre svega severnim

kontinentalnim, naročito ako se radi o malim, plitkim vodenim baze-nima (npr. bare), može se desiti, za vreme jakih zima u pojedinim godinama, da se voda smrzne sve do dna. Tada su plodovi izloženi ne samo nepovoljnim niškim temperaturama, već i nepovoljnom mehanič-kom dejstvu leda (pritisak leda). Spoljašnji plodov omotač omogućuje da se ove teškoće uspešno prebrode.

Nasuprot tome, krajem leta i početkom jeseni, može se desiti da se zreli plodovi, različitim načinima, nađu izvan vode, na suvu (npr. na obali, ali i dalje od nje), i da tu budu izloženi visokoj temperaturi i isušivanju. Spoljašnji omotač ploda oraška suprotstavlja se i tome.

Najzad, i mehaničko dejstvo čvrstih delova dna (stenovita, ka-menita ili šljunkovita podloga), može biti za plodove nepovoljno kada ih vodene struje brzo nose nizvodno i udaraju pri tome o čvrsti substrat. Ovome nepovoljnom delovanju, slično kao i u slučaju leda, suprotstavlja se takođe omotač ploda, i to pre svega endokarp, njegov čvrsti i odrvenjeni deo.

Ustvari, endokarp ploda, koji je neobično čvrst i složene forme i strukture, i predstavlja najvažniji deo ploda u vezi sa zaštitom od mehaničkog delovanja i nepovoljnih uticaja niske i visoke temperature, kao i isušivanja. Određen značaj, i to čak i u pravcima koji ovde nisu pomenuti, imaju i egzokarp i mezokarp, ali se o tome ovde neće govoriti već nekom drugom prilikom. U ovom radu biće reči samo o endokarpu.

Kao što je već rečeno, plod trape je izmenjena koštunica vrlo složnog oblika i strukture. Endokarp čini jedan od tri sloja plodovog spoljašnjeg omotača (perikarpa), za čvrstinu i otpornost ploda najznačajniji, budući da je i sâm veoma čvrst i otporan. Ustvari, složenost oblika trape vezan je za složenost njegovog endokarpa. U gradji ploda, odnosno endokarpa, učestvuje, razrastanjem i razvijanjem, gotovo čitav cvet, izuzev kruničnih listića, prašnika i žiga sa delom stubića (ali, kod nekih formi mesto insercije kruničnih listića i prašnika razvija se u karakteristične međuizraštaje).

Jednom rečju, endokarp ploda oraška štiti klicu i hranljivi koti-ledon od mehaničkih nepovoljnih dejstava, od niskih i visokih temperatura, ne dozvoljava ulaženje vode i mikroorganizama u unutrašnjost ploda niti izlaženje rastvora iz njega (u vreme klijanja), omogućuje rasprostiranje biljke i njeno ukotvljavanje na odgovarajućem mestu.

S obzirom da je endokarp od izuzetnog značaja za otpornost ploda oraška prema nepovoljnim spoljašnjim uticajima, mi smo u ovome radu proučili strukturu endokarpa kao takvu, a zatim uporednim pro-ucavanjem pokušali smo da utvrdimo razlike, ako postoje, između endokarpa različitih vrsta roda *Trapa*. Pri tome, pošli smo od činjenice da je ovaj rod široko rasprostranjen, da se pojedina njegova staništa nalaze na severu i severoistoku, pod uticajem, naročito, oštре konti-nentalne zime, dok su druga daleko južnije, u tropskim, subtropskim i mediteranskim krajevima, u kojima su zime blage i po pravilu bez mrazeva. Mi smo se, silom prilika, ovde ograničili na teritoriju Jugosla-vije, mada bi uporedna istraživanja endokarpa različitih vrsta raška sa jednog šireg prostora dala, svakako, potpunije i sigurnije rezultate. Ipak, i ovako, smatramo da se uporedna proučavanja endokarpa s

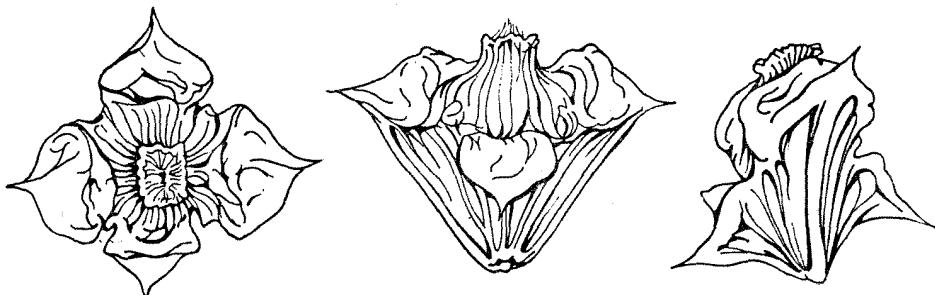
obzirom na klimu mogu vršiti i na vrstama roda *Trapa* u Jugoslaviji, s obzirom da su i kod nas jasno izražena područja sa kontinentalnom klimom (npr. Vojvodina) i područje sa mediteranskim, odnosno subtropskom klimom (npr. Skadarsko Jezero, Šasko Jezero, Dojransko Jezero).

Prema tome, ponovimo još jednom, mi smo, pored proučavanja strukture endokarpa same po sebi, vršili uporedna proučavanja endokarpa različitih vrsta roda *Trapa* s obzirom na različite klimatske uslove kojima su izložena njihova staništa. Međutim, u odnosu na ovaj poslednji zadatak treba reći da su svojstva endokarpa u vezi i sa drugim ekološkim potrebama, koje nemaju neposredne veze sa klimom (mehaničko dejstvo, rasprostiranje). Zato je teško oblik i strukturu endokarpa tumačiti samo s obzirom na klimatske uticaje. Ipak, i pored toga, mi smo pokušali da i u tom pogledu dođemo do nekih, odgovarajućih informacija.

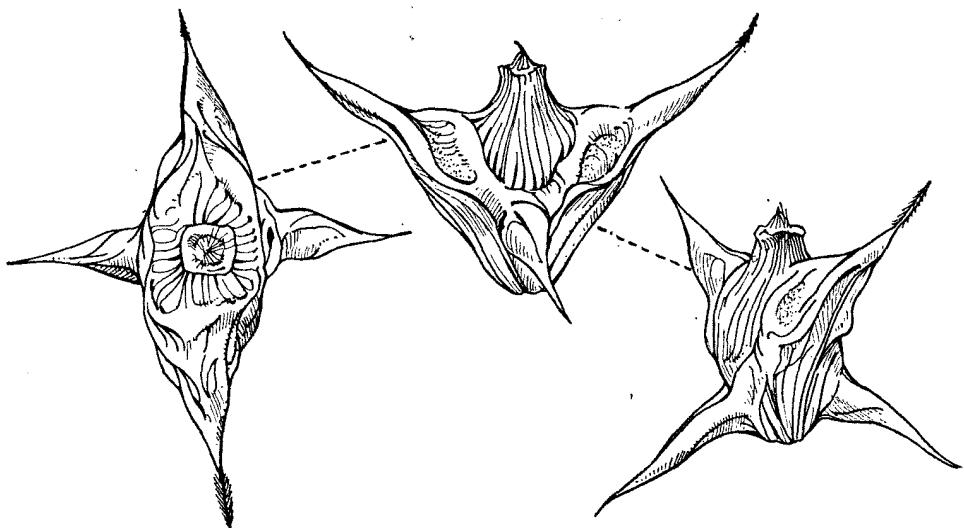
MATERIJAL I METODIKA

U radu su prikazani rezultati dobijeni uporednim proučavanjem anatomske građe endokarpa onih vrsta oraška (*Trapa L.*) koje u severnom delu Jugoslavije imaju dominantnu ulogu u pogledu rasprostranjenja (*Trapa brevicarpa M. Jank* ssp. *callosa M. Jank* i *T. longicarpa M. Jank* ssp. *valida M. Jank*), zatim endemične *Trapa annosa M. Jank* koja živi u području duž Velike Morave, zatim vrste *Trapa europaea Fleroff* var. *egregia M. Jank* (koja se nalazi u pojedinim staništima u severnom delu države) i najzad vrste *Trapa longicarpa M. Jank* ssp. *scutariensis M. Jank*, koja se nalazi na jugu naše zemlje, na Skadarskom Jezeru (u mediteranskim i submediteranskim uslovima), i njenog varijeteta *rotunda M. Jank* (koji se odlikuje većim ili manjim odsustvom krakova na plodovima (od trokrakih plodova do plodova uopšte bez krakova — f. *globosa M. Jank*, pri čemu su i prisutni krakovi zaobljeni i bez bodlje).

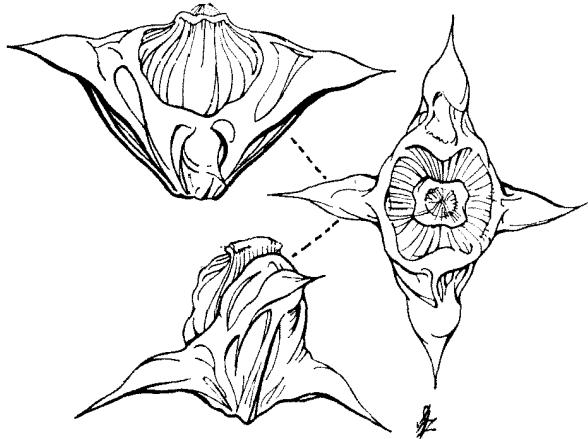
Plodovi vrste *Trapa brevicarpa* ssp. *callosa* sakupljeni su u mrvaji (starom koritu) Stari Begej, kod ribarskog gazdinstva kod Ečke (Vojvodina, Banat). Na istom lokalitetu (ribarsko gazdinstvo Ečka), ali iz Južnog Jezera br. 1 (mali vodenici bazen za potrebe mrešćenja), uzeti



Sl. 1. — *Trapa brevicarpa M. Jank*



Sl. 2. — *Trapa annosa* M. Jank.

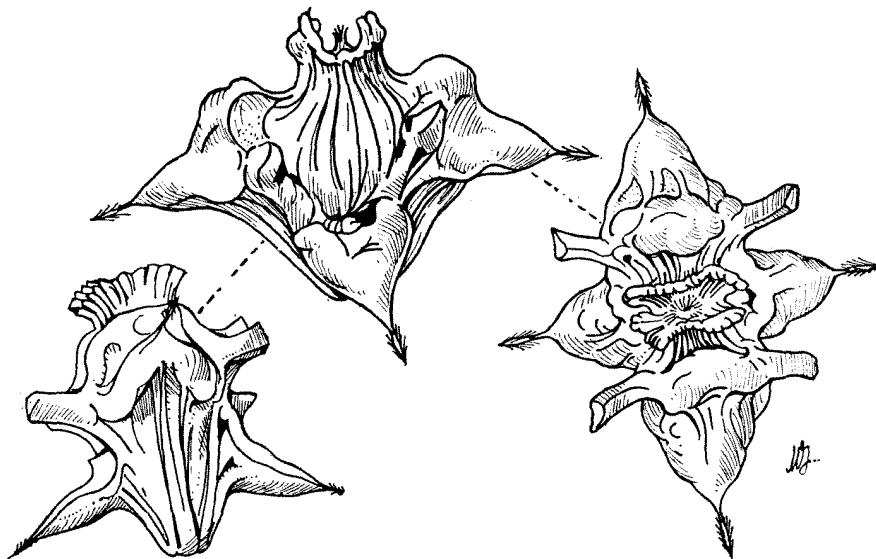


Sl. 3. — *Trapa longicarpa* M. Jank.

su plodovi vrste *Trapa europaea* var. *egregia*. Plodovi vrste *Trapa longicarpa* ssp. *valida* sakupljeni su u jednoj efemernoj bari kod Sremskih Karlovaca.

Južnije od navedenih staništa oraška, u dolini Velike Morave kod Cuprije, u Strikovačkoj bari (kod željezničke stanice Jovac), nalazi se moravska vrsta *Trapa annosa*; iz ovog staništa smo i uzeli plodove za anatomsku obradu endokarpa. Najjužnije stanište u odnosu na staništa vrsta oraška koja smo ispitivali, zauzima vrsta *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis*, na Skadarskom Jezeru (SR Crna Gora). Plobove ove podvrste, kao i njenog varijeteta *rotunda*, sakupili smo na

Skadarskom Jezeru kod ostrva Vranjine, pored nasipa koji proseca Jezero i povezuje Vranjinu sa Virpazarom.



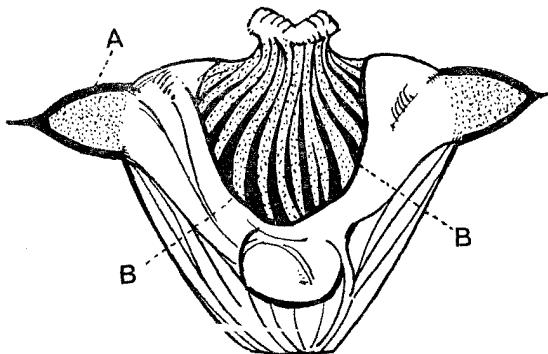
Sl. 4. — *Trapa europaea* Fleroff.



Sl. 5. — *Trapa longicarpa* M. Jank ssp. *scutariensis*; A. var. *rotunda*, B. f. *globosa*.

S obzirom da je plod oraška (*Trapa* L.) veoma karakterističnog oblika i složene spoljašnje morfologije nužno je, u cilju potpunog sagledavanja anatomske građe endokarpa, vršiti analizu na većem broju mesta na plodu. U ovom radu anatomskom analizom obuhvaćeni su kraci ploda i plastron (Sl. 6). Kroz svaki od naznačenih delova endokarpa pravljeni su poprečni i uzdužni preseci. Preparati su tretirani floroglucinom i sonom kiselinom, a posmatrani su u glicerinu. U cilju ispitivanja anatomske građe kraka ploda na preparatima je mera širina i dužina ćelija, i to posebno u periferijskom i unutrašnjem delu tkiva, kao i debljina njihovog ćelijskog zida. U regionu plastrona

merili smo ukupnu debljinu endokarpa, širinu i dužinu ćelija, debljinu ćelijskog zida, širinu i debljinu sklerenhimskih snopića.



Sl. 6. — Šematski prikaz ploda oraška (*Trapa L.*); A. krak; B. plastron (delovi ploda obrađeni anatomske oznaceni su tačkasto).

Schematische Darstellung der Frucht der Wassernuss (*Trapa L.*); A. Horn; B. Plastron (Anatomisch bearbeitete Teile der Frucht sind punktiert dargestellt).

U cilju bližeg proučavanja oblika i dužine ćelija endokarpa vršena je i maceracija tkiva Šulceovim reagensom. Dobijeni macerat je centrifugiran brzinom od 1500 obrtaja u toku dva minuta.

Preparati su crtani slobodno ili uz pomoć Zeiss-ovog dodatka za crtanje, a fotografisanje je vršeno automatskim uređajem za mikrofotografiju, iste firme.

REZULTATI RADA I DISKUSIJA

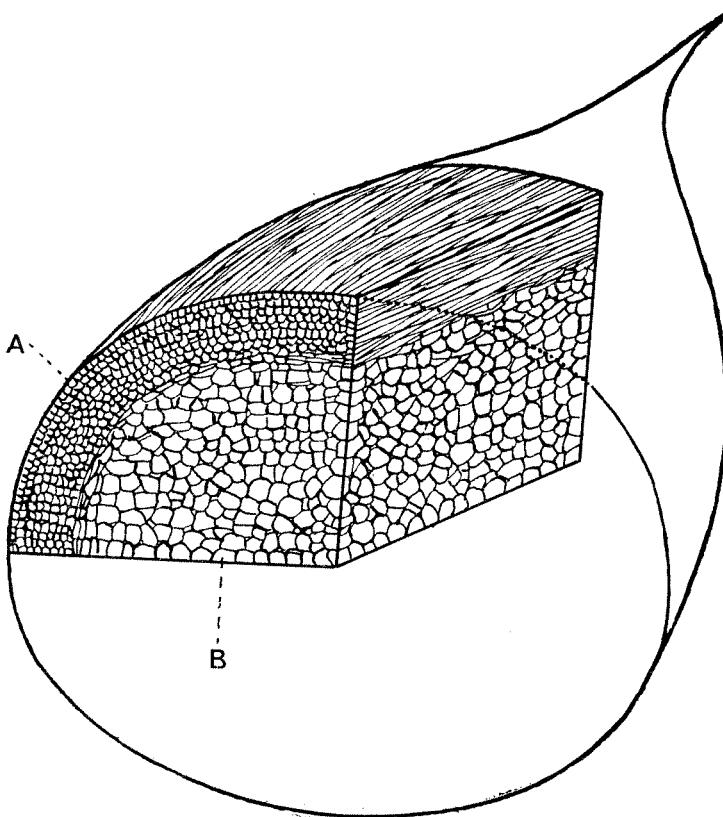
Kao što je već spomenuto, plod oraška je izmenjena koštunica vrlo specifičnog izgleda, u čijem formiranju, osim plodnika, učestvuju i drugi cvetni delovi. Plod sadrži jedno seme, retko dva (M. M. Janković, J. Blaženčić, 1961). Seme je od delovanja nepovoljnih spoljašnjih faktora dobro zaštićeno čvrstim, odrvenjenim endokarpom.

Plod oraška se razvija na flotantnoj rozeti, i kada potpuno sazri odvaja se od peteljke i pada na dno vodenog bazena, u kome zatim provodi period mirovanja (tokom zime), a u proleće seme kljija i razvija se nova biljka. Na zreлом plodu, koji se tek odvojio od biljke, jasno se mogu uočiti tanak egzokarp i nešto deblji mezokarp koji su zelene boje, a tek ispod njih čvrst, beličast endokarp. U toku leženja na dnu bazena dešava se na perikarpu ploda niz promena: egzokarp i mezokarp se postepeno raspadaju, endokarp veoma očvršnjava a njegova prvobitna beličasta boja prelazi postepeno u tamno ljubičastu, a zatim u skoro crnu boju (na pojedinim mestima plod postaje potpuno crn). Ispitivanje anatomske građe vršeno je upravo na ovakovom, potpuno formiranom endokarpu.

ANATOMSKA GRAĐA KRAKOVA NA PLODU ORAŠKA

Kraci ploda oraška sagrađeni su od slereida čiji su zidovi lignifikovani. Na presecima, idući od površine kraka ka njegovom središnjem delu, uočavaju se dve jasno diferencirane zone: na periferiji, u širini od 190μ do 1050μ , nalazi se zona sagrađena od izduženih ćelija, često veoma dugačkih, koje su čvrsto međusobnom isprepletene. Dominantan pravac pružanja ovih ćelija je paralelan površini kraka. Ali, u njegovom površinskom delu ćelije imaju drukčiji pravac pružanja, upravan na prethodni, i tu su ćelije sitnije, zbijenije, i više izodijametrične. To je i razumljivo, imajući u vidu da se radi o površinskom sloju ploda, dakle onom koji se nalazi u neposrednom kontaktu sa spoljašnjošću.

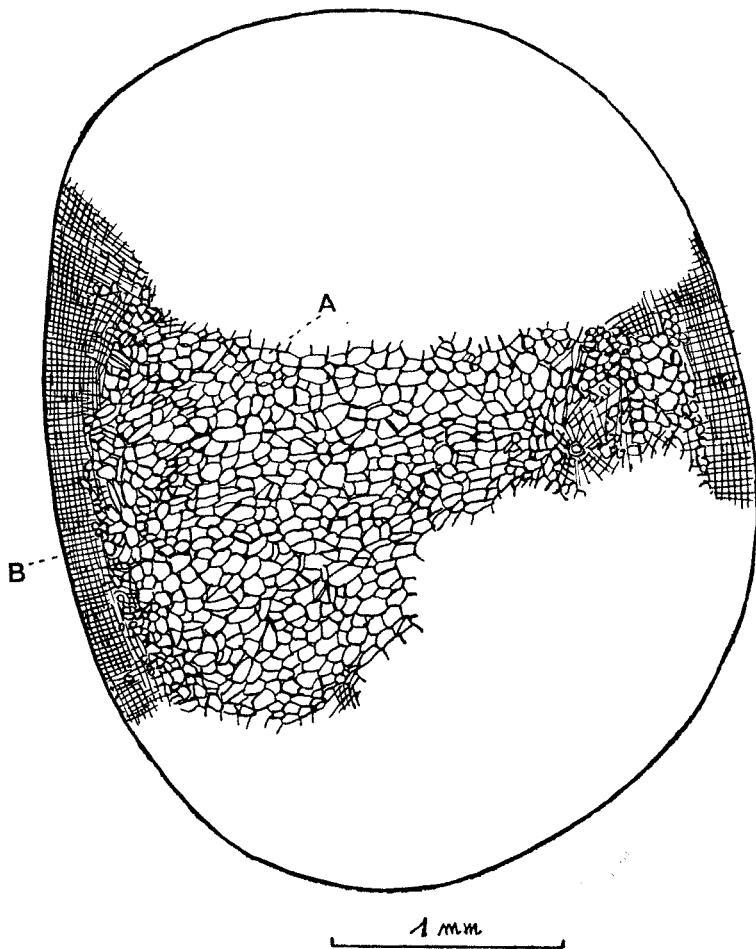
Ispod ove, periferijske zone endokarpa, koji je ustvari sagrađen iz dva sloja zbijenih sklereida, nalazi se znatno deblji središnji



Sl. 7.— Šematski trodimenzionalni prikaz anatomske građe gornjeg kraka na plodu oraška (*Trapa L.*), kroz poprečan i uzdužan presek; A. periferijska zona; B. unutrašnja (središnja) zona.

Schematische dreidimensionale Darstellung des anatomischen Aufbaus des oberen Horns an der Frucht der Wassernuss (*Trapa L.*), mit Quer- und Längsschnitt; A. Peripherische Zone; B. Innere (mittlere) Zone.

deo kraka. Njega izgrađuju izodijametrični sklereidi, šireg lumena i tanjih zidova u odnosu na ćelije koje izgrađuju periferijsku zonu (Sl. 7, 8).



Sl. 8. — Poprečni presek kroz gornji krak ploda oraška vrste *Trapa europaea* (šematski); A. središnja zona; B. periferijska zona.

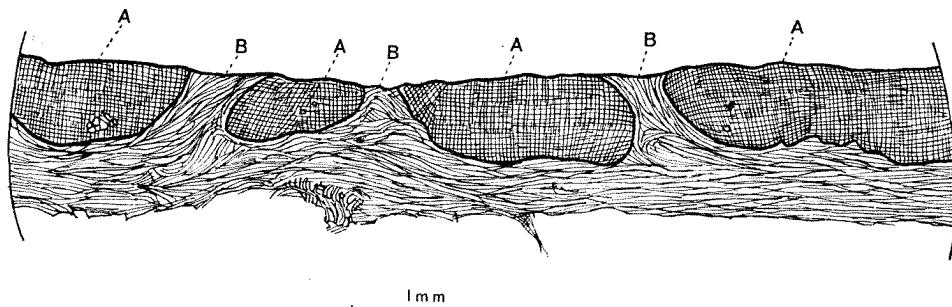
Querschnitt durch das ovale Horn der Frucht der Wassernuss von Art der *Trapa europaea* (schematisch); A. Mittlere Zone; B. Peripherische Zone.

Središnji deo je daleko širi (na poprečnom preseku kroz plod) od periferijskog, a njegove ćelije su 4 do 5 puta šire od ćelija u periferijskoj zoni. Širina ćelije središnjeg dela iznosi 76 do 150 mikrona, dok je kod ćelija u periferijskom delu svega 16 do 40 mikrona. Ove dve zone razlikuju se međusobom ne samo u pogledu svoje širine, oblika i veličine ćelija, već i debljinom ćelijskih zidova. Oni su u središnjem delu kraka za 1 do 2 mikrona tanji od onih u peri-

ferijskom delu. Osim toga, u središnjem delu kraka često se između ćelija nalaze intercelulari, dok ih u periferijskom delu nismo konstatovali.

ANATOMSKA GRAĐA ENDOKARPA U SREDNjem DELU TELA PLODA (PLASTRON)

Plastron se nalazi na dvema širim stranama ploda, neposredno ispod vrata ploda i pruža se (u obliku srca) sve do donjih krakova (Sl. 6, 9, 10). Sagrađen je od dugačkih sklereida najrazličitijih oblika (Sl. 18); grupisani su u tanje ili deblje snopiće, koji se međusobno prepliću ili se delimično i obuhvataju (Sl. 9, 10). Najveći broj snopića, u odnosu na uzdužnu osu ploda, orientisan je paralelno ili upravno. Međutim, treba reći da ima i takvih koji se pružaju i u nekom drugom pravcu.



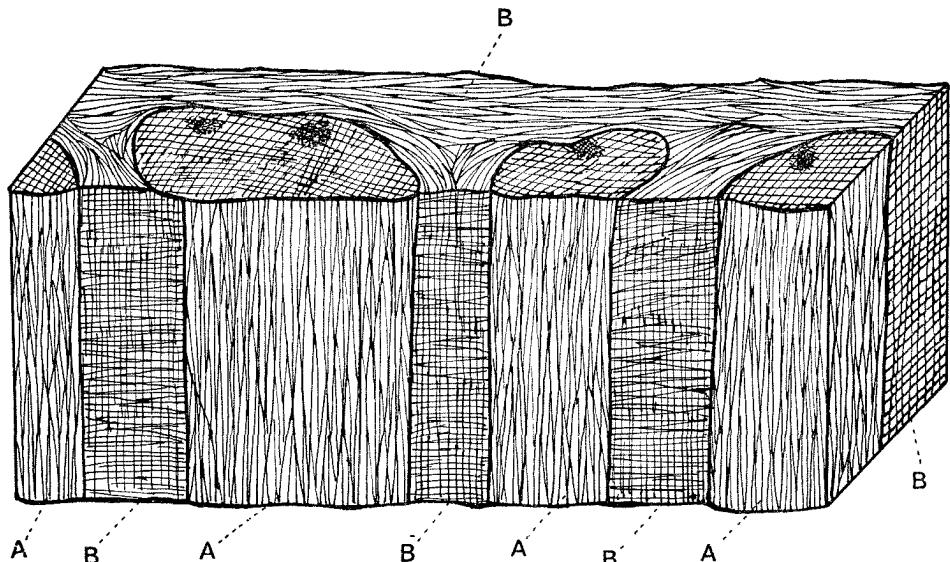
Sl. 9. — Šematski prikaz poprečnog preseka kroz plastron (kod *Trapa brevicarpa*); A. stubasti snopići; B. unutrašnje sklerenhimsko tkivo plastrona, koje na pojedinih mestima obuhvata snopiće, sve do površine plastrona.

Schematische Darstellung des Querschnittes durch den Plastron (bei der *Trapa brevicarpa*); A. Säulenförmige Bündel; B. Inneres sklerenchymisches Gewebe des Plastrons, das an einzelne Stellen die Bündel bis zur Oberfläche des Plastrons umfasst.

Na presecima kroz plastron (Sl. 9, 25) posebno se ističu grupacije sklereida koje se u vidu stubastih snopića pružaju od vrata prema donjim kracima, i koji su međusobom u većoj ili manjoj meri paralelni. Možemo ih označiti kao stubaste sklereidne snopiće. Oni se vide i makroskopski na plodu u vidu više-manje izraženog reljefa na plastronu, tamniji su i svetlij od međuprostora. Ovi snopići lokalizovani su bliže periferiji plastorna i opasani su sklereidima koji se između susednih snopića prepliću. Ispod ovih stubastih snopića nalazi se još jedna zona sklereida, čiji je pravac pružanja više-manje upravan na sklereide u snopićima. U sklerenehimskim snopićima nalaze se i ostaci provodnih snopića.

Celije koje učestvuju u izgradnji plastrona izdužene su, zadebljalih zidova i veoma različitog oblika i dimenzija. Padaju u oči njihovi završeci, koji su često glavičasto zaobljeni, račvasti, kukasti, srpasti, itd. (Sl. 16, 17, 18). Ustvari, ovim završecima sklereidi su

međusobom čvrsto spojeni, što doprinosi i opštoj čvrstini endokarpa. Zahvaljujući ovakvoj formi ćelija, pored ostalih karakteristika (odrvenjen zid i zbijenost sklereida, zatim njihovo grupisanje u snopice koji su među sobom čvrsto spojeni), postiže se izuzetna čvrstina plastrona, inače najtanjug delu endokarpa.



Sl. 10. — Šematski trodimenzionalni prikaz građe plastrona ploda oraška (*Trapa L.*), kroz poprečan i uzdužan presek; A. stubasti snopići; B. unutrašnje sklerenchimsko tkivo.

Schematische dreidimensionale Darstellung des Plastronaufbaus der Wassernussfrucht (*Trapa L.*), durch Quer- und Längsschnitt; A. Säulenförmige Bündel; B. Inneres sklerenchymisches Gewebe.

Debljina endokarpa u predelu plastrona kreće se u granicama od 685 do 1420 mikrona. Širina ćelija je od 5 do 39 mikrona, dužina od 86 do 980 mikrona (najčešće od 420 do 620 mikrona); debljina njihovog ćelijskog zida iznosi 1,5 do 7 mikrona.

Obratili smo pažnju i na dimenzije stubastih sklereidnih snopica u plastronu, odnosno na njihovu širinu i dužinu (u poprečnom preseku). Njihova dužina kreće se u granicama od 640 do 2113 mikrona, a širina od 324 do 913 mikrona.

UPOREDNA ANALIZA GRAĐE ENDOKARPA RAZLIČITIH VRSTA

Paralelno sa proučavanjem opšteg plana građe endokarpa oraška vršena su i uporedna ispitivanja građe endokarpa kod različitih vrsta roda *Trapa L.* koje žive u Jugoslaviji, kao i njihovih različitih formi. Ovde su uzeti u obzir samo rezultati koji se odnose na građu endokarpa u zoni krakova i plastrona.

K r a c i p l o d a. — Iz rezultata uporedne analize (Tab. 1) vidi se da je širina spoljašnje, periferijske zone endokarpa ploda različita kod različitih vrsta oraška. Plod kod *Trapa europaea* var. *egregia* i *T. brevicarpa* ssp. *callosa* odlikuje se moćnije razvijenom periferijskom zonom (najčešće izmerena širina je 476 i 470 mikrona), nego kod vrsta *T. longicarpa* ssp. *valida* i *T. annosa* (400 i 350) mikrona. Nasuprot tim vrednostima, kod vrste *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* ovaj deo endokarpa izrazito je tanji i iznosi svega oko 200 mikrona. Mada se sve ispitivane vrste i njihovi oblici međusobno razlikuju, ipak je jasno uočljivo da one koje su rasprostranjene u severnim staništima imaju periferijski deo endokarpa deblji nego južna skadarska forma *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis*.

Tab. 1. — Anatomske karakteristike endokarpa kraka u plodu oraška (*Trapa* L.) izražene u mikronima.

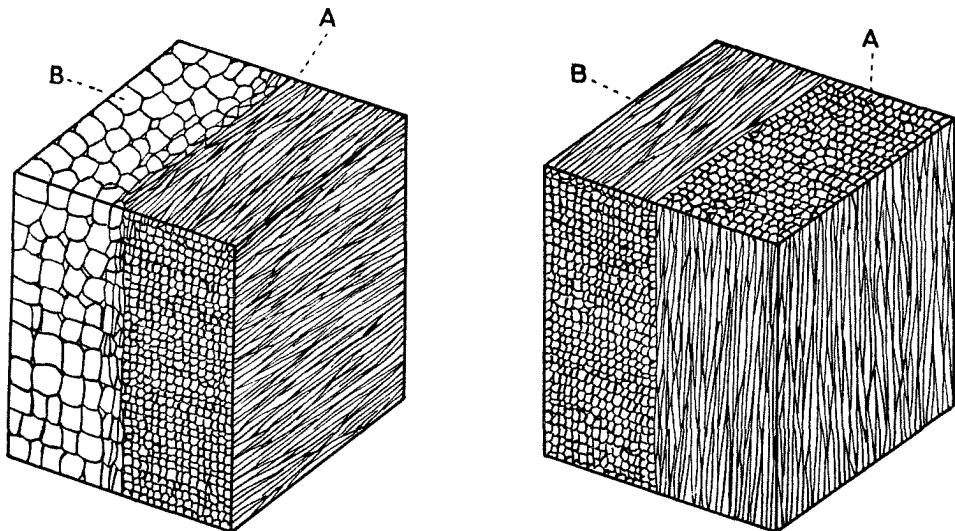
Anatomische Charakteristiken des Hornendokarps in der Wassernusfrucht (*Trapa* L.) ausgedrückt in Mikron.

Vrsta Art	Periferijska zona Peripheriezone						Unutrašnja zona Innenzone					
	Debljina periferijskog dela Dicke des peripherielleits		Širina ćelije Zellenbreite		Debljina ćelijskog zida Zellenwand-dicke		Širina ćelije Zellenbreite		Debljina ćelijskog zida Zellenwand-dicke			
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
<i>Trapa brevicarpa</i> ssp. <i>callosa</i>	1050	470	30	20	7	6	120	85	6	5		
<i>Trapa europaea</i>	1000	476	29	16	5,5	4	114	76	4,5	3		
<i>Trapa longicarpa</i> ssp. <i>valida</i>	700	400	35	23	5	4	135	93	3,5	3		
<i>Trapa annosa</i>	670	350	39	20	5,5	4	142	82	3,5	3		
<i>Trapa longicarpa</i> ssp. <i>scutariensis</i>	660	200	40	23	4	4	150	99	3,5	3		

a = maksimalne vrednosti (Maximalwerte)

b = najčešće izmerene vrednosti (Häufigst gemessene Werte)

Širina sklereida u periferijskom delu kraka plodova kod vrsta *Trapa brevicarpa* ssp. *callosa* i *T. longicarpa* ssp. *valida* slična je i kreće se u granicama od 20—23 do 30—35 mikrona. *Trapa europaea* var. *egregia*, u odnosu na ostale ispitivane vrste, odlikuje se užim ćelijama (16 do 29 mikrona). Južna vrsta *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* i njen varijetet *rotunda* ističu se krupnjim ćelijama, čija širina varira u granicama od 23 do 40 mikrona.



Sl. 11. — Trodimenzionalni prikaz anatomske građe kraka (levo) i plastrona (desno) i ploda oraška (*Trapa L.*), kroz poprečan i uzdužan presek; levo: krak- A. periferijska zona (bez njenog površinskog sloja); B. središnji deo; desno: plastron — A. deo stubastog snopića; B. unutrašnji sloj.

Dreidimensionale Darstellung des anatomischen Aufbaus des Hornes (links) und des Plastrons (rechts) der Wassernussfrucht (*Trapa L.*), durch Quer- und Längsschnitt; links: Horn- A. Peripherische Zone (ohne ihre Oberflächenschicht); B. Mittlerer Teil; rechts: Plastron- A. Teil des Säulenbündels; B. Innere Schicht.

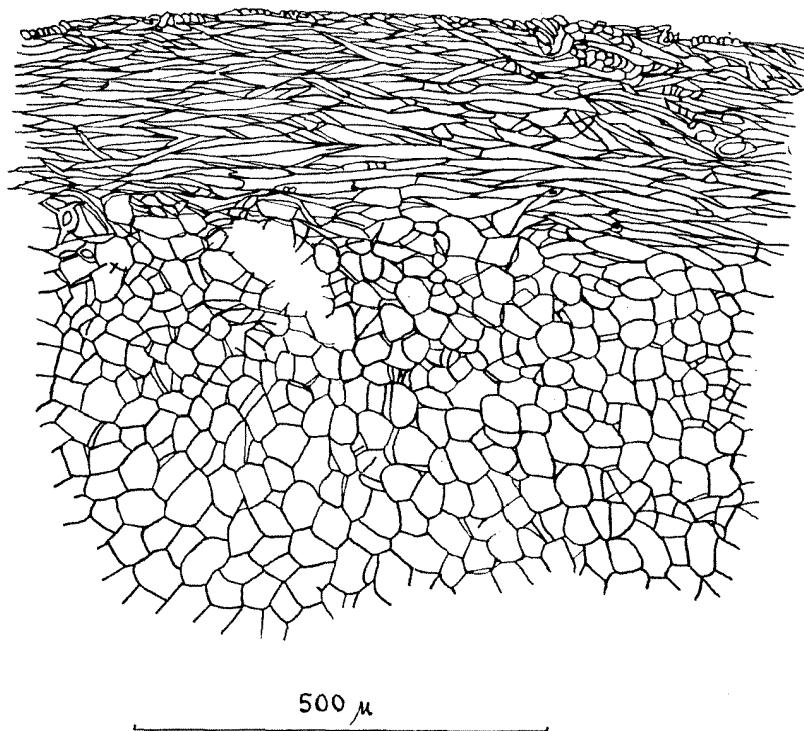
U pogledu debljine čelijskog zida periferijskog dela krakova, izdvaja se *Trapa brevicarpa* ssp. *callosa* kao vrsta sa najdebljim čelijskim zidom (4 do 7 mikrona), a zatim slede ostale vrste, koje se inače međusobno malo razlikuju u odnosu na ovaj karakter; ipak, moglo bi se svrstati sledećim redosredom: *Trapa longicarpa* ssp. *valida* (4 do 5 mikrona), *T. europaea* var. *egregia* (3 do 5,5 mikrona), *T. annosa* (3 do 5,5 mikrona), *T. longicarpa* ssp. *scutariensis* (3 do 4 mikrona).

Središnji deo kraka, koji je kod svih vrsta znatno širi nego periferijski deo, grade izodijametrični i dosta krupni sklereidi (Sl. 11, 12), čije se dimenzije kreću u granicama od nekoliko desetina mikrona pa do 150 mikrona.

Iz tabele 1 vidi se da u pogledu ovog unutrašnjeg dela kraka *Trapa longicarpa* ssp. *valida* i *T. longicarpa* ssp. *scutariensis* imaju krupnije čelije (najčešće izmerena širina 93 do 99 mikrona), dok kod drugih vrsta, mada takođe krupne, ipak su manjih dimenzija (76 i 85 mikrona).

Debljina čelijskog zida kod čelija unutrašnjeg dela kraka kod vrsta *Trapa longicarpa* ssp. *valida*, *T. annosa* i *T. longicarpa* ssp. *scutariensis* varira u granicama od 3 do 3,5 mikrona, dok se debljim zidovima izdvajaju *Trapa europaea* var. *egregia* (3 do 4,5 mikrona) i posebno *T. brevicarpa* ssp. *callosa* (5 do 6 mikrona).

Rezultati dobijeni uporednom analizom endokarpa krakova plobova različitih vrsta oraška, formi koje žive na različitim staništima (pre svega u pogledu klime, a i drugih uslova), govore da se severne i južne forme razlikuju u pogledu ispitivanih anatomskih pokazatelja. Tako, podvrsta *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* (posebno neke njene forme), koja raste i razvija se na Skadarskom Jezeru u uslovima nešto izmenjene mediteranske klime, odlikuje se tanjom periferijskom zonom kraka, krupnijim ćelijama u njegovom unutrašnjem delu i tanjim ćelijskim zidovima, u odnosu na forme koje rastu u predelima izloženim delovanju kontinentalne klime (Vojvodina).



Sl. 12. — Uzdužni presek kroz krak ploda *Trapa europaea* (donekle šematizovano);
gor — periferijska zona; dole — središnja zona.
Längsschnitt durch die Frucht der *Trapa europaea* (einigenmassen schematisiert);
oben — peripherische Zone; unten — mittlere Zone.

P l a s t r o n. — Uporedna analiza endokarpa različitih vrsta u regionu plastrona, govori da se one u pogledu anatomskih karakteristika ovoga dela ploda razlikuju međusobno, u većoj ili manjoj meri (Tab. 2).

Među ispitivanim vrstama u pogledu debljine endokarpa u regionu plastrona ističe se *Trapa annosa*, kod koje se izmerene vrednosti kreću u granicama od 1130 do 1420 mikrona. Praveći gradaciju od vrsta sa debljim ka vrstama sa tanjim endokarpom, možemo postaviti sledeći niz: *Trapa annosa* (1130—1420 mikrona), *Trapa brevicaarpa* ssp.

callosa (952—1285 mikrona), *Trapa longicarpa* ssp. *valida* (964—1220 mikrona), *Trapa europaea* var. *egregia* (804—1040 mikrona), *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* (840—1000 mikrona) i *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* var. *rotunda* (685—950 mikrona). Očigledno je da se vrste i forme koje naseljavaju severna staništa odlikuju debljim endokarpom od skadarske podvrste.

Tab. 2. — Anatomske karakteristike endokarpa u srednjem delu tela ploda (»plastron«) oraška (*Trapa L.*), izražene u mikronima.

Anatomische Charakteristiken in mittlerem Körperteil der Frucht (»Plastron«) der Wassernuß, ausgedrückt in Mikron.

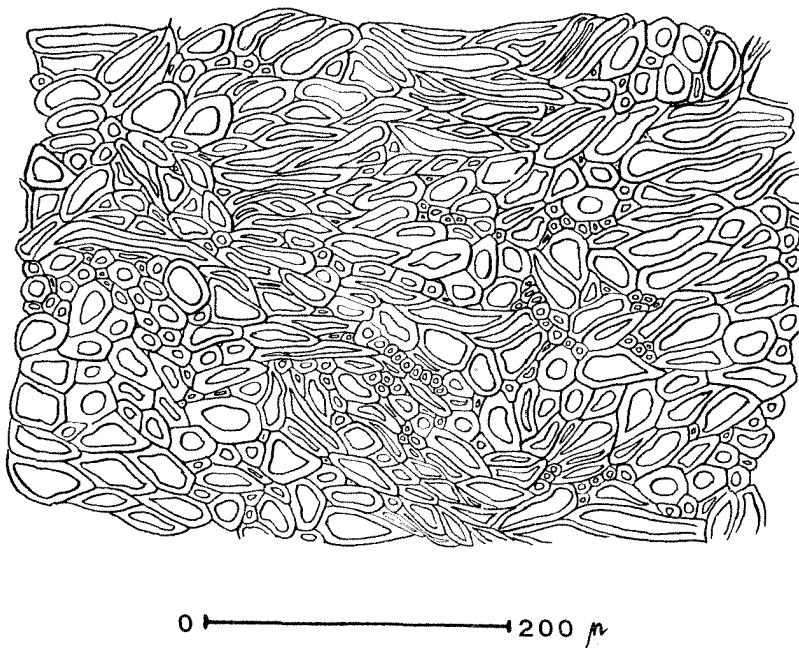
Vrsta Art	Debljina endokarpa Dicke des Endokarp	Širina celija Zellenbreite	Čelijski zid Zellenvand	Širina sklerenhmiskih snopica Breite der sklerenchymatischen Bündel	Visna sklerenhmiskih snopica Höhe der sklerenchymatischen Bündel
<i>Trapa brevicarpa</i> ssp. <i>callosa</i>	952—1285	7—30	3—7	818—2113	514—856
<i>Trapa europaea</i>	804—1040	5—25	3—4	952—1900	420—700
<i>Trapa longicarpa</i> ssp. <i>valida</i>	964—1220	7—30	3—4	964—1980	566—820
<i>Trapa annosa</i>	1130—1420	7—32	3—4,5	680—2000	420—913
<i>Trapa longicarpa</i> ssp. <i>scutariensis</i>	841—1000	10—39	3—4	640—1800	367—765
<i>Trapa longicarpa</i> ssp. <i>scutariensis</i> var. <i>rotunda</i>	685—950	10—39	1,5—2,5	806—1552	324—620

U pogledu širine čelija mogu se izdvojiti, takođe, kao i u prethodnom slučaju, forme severnih staništa od onih na Skadarskom jezeru. Širina čelija u regionu plastrona kod vrsta *Trapa brevicarpa* ssp. *callosa*, *Trapa longicarpa* ssp. *valida* i *Trapa annosa* kreće se u granicama od 7 do 30 (32) mikrona; jedino kod *Trapa europaea* var. *egregia* zabeležene su nešto manje vrednosti širine čelija (5 do 25 mikrona); *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* i njen varijetet *rotunda* imaju izrazito šire čelije u plastronu: njihova širina varira od 10 do 39 mikrona.

Dužina skledeida kod vrste *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* var. *rotunda* iznosi od 104 do 980 mikrona (najčešće izmerene dužine 500 i 620 mikrona), a kod vrste *Trapa brevicarpa* su nešto kraće: 86 do 857 mikrona (najčešće izmerene dužine 420 i 550 mikrona).

U pogledu debljine čelijskog zida ustanovili smo da se izuzetno tanjim čelijskim zidom, između ispitivanih formi oraška, odlikuje skadarska *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* var. *rotunda* (1,5 do 2,5

mikrona). Debljina čelijskog zida kod većine ostalih proučavanih vrsta i formi kreće se od 3 do 4 (4,5) mikrona (*Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis*, *T. annosa*, *T. longicarpa* ssp. *valida* i *T. europaea* var. *egregia*); *Trapa brevicarpa* ssp. *callosa* odlikuje se izrazito debljim čelijskim zidovima, koji mogu dostići debljinu i do 7 mikrona.



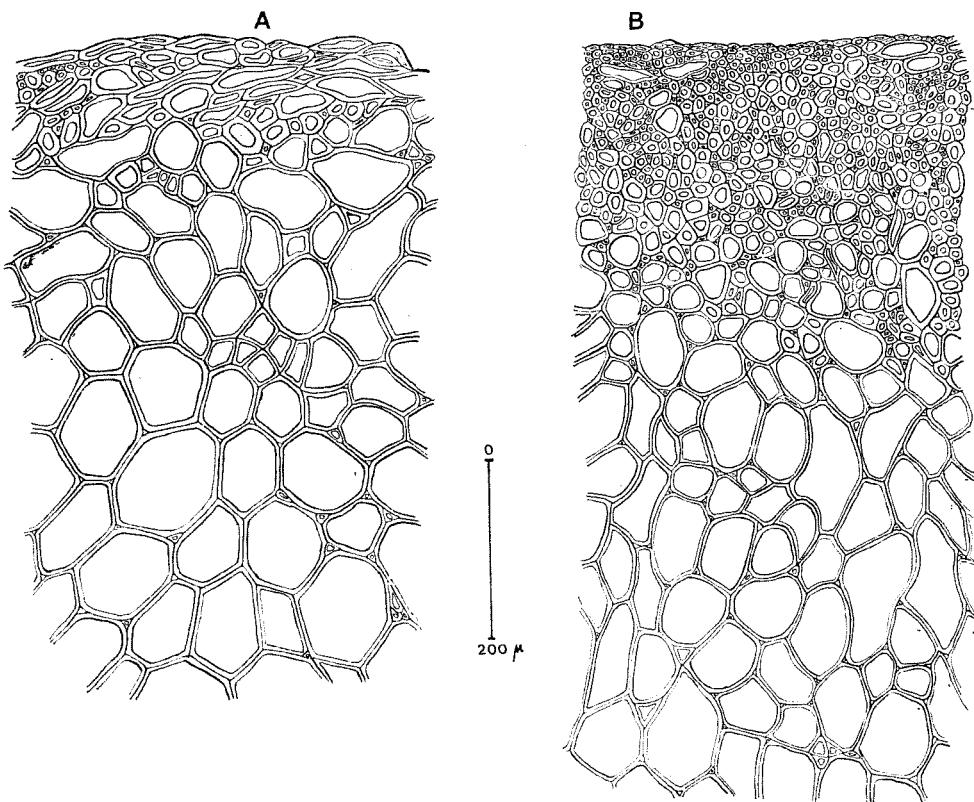
Sl. 13. — Površina endokarpa na plodu vrste *Trapa 1. ssp. scutariensis*.
Oberfläche des Endokarps an der Frucht der *Trapa 1. ssp. scutariensis*.

Upoređujući vrednosti širine i dužine sklerenhimskih snopića na plastronu ispitivanih vrsta, podvrsta i varijeteta, vidimo da se najkrupnijim snopićima odlikuje endokarp vrste *Trapa brevicarpa* ssp. *callosa* (dužina snopića, poprečno posmatrano, 818 do 2113 mikrona, širina 514 do 856 mikrona). Zatim slede, sa manje-više istom veličinom snopića, *Trapa europaea* var. *egregia*, *T. longicarpa* ssp. *valida* i *T. annosa*, dok kraće i uže snopiće imaju južna *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* i posebno njen varijetet *rotunda* (Tab. 2).

Na osnovu izvršene uporedne anatomske analize plastrona pojedinih vrsta i oblika oraška, možemo zaključiti da, u poređenju sa južnom skadarskom podvrstom *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis*, moćnije razvijene snopiće, deblji endokarp, uže i kraće sklereide sa debljim zidovima, imaju oblici oraška koji su rasprostranjeni u severnim, kontinentalnim delovima naše zemlje.

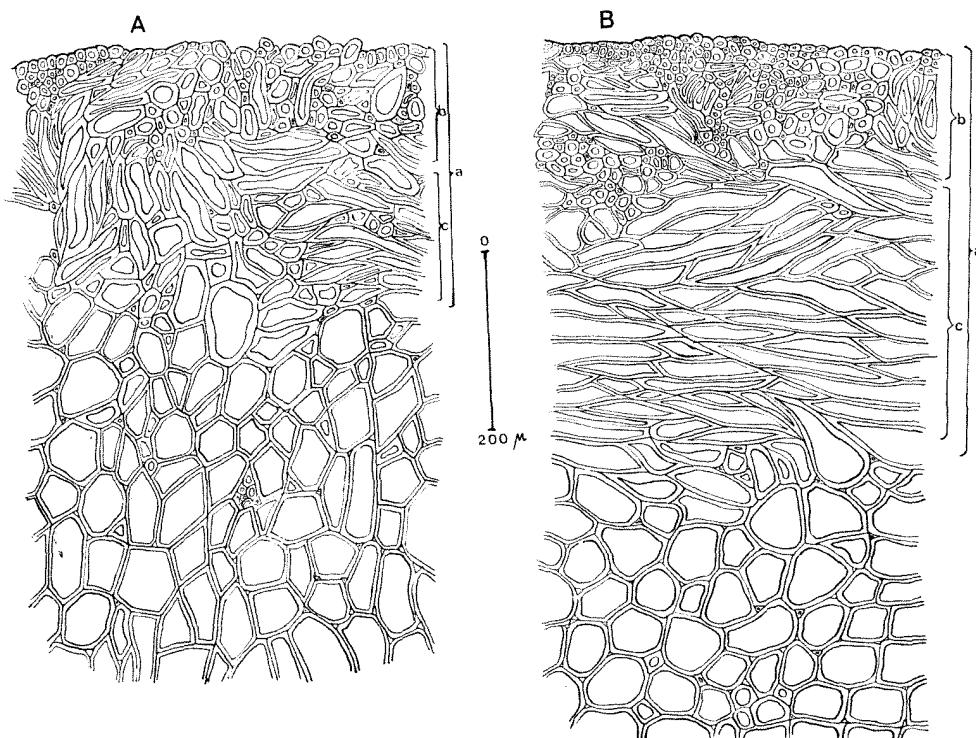
Na osnovu detaljne analize anatomske građe endokarpa u dva regiona ploda oraška (*Trapa* L.), u kracima i plastronu, a imajući

uvid i u anatomsku građu ostalih delova ploda, možemo nedvosmisleno zaključiti da su čvrstina i otpornost endokarpa rezultat kako osobina celija koje ga izgrađuju, tako i njihovog rasporeda.



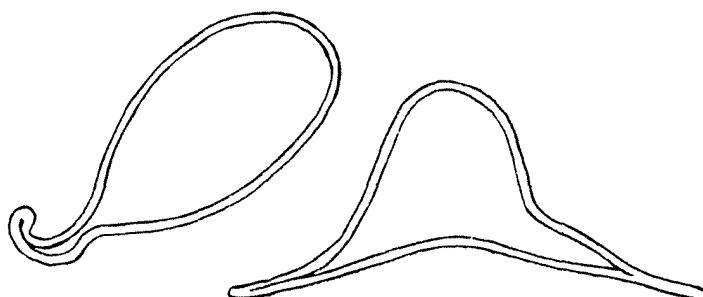
Sl. 14. — Poprečni presek kroz krak dveju vrsta roda *Trapa* L.: A. *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis*; B. *T. europaea*.
Querschnitt durch ein Horn zweier Arten der Gattung *Trapa* L.; A. *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis*; B. *Trapa europaea*.

Dugački skledeidi, debelih i lignifikovanih zidova, na krajevima zašiljeni, račvasti ili glavičasto prošireni, omogućuju čvrste međusobne veze i obezbeđuju otpornost endokarpa na delovanje spoljašnjih nepovoljnih mehaničkih, termičkih i drugih faktora, radi zaštite klice i hranljivih rezervnih materija u semenu oraška. Sklereidi grupisani u snopice različite po veličini pružaju se, slično skeletu, od osnove ploda, i u vidu lepeze šire se, prema gornjim kracima; na taj način obrazuju plastron, inače najtanji deo endokarpa. Najkrupniji sklerenhimski snopici uočljivi su i makroskopski. Oni na plodu formiraju karakterističan reljef i označeni su kao rebra. Ovom prilikom u zoni plastrona proučeni su anatomski stubasti snopici i međuprostori između njih, koji takođe predstavljaju svojevrsne sklerenhimske snopice.



Sl. 15. — Uzdužan presek kroz krak dveju vrsta roda *Trapa* L.; A. *Trapa l. ssp. scutariensis*; B. *Trapa europaea*; a. periferijska zona; b. površinski sloj periferijske zone; c. unutrašnji sloj periferijske zone.

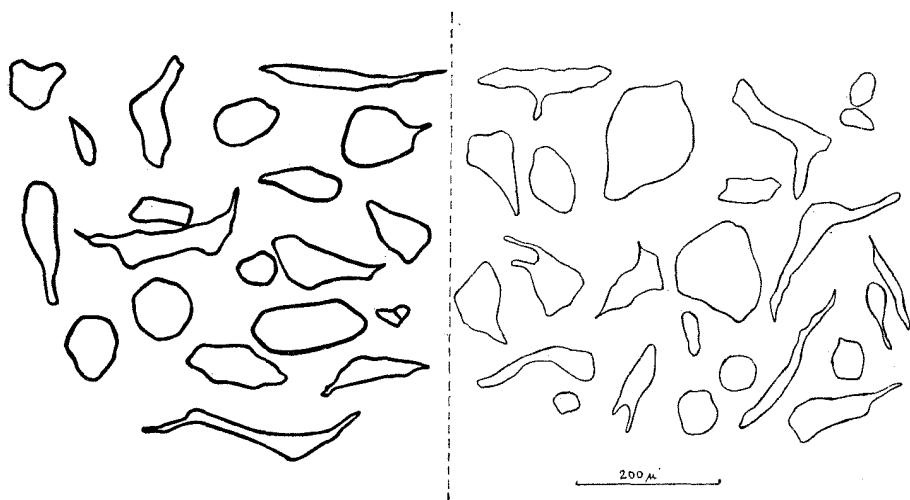
Längsschnitt durch das Horn zweier Arten der Gattung *Trapa* L.; A. *Trapa l. ssp. scutariensis*; B. *Trapa europaea*; a. peripherische Zone; b. Oberflächenschicht der peripherischen Zone; c. Innenschicht der peripherischen Zone.



Sl. 16. — Dva karakteristična sklereida iz endokarpa vrste *Trapa brevicarpa* (uočavaju se karakteristični krajevi ćelija, koji doprinose boljem spajajuškom tkivu endokarpa).

Zwei charakteristische Sklereiden aus dem Endokarp der Art *Trapa brevicarpa* (die charakteristischen zum besseren Verbund der Sklereiden im sklerenchymatischen Gewebe des Endokarps beitragenden Zellenenden werden wahrgenommen).

Osim morfoloških i anatomske karakteristika koje vrede za građu endokarpa u celini, postoje i razlike ispoljene kako u pojedinim regionima istog ploda, tako i razlike na plodovima oraška koji se razvijaju na staništima međusobno veoma različitim u pogledu ekoloških faktora, posebno klimatskih.



Sl. 17. — Karakteristični sklereidi iz krakova dveju vrsta roda *Trapa*; levo *Trapa brevicarpa*, desno *Trapa l. ssp. scutariensis*.

Charakteristische Sklereiden aus Hörnern zweier Arten der Gattung *Trapa*; links *Trapa brevicarpa*; rechts *Trapa l. ssp. scutariensis*.

Već je ranije istaknuto da je stepen čvrstine i debljine (razvijenosti) perikarpa, odnosno njegovog okoštalog dela (endokarpa), vrlo važan za otpornost plodova oraška prema niskim temperaturama u toku zime (M. M. Janković, 1958.). Tom prilikom podvučeno je da u kontinentalnim delovima naše zemlje dominira jedna podvrsta vrste *Trapa brevicarpa*, tj. ssp. *callosa*, koja se odlikuje vrlo zadebljanim i kvrgavim perikarpom, nasuprot drugoj podvrsti *rubida* koja dominira u zapadnom delu države, u oblasti gde je uticaj okeanske klime značajan; isto tako, da na Skadarskom jezeru, koje se naročito ističe svojim povoljnijim zimskim temperaturama, živi podvrsta *scutariensis* vrste *Trapa longicarpa*, čiji najveći broj formi ima vrlo tanak i zaobljen perikarp, dok su forme sa plodovima čiji je perikarp zadebljao i kvrgav daleko ređe.

Schenk (1877) ispitivao je građu ćelija okoštalog dela perikarpa (tj. endokarp) na plodovima vrste *Trapa credneri* Schenk (fosilna), *Trapa natans* L. (obe vrste sa istog lokaliteta) i *Trapa bicornis* L. fil. Plodovi vrste *Trapa bicornis* imaju ćelije sa tanjim zidovima nego kod vrste *Trapa natans* L., dok je čvrstina tkiva endokarpa fosilne *Trapa credneri* takođe manja nego kod savremene *Trapa natans* L. Ovakvu građu endokarpa fosilne vrste Schenk objašnjava klimatskim uslovima pod kojima je ona živila, i koji su uslovjavali manje

energičnu zaštitu protiv hladnoće. U prilog tome on navodi gradju vrste *Trapa bicornis* (rasprostranjena u Kini, Košinhini i severnoj Africi), kao i pripadnost fosilnih plodova jednoj izumrloj vrsti.



Sl. 18. — Karakteristični sklereidi iz plastrona dveju vrsta roda *Trapa*; levo *Trapa brevicarpa*, desno *Trapa l. ssp. scutariensis*.

Characteristische Sklereiden aus dem Plastron zweier Arten der Gattung *Trapa*; linke *Trapa brevicarpa*; rechts *Trapa l. ssp. scutariensis*.

Rezultati morfo-anatomskih ispitivanja endokarpa plodova oraška, izneti u ovom radu, dovode do zaključka da se vrsta i forme dominantne u severnim delovima naše zemlje (*Trapa longicarpa* ssp. *valida*, *T. europaea* ssp. *egregia*, *T. brevicarpa* ssp. *callosa* i *T. annosa*), razlikuju od onih koje žive na južnim staništima, tj. na Skadarskom jezeru (*Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* var. *rotunda*). Severna staništa oraška nalaze se u zoni kontinentalne klime, koja se odlikuje izuzetno hladnim zimama, pa se voda u njima bez izuzetka smrzava, često čak i do samog dna (Vojvodina). Za razliku od ovih staništa, *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* na jugu naše zemlje, u Skadarskom jezeru, nalazi se u uslovima submediteransko-mediteranske klime; voda se u Skadarskom jezeru samo izuzetno zaleđuje, tek u pojedinim godinama, pa i tada samo kratkotrajno i u tankom površinskom sloju. Severna i južna staništa oraška razlikuju se međusobno ne samo u pogledu klimatskih, već i pedoloških, hidrohemijskih i biotičkih faktora.

Rezultati ispitivanja anatomske građe endokarpa plodova različitih vrsta roda *Trapa* L. u Jugoslaviji govore da je endokarp oraška

u severnim predelima kvrgastiji i deblji, da su ćelije koje ga izgrađuju sitnije i sa debljim zidovima, u odnosu na orašak koji živi na Skadarskom jezeru. Ove razlike tumačimo kao specifične morfološke i anatomske adaptacije na delovanje faktora spoljašnje sredine, pre svega na klimatske uslove tokom zime. Zahvaljujući debljem i otpornijem endokarpu, seme oraška u severnim staništima sigurnije je zaštićeno od delovanja nepovoljnih faktora vezanih za niske zimske temperature i mehaničko delovanje leda (pritisak).

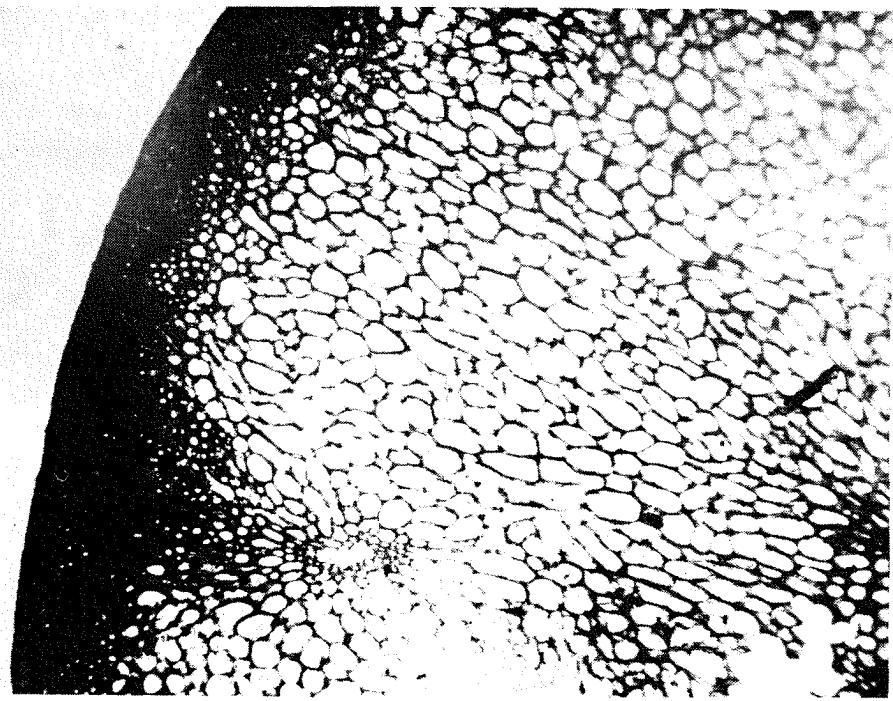
ZAKLJUČCI

1. U ovom radu proučavana je anatomska građa endokarpa ploda oraška (*Trapa L.*), i to prvenstveno u zoni krakova i plastrona; dobijeni rezultati govore da karakteristike anatomske građe endokarpa uslovljavaju izuzetnu čvrstinu i otpornost ploda oraška.

2. Velika čvrstina i otpornost endokarpa ploda oraška imaju adaptivni (biološko-ekološki) značaj: štite seme (kljucu i veliki kotiledon sa rezervnim hranljivim materijama) od nepovoljnih spoljašnjih uticaja (sprečava prodiranje vode u unutrašnjost ploda i izlaženje iz polda hranljivih materija; štiti seme od preteranog isušivanja i od visoke temperature — kada se kojim slučajem zreo plod nađe izvan vode, na suvu; štiti seme od mehaničkih povreda, koje mogu biti prouzrokovane pritiskom leda ili udarima o čvrste materijale — šljunak, kamen, stene, prilikom brzog i snažnog proticanja vode; od niskih zimskih temperatura, naročito za vreme jakih zima kada se čitav vodeni bazen može zamrznuti sve do dna, kao i u slučaju da za vreme zime plod ostane izvan vode).

3. S obzirom da se različita staništa oraška nalaze u različitim klimatskim uslovima, naročito u pogledu oštine zime, verovatna je prepostavka da postoje razlike u gradi endokarpa između formi oraška iz severnih delova Jugoslavije i onih iz južnih, koji su pod dejstvom mediteranske klime. Zato su izvršena uporedna morfo-anatomska proučavanja endokarpa različitih formi oraška kod nas, i to vrsta koje su dominantne u severnim delovima naše zemlje (*Trapa brevicarpa* M. Jank. ssp. *callosa* M. Jank., *T. europaea* Fleroff var. *egregia* M. Jank., *T. longicarpa* M. Jank. ssp. *valida* M. Jank. i *T. annosa* M. Jank.) i vrste koja živi u Skadarskom Jezeru, pod uticajem mediteransko-submediteranske klime: *Trapa longicarpa* M. Jank. ssp. *scutariensis* M. Jank. i njen varijetet *rotunda* M. Jank.).

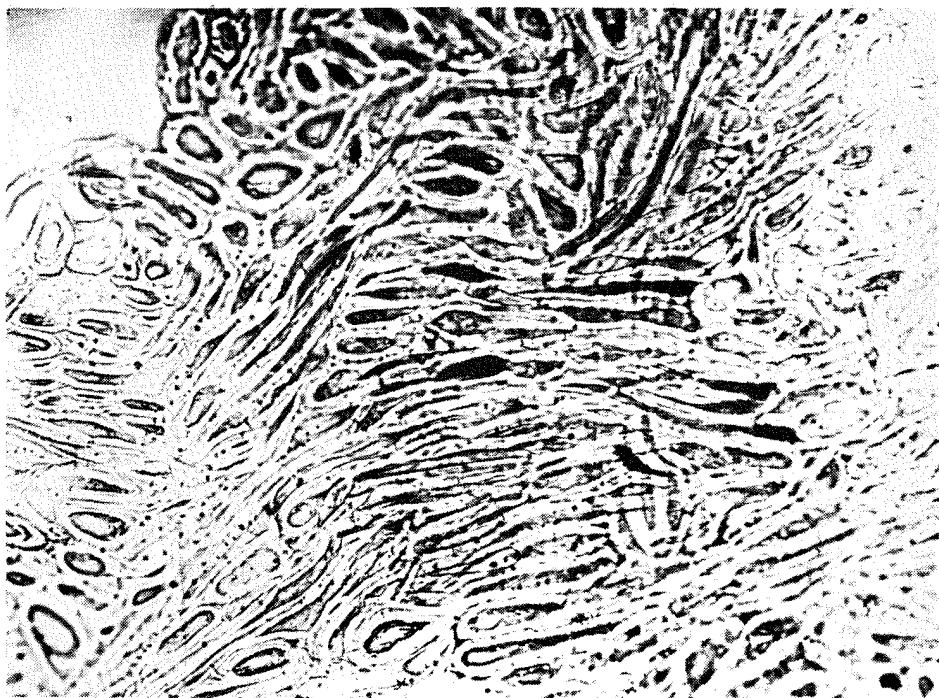
4. Anatomska proučavanja endokarpa ploda oraška pokazala su da je on izgrađen prvenstveno od čvrstih, manje ili više uzanih skleroida različite dužine, sa debelim ćelijskim zidovima; oni su međusobom čvrsto zbijeni i isprepletani i često krajevima uzglobljeni; uz to obrazuju i snopice i slojeve u kojima skleroidi imaju različit pravac pružanja, tako da su ovi skleroidni snopci i slojevi upravni jedni na druge svojim osnovnim pravcem pružanja skleroida, a često se ovi snopci međusobno obuhvataju, ili više-manje međusobno prožimaju. Sve to daje izuzetnu čvrstinu endokarpa ploda oraška.



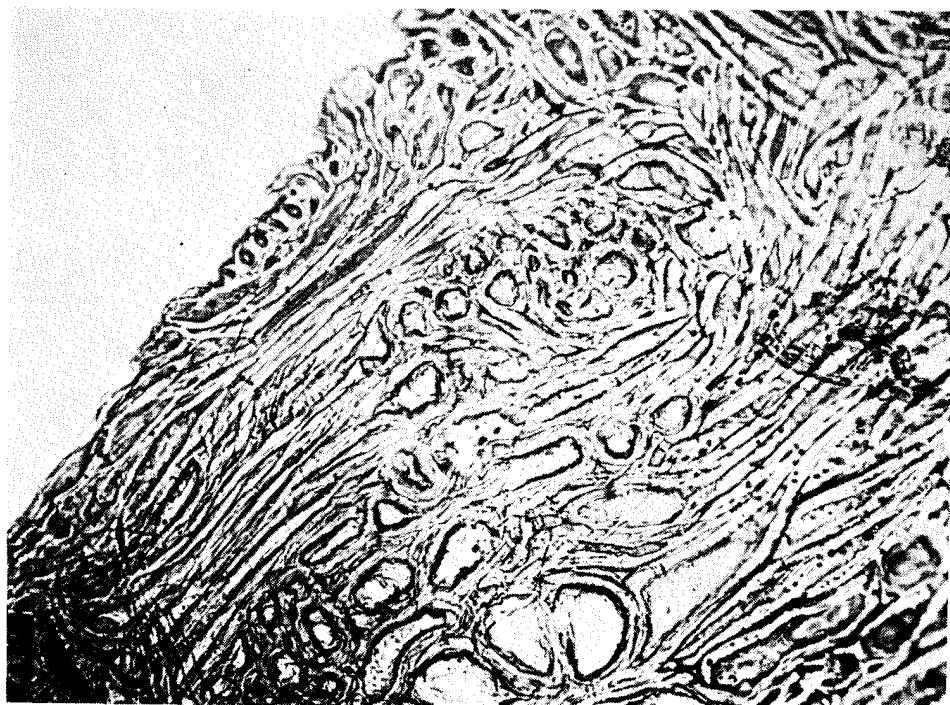
Sl. 19. — Poprečan presek kroz krak ploda vrste *Trapa europaea*.
Querschnitt durch das Horn der Frucht der Art *Trapa europaea*.



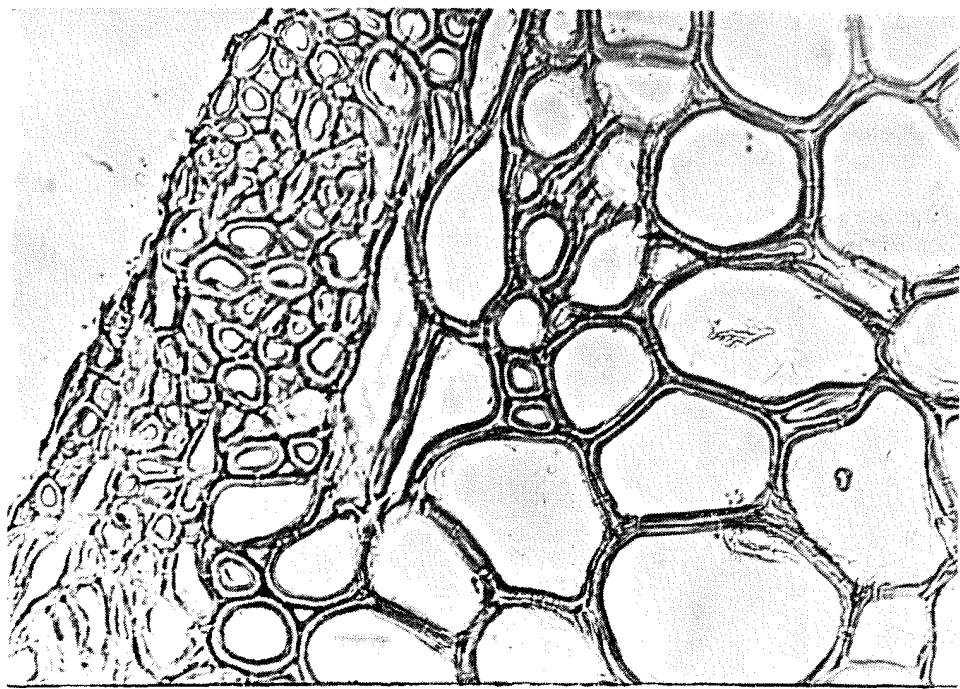
Sl. 20.— Uzdužan presek kroz krak ploda vrste *Trapa europaea*
Längsschnitt durch das Horn der Frucht der Art *Trapa europaea*.



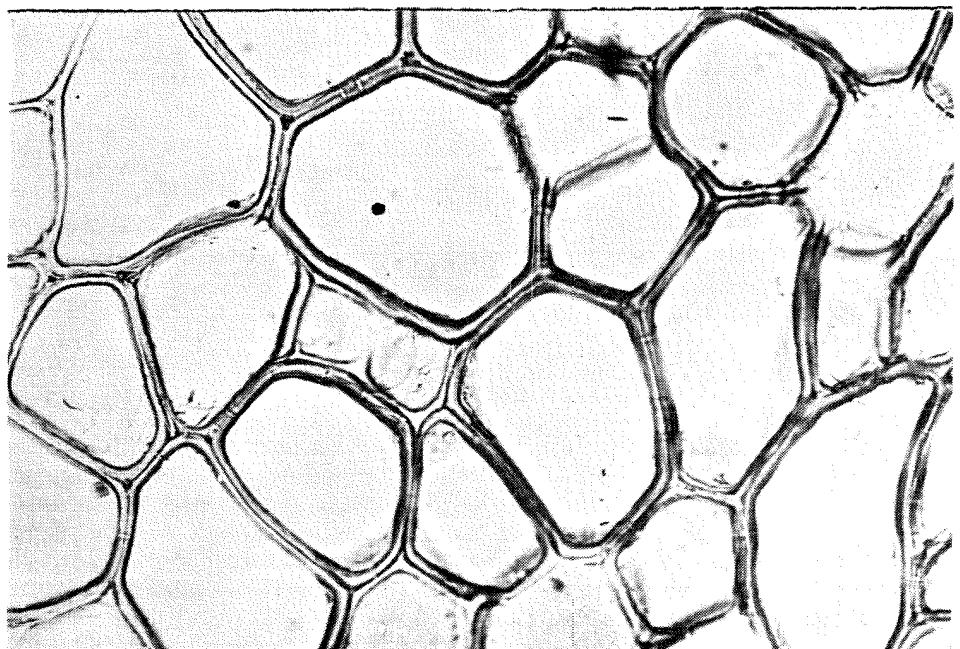
Sl. 21. — Uzdužan presek kroz krak ploda vrste *Trapa l. ssp. scutariensis*.
Längsschnitt durch das Horn der Frucht der Art *Trapa l. ssp. scutariensis*.



Sl. 22. — Uzdužan presek kroz krak ploda vrste *Trapa l. ssp. scutariensis*.
Längsschnitt durch das Horn der Frucht der Art *Trapa l. ssp. scutariensis*.



Sl. 23. — Poprečan presek kroz krak ploda oraška (*T. l. ssp. scutariensis*).
Querschnitt durch das Horn der Frucht der Wassernuss (*Trapa l. ssp. scutariensis*).



Sl. 24. — Poprečan presek kroz središnji deo endokarpa kraka ploda oraška
(*Trapa l. ssp. scutariensis*).
Längsschnitt durch den mittleren Teil des Endokarps des Fruchthorns der
Wassernuss (*Trapa l. ssp. scutariensis*).

no submediteranskim područjima), anatomska građa i razvijenost plastrona je od izuzetnog značaja, jer je to najtanji deo ploda i uz to onaj deo koji pokriva najveću površinu semena. Plastron na plodu oraška sagrađen je od dugačkih i uzanih debelozidnih sklereida najrazličitijeg oblika, koji su grupisani u tanje ili deblje snopice; oni su međusobno prepliću ili se delimično obuhvataju. Debljina endokarpa u predelu plastrona kreće se od 685 do 1420 mikrona, širina ćelija od 5 do 39 mikrona, dužina ćelija od 86 do 980 mikrona, a debljina njihovog ćelijskog zida iznosi 1,5 do 7 mikrona. Karakteristike sklereida, njihova velika zbijenost i isprepletene stope, grupisanost u snopice koji se nalaze u naročitom međusobnom odnosu, doprinosi velikoj čvrstini i otpornosti samog plastrona.

9. Među spitivanim vrstama u pogledu debljine endokarpa u predelu plastrona ističe se *Trapa annosa* (1130 do 1420 mikrona), dok *T. l. ssp. scutariensis* ima najtanji plastron (685 do 950 mikrona). Poslednja vrsta istovremeno ima i najšire sklereide (sa najvećim lumenom); ona se,isto tako, odlikuje i najtanjim ćelijskim zidom sklereida (1,5 do 2,5 mikrona), nasuprot daleko debljim ćelijskim zidom ostalih vrsta (od 3 do 4,5 mikrona).

10. Na osnovu rezultata svih ovih ispitivanja može se doneti sledeći opšti zaključak: endokarp plodova oraška kod formi iz severnih predela Jugoslavije deblji je i kvrgaviji, ćelije koje ga izgrađuju sitnije su i sa debljim zidovima, u odnosu na orašak koji živi na Skadarskom jezeru (*T. l. ssp. scutariensis*). Ove razlike tumačimo kao specifične morfološke i anatomske adaptacije na delovanje faktora spoljašnje sredine, pre svega na klimatske uslove tokom zime. Zahvaljujući debljem i otpornijem endokarpu seme oraška u severnim staništima, u uslovima kontinentalne klime i oštrih zima, sigurnije je zaštićeno od delovanja nepovoljnih faktora vezanih za niske zimske temperature i mehaničko delovanje (pritisak) leda.

LITERATURA

- Blaženčić, J. (1968): Prilog poznavanju anatomske građe endokarpa ploda oraška (*Trapa L.*). — Glasnik Bot. zavoda i baštne, Beograd, T. III, № ¼.
- Gibelli, G., Fererro, F. (1891): Intorno allo sviluppo dell'ovofo e del seme della *Trapa natans L.* — Ricerche di anatomia e di morfologia Malpighia, Genova.
- Janković, M. M. (1953): Značaj pedoloških uslova za razvoj plodova kod vodenе biljke *Trapa natans L.* na Skadarskom Jezeru. — Arhiv biol. nauka vol. V, № 1—2, Beograd.
- Janković, M. M. (1955): Resultats et méthodes des recherches effectuées jusqu'à présent en Yougolsavie sur le genre *Trapa L.* — Arhiv biol. nauka, VII, № 1—2, Beograd.
- Janković, M. M. (1957a): Übersicht der sistematik der Gattung *Trapa L.* in Jugoslavien. — Glasnik Prirodnj. muzeja srps. z., Ser. B, 10, Beograd.
- Janković, M. M. (1957b): Rezultati biometrijske analize roda *Trapa L.* u Jugoslaviji. — Glasnik Prirodnj. muzeja srps. z., Ser. B, 10, Beograd.
- Janković, M. M. (1958): Ekologija, rasprostranjenje, sistematika i istorija roda *Trapa L.* u Jugoslaviji. — Srpsko biol. društvo, Posebna izdanja, knj. 2, Beograd.

- Janković, M. M. (1960): Potiskujuća sila rečnog toka kao faktor rasprostranjenja i prirodnog odabiranja u evoluciji roda *Trapa* L. — Arhiv biol. nauka, XII, № 1—2, Beograd.
- Janković, M. M., Blaženčić, J. (1964): Über die erscheinung zweusamiger Früchte und zwei Fächeriger keimung bei der Art *Trapa longicarpa* M. Jank. — Glasnik Bot. zavoda i bašte, T. I(3), Nova ser., № 1—4, Beograd.
- Janković, M. M., Stanimirović, S., Blaženčić, J., Stanimirović, D. (1965/66): Erster Beitrag zur Erkenntnis der Entwicklungsdynamik der Art *Trapa longicarpa* M. Jank. und ihrer Bedingtheit durch äußere Faktoren im Bezug auf morphologische und biochemische Veränderungen in Samen und im Laufe der Anfangsphasen der Ontogenie. — Arhiv biol. nauka, XVII, 4, Beograd.
- Schenk, A. (1877): Zur Kenntnis der Strukturverhältnisse fossiler Pflanzen. — Bot. Ctg., Bd. XXXV, Nr 25, Leipzig.

Z u s a m m e n f a s s u n g

MILORAD M. JANKOVIC UND
JELENA BLAŽENČIĆ

VERGLEICHENDE STUDIE DER STRUKTUR DES ENDOKARPS VON FRÜCHTEN VERSCHIEDENER ARTEN DER GATTUNG TRAPA L. UND SEINE ÖKOLOGISCHE BEDEUTUNG

EINFÜHRUNG

Für die Ökologie, Biologie und Evolution der Wasserpflanze Wassernuß (*Trapa* L.) ist ihre Frucht von außergewöhnlicher Bedeutung. Aus ökologischer Sicht sollen drei grundlegende Momente hervorgehoben werden: erstens, die Notwendigkeit, daß die Frucht mit ihren Außenhüllen (vor allem mit dem Endokarp), den Keim und großer Kotyledone mit Nährstoffen in ihr, von ungünstigen Außeneinwirkungen beschützt; zweitens, die Notwendigkeit, daß durch die Frucht — dank ihrem zochornigen und ihrem hydrochornigen Typ — die Ausstreuung und Ausbreitung der Art gewährleistet wird; drittens, die Notwendigkeit, daß — vor allem durch den Endokarp — der Samen gegen mechanische ungünstige Einwirkungen, wie Brechen, Bersten usw. geschützt wird. Dies soll durch die Notwendigkeit zur Verankerung am Boden des Wasserbeckens ergänzt werden, was vor allem durch die Fruchthörner erreicht wird, (siehe M. M. Janković, 1958.). Außerdem soll das Eindringen von Wasser und Mikroorganismen in die Frucht sowie der Austritt von flüssiger Lösung organischer und mineralischer Stoffe aus ihr (zur Zeit des Keimens) verhindert werden.

Alle diese ökologischen und biologischen Erfordernisse werden durch die mannigfaltige Fruchtstruktur und — form, die von adaptiver und funktioneller Bedeutung sind, ermöglicht. Die Frucht der Wassernuß, die vor allem eine veränderte Steinfrucht darstellt, widersetzt sich durch ihre Außenmhüllungen, durch ihre vielgestaltigen Formen und Struktur, den ungünstigen mechanischen Einwirkungen (Eis, felsiger

und steiniger Bodenuntergrund) und ebenso den ungünstigen Einflüssen tiefer (oder hoher) Temperatur und Austrocknung.

Wie bereits bekannt, scheiden sich im Herbst die reifen Wassernußfrüchte von der Pflanze ab und schlagen sich auf dem Boden des Wasserbeckens nieder. Hier überwintern sie, um im Frühling, mit Zunahme der Temperatur, aufzukeimen. Nachdem die *Trapa* eine einjährige Pflanze darstellt, ist für die Erhaltung der Art das Schicksal ihrer Früchte von außerordentlicher Bedeutung. Im Verlauf des Winters sind die Früchte am Boden der Wasserbecken niedrigen Temperaturen ausgesetzt, was ungefährlich (sogar nützlich) ist, inwiefern sich diese Temperatur um 4°C bewegt. In vielen Bereichen jedoch, vor allem in nördlichen, kontinentalen, insbesondere wenn es sich um kleine, seichte Wasserbecken (zum Beispiel Sümpfe) handelt, kann es während starker Winter und in einzelnen Jahren geschehen, daß das Wasser bis zum Boden vereist. Dann sind die Früchte nicht nur niedrigen ungünstigen Temperaturen, sondern auch der ungünstigen mechanischen Einwirkung des Eises (Eisdruck) ausgesetzt. Die Außenhülle der Früchte ermöglicht ihnen, diese Schwierigkeiten erfolgreich zu überbrücken.

Im Gegensatz hierzu, Ende Sommer und zu Beginn des Herbastes, kann es geschehen, daß sich die reifen Früchte, auf verschiedene Art und Weise, außerhalb des Wassers finden (zum Beispiel am Ufer, aber auch weiter von ihm) und hier hoher Temperatur und Austrocknung ausgesetzt werden. Die Außenhülle der Wassernußfrucht widersetzt sich auch dieser Beanspruchung.

Endlich kann auch die mechanische Wirkung fester Bodenteile (felsiger, steiniger oder kiesiger Untergrund) für die Früchte ungünstig sein, wenn diese von der Wasserströmung rasch flußabwärts getragen werden und hierbei gegen das feste Substrat anschlagen. Dieser ungünstigen Einwirkung, ähnlich wie im Falle von Eis, widersetzt sich ebenfalls die Fruchthüllung, insbesondere das Endokarp, sein fester und verholzter Teil.

Das Endokarp der Frucht, das ungewöhnlich fest ist und eine mannigfaltige Form und Struktur besitzt, stellt in Wirklichkeit den wichtigsten Fruchtteil im Zusammenhang mit dem Schutz gegen die mechanische Wirkung und die ungünstigen niedrigen und hohen Temperatureinflüsse sowie die Austrocknung dar. Eine gewisse Bedeutung, in hier überhaupt nicht erwähntem Sinne, haben auch das Exokarp und Mezokarp; hier wird jedoch keine Rede davon sein, sondern wird einer anderen Gelegenheit überlassen. In dieser Arbeit wird nur vom Endokarp die Sprache sein.

Wie bereits gesagt ist die Frucht der *Trapa* eine veränderte Steinfrucht von sehr mannigfaltiger Gestalt und Struktur. Das Endokarp bildet eine der drei Schichten der Fruchtaußenhülle (des Perikarps), die für die Festigkeit und den Widerstand der ansonsten festen und widerstandsfähigen Frucht am bedeutendsten ist. Die Mannigfaltigkeit der Wassernußform ist in Wirklichkeit mit der Vielseitigkeit ihres Endokarps verbunden. Im Aufbau der Frucht beziehungsweise des Endokarps beteiligt sich, durch Auswachsen und Entwicklung, beinahe die ganze Blüte, mit Ausnahme der Kronenblättchen, der Samenkapsel und des

Stempels mit einem Stengelteil (an einigen Formen entwickeln sich jedoch anstelle der Insertion von Kronenblättchen und der Samenkapsel einige charakteristischen Zwischenauswüchse).

Mit einem Wort, das Endokarp der Wassernußfrucht beschützt den Keim und die nahrhafte Kotyledone von mechanischen ungünstigen Wirkungen, von niedrigen und hohen Temperaturen, es verhindert das Eindringen des Wassers und der Mikroorganismen in das Innere der Frucht und den Austritt der Lösung aus ihr (während des Keimens) sowie ermöglicht die Ausbreitung der Pflanze und ihre Verankerung an entsprechenden Stellen.

Mit Rücksicht darauf, daß das Endokarp von außerordentlicher Bedeutung für den Widerstand der Wassernußfrucht gegenüber den ungünstigen äußeren Einwirkungen ist, erforschten wir in dieser Arbeit die Struktur des Endokarps als solche, worauf wir durch vergleichende Forschungen versuchten, die zwischen den Endokarpen auftretenden Unterschiede bei verschiedenen Arten der *Trapa*-Gattung, insoweit solche Unterschiede bestehen, festzustellen. Hierbei gingen wir von der Tatsache aus, daß diese Gattung weit verbreitet ist, daß sich einzelne seiner Standorte im Norden und im Nordosten, unter dem Einfluß besonders strengen kontinentalen Winters befinden, während andere weit südlicher, in tropischen, subtropischen und mediterranischen Gegenden, in denen die Winter milde und der Regel nach ohne Fröste sind, liegen. Wir haben uns hier, notgedrungen auf das Territorium Jugoslawiens beschränkt, obwohl eine vergleichende Forschung von Endokarpen verschiedener Wassernußarten aus einem breiteren Raum, jedenfalls vollständigere und sicherere Ergebnisse gezeitigt hätte. Und dennoch, auch so erachten wir, daß mit Rücksicht auf das Klima die vergleichende Forschung der Endokarpe auch an Arten der Gattung *Trapa* in Jugoslawien erfolgen kann, umso mehr, als auch bei uns die Bereiche mit kontinentalem Klima (zum Beispiel die Wojwodina) und Bereiche mit mediterranischem beziehungsweise subtropischem Klima zum Beispiel Skadarsee (Skutarisee), Šassee, Dojransee klar ausgeprägt sind.

Demgemäß haben wir — wiederholen wir es noch einmal nebst der Strukturforschung der Endokarpe an sich, auch vergleichende Forschungen von Endokarpen verschiedener Arten der Gattung *Trapa* durchgeführt, wobei wir die verschiedenen Klimabedingungen ihrer Standorte berücksichtigten. Inbezug auf diese letztere Aufgabe soll jedoch gesagt werden, daß die Eigenschaften der Endokarpe im Zusammenhang mit anderen ökologischen Erfordernissen, die keine unmittelbare Verbindung mit dem Klima (mechanische Wirkung, Ausbreitung) haben, stehen. Deshalb ist es schwierig, die Gestalt und Struktur der Endokarpe nur mit Rücksicht auf klimatische Einflüsse auszulegen. Unbeschadet dessen, haben wir es dennoch versucht, auch in dieser Sicht einige entsprechende Informationen aufzuführen.

MATERIJAL UND METHODIK

In dieser Arbeit sind die durch Vergleichsforschungen des anatomischen Endokarpaufbaus gewonnenen Ergebnisse für jene Wassernuß-

Barten (*Trapa* L.) aufgeführt, die im Nordteil Jugoslawiens eine dominante Rolle in Hinsicht auf ihre Verbreitung (*Trapa brevicarpa* M. Jan k., ssp. *callosa* M. Jan k. und *T. longicarpa* M. Jan k., ssp. *valida* M. Jan k.) spielen, darnach die endemische *Trapa annosa* M. Jan k., die im Bereich längs der Velika Morava gedeiht, dann die Arten der *Trapa europaea* Fleroff var. *egregia* M. Jan k., (die sich in einzelnen Standorten des Nordteils Jugoslawiens befindet) und zuletzt die Arten der *Trapa longicarpa* M. Jan k. ssp. *scutariensis* M. Jan k., die sich im Süden unseres Landes befindet, am Skadarsee (unter mediterranischen und submediterranischen Bedingungen), und ihre Varietät *rotunda* M. Jan k. die sich durch größeren oder kleineren Hörnermangel an den Früchten auszeichnet (von dreihörnigen Früchten bis zu hornfreien Früchten — f. *globosa* M. Jan k., wobei eventuell vorhandene Hörner abgerundet und stachellos sind).

Die Früchte der Arten *Trapa brevicarpa* ssp. *callosa* wurden im alten Fließbett des Stari Begej, beim Fischereiwirtschaftsbetrieb Ečka (Wojvodina, Banat) gesammelt. Auf derselben Lokalität (Fischereiwirtschaftsbetrieb Ečka), aber aus dem Južnog Jezera-See Nr. 1 (kleines Wasserbecken zu Laichzwecken), erfolgte die Entnahme von Früchten der Art *Trapa europaea* var. *egregia*. Die Früchte der Art *Trapa longicarpa* ssp. *valida* wurden in Sumf bei Dorfe Sremski Karlovci gesammelt.

Südlich von den angeführten Standorten der Wassernuß, im Tal der Velika Morava bei Čuprija, im Sumpf Strikovačka bara (bei der Eisenbahnstation Jovac), befindet sich die Morava-Art der *Trapa annosa*; aus diesem Standort entnahmen wir auch die Früchte zur anatomischen Bearbeitung des Endokarps. Den südlichsten Standort in bezug auf die Standorte der von uns untersuchten Wassernußarten, nimmt die Art *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* am Skadarsee (Montenegro) ein. Die Früchte dieser Unterart sowie ihrer Varietät *rotunda* sammelten wir am Skadarsee (Skutarisee) bei der Insel Vranjina, nebst dem den See durchquerenden Damm, der Vranjina mit Virpazar verbindet.

Mit Rücksicht darauf, daß die Frucht der Wassernuß (*Trapa* L.) eine sehr charakteristische Gestalt und eine mannigfaltige Außen-Morphologie besitzt, ist es notwendig, daß zwecks vollständigen Ersehens des anatomischen Aufbaues des Endokarpas, die Analyse an einer größeren Zahl von Stellen an der Frucht durchgeführt wird. In dieser Arbeit werden durch die anatomische Analyse die Fruchthörner und der Plastron (Abb. 6) umfaßt. Durch jeden der bezeichneten Endokarpteile wurden Quer- und Längsschnitte angesetzt. Die Präparate wurden mit Floroglucin und Salzsäure behandelt und im Glyzerin beobachtet. Zwecks Untersuchung des anatomischen Aufbaus des Fruchthorns wurde an den Präparaten die Breite und Länge der Zellen, abgesondert im peripherischen und inneren Gewebeteil sowie die Dicke ihrer Zellwand gemessen. In der Region des Plastrons wurde von uns die Gesamtdicke des Endokarpas, die Breite und Länge der Zellen, die Zellwanddicke sowie die Dicke und Breite der sklerenchymischen Bündelchen, gemessen.

Zwecks näherer Erforschung der Zellenformen und — längen des Endokarps wurde auch die Mazeration des Gewebes mittels des Schulze-Reagens durchgeführt. Das gewonnene Mazerat wurde mit einer Geschwindigkeit von 1500 Umdrehungen im Verlauf von zwei Minuten zentrifugiert.

Die Präparate sind frei oder mit Hilfe des Zeiss-Zeichnungszusatzes gezeichnet, während die Fotos mittels automatischer Mikrofotogeräte derselben Firma hergestellt sind.

ARBEITSERGEBNISSE UND DISKUSSION

Wie bereits erwähnt, ist die Wassernußfrucht eine veränderte Steinfrucht von sehr spezifischem Aussehen, bei deren Gestaltung, nebst der Fruchtkapsel, auch andere Blütenteile teilnehmen. Die Frucht enthält nur einen Samen, selten zwei (M. M. Janković, J. Blaženčić, 1961). Der Samen ist gegen die Wirkung ungünstiger Außenfaktoren mit festem, verholzten Endokarp gut geschützt.

Die Frucht der Wassernuß entwickelt sich auf flottierender blättriger Rosette; sobald sie ausreift scheidet sich die Frucht vom Stiel ab und fällt auf den Boden des Wasserbeckens, in dem sie dann die Periode des Ruhens (im Verlauf des Winters) verbringt, worauf im Frühling der Samen keimt und eine neue Pflanze sich entwickelt. An der kaum von der Pflanze abgeschiedenen reifen Frucht, kann ein dünnes Exokarp und ein einige Millimeter dickes Mesokarp — beide von grüner Farbe — wahrgenommen werden und erst unter ihnen ein festes, weißliches Endokarp. Im Verlauf des Ruhens am Boden des Wasserbeckens entstehen am Perikarp der Frucht mehrere Veränderungen: Exokarp und Mesokarp zerfallen allmählich, das Endokarp verfestigt sich sehr und seine ursprünglich weiße Farbe übergeht allmählich in eine dunkelviolette und bald darnach in eine nahezu schwarze Farbe (an einigen Stellen wird die Frucht vollständig schwarz). Die Untersuchung des anatomischen Aufbaus erfolgte gerade an einem solchen, vollkommen formierten Endokarp.

Anatomischer Aufbau der Hörner an der Frucht der Wassernuß

Die Hörner der Wassernußfrucht sind aus Sklereiden, deren Wände lignifiziert sind, aufgebaut. An den Querschnitten, von der Hornoberfläche an seinem mittleren Teil ausgehend, werden zwei klar differenzierte Zonen wahrgenommen: an der Peripherie, in einer Breite von 150 bis 1050 μ , befindet sich eine von längsgestreckten Zellen erbaute Zone, in der diese Zellen oftmals sehr lang und miteinander fest verflechtet sind. Die dominante Streckungsrichtung dieser Zellen verläuft parallel zur Hornoberfläche. In seinem Oberflächenteil jedoch haben die Zellen eine andere, senkrecht auf die vorherige orientierte Streckungsrichtung, wobei die Zellen hier kleiner, dichter und mehr isodiametrisch sind. Dies ist auch verständlich, wenn man berücksichtigt, daß es sich um die Oberflächenschicht der Frucht handelt, d. h. gerade jenem, Teil der sich in unmittelbarem Kontakt mit der Außenwelt befindet.

Unterhalb dieser peripherischer Endokarpzone, die in Wirklichkeit aus zwei Schichten verdichteter Sklereiden erbaut ist, befindet sich ein bedeutend dickerer Mittelteil des Hornes. Er wird von isodiametrischen Sklereiden, mit breiterem Lumen und dünneren Wänden in bezug auf jene Zellen, welche die peripherische Zone bilden, erbaut (Abb. 7, 8).

Der mittlere Teil ist mal breiter (am Querschnitt durch die Frucht) vom peripherischen Teil und seine Zellen sind 4 bis 5 mal breiter als die Zellen in der peripherischen Zone. Die Breiten der Zellen des mittleren Teils betragen 76 bis 150 Mikron, während sie bei den Zellen im peripherischen Teil nur 16 bis 40 Mikron erreichen. Diese zwei Zonen unterscheiden sich gegenseitig nicht nur durch die Breiten, die Gestalt und Größe ihrer Zellen, sondern auch durch die Dicke der Zellwände. Diese sind im Mittelteil des Horns um 1 bis 2 Mikron dünner als jene im peripherischen Teil. Außerdem befinden sich oft im Mittelteil des Horns Interzellularen zwischen den Zellen, während wir diese im peripherischen Teil nicht feststellen konnten.

Anatomischer Aufbau des Endokarps im mittleren Körperteil der Frucht (Plastron)

Der Plastron befindet sich an den zwei breiteren Fruchtseiten, unmittelbar unter dem Fruchthals, und erstreckt sich (in Herzform) bis zu den unteren Hörnern, (Abb. 6, 9, 10). Er ist aus langen Sklereiden verschiedenartigster Formen erbaut (Abb. 18), die in dünneren und dickeren Bündeln, welche sich gegenseitig verflechten oder teilweise auch umfassen, gruppiert sind (Abb. 9, 10). Die größte Zahl der Bündel ist in bezug auf die Längsachse der Frucht parallel oder senkrecht orientiert. Erwähnen soll man jedoch, daß auch solche bestehen, die sich in anderer Richtung erstrecken.

An den durch den Plastron (Abb. 9, 25) angesetzten Querschnitten, heben sich ins besondere die Gruppen der Sklereiden hervor, die sich in Form von säulenförmigen Bündeln vom Hals gegen die unteren Hörner erstrecken und die gegenseitig in grösserem oder kleinerem Ausmaß parallel verlaufen. Wir können sie als säulenförmige sklereidische Bündel bezeichnen. Sie sind an der Frucht makroskopisch, in Form von mehr oder weniger ausgeprägten Reliefs, sichtbar; sie sind dunkler und lichter als die Zwischenräume. Diese Bündel befinden sich näher der Peripherie des Plastrons und sind von sich gegenseitig und mit benachbarten verflechtenden Bündeln eingeschlossen. Unter diesen säulenförmigen Bündeln befindet sich noch eine Zone von Sklereiden, deren Streckungsrichtung mehr oder weniger senkrecht auf die Sklereiden in den Bündeln verläuft. In den sklerenchymischen Bündeln befinden sich auch die Reste von durchführenden Bündeln.

Die beim Aufbau des Plastrons teilnehmenden Zellen sind längsgestreckt und besitzen zunehmend dicke Wände sowie mannigfaltige Formen und Abmessungen. Auffallend sind ihre Enden, die oft kopfförmig abgerundet, gabelig,hackenförmig, sichelförmig usw. sind (Abb. 16, 17, 18). In Wirklichkeit sind die Sklereiden an diesen Enden gegenseitig fest verbunden, was der allgemeinen Festigkeit des Endokarps

zugute kommt. Dank solcher Zellenform wird, nebst anderer Charakteristiken (verholzte Wand und Verdichtung der Sklereiden, dann ihre Gruppierung in gegenseitig fest verbundene Bündel), eine außergewöhnliche Festigkeit des Plastrons, ansonsten eines der dünnsten Teile des Endokarps, erreicht.

Die Dicke des Endokarps im Bereich des Plastrons bewegt sich innerhalb der Grenzen von 685 bis 1420 Mikron. Die Breite der Zellen ist 5 bis 39 Mikron, die Länge 86 bis 980 Mikron (am häufigsten von 420 bis 620 Mikron); die Dicke ihrer Zellwand beträgt 1,5 bis 7 Mikron.

Wir wandten unsere Aufmerksamkeit auch den Dimensionen der säulenförmigen sklereiden Bündeln im Plastron zu, beziehungsweise ihrer Breite und Länge (im Querschnitt). Ihre Länge bewegt sich innerhalb der Grenzen von 640 bis 2113 Mikron, während die Breite von 324 bis 913 Mikron beträgt.

Vergleichende Analyse des Aufbaus von Endokarpen verschiedener Arten

Parallel mit der Erforschung des allgemeinen Aufbaus von Endokarpen der Wassernuß, erfolgten auch vergleichende Untersuchungen des Aufbaus von Endokarpen bei verschiedenen Arten der Gattung *Trapa* L., die in Jugoslawien leben sowie ihrer verschiedenen Formen. Hier wurden nur jene Ergebnisse berücksichtigt, die sich auf den Aufbau des Endokarps in der Zone der Hörner und Plastrone beziehen.

F r u c h t h ö r n e r . — Aus den Ergebnissen der vergleichenden Analyse (Tab. 1) ist ersichtlich, daß sich die Breite der äußeren Peripheriezone des Endokarps der Frucht, bei verschiedenen Arten der Wassernuß unterscheidet. Die Frucht bei der *Trapa europaea* var. *egregia* und bei der *Trapa brevicarpa* ssp. *callosa* zeichnet sich durch eine mächtiger entwickelte peripherische Zone aus (die häufigst gemessene Breite ist 476 und 470 Mikron), als dies bei der Art *Trapa longicarpa* ssp. *valida* und *Trapa annosa* (400 und 350 Mikron) der Fall ist. Im Gegensatz zu diesen Werten ist bei der Art *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis*, dieser Teil des Endokarps ausgesprochen dünner und beträgt nur etwa 200 Mikron. Obwohl sich alle untersuchten Arten und ihre Formen gegenseitig unterscheiden, ist es dennoch klar wahrnehmbar, daß die in den nördlichen Standorten verbreiteten Arten einen dickeren Peripherieteil des Endokarps besitzen, als die südliche Skutarien-Form der *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis*.

Die Breite der Sklereiden im peripherischen Teil der Fruchthörner bei der Art der *Trapa brevicarpa* ssp. *callosa* und *Trapa longicarpa* ssp. *valida* ist ähnlich und bewegt sich innerhalb der Grenzen von 20—23 bis 30—35 Mikron. Die *Trapa europaea* var. *egregia*, zeichnet sich in bezug auf die anderen untersuchten Arten durch engere Zellen aus (16 bis 29 Mikron). Die südliche Art der *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* und ihr Varietät *rotunda* ragen durch größere Zellen hervor, deren Breite innerhalb der Grenzen von 23 bis 40 Mikron variiert.

In Hinsicht auf die Dicke der Zellenwand des Peripherieteils der Hörner, scheidet sich die *Trapa brevicarpa* ssp. *callosa* als Art mit

der dicksten Zellenwand (4 bis 7 Mikron) aus, worauf dann weitere Arten folgen, die sich in bezug auf diesen Charakter untereinander ansonsten wenig unterscheiden. Sie könnten sich dennoch in folgende Reihenfolge einreihen: *Trapa longicarpa* ssp. *valida* (4 bis 5 Mikron), *Trapa europaea* var. *egregia* (3 bis 5,5 Mikron), *T. annosa* (3 bis 5,5 Mikron), *T. longicarpa* ssp. *scutariensis* (3 bis 4 Mikron).

Den bei allen diesen Arten bedeutend breiteren Mittelals Peripherie teil bauen isodimaterische ziemlich große Sklereiden (Abb. 11, 12), deren Dimensionen sich innerhalb der Grenzen von einigen Zehner Mikron bis zu 150 Mikron bewegen.

Aus Tabelle 1 ist ersichtlich, daß in Hinsicht auf diesen inneren Hornteil, die *Trapa longicarpa* ssp. *valida* und *T. longicarpa* ssp. *scutariensis* größere Zellen besitzen (die am häufigsten gemessene Breite beträgt 93 und 99 Mikron), während diese bei anderen Arten — obwohl ebenfalls groß — dennoch kleinerer Abmessungen sind (76 und 85 Mikron).

Die Dicke der Zellenwand bei den Zellen des inneren Hörner teils der Art *Trapa longicarpa* ssp. *valida*, *T. annosa* und *T. longicarpa* ssp. *scutariensis*, variiert innerhalb der Grenzen von 3 bis 3,5 Mikron, während sich mit dickeren Wänden die *Trapa europaea* var. *egregia* (3 bis 4,5 Mikron) und insbesondere die *Trapa brevicarpa* ssp. *callosa* (5 bis 6 Mikron) ausscheiden.

Die durch vergleichende Analysen von Endokarpen der Fruchthörner verschiedener Wassernußarten von Formen, die an verschiedenen Standorten leben (vor allem in bezug auf das Klima, aber auch anderer Bedingungen), gewonnenen Ergebnisse sprechen dafür, daß sich die nördlichen und südlichen Formen in Hinsicht auf die untersuchten anatomischen Kennziffern unterscheiden. So zeichnet sich die am Skutarisee unter etwas abgeänderten Bedingungen mediterranischen Klimas lebende und sich entwickelnde Unterart der *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* (besonders einige ihrer Formen) durch eine dünnere peripherische Hornzone aus, durch größere Zellen im inneren Hornteil und durch dünnere Zellenwände in bezug auf die in dem kontinentalen Klima ausgesetzten Gegenden wachsenden Formen (Wojvodina).

Plastron. — Vergleichende Analysen von Endokarpen verschiedener Arten in der Region des Plastrons sprechen dafür, daß sie sich in bezug auf die anatomischen Charakteristiken dieses Fruchtteils im größeren oder kleineren Maße gegenseitig unterscheiden (Tab. 2).

Unter den in Hinsicht auf die Dicke des Endokarps in der Region des Plastrons untersuchten Arten hebt sich die *Trapa annosa* hervor, bei der Werte innerhalb der Grenzen von 1130 bis 1420 Mikron gemessen wurden. Bei Durchführung einer Gradation von Arten mit dickerem zu Arten mit dünnerem Endokarp, können wir folgende Reihe aufstellen: *Trapa annosa* (1130—1420 Mikron), *Trapa brevicarpa* ssp. *callosa* (952—1285 Mikron), *Trapa longicarpa* ssp. *valida* (964—1220 Mikron), *Trapa europaea* var. *egregia* (804—1040 Mikron), *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* (840—1000 Mikron) und *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* var. *rotunda* (685—950 Mikron). Es ist augenscheinlich,

daß sich die, nördliche Standorte besiedelnden Arten und Formen durch dickeren Eendokarp auszeichnen, als die der Skutari-Unterart.

In Hinsicht auf die Zellenbreite können ebenfalls, wie im vorhergehenden Fall, Formen der nördlichen Standorte von jenen am Skutarisee abgeschieden werden. Die Zellenbreite in der Region des Plastrons bei der Art *Trapa brevicarpa* ssp. *callosa*, *Trapa longicarpa* ssp. *valida* und *Trapa annosa*, bewegt sich innerhalb der Grenzen von 7 bis 30 (32) Mikron; nur bei der *Trapa europaea* var. *egregia* wurden etwas kleinere Werte der Zellenbreite verzeichnet (5 bis 25 Mikron). Die *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* und ihre Varietät haben ausgesprochen breitere Zellen im Plastron: ihre Breite variiert zwischen 10 und 39 Mikron.

Die Länge der Sklereiden bei der Art *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* var. *rotunda* beträgt von 104 bis 980 Mikron (am häufigsten gemessene Länge 500 und 620 Mikron); bei der Art *Trapa brevicarpa* sind sie etwas kürzer: 86 bis 857 Mikron (am häufigsten gemessene Länge 420 und 550 Mikron).

In Hinsicht auf die Dicke der Zellenwand stellten wir fest, daß sich durch außergewöhnlich dünne Wand, zwischen den untersuchten Wassernußformen, die Skutari-*Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* var. *rotunda* auszeichnet (1,5 bis 2,5 Mikron). Die Zellenwanddicke bei der Mehrheit der anderen erforschten Arten und Formen bewegt sich von 3 bis 4 (4,5) Mikron (*Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis*, *T. annosa*, *T. longicarpa* ssp. *valida* und *Trapa europaea* var. *egregia*). Die *Trapa brevicarpa* ssp. *callosa* zeichnet sich durch ausgesprochen dicke Zellenwände, die eine Dicke auch bis 7 Mikron erreichen können, aus.

Beim Vergleich von Breiten- und Längenwerten sklerenchymischer Bündel am Plastron der untersuchten Arten, Unterarten und Varietäten, sehen wir, daß sich durch größte Bündel das Endokarp der Art *Trapa brevicarpa* ssp. *callosa* auszeichnet (quer beobachtete Bündellänge 818 bis 2113 Mikron, Breite 514 bis 856 Mikron). Darnach — mit mehr oder weniger derselben Bündelgröße — folgen: *Trapa europaea* var. *egregia*, *T. longicarpa* ssp. *valida* und *T. annosa*, während kürzere und engere Bündel die südliche *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* und insbesondere ihre Varietät *rotunda* besitzen, (Tab. 2).

Aufgrund erfolgter vergleichender anatomischen Analyse des Plastrons einzelner Arten und Formen der Wassernuß, können wir folgern, daß im Vergleich zur südlichen Skutari-Unterart *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis*, die in nördlichen, kontinentalen Teilen unseres Landes verbreiteten Wassernußformen mächtiger entwickelte Bündel, einen dickeren Endokarp, engere und kürzere Sklereiden mit dickeren Wänden besitzen.

Aufgrund von detaillierter Analyse des anatomischen Endokarpaufbaus in zwei Regionen der Wassernußfrucht (*Trapa L.*), bei der Untersuchung der Hörner und des Plastrons und bei Berücksichtigung von Kenntnissen über den anatomischen Aufbau anderer Fruchtteile, können wir unzweideutig schliessen, daß Festigkeit und Widerstandsfähigkeit des Endokarps. Ergebnisse sowohl der die Zellen erbauenden Eigenschaften, als auch ihrer Anordnung sind.

Die langen Sklereiden, mit dicken und lignifizierten Wänden, an den Enden zugespitzt, gabelig oder kopfartig verbreitert, ermöglichen festen gegenseitigen Verbund und gewährleisten die Widerstandsfähigkeit des Endokarps in bezug auf die Wirkung äußerer ungünstiger, mechanischer, thermischer und anderer Faktoren, zwecks Abschirmung des Keimes und der Nährstoffe im Samen der Wassernuß. Die der Größe nach in Bündel gruppierten Sklereiden erstrecken sich — ähnlich einem Skelett — von der Grundfläche der Frucht ausgehend und erweitern sich in Form eines Fächers gegen die oberen Hörner. Auf diese Art und Weise bilden sie den Plastron, ansonsten den dünnsten Teil des Endokarps. Die größten sklerenchymischen Bündel können auch makroskopisch wahrgenommen werden. Sie bilden an der Frucht ein charakteristisches Relief und werden als Rippen bezeichnet. Bei dieser Gelegenheit wurden in der Zone des Plastrons die säulenförmigen Bündel und ihre Zwischenräume, die ebenfalls eigentartige sklerenchymische Bündel darstellen, anatomisch erforscht.

Außer den für den Aufbau des Endokarps im Ganzen geltenden morphologischen und anatomischen Charakteristiken, bestehen auch sowohl in einzelnen Regionen derselben Frucht hervortretende Unterschiede, als auch Unterschiede an den Wassernußfrüchten, die sich in bezug auf ökologische Faktoren, insbesondere klimatischer Art, sehr verschiedenartigen Standorten entwickeln.

Es wurde bereits hervorgehoben, daß der Grad von Festigkeit und Dicke (der Entwicklungsfähigkeit) des Perikarps, beziehungsweise seines steinigen Teils (Endokarp), für die Widerstandsfähigkeit der Wassernußfrüchte in bezug auf niedere Temperaturen im Verlauf des Winters sehr wichtig ist (M. M. Janković, 1958). Bei dieser Gelegenheit wurde unterstrichen, daß in kontinentalen Teilen unseres Landes eine Unterart der *Trapa brevicarpa*, d. h. ssp. *callosa* dominiert, die sich durch sehr verstärkten und knolligen Perikarp auszeichnet, im Gegensatz zur anderen Unterart *rubida*, die im westlichen Teil des Staates dominiert, in einem Gebiet, für das der Einfluß des ozeanischen Klimas bedeutsam ist. Ebenso, daß am sich durch seine günstigen Wintertemperaturen auszeichnenden Skutarisee eine Unterart *scutariensis* der *Trapa longicarpa* lebt, deren größte Zahl von Formen ein sehr dünnes und abgerundetes Perikarp besitzt, während Formen mit Früchten, deren Perikarp verdickt und knollig ist, weit seltener sind.

Schenk (1877) untersuchte den Zellenaufbau des versteinten Perikarpteils (d. h. des Endokarps) an Früchten der Art *Trapa credneri* Schenk (fossile), der *Trapa natans* L. (beide Arten von derselben Lokalität) und *Trapa bicornis* L. fil. Die Früchte der Art *Trapa bicornis* haben Zellen mit dünneren Wänden als bei der Art *Trapa natans* L., während die Festigkeit des Endokarpgewebes der fossilen *Trapa credneri* ebenfalls kleiner ist als bei der zeitgemäßen *Trapa natans* L. Dieser Endokarpaufbau der fossilen Art wird von Schenk durch die klimatischen Bedingungen unter denen sie lebte erklärt, da diese eine einen weniger intensiven Schutz gegen die Kälte erfordern. Als Beitrag hierzu führt er den Aufbau der Art *Trapa bicornis* an (verbreitet in China, Cochinchina und Nordafrika) sowie die Zugehörigkeit von fossilen Früchten zu einer ausgestorbenen Art.

Die Ergebnisse morpho-anatomischer Untersuchungen des Endokarps der Wassernußfrucht, die in dieser Arbeit aufgeführt sind, führen uns zur Schlußfolgerung, daß sich die in nördlichen Teilen unseres Landes dominanten Arten und Formen (*Trapa longicarpa* ssp. *valida*, *T. europaea* ssp. *egregia*, *T. brevacarpa* ssp. *callosa* und *T. annosa*) von jenen unterscheiden, die an südlichen Standorten leben, d. h. am Skutarisee (*Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* var. *rotunda*). Die nördlichen Standorte der Wassernuß befinden sich in der Zone kontinentalen Klimas, das sich durch außerordentlich kalte Winter auszeichnet, so daß das Wasser an diesen Standorten ausnahmslos zufriert und sich bis zum Boden in Eis verwandelt (Wojwodina). Zum Unterschied von diesen Standorten befindet sich die *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* im Süden unseres Landes, am Skutarisee, unter Bedingungen submediterranisch-mediterranischen Klimas. Infolge dessen gefriert das Wasser im Skutarisee nur ausnahmsweise, kaum in einzelnen Jahren, und auch dann kurzzeitig und in dünner Oberflächenschicht. Nord- und Südstandorte unterscheiden sich gegenseitig nicht nur in Hinsicht auf die klimatischen, sondern, auch auf die pedologischen, hydrochemischen und biotischen Faktoren.

Die Untersuchungsergebnisse des anatomischen Endokarpaufbaus von Früchten der Gattung *Trapa* L. in Jugoslawien sprechen dafür, daß das Endokarp der Wassernuß in nördlichen Gegenden knölliger und dicker ist, daß die ihn erbauenden Zellen in bezug auf die am Skutarisee lebende Wassernuß kleiner sind und dickere Wände besitzen. Diese Unterschiede deuten wir als spezifische morphologische und anatomische Adaption an die Wirkung von Umweltfaktoren, vor allem an die klimatischen Bedingungen im Verlauf des Winters. Dank dem dickeren und widerstandsfähigeren Endokarp ist der Samen der Wassernuß in den nördlichen Standorten sicherer gegen die Wirkung ungünstiger an tiefe Wintertemperaturen und mechanische Eiseinwirkung (Druck) gebundener Faktoren, geschützt.

SCHLUSSFOLGERUNGEN

1. In dieser Arbeit wurde der anatomische Aufbau des Endokarps der Wassernußfrucht (*Trapa* L.), vordringlich in der Zone der Hörner und des Plastrons erforscht; die gewonnenen Ergebnisse sind für die Tatsache aussagend, daß die Charakteristiken des anatomischen Aufbaus eine außergewöhnliche Festigkeit und Widerstandsfähigkeit der Wassernußfrucht bedingen.

2. Die große Festigkeit und Widerstandsfähigkeit des Endokarps der Wassernußfrucht sind von adaptiver (biologisch-ökologischer) Bedeutung: sie schützen den Samen (den Keim und die große Kotyledone mit den Reservenährstoffen) gegen ungünstige Außeneinwirkungen verhindern das Eindringen von Wasser in das Fruchttinnere und den Austritt von Nährstoffen aus der Frucht; beschützenden Samen vor übertriebener Austrocknung und hoher Temperatur — im Falle daß der reife Samen außer Wasser, an Land gerät; beschützen den Samen vor mechanischen Verletzungen, die durch Eindruck oder Aufschlagen gegen feste Materialien, Kies, Gestein, Fels, gelegentlich eines schnel-

len und kräftigen Wasserdurchflusses, erfolgen können; beschützen den Samen vor tiefen Wintertemperaturen, insbesondere zur Zeit strengen Winters, wenn das ganze Wasserbecken bis zum Boden einfrieren kann sowie in Fällen, in denen zur Winterszeit die Frucht außer Wasser geraten kann.

3. Mit Rücksicht darauf, daß verschiedene Standorte der Wassernuß unter verschiedenen klimatischen Bedingungen, besonders in Hinsicht von strengen Wintern, bestehen können, kann die Voraussetzung wahrscheinlich sein, daß Unterschiede im Aufbau des Endokarps zwischen der Wassernußform aus Nordteilen Jugoslawiens und jener aus Südteilen, die unter der Einwirkung mediterranischen Klimas stehen, auftreten können. Deshalb erfolgten vergleichende morpho-anatomische Forschungen des Endokarps verschiedener Wassernußform bei uns, und zwar jener Arten, die in Nordteilen unseres Landes dominieren (*Trapa brevicarpa* M. Jank. ssp. *callosa* M. Jank., *T. europaea* Fleröff var. *egregia* M. Jank., *T. longicarpa* M. Jank. ssp. *valida* M. Jank. und *T. annosa* M. Jank.) und jener im Skutarisee unter dem Einfluß mediterranisch-submediterranischem Klima lebender Art: *Trapa longicarpa* M. Jank. ssp. *scutariensis* M. Jank. und ihrer Varietät *rotunda* M. Jank.

4. Durch anatomische Erforschung des Endokarps der Wassernußfrucht wurde erwiesen, daß das Endokarp vorzugsweise aus festen, mehr oder weniger engen Sklereiden verschiedener Länge, mit dicken Zellenwänden, erbaut ist; daß diese untereinander fest verdichtet und verflechtet und häufig an den Enden ausgelenkt sind, daß sie nebstdem auch Bündel und Schichten bilden, in denen sich die Sklereiden in verschiedene Richtungen erstrecken, so daß diese sklereidischen Bündel und Schichten durch die grundlegende Erstreckungsrichtung ihrer Sklereiden eine gegenseitig senkrechte Lage einnehmen, wobei sich diese Bündel häufig gegenseitig umfassen oder mehr oder weniger gegenseitig durchdringen. Alles dies verleiht dem Endokarp der Wassernußfrucht eine außerordentliche Festigkeit.

5. Der anatomische Aufbau der Hörner zeichnet sich durch das Bestehen zweier ausgeprägter Zellschichten oder Zonen aus: einer peripherischen (von 150 bis 1050 μ Breite) und einer inneren, unterhalb der peripherischen, wobei die innere gleichzeitig die mittlere Zone des Horns darstellt. Die peripherische Zone ist aus mehr oder weniger längsgestreckten Sklereiden, häufig sehr langen, erbaut, die verdichtet und untereinander verflechtet sind. Ihre dominante Streckungsrichtung verläuft parallel zu der Oberfläche des Hornes. In dieser peripherischen Zone kann man indessen zwei Schichten Sklereiden ausscheiden, die nach der Streckungsrichtung ihrer Zellen gegenseitig senkrecht aufeinander orientiert sind. Manchmal dringen diese Schichten eine in die andere ein, ihre Zellen verflechten sich gegenseitig; die Oberflächenschicht der peripherischen Zone ist aus etwas kleineren Zellen, die fest verdichtet und oft isodiametrisch sind, erbaut. Alles dies, nebst den Eigenschaften der Sklereiden selbst, trägt zur außerordentlichen Festigkeit der peripherischen Zone bei. Unter ihr befindet sich ein bedeutend dickerer mittlerer Teil (Zone) des Horns; er wird von

isodiametrischen Sklereiden, breiteren Lumens und dünnerer Wände als bei den Zellen der peripherischen Zone, aufgebaut.

6. Der ansonsten thinnste Fruchtteil — das Plastron, überdeckt den größten Teil des Samens (an beiden Fruchtseiten, der Rücken und Bauchseite) und ist erbaut aus langen Sklereiden verschiedenster Gestalt (im Prinzip sind diese identisch mit den Sklereiden der peripherischen Hornzone), die in dünnere oder dickere sklereidische Bündel gruppiert sind (sie sind gegenseitig verflochten oder umfassen sich teilweise). Der größte Teil der Bündel, beziehungsweise ihrer Sklereiden, ist in bezug auf die Längsachse der Frucht parallel oder senkrecht auf diese orientiert. Die Gestalt und Dichte der in den Bündeln befindlichen Sklereiden sowie die gegenseitigen Beziehungen der Sklereiden sowie die gegenseitigen Beziehungen der Sklereiden und der Bündel selbst, tragen zur außerordentlichen Festigkeit des Plastrons bei, obwohl er den dünnsten Teil der Frucht darstellt. Im Plastron bestehen im Prinzip keine isodiametrischen Zellen und keine Interzellularen.

7. Vergleichende Forschungen des Endokarpaufbaus verschiedener Arten der Gattung *Trapa* L. in Jugoslawien erwiesen, daß zwischen ihnen, besonders zwischen einigen Formen, bedeutende Unterschiede bestehen. Derart ist hinsichtlich der Hörner augenscheinlich, daß Früchte der Art *Trapa europaea* var. *egregia* und *Trapa brevicarpa* ssp. *callosa* eine mächtiger entwickelte Peripheriezone (Zonenbreite 476 und 470 Mikron) besitzen als Früchte der Art. *T. longicarpa* ssp. *valida* und *T. annosa* (Zonenbreite 400 und 300 Mikron). Im Gegensatz hierzu ist bei der *Trapa longicarpa* ssp. *scutariensis* dieser Teil des Endokarps bedeutend dünner als bei den vorhergehenden Arten (ca. 200 Mikron). Die Breite der Sklereiden ist ebenfalls unterschiedlich, so daß sich durch breiteste Sklereiden die *Trapa l. ssp. scutariensis* (23—40 Mikron) und durch engste die *Trapa europaea* var. *egregia* (16—29 Mikron) auszeichnet. Die dickste Zellenwand bei Zellen des peripherischen Hornteils hat *Trapa brevicarpa* ssp. *callosa* (2—7 Mikron) und die dünnste (3—5,5 Mikron) ist bei der *T. longacarpa* ssp. *scutariensis* var. *rotunda* wahrnehmbar. Ähnliche Beziehungen werden bei Zellen des inneren Hornteils, hinsichtlich ihrer Größe und Wandstärke beobachtet. Besonders soll als allgemeine Folgerung hervorgehoben werden, daß sich die am Skutarisee unter etwas veränderten mediterranischen Klimabedingungen entwickelnde *T. l. ssp. scutariensis* (insbesondere einige ihrer Formen) durch eine dünnere peripherische Hornzone, durch größere Zellen im inneren Hornteil und dünnere Zellenwände, in bezug auf die in Nordteilen Jugoslawiens verbreiteten den Einwirkungen kontinentalen Klimas ausgesetzten Formen, auszeichnet.

8. Im Zusammenhang mit den klimatischen Einflüssen, besonders der tiefen Wintertemperaturen (die in kontinentalen und mediterranen beziehungsweise submediterranen Bereichen verschieden sind) ist der anatomische Aufbau und Entwickeltheit des Plastrons von außergewöhnlicher Bedeutung, da es sich hierbei um den dünnsten Fruchtteil, der außerdem den größten Oberflächenteil des Samens überdeckt, handelt. Der Plastron der Wassernußfrucht ist aus langen und engen dickwändigen Sklereiden verschiedenster Gestalt erbaut, wobei diese in dünneren oder stärkeren Bündel gruppiert sind; sie verflochten

sich gegenseitig oder umfassen sich teilweise. Die Dicke des Endokarps in der Gegend des Plastrons bewegt sich von 685 bis 1420 Mikron, die Breite der Zellen von 5 bis 39 Mikron, die Zellelänge von 86 bis 980 Mikron, während die Dicke seiner Zellenwände 1,5 bis 7 Mikron beträgt. Die Charakteristiken der Sklereiden, ihre große Dichte und Verflechtung, ihre Gruppierung in Bündel von besonderer gegenseitiger Beziehung, tragen zur großen Festigkeit und Widerstandsfähigkeit des Plastrons bei.

9. Unter den hinsichtlich der Dicke des Endokarps in Gegend des Plastrons untersuchten Arten, hebt sich die *Trapa annosa* (1130 bis 1420 Mikron) hervor, während die *T.l. ssp. scutariensis* den dünnsten Plastron besitzt (685 bis 950 Mikron). Diese letztere Art hat auch gleichzeitig die breitesten Sklereiden (mit größtem Lumen); sie zeichnet sich ebenfalls durch die dünnsten Zellenwände der Sklereiden (1,5 bis 2,5 Mikron) aus im Gegensatz zur weit dickren Zellenwand anderer Arten (von 3 bis 4,5 Mikron).

10. Aufgrund von Ergebnissen aller dieser Untersuchungen kann folgende allgemeine Schlußfolgerung gezogen werden: das Endokarp der Wassernußfrüchte bei Formen aus dem Nordteil Jugoslawiens ist dicker und knölliger, die ihn erbauenden Zellen sind kleiner und mit dickeren Zellenwänden in bezug auf die am Skutarisee lebende Wassernuß (*T.l. ssp. scutariensis*). Diesen Unterschied deuten wir als spezifische morphologische und anatomische Adaptation an die Wirkung der Umweltfaktoren, vordringlich an die klimatischen Bedingungen im Verlauf des Winters. Dank dem dikkeren und widerstandsfähigerem Endokarp wird der Samen der Wassernuß in nördlichen Standorten, unter Bedingungen eines kontinentalen Klimas und strenger Winter, sicherer gegen die Wirkung ungünstiger an tiefe Wintertemperaturen und mechanische Einwirkung (Eisdruck) verbundener Faktoren geschützt sein.