Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 46 (1936)

Artikel: Verbreitungsbiologische Studien über einige Astragalus und Oxytropis-Arten der skandinavischen Flora

Autor: Nordhagen, Rolf

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-31068

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 10.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Verbreitungsbiologische Studien über einige Astragalus und Oxytropis-Arten der skandinavischen Flora.

Von *Rolf Nordhagen*, Bergen (Norwegen).

Eingegangen am 18. Februar 1936.

Die Gattungen *Astragalus* und *Oxytropis*, die bisweilen vereinigt werden, bilden in karpologischer und verbreitungsbiologischer Hinsicht eine ungeheuer abwechselnde Gruppe. Schon die Früchte der europäischen Arten weisen viele interessante morphologische und biologische Erscheinungen auf, und wenn man auch die extraeuropäischen Formenkreise berücksichtigt, bekommt man einen fast überwältigenden Eindruck von der Mannigfaltigkeit der Natur. Indessen ist nur eine recht beschränkte Zahl der Arten ein Gegenstand einer biologischen Analyse gewesen. Die Früchte der mitteleuropäischen Arten sind zwar in systematischen Handbüchern recht eingehend beschrieben worden (vgl. vor allem Kochs Synopsis der Deutschen und Schweizer Flora 1892); durch meine Studien habe ich aber gefunden, dass diese Beschreibung in gewissen Fällen unrichtig ist, bzw. dass sie sich lediglich auf unreife Früchte bezieht.

Ich selbst habe während meiner pflanzensoziologischen Feldarbeit in den Gebirgsgegenden Norwegens die Gelegenheit benutzt, sowohl die Früchte als die Dissemination bei *Astragalus alpinus*, *A. frigidus* und *A. oroboides* sowie bei *Oxytropis lapponica* und *O. deflexa* zu untersuchen. Mit Ausnahme von *Astragalus glycyphyllus* habe ich indessen die übrigen in Skandinavien vorkommenden Arten bisher in der Natur nicht studieren können; ich kenne sie nur aus botanischen Gärten, was aber unzureichend ist. Meine Abhandlung stellt deshalb nur ein Bruchstück vor. Weil ich aber mehrere, bis jetzt vollständig unbekannt gebliebene Besonderheiten bei den erwähnten Gebirgsarten, wovon die vier ersteren auch in Mitteleuropa vorkommen, entdeckt habe, könnte dieses Bruchstück vielleicht einen mitteleuropäischen Forscher zu ähnlichen Untersuchungen anspornen.

I. Astragalus alpinus und A. frigidus. Zwei Anemochoren, deren geschlossene Hülsen als Bodenläufer funktionieren.

Bei *Astragalus alpinus* sind die Hülsen in reifem Zustand hängend, etwa 10—15 mm lang (der zirka 3 mm lange Karpophor oder Fruchthälter mitgerechnet) und 3—4 mm breit, anfänglich mit kurzen, schwärzlichen Haaren dicht besetzt, später oft verkahlend. Sie sind voll-

kommen einfächerig, etwas aufgeblasen (« pneumatokarp »), stumpf 3-kantig, an der samenlosen Naht eingedrückt oder gefurcht mit sehr schmaler, unvollständiger Scheidewand. Durch Drehung des aus dem Kelch deutlich hervorragenden Karpophors wird die untere, samenlose Naht oft zur oberen. Bisweilen ist die samentragende Naht gerade, in vielen Fällen aber ±krumm. Der Griffel fällt gewöhnlich ab, seine Basis wird aber als kurze Spitze erhalten. Die Krone ist abgefallen; dagegen bleiben die eingeschrumpften Filamente sehr oft sitzen (Fig. 1 und 2). Die Innenwand der Hülse ist unbehaart und ganz glatt. Die 4—6, hell olivenfarbigen Samen liegen im Inneren der reifen Hülse vollständig frei, indem die dünnen Funiculi abgerissen werden.

Wenn die Früchte vollreif sind, ist der kurze Stiel zerbrechlich, weshalb der Wind die Hülsen losreissen kann. Im August 1933 fand ich auf dem bekannten Berge Knutshö (Dovregebiet) sowohl in der subalpinen als in der unteralpinen Stufe zahlreiche Fruchtstände, deren Diasporen schon verschwunden waren. Auf die Losmachung derselben komme ich später zurück.

Die Diaspore besteht aus der geschlossenen Hülse mit ihrem Karpophor und Kelch sowie einem Stück des Fruchtstieles (Fig. 2). Sie wird vom Winde dem Boden entlang transportiert und stellt einen Bodenläufer im Sinne Sernanders (1901, 1927) vor.

Wie bei den meisten Gebirgs-Leguminosen werden die Samen sehr oft von Insektenlarven, wahrscheinlich Microlepidoptera (vgl. Gams l. c., S. 1417), vernichtet. Solche zerstörte Hülsen sind durch die Exkremente der Larven oft fest zusammengeklebt und leer, wogegen ihre Wand oft gut erhalten ist. Betreffs der Dissemination der Samen während des Bodenlaufens vgl. die Erörterung unten.

Bei *Astragalus frigidus* sind die Früchte grösser, etwa 20—26 mm lang (der Karpophor mitgerechnet) und bis über 5 mm breit, oben (an der Bauchnaht oder Samennaht) stark aufgewölbt, unten platt bzw. konkav oder gefurcht, recht stark aufgeblasen, stets abwärts gerichtet.[1] Anfangs ist die Hülse dicht schwärzlich behaart, später verkahlend, strohgelb oder hellbraun. Bei den von mir untersuchten Exemplaren war der Stiel immer etwas kürzer als der Kelch, wogegen der Karpophor von der Länge des Kelches war (vgl. Fig. 3 und 4). Die Innenwände der Hülse sind auch bei dieser Art ganz glatt. Die Samen liegen im Inneren vollständig frei, weshalb die Früchte beim Schütteln deutlich rasseln.

Die Samen scheinen in noch stärkerem Grade als bei *Astragalus alpinus* von Insektenlarven vernichtet zu werden. Auf Knutshö konnte ich 1933 in der subalpinen Stufe fast kein einziges intaktes Exemplar

[1] Wenn Koch (1892, S. 619) die Hülse als fast waagerecht abstehend, oben platt, unten konvex beschreibt, ist das unrichtig. Die reife Hülse ist immer hängend.

finden. Oberhalb der Birkenwaldgrenze fand ich aber viele, deren Hülsen schon teilweise vom Winde losgerissen waren.

Die Diasporen (Fig. 4) stellen wie bei der vorigen Art typische Bodenläufer vor. Während des Transports, bisweilen schon an der

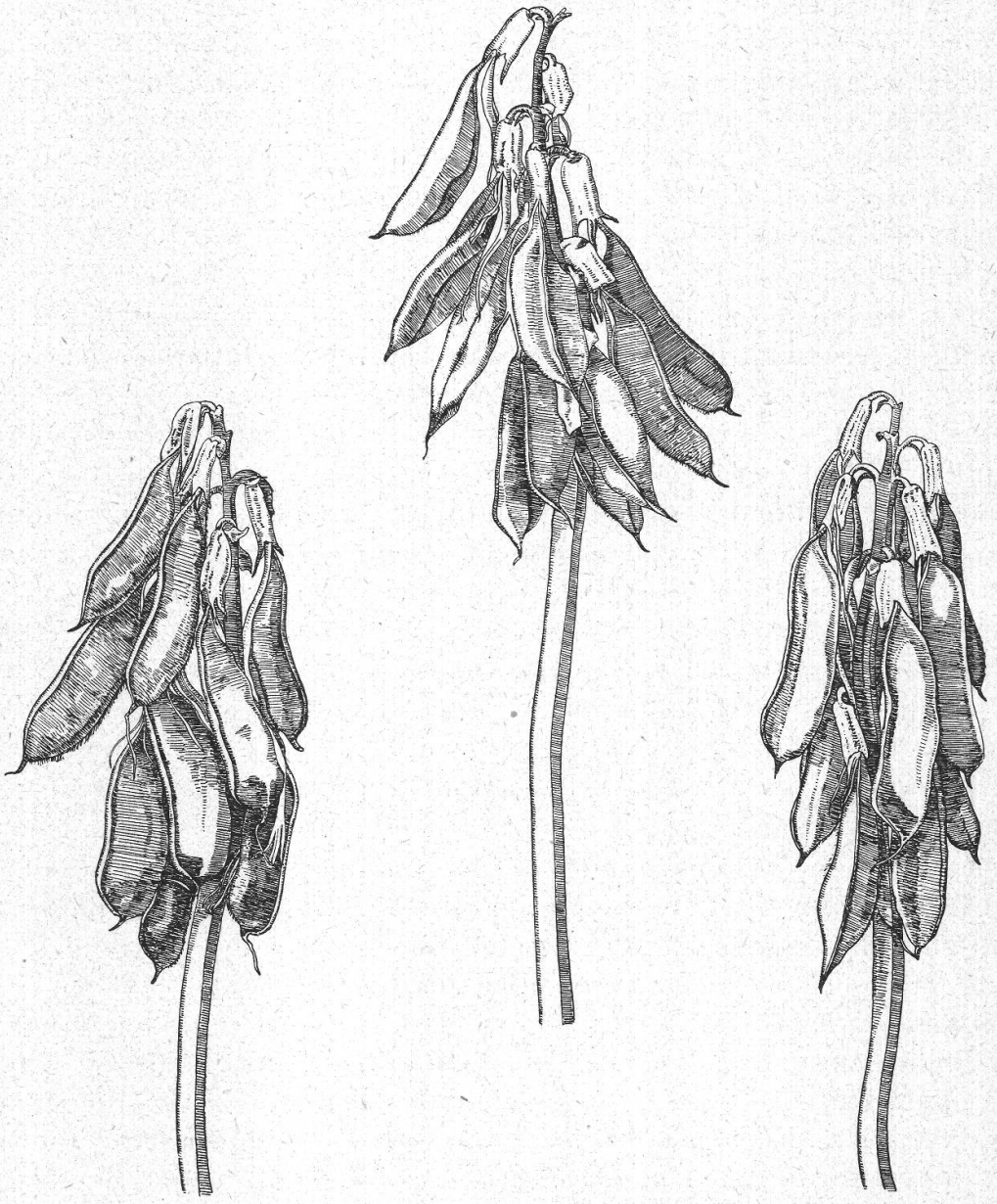

Abb. 1.
Reife Fruchtstände von *Astragalus alpinus* (Kongsvoll in Dovre, August 1933). Behaarung der Hülsen nur angedeutet. Maßstab 2 : 1.

Mutterpflanze, fängt die Bauchnaht an aufzuspringen, und zwar vom Karpophor gegen die Spitze hin. Das Aufspringen verläuft aber sehr langsam und es wird nur ein enger Spalt gebildet, woraus die Samen allmählich herausschlüpfen. Diasporen in diesem Stadium fanden sich auf Knutshö massenhaft innerhalb gewisser

Wiesenvereine. Wie bei anderen Bodenläufern werden also die Samen an der Diaspore arretiert und die Dissemination verläuft sehr langsam.

Die kleinen Hülsen von *Astragalus alpinus* sind, nachdem sie von der Mutterpflanze losgerissen sind, wegen ihrer dunklen Farbe schwierig aufzufinden. Es dürfte aber kaum zweifelhaft sein, dass auch sie auf dieselbe Weise funktionieren. Die federleichten Diasporen sind aber auch schwimmfähig, und das häufige Vorkommen von *Astragalus alpinus* auf Geröll- und Sandablagerungen unserer Gebirgsflüsse (vgl. Norman 1895, S. 210) dürfte auf zufällige Verbreitung mit fliessendem Wasser zurückzuführen sein. Ich selbst habe an solchen Standorten niemals *Astragalus frigidus* gesehen, wogegen Norman auch solche Vorkommen bespricht.

Betreffs unserer Gebirgsastrageln hat Heintze (1915, S. 275) behauptet, dass endozoische Verbreitung mittels Renntieren wichtig sein dürfte. Ich bezweifle nicht, dass diese Pflanzenfresser gelegentlich auch die reifen Hülsen abweiden und dass die harten Samen wieder herauskommen können. Während meiner vielen Reisen habe ich aber keine Keimpflanzen von den betreffenden Arten weder auf altem Renntiermist, noch in der Nähe von Kuh- oder Ziegenställen gesehen, und auch Norman, der auf derartige Vorkommen besonders aufmerksam war, scheint keine solchen Beispiele gekannt zu haben.

Dagegen habe ich *Astragalus alpinus* sehr oft in vertikalen Felsspalten und steilen Geröllhalden gesehen, was unzweideutig auf Windtransport hinweist.

Astragalus alpinus und *frigidus* bilden mit den paarweise verwandten Arten *A. australis* und *penduliflorus* eine engere verbreitungsbiologische Gruppe, wozu auch mehrere amerikanische Arten gehören. Die zwei letzterwähnten Arten kenne ich nur aus Herbarien. Sie haben aufgeblasene, mit einem aus dem Kelch hervorragenden Karpophor versehene Hülsen, die ohne Zweifel Bodenläufer vorstellen (betreffs *Astragalus penduliflorus* vgl. Sernander 1927, S. 44). Für den Transport dem Boden entlang scheint die Pneumatokarpie vorteilhaft zu sein. Es wird dadurch ein Ballon geschaffen, was für viele Bodenläufer charakteristisch ist. Der Ballon kann sehr verschiedenen Ursprungs sein; innerhalb der Gattungen *Astragalus* und *Oxytropis* finden sich z. B. mehrere Beispiele von postfloral vergrösserten Kelchbildungen, die als Ballon funktionieren. Ich werde mich aber hier nur an den oben erörterten Typus halten. Pneumatokarpie findet sich indessen auch bei mehreren *Astragalus*- und *Oxytropis*-Arten, die keine abfallenden Hülsen haben. Nach Baumgärtel, der die physiologische und anatomische Seite der Pneumatokarpie untersucht hat (1917), wird hierdurch ein dampfgesättigtes Medium geschaffen, das für die Samenentwicklung wichtig sein dürfte, gleichzeitig aber auch ein Mittel, um die Frucht möglichst leicht und geräumig zu machen, damit der Wind als Verbrei-

tungsfaktor in Anspruch genommen werden kann (l. c., S. 37). Mit der letzteren Annahme stimmt aber die Tatsache nicht überein, dass bei mehreren mitteleuropäischen *Oxytropis*-Arten die ± aufgeblasenen Hülsen am Muttersprossitzen bleiben bis ihre Samen ausgesät sind.

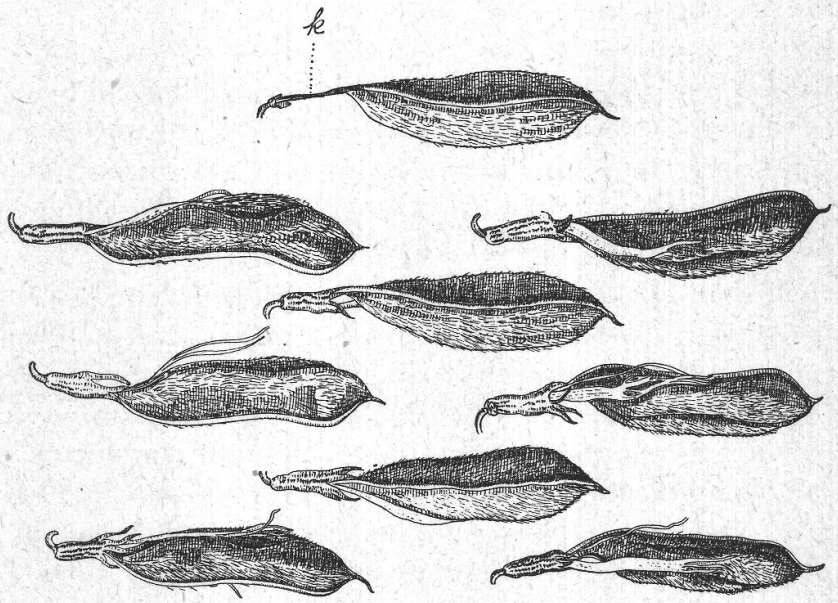

Abb. 2.
Diasporen von *Astragalus alpinus* von verschiedenen Seiten gesehen. Zu oberst ein Exemplar mit abgeschnittenem Kelch (k = Karpophor). Maßstab 2 : 1.

Man könnte eher geneigt sein anzunehmen, dass die Pneumatokarpie in diesem Fall eine rein physiologische Erscheinung wäre, die aber in gewissen Fällen verbreitungsbiologisch « ausgenutzt » (im Sinne Goebels) worden wäre. Wie ich unten zeigen werde, könnte auch das innere, dampfgesättigte Medium bei gewissen Arten für das Zustandekommen der eigentümlichen Arretierung der Samen mittels inwendiger Haare wichtig sein.

Ein interessantes Problem stellt der schon mehrmals besprochene Karpophor vor. Es scheint nämlich eine Korrelation zwischen der Länge desselben und der Verbreitungsweise zu bestehen. Bei den Bodenläufern vom *Astragalus alpinus*-Typus ist er im Verhältnis zur Grösse der Hülse sehr lang, bisweilen sogar länger als der Kelch. Bei den übrigen europäischen Astragaleen ist er kurz oder rudimentär.

Dass der lange Karpophor eine wichtige Rolle bei der Losmachung der Diasporen unter dem Einfluss des Windes spielt, ist über jeden Zweifel erhaben. Wir wollen jetzt unsere Aufmerksamkeit auf diese Frage richten. Bei *Astragalus alpinus* und *A. frigidus* ist es recht schwierig, die hängenden, dicht gestellten Hülsen mit dem Munde wegzublasen. Sie sind also bis zu einem gewissen Grade an der Mutter-

pflanze arretiert; ein schwacher Wind kann hier nichts ausrichten. Wenn man die am Boden liegenden, schon losgemachten Diasporen untersucht, sieht man sofort, dass ein Teil des Fruchtstieles mitgekommen ist (Fig. 2 und 4), und dass der Karpophor und der Kelch unverletzt sind; sie gehören zur Diaspore.

Der Bruch geschieht ungefähr an der Mitte oder im unteren Drittel des Fruchtstieles, wogegen die Hülse, der Karpophor und der Distalteil des Stieles ein unverbrüchliches Ganzes bilden. Eine genaue Untersuchung zeigt nun, dass die Losmachung normal durch einen im Verhältnis zur Diaspore tangentialen Winddruck geschieht, und zwar auf eine ganz bestimmte Weise (Fig. 5).

Zwischen dem Distalteil des Fruchtstieles und dem Karpophor, d. h. beim Kelchansatz, findet sich ein Gelenk (g auf Fig. 5). In Wirklichkeit bildet der horizontale oder schwach geneigte Stiel einen Winkel von etwa 90—120° mit dem stets abwärtsgerichteten Kelch und Karpophor. Wenn man nun mit dem Finger einen tangentialen Druck gegen die Hülsenspitze richtet, lässt sich die ganze Diaspore wie ein Uhrzeiger gegen rechts oder links, bisweilen fast 90°, biegen ohne abzubrechen (Fig. 5). Wenn man gegen einen Fruchtstand pustet oder bläst, tritt diese Bewegung an den beiden Flanken desselben ein. Der Drehpunkt liegt gerade im besprochenen Gelenk. Wenn man aber die Amplitude der pendelnden Bewegung auf 90° oder mehr vergrössert, bricht der Fruchtstiel sofort entzwei, und zwar weil er einer starken Torsion ausgesetzt ist.

Diese Torsion kommt dadurch zustande, dass der Fruchtstiel in der pendelnden Bewegung nicht mitfolgen kann. Er bleibt im Medianplan stehen, muss sich aber um seine eigene Achse drehen, und zwar weil er mit dem abwärtsgerichteten Karpophor sehr fest verbunden ist. Wenn die Torsion einen gewissen Wert erreicht hat, bricht der Stiel entzwei.

Mittels des Karpophores, der ein eingeschaltetes Stück ausmacht, wird also ein bewegliches System oder eine Federung etabliert. Bei weniger kräftigen Windstössen können die Diasporen hin und her pendeln ohne abzubrechen, wogegen ein heftiger Stoss eine Losmachung erzeugt. Dadurch werden aber die Diasporen um so weiter von der Mutterpflanze entfernt.

In dieser Verbindung ist *Astragalus oroboides* sehr interessant (vgl. unten). Hier fehlt der Karpophor vollständig und die reifen Hülsen werden an ihren dünnen, aber steifen Stielen sehr leicht abgebrochen; allein, die Diaspore sieht hier ganz anders aus: sie ist viel kleiner, ungeheuer leicht und halbkugelförmig mit weit aufgesprungener Bauchnaht. Wenn man einige *oroboides*-Diasporen neben einige *alpinus*-Diasporen auf einen Tisch legt und gegen dieselben pustet, eilen die ersteren blitzschnell im voraus. Bei *Astragalus oroboides* können also schwächere Windstösse denselben verbreitungs-

biologischen Effekt hervorrufen wie heftige Stösse bei *Astragalus alpinus*.

Es spielt also der auffallend lange Karpophor bei den oben erörterten Bodenläufern eine wichtige Rolle bei der Losmachung und der

Abb. 3.
Reife Fruchtstände von *Astragalus frigidus* (Kongsvoll, August 1933). Maßstab 1 : 1.

Erstverbreitung der Diasporen. Dass der Karpophor kein überflüssiges oder indifferentes Organ vertritt, darauf deutet mit Bestimmtheit auch die nachgewiesene Korrelation zwischen seiner Länge und der Verbreitungsweise. Wie wir bald sehen werden, hat der Karpophor auch bei den ballistischen *Oxytropis*-Arten eine wichtige, aber total verschiedene Aufgabe.

Sowohl bei *Astragalus alpinus* als bei *A. frigidus* dreht sich der Karpophor während seiner Entwicklung sehr oft um seine eigene Achse, wodurch die Hülse vollständig resupiniert werden kann (Fig. 1 und 3). In weitaus den meisten Fällen behält aber die Hülse ihre richtige Stellung. Die Resupination scheint in diesem Fall vollständig zufälliger Natur zu sein; der Blütenstand bzw. der Fruchtstand ist nämlich sehr dicht, weshalb die Hülsen während ihres Wachstums aufeinander drücken und allerlei schiefe Stellungen erzeugen.

II. Astragalus oroboides. Eine Anemochore, deren aufgesprungene Hülsen als Bodenläufer funktionieren.

Während die reifen Früchte der bereits erörterten Arten in den Handbüchern korrekt beschrieben sind, ist dies mit denjenigen des schönen *Astragalus oroboides* nicht der Fall. Die Angaben und Abbildungen der Floren beziehen sich ausschliesslich auf unreife Früchte.

Die Hülsen der gegenwärtigen Art springen nämlich zum Schluss vollständig auf, und zwar an der Bauchnaht (Fig. 6 und 7). Sie sind sehr klein, in unreifem Zustand 7—8 mm lang, wenn aufgesprungen dagegen nur etw 5 mm lang, und zwar deswegen, weil die Seitenwände nach dem Aufspringen ausgebaucht werden. Die reife Hülse ist napfartig und fast halbkugelförmig. Ein Karpophor fehlt derselben vollständig, weshalb auch der Kelch an seiner oberen Kante zerrissen ist. Der Fruchtstiel ist nur 2,5 mm lang und bricht an seiner Basis ab. Er ist dünn und ganz unelastisch. Wenn man gegen einen reifen Fruchtstand kräftig haucht, machen die Hülsen gar keine Pendelbewegung; entweder bleiben sie sitzen oder sie fliegen mit dem Luftstrom weg.

Die Rückennaht ist deutlich eingefaltet und bildet einen niedrigen Flügel; wegen der Schrumpfungsbewegungen beim Aufspringen weichen die zwei Lamellen der Falte oft auseinander, wodurch eine Furche oder ein Spalt auf der Unterseite der Hülse entsteht (vgl. Fig. 7, mittlere Reihe). Aussen ist die Frucht dicht mit kurzen, schwärzlichen Haaren besetzt. Der Griffel ist schlingenförmig gebogen und persistierend, er ist aber ganz weich und bricht leicht ab.

Das grösste Interesse knüpft sich aber an die Innenwand der Hülse und die Arretierung der 6—8 Samen. Die Wand ist nämlich inwendig mit eigentümlichen, spinnenwebartigen Haaren versehen, die während der Samenentwicklung feucht oder klebrig sind. Die Samenanlagen haben verlängerte Funiculi und drücken sich an die beiden Seitenwände, wodurch sie aber mit den Haaren in Kontakt kommen bzw. von denselben umwachsen werden. Wenn die Hülse reif ist, sind die Haare vertrocknet, sie halten aber jetzt die Samen an der Wand fest. Mittels eines spitzen Gegenstandes kann man sie losbrechen; die Arretierung ist aber sehr effektiv. Auch

der Samenstrang (Funiculus) trägt zur Arretierung bei, indem er fest an die Wand gedrückt ist; er wird beim Aufspringen der Hülse nicht abgerissen. Bei dieser Art finden sich oft verkümmerte (unbefruchtete) Samenanlagen (vgl. Fig. 7).

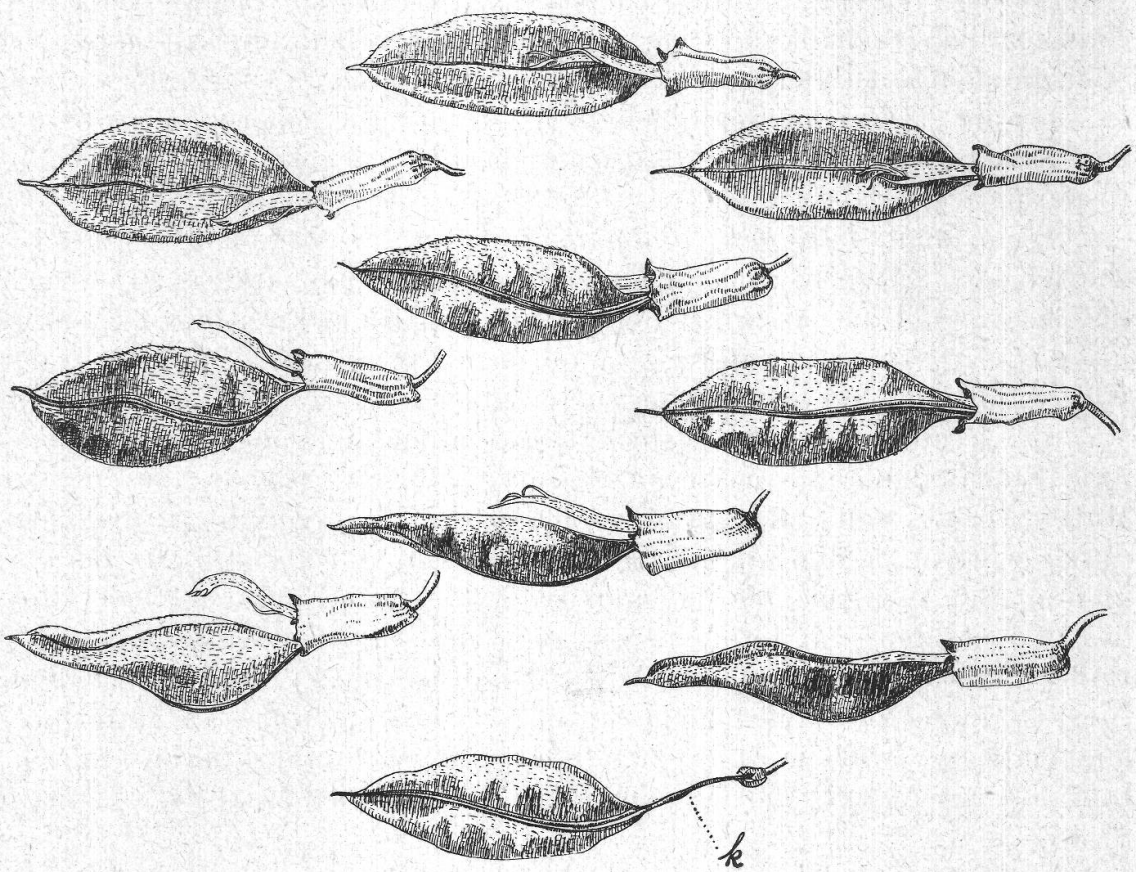

Abb. 4.

Diasporen von *Astragalus frigidus* von verschiedenen Seiten gesehen. Zu unterst ein Exemplar mit weggeschnittenem Kelch (k = Karpophor). Maßstab 2 : 1.

In diesem Fall könnte man sich vorstellen, dass die von Baumgärtel nachgewiesene, innere, dampfgesättigte Atmosphäre die Haare feucht halte bis das Aufspringen beginnt. Ein schnelles Vertrocknen derselben scheint die besprochene Arretierung zu erzeugen. Die Haare sind mehrzellig, unverzweigt und dünnwandig.

Wie ich schon oben erörtert habe, werden die zierlichen, napfförmigen Diasporen sehr leicht vom Winde losgerissen. Bei der Erstverbreitung fliegen sie eine kürzere oder längere Strecke; später funktionieren sie als Bodenläufer. Während des Transports dem Boden entlang machen sie hüpfende Bewegungen, wodurch die Innenseiten der Hülsen an feste Gegenstände stossen. Auf diese Weise werden die Samen allmählich losgerissen und verbreitet. Wahrscheinlich teilt sich die Diaspore zum Schluss in zwei Teile, und zwar längs der eingefalte-

ten Rückennaht; denn wenn man einen Haufen vollreifer Hülsen auf eine kurzgeschnittene Grasnarbe legt und denselben einem heftigen Luftstrom (z. B. aus einem Blasebalg) aussetzt, werden bisweilen einige Diasporen längs der Rückennaht durchrissen.

Meines Wissens stellt *Astragalus oroboides* das einzige bekannte Beispiel eines Bodenläufers vor, dessen Samen vollständig frei exponiert sind. Bei den sonstigen Bodenläufern mit mehrsamigen Diasporen handelt es sich um ± geschlossene Behälter, aus deren Löchern oder Spalten die Samen oder Teilfrüchte allmählich entwischen, oder um Synaptospermie (Murbeck 1920).

Wenn man *Astragalus oroboides* mit den im vorigen Abschnitt beschriebenen Arten vergleicht, bekommt man einen starken Eindruck davon, was ich die « Logik » der Natur nennen möchte : bei *Astragalus alpinus, frigidus, penduliflorus* und *australis* ist die Innenwand der Hülse glatt und die Samen liegen im Inneren ganz frei. Die Hülse ist anfänglich geschlossen und springt erst allmählich an der Bauchnaht auf. Ein Bodenlaufen wäre in diesem Fall mit einer schon an der Mutterpflanze weit aufgesprungenen Bauchnaht unvereinbar, denn dadurch würden ja die Samen aus den hängenden Hülsen sofort herausgleiten. Bei *A. oroboides* dagegen kann die Hülse unter Beibehaltung des Bodenlaufens aufspringen, weil die Samen mittels der besprochenen Haare arretiert sind; ja ein Aufspringen ist direkt notwendig, denn sonst könnten die Samen nicht befreit werden. Es würde Synaptospermie eintreten, was in unserem Klima eine sehr unpraktische Einrichtung bedeutet (vgl. die Auseinandersetzungen bei Murbeck 1920, S. 43—52).

Unter Berücksichtigung der Kleinheit der *oroboides*-Hülsen, muss die Napfform derselben als sehr vorteilhaft betrachtet werden, denn die Angriffsfläche für die Luftströmungen wird auf diese Weise verhältnismässig sehr gross.

In systematischen Handbüchern wird *Astragalus oroboides* zur Sektion *Phaca* Bunge und zur Gruppe V. *Hemiphragmium* Koch gerechnet, wozu auch die Arten *Astragalus alpinus* und *australis* gehören (vgl. Taubert 1894). Mit Rücksicht auf den Fruchtbau stellt aber diese Gruppe eine sehr heterogene Einheit vor, was aus der folgenden Übersicht erhellt :

Astragalus alpinus und australis :	*Astragalus oroboides :*
Hülse geschlossen.	Hülse an der Bauchnaht weit aufspringend.
Karpophor mächtig entwickelt.	Kein Karpophor.
Innenwand der Hülse glatt.	Innenwand behaart.

Die Sippenphylogenie innerhalb dieser Gattung scheint vorläufig ein terra incognita zu sein. Auch die Organphylogenie, vor allem die-

jenige der zahlreichen Hülsentypen, ist ein unbearbeitetes Kapitel. Wenn man die Gattungen *Astragalus* und *Oxytropis* in ihrer Ganzheit betrachtet, sieht man, dass sie sich sehr weit von dem üblichen Papilionaceen-Typus mit vollständig aufspringenden Hülsen entfernt haben.

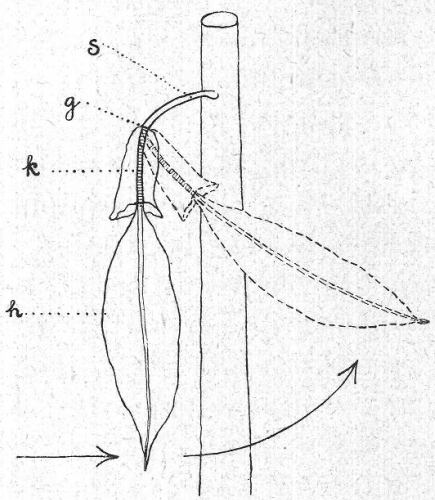

Abb. 5.

Schematische Zeichnung der pendelnden Bewegung einer *Astragalus frigidus*-Diaspore unter dem Einfluss eines tangentialen Luftstromes. h = Hülse; k = der im Kelche verborgene Karpophor; g = Gelenk zwischen dem Karpophor und dem Fruchtstiel; s = der Ort wo der Fruchtstiel gewöhnlich abbricht (vgl. Erörterung im Text).

Man bekommt den Eindruck, dass vorerst die Rückennaht ihr Aufspringungsvermögen verloren hat; es finden sich nämlich recht viele, wenig umgebildete Hülsentypen, die eine aufspringende Bauchnaht beibehalten haben. Die charakteristische Scheidewandbildung, die in allerlei Abstufungen vorkommt, scheint an der Rückennaht angefangen zu haben. Bei vielen Arten ist diese Scheidewand so niedrig, dass sie keine besondere Aufgabe haben kann. Sie verhindert nur das Aufspringen der Rückennaht. Man könnte sich vorstellen, dass diese Wandbildung oder Faltenbildung ursprünglich einen etwa durch Mutation entstandenen « Defekt » repräsentierte, der eine explosive Samenverbreitung nach dem üblichen Muster verhinderte und neue Disseminationseinrichtungen hervorzwang.

Das Schliessen der Bauchnaht (vgl. *Astragalus alpinus* und *frigidus*) scheint wieder einen neuen phylogenetischen Schritt vorzustellen; denn bei den angeführten Arten fängt doch die Hülse an, sich nach dem Abfallen ein wenig an der Bauchnaht zu öffnen, wogegen die Rückennaht sehr lange zusammenhält. Die starke Entwicklung des Karpophores scheint eine mit dem Schliessen der Bauchnaht zusammenhängende Erscheinung vorzustellen; sie macht sich aber nur bei aufrechten Arten geltend, was darauf deutet, dass ein verlängerter Karpophor für die Losmachung und Erstverbreitung durch den Wind wichtig ist. Eine Nachprüfung bestätigt diese Annahme (vgl. oben).

Kehren wir aber nach *Astragalus oroboides* zurück ! Meines Erachtens lässt sich seine napfförmige Diaspore von den mit einem Karpophor versehenen, geschlossenen Diasporen etwa von *alpinus-australis*-Typ nicht ableiten. Zweifellos hatten die Urformen der Gattung Hülsen

mit aufspringender Bauchnaht. Beim *alpinus-australis*-Typ hat aber die Bauchnaht dieses Vermögen eingebüsst; wenn wir nun die *Astragalus oroboides*-Diaspore, die eine aufspringende Bauchnaht besitzt, wieder von diesem Typ ableiten wollten, bekämen wir die reversible und deshalb unwahrscheinliche Entwicklung :

Bauchnaht aufspringend → Bauchnaht geschlossen → Bauchnaht aufspringend.

Meines Erachtens dürfte die aufspringende Bauchnaht bei *Astragalus oroboides* eine ursprüngliche Eigenschaft vorstellen. Auch das Fehlen eines Karpophores bei dieser Art scheint eher eine ursprüngliche als eine abgeleitete Eigenschaft zu sein. Beide müssen im Licht der inwendigen Behaarung der Hülse gesehen werden, welche die Samen arretiert und deshalb mit einem Schliessen der Frucht unvereinbar wäre. Man stelle sich diese halbkugelförmige Diaspore mit einem langen Karpophor vor ! Ein solches System wäre höchst unpraktisch gewesen; denn die Napfform würde zweifellos ein Losreissen der Diaspore vom Karpophor hervorzwingen. Ein Karpophor ist hier überflüssig oder nutzlos.

Man könnte sich eher vorstellen, dass sich der *alpinus-australis*-Typ vom *oroboides*-Typ entwickelt hätte. Das Vehikel einer solchen Entwicklung könnte z. B. ein Verschwinden oder eine Reduktion der inwendigen Behaarung der Hülse gewesen sein. Wir befinden uns aber hier auf dem Gebiet der reinen Spekulation, weshalb ich diesen Gedankengang nicht näher verfolgen werde.

Was ich hier zeigen möchte, ist kurz und gut, dass *Hemiphragmium* aus karpologisch-verbreitungsbiologischen Gründen kaum als eine natürliche Gruppe betrachtet werden kann. Ich selbst kenne vorläufig keine andere *Astragalus*-Art, die eine mit *A. oroboides* übereinstimmende Diaspore hat, weshalb man diese Art vielleicht als selbständige Gruppe bewerten sollte.

Wenn z. B. Ascherson und Graebner (l. c., S. 756) die drei Arten *Astragalus australis*, *alpinus* und *oroboides* zu einer « Gesamtart » *Astragalus alpinus* zusammenfassen, ist dieses Verfahren vollständig irreführend und unberechtigt. Meine Vermutung, dass *Astragalus oroboides* einen organphylogenetisch älteren Typus vertritt, wird von der Tatsache gestützt, dass er nicht nur in Sibirien-Altai und in Europa, sondern auch in Nordamerika vorkommt, und zwar als eine besondere Rasse, die ursprünglich *Astragalus oroboides* var. *americanus* Gray, später *Astragalus elegans* (Hooker) Rydberg genannt worden ist. Die ursprüngliche Art scheint schon im Tertiär existiert zu haben.

Auf der anderen Seite werden im gegenwärtigen System *Astragalus alpinus* und *frigidus*, die vollständig gleichartige Dia-

sporen haben, auf zwei verschiedene Gruppen der Sektion *Phaca* verteilt (*Hemiphragmium* und *Cenantrum*). Der einzige Unterschied zwischen diesen Gruppen bezieht sich aber auf die Nebenblätter (bei *Hemiphragmium* ± zusammengewachsen, bei *Cenantrum* frei).

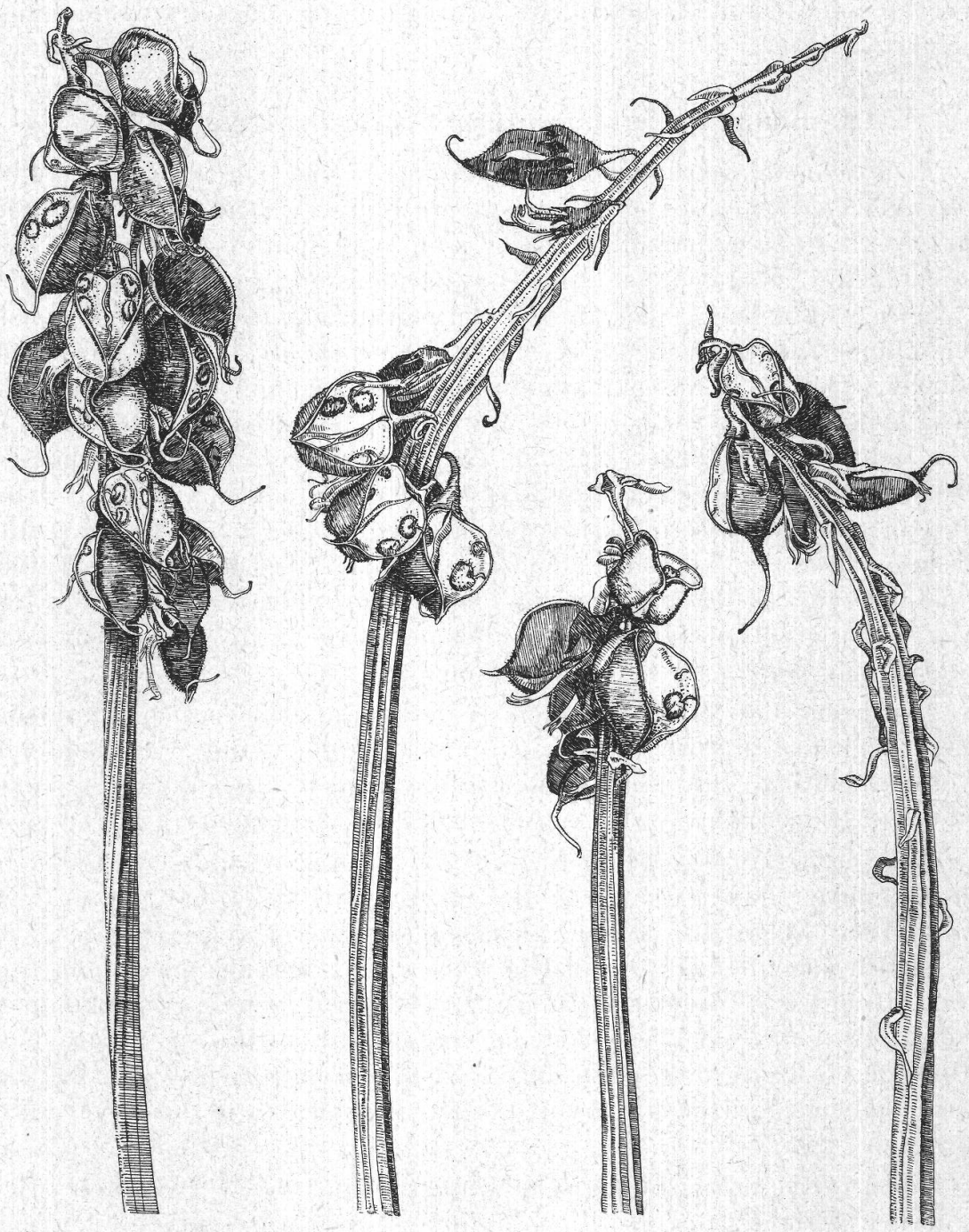

Abb. 6.

Vier Fruchtstände von *Astragalus oroboides* (Kongsvoll 1933); rechts sind die Diasporen schon teilweise vom Winde abgerissen worden. Maßstab 2 : 1.

Aus rein taxonomischen Gründen wäre es sehr verdienstvoll, wenn ein mitteleuropäischer oder osteuropäischer Forscher die ganze Sektion *Phaca* sowohl karpologisch als verbreitungsbiologisch ausforschen könnte. Ich selbst vermag nicht einzusehen, warum das Verhalten der Nebenblätter als Exponent der natürlichen Verwandtschaft betrachtet werden soll. Jedenfalls macht die bisherige Einteilung einen sehr künstlichen Eindruck.

III. Einige Bemerkungen über Astragalus glycyphyllus.

Die schmalen, krummen, bis 4 cm langen und 0,5 cm breiten Hülsen von *Astragalus glycyphyllus* (vgl. Hegis Flora IV, Tafel 166) sind noch im Spätherbst vollständig geschlossen und mittels einer von der Rückennaht ausgehenden, breiten Scheidewand unvollständig zweifächerig. Auch nach mehrjähriger Aufbewahrung in trockenen, geheizten Zimmern bleiben sie unverändert. Der Fruchtstand ist aber merkwürdig eiförmig oder halbkugelförmig zusammengeflochten, und bei Fragmentation des verstorbenen Mutterindividuums im Laufe des Winters oder Vorfrühlings werden die Fruchtstände mit zugehörigen Stücken des Sproßsystems losgerissen. Sernander hat einen solchen Fall aus Gotland (Stora Karlsö) beschrieben (1927, S. 54). Er bezeichnet deshalb diese Art als Bodenläufer. Ich selbst habe hiermit übereinstimmende Beobachtungen im Kirchspiel Veldre zwischen den norwegischen Städten Hamar und Lillehammer gemacht, woselbst *Astragalus glycyphyllus* an Eisenbahndämmen wächst.

Während des Transports dem Boden entlang lösen sich schliesslich die einzelnen Hülsen los. Die pergamentartige Wand derselben wird wohl allmählich zerrissen, wodurch die Samen ausschlüpfen können, oder die Hülsennähte weichen zum Schluss auseinander.

Da die Pflanze vom Vieh gern gefressen wird und das Kraut im Herbst neben den reifen Früchten oft grüne Blätter hat, ist es nicht wunderlich, dass die Samen auch endozisch verbreitet werden. Gelegentlich scheint auch epizoische Verbreitung der krummen, mit einer starfen Spitze versehenen Hülsen z. B. durch Schafe vorzukommen. Jedenfalls habe ich diese Art im Sognefjorddistrikt in Balmen und Abris gesehen, wo die Schafe ihre Ruheplätze hatten. Sie kam hier mit verschiedenen Epizoochoren vor, könnte aber auch endozoisch verbreitet gewesen sein.

Eine verbreitungsbiologische Untersuchung der verwandten orientalischen Art *Astragalus glycyphylloides* DC. wäre aus phylogenetischen Gründen sehr erwünscht. Dieselbe hat nämlich aufsteigende Stengel mit nur 2,5 cm langen und 0,5—0,6 cm breiten, abstehenden bzw. gebogen-aufgerichteten Hülsen. Es dürfte kaum zweifelhaft sein, dass die eigentümliche, etwas unpraktisch anmutende Verbreitungsweise

des *Astragalus glycyphyllus* mit dem schwachen Bau seines Sprosssystems zusammenhängt.

IV. Oxytropis lapponica und deflexa. Zwei typische Tangentballisten.

Schon 1918 wurde ich im Sylenegebiet auf die merkwürdigen Früchte der schönen *Oxytropis lapponica* aufmerksam. Ich entdeckte damals, dass ihre Hülsen schliesslich aufspringen, aber nicht abfallen. In leerem Zustand können sie sogar am toten Stengel bis zum nächsten Frühsommer sitzen bleiben. Ich glaubte deshalb, dass *Oxytropis lapponica* einen gewöhnlichen Wintersteher im Sinne Sernanders (1901) vorstellte.

Erst im Jahre 1933 hatte ich Gelegenheit, die Pflanze näher zu untersuchen, und zwar auf Knutshö im Dovregebiet, woselbst die Art massenhaft vorkommt. Es sei hier auf Fig. 8 hingewiesen, wo drei Fruchtstände mit den merkwürdigen, bei trockenem Wetter aufgesprungenen Hülsen abgebildet sind. Gewöhnlich werden 8 Samen in jeder Hülse entwickelt. Dieselben sind dunkelbräunlich-grün und marmoriert.[1]

In unaufgesprungenem Zustand sind die Hülsen 12 bis 15 mm lang (der kurze Karpophor mitgerechnet) und hängend, indem jede Hülse einen rechten Winkel mit dem 1—1,5 mm langen Fruchtstiel bildet. Die Breite beträgt 4—5 mm. Die Aussenwand ist dicht mit kurzen, dunklen Haaren besetzt.

Später fängt aber die Hülse an, sich an der Bauchnaht zu öffnen, und zwar von der Spitze in basipetaler Richtung. Gleichzeitig richtet sich die Hülse von ihrer hängenden Stellung auf, was auf recht komplizierten Schrumpfungserscheinungen beruht. Zum Schluss bildet sie eine horizontale oder schwach aufgerichtete Schaufel. Die Samen sind an dieser Schaufel mittels spinnenwebartiger Haare wie bei *Astragalus oroboides* arretiert. Wie kleine Knöpfe an einem Röcklein sitzen sie da, zwei Reihen bildend. Die Arretierung kommt in der früher besprochenen Weise zustande: während der Samenentwicklung verlängern sich die Funiculi bedeutend, wodurch die Samen von der Bauchnaht gegen die Flanken verschoben werden, woselbst sie mit den klebrigen Haaren in Kontakt kommen. Beim Aufspringen der Hülse sitzen die Samen so fest, dass ihre Funiculi zerrissen werden; die letzteren bleiben wie kleine Fransen an den Seitenkanten der Schaufel erhalten. Die Hülsen sind schwarzbraun, verkahlend, sehr dickwandig und zähe (lederartig).

---

[1] In mitteleuropäischen Handbüchern werden die Samen als rotbraun beschrieben. Wenn dies wirklich der Fall ist, dürfte *Oxytropis lapponica* mehrere Varietäten umfassen. In Skandinavien sind die reifen Samen niemals rotbraun.

Der Karpophor ist im eingetrockneten Kelch verborgen. Er ist etwa 2 mm lang, stets abwärts gerichtet und sowohl mit dem kurzen, zähen Fruchtstiel als mit der Hülse fest verbunden. Zusammen bilden diese drei Teile ein zweimal rechtwinkelig gebogenes System (Fig. 8).

Experimente im Felde bei windigem Wetter ergaben das Resultat, dass der Wind an und für sich die arretierten Samen von der Schaufel nicht losreissen kann. Bekanntlich ist auch *Oxytropis lapponica* nicht eine aufrechte, sondern nur eine aufsteigende und recht niedrige Pflanze. Sie ist viel niedriger als die früher besprochenen *Astragalus*-Arten. Sie stellt keine Anemochore vor; die Hülsen werden auch nicht losgerissen, weshalb ein Bodenlaufen ausgeschlossen ist.

In Wirklichkeit stellt *Oxytropis lapponica* ein ausgezeichnetes Beispiel für das vor, was ich einen Tangentballisten nenne. Dieser verbreitungsbiologische Typus wurde ursprünglich von Kerner ausgeschieden (1891, S. 779) und als Fruchtstielballist bezeichnet. Wenn man mit dem Finger gegen die Spitze der Schaufel drückt, federt dieselbe auf dem zähen Karpophor und dieser wieder auf dem zähen Fruchtstiel. Man kann die Schaufel wenigstens 45—60° abwärts drücken ohne einen Bruch zu verursachen. Bei einem sehr starken Druck oder Stoss bricht sie aber los, und zwar dort, wo sie mit dem Karpophor verbunden ist. Der letztere bleibt immer erhalten.

Beim Aufhören des Druckes springt aber eine unverletzte Schaufel blitzschnell zurück und gleichzeitig reissen sich einige Samen los,[1] die schräg in die Luft hinausgeschleudert werden.

Es sind der Karpophor und der Fruchtstiel, die hier durch den Druck gespannt werden und die potentielle Energie liefern. Um die basalen Samen der Schaufel zu befreien, muss man recht energisch gegen dieselbe stossen. Am wirksamsten sind plötzliche, kurze Stösse gegen die Spitze der als Tangent funktionierenden Schaufel.

Welche äussere Kräfte sind es denn, die in der Natur diesen Ejakulationsapparat in Funktion setzen? Da die Ejakulation nur durch Kontaktdruck möglich ist, können vorerst folgende Gegenstände in Betracht kommen: 1. Vorbeigehende Tiere bzw. Teile von Tieren wie Köpfe, Füsse, Flügel; 2. Zweige oder Sprosse von anderen Pflanzen, die in der Nähe wachsen und durch den Wind gegen *Oxytropis lapponica* geschwenkt oder geschlagen werden; 3. Hagel und Regentropfen.

Für die Pflanze selbst ist es offenbar ganz gleichgültig, woher der auslösende Druck oder

---

[1] Höchstwahrscheinlich wird die Verbindung zwischen den Samen und den trockenen Arretierungshaaren schon beim Empfang des Stosses aufgelockert, und zwar deswegen, weil die ganze Schaufel elastisch ist und durch den Stoss deformiert (gespannt) wird.

Stoss stammt. Von Regentropfen sind wohl nur schwere Tropfen am Anfang eines Regenschauers bedeutsam; denn der Ejakulationsapparat ist in vollständig trockenem Zustand am wirksamsten. Wenn die Schaufel nass geworden ist, wird der ganze Apparat aufgeweicht,

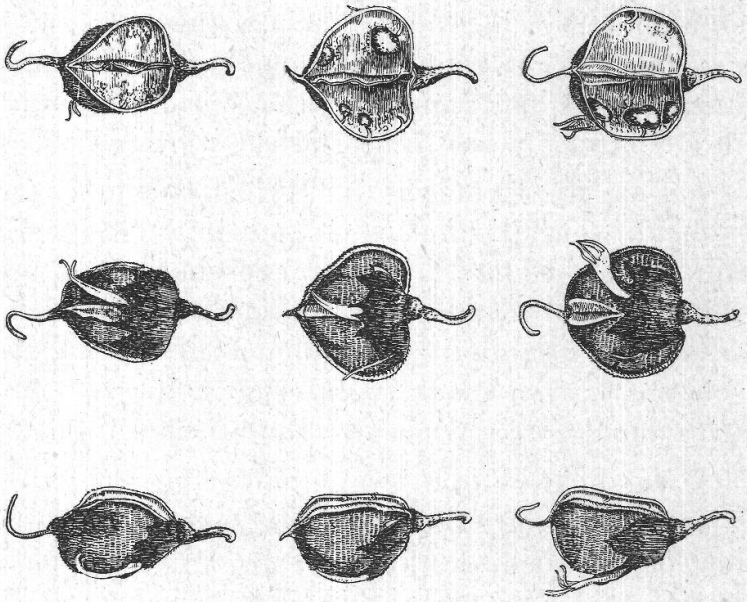

Abb. 7.
Drei verschiedene Diasporen von *Astragalus oroboides* von oben, von unten und von der Seite gesehen. Maßstab 2 : 1.

und der kleine Wasservorrat scheint die Losreissung der Samen zu verhindern. Die sehr langdauernde Dissemination bei dieser Art spricht auch dagegen, dass Regenwetter in diesem Fall ein wichtiges Verbreitungsagens repräsentiert. Auf einer von dem schwedischen Forscher T. Lagerberg publizierten Photographie eines blühenden Exemplares der *Oxytropis lapponica* (1931, Nr. 68), ist sogar ein vorjähriger, toter Stengel erhalten, dessen Hülsen vollständig intakt sind. Mehrere dieser Hülsen enthalten noch immer arretierte Samen! Hierauf hat Lagerberg selbst im Text aufmerksam gemacht. Das betreffende Exemplar wächst an einem grossen Stein und drückt sich gegen denselben; es ist augenscheinlich an einem sehr « ruhigen » Ort aufgewachsen, wo es Stössen von aussen nicht ausgesetzt worden ist.

Meines Erachtens dürfte das Anprallen anderer Pflanzen bei heftigen Luftbewegungen in diesem Fall besonders wichtig sein. Allein auch Tiere, im Norden vor allem Renntiere[1] *(Rangifer tarandus)*, scheinen sehr bedeutsam zu sein. Zwar ist das wilde Renntier im 20. Jahrhundert in vielen norwegischen und schwedischen Gebieten vollständig ausgerottet worden. Früher kam es aber in gewissen Perioden in fast unglaublichen Mengen vor. Schreibt doch der schwedische Professor

[1] Die gewöhnliche deutsche Schreibweise « Renntier » ist unrichtig. Das Tier heisst schwedisch « ren » mit langem e, norwegisch « rein » (wird räin ausgesprochen).

Nilsson, der im Juni 1826 eine Reise in den südlichsten Gebirgsgegenden Norwegens unternahm, dass er einmal eine 5 km lange, äusserst dichte Herde aus der Ferne beobachten konnte.[2] Ich selbst habe sowohl im Sylenegebiet (vgl. 1928, Fig. 9) als in Nordskandinavien zahme Renntierherden an der « Arbeit » gesehen. Es ist gerade erstaunend, welche weite Flächen dieselben im Laufe eines Tages abweiden und durchtrampeln können. Ihre Köpfe mit dem breiten Maul gehen unaufhörlich auf und ab, und die Füsse stampfen so energisch, dass ihre Spuren überall hinterlassen werden.

Dass die Renntiere im Herbst trockene, fruchtende Gebirgspflanzen stehenlassen, habe ich vor allem in der Gegend zwischen Sulitjelma und Junkerdal (Fylke Nordland) gesehen. Hier waren im August 1934 die reifen Fruchtstände von *Pedicularis flammea, hirsuta, lapponica* und *Oxytropis lapponica* nur selten abgebissen. Ich konnte deshalb ein sehr schönes karpologisches Material sammeln. Während dieser Arbeit war ich einmal sogar von einer Renntierherde umgeben.

Es dürfte kaum zweifelhaft sein, dass die Mäuler und Füsse dieser Tiere durch ihre Bewegungen den Ejakulationsapparat bei *Oxytropis lapponica* auslösen können. In Mitteleuropa könnten Gemsen, Steinböcke und Ziegen in Betracht kommen, aber selbstverständilch auch kleinere Tiere. Bekanntlich werden fast alle hartsamige Papilionaceen gelegentlich endozoisch verbreitet, was wohl auch mit der in Frage stehenden Art geschehen könnte. Dieselbe ist aber ein typischer Tangentballist.

Um die Wirksamkeit der durch äussere Stösse hervorgerufenen Ejakulation bei *Oxytropis lapponica* zu prüfen, machte ich im Dovregebiet mehrere Experimente im Freien, z. B. mit Schneehuhnfedern, Pflanzensprossen, steifen Blättern und kurzen Zweigen, die plötzlich gegen die eine oder andere Seite der Fruchtstände gestreift wurden. Weil aber der Niederschlag der kleinen Samen schwierig verfolgbar ist, bekam ich selten brauchbare Werte. Es wurden aber sichere Niederschläge in einer Entfernung von 0,3 bis 1 m konstatiert. Ich sammelte indessen 1933 ein reichliches Material, das in Blechschachteln aufgehoben wurde, Nach fast 3jähriger Aufbewahrung ist dasselbe noch immer so gut erhalten, dass ich damit Experimente machen kann. Die meisten Samen sitzen fortwährend an ihren Schaufeln arretiert und die vertrockneten Fruchtstiele haben ihre Elastizität nicht eingebüsst. Sie werden aber jetzt bei heftigen Stössen leichter abgerissen, weshalb die Experimente sozusagen mit Bremse gemacht werden müssen.

Vor kurzem wählte ich 5 sehr gut erhaltene Fruchtstände aus, deren abgeschnittene Stiele etwa 6—10 cm lang waren. Mit der einen

---

[2] Vgl. R. Collett: Norges Pattedyr. Kristiania 1911—1912, Seite 512.

Hand (die Faust ruhte auf einem mit weissem Papier belegten, grossen Tisch) hielt ich einen Fruchtstand nach dem anderen in natürlicher Stellung, und mit dem Zeigefinger der anderen Hand richtete ich plötzliche Schläge gegen die Spitze der kleinen Schaufeln. Am Ende des

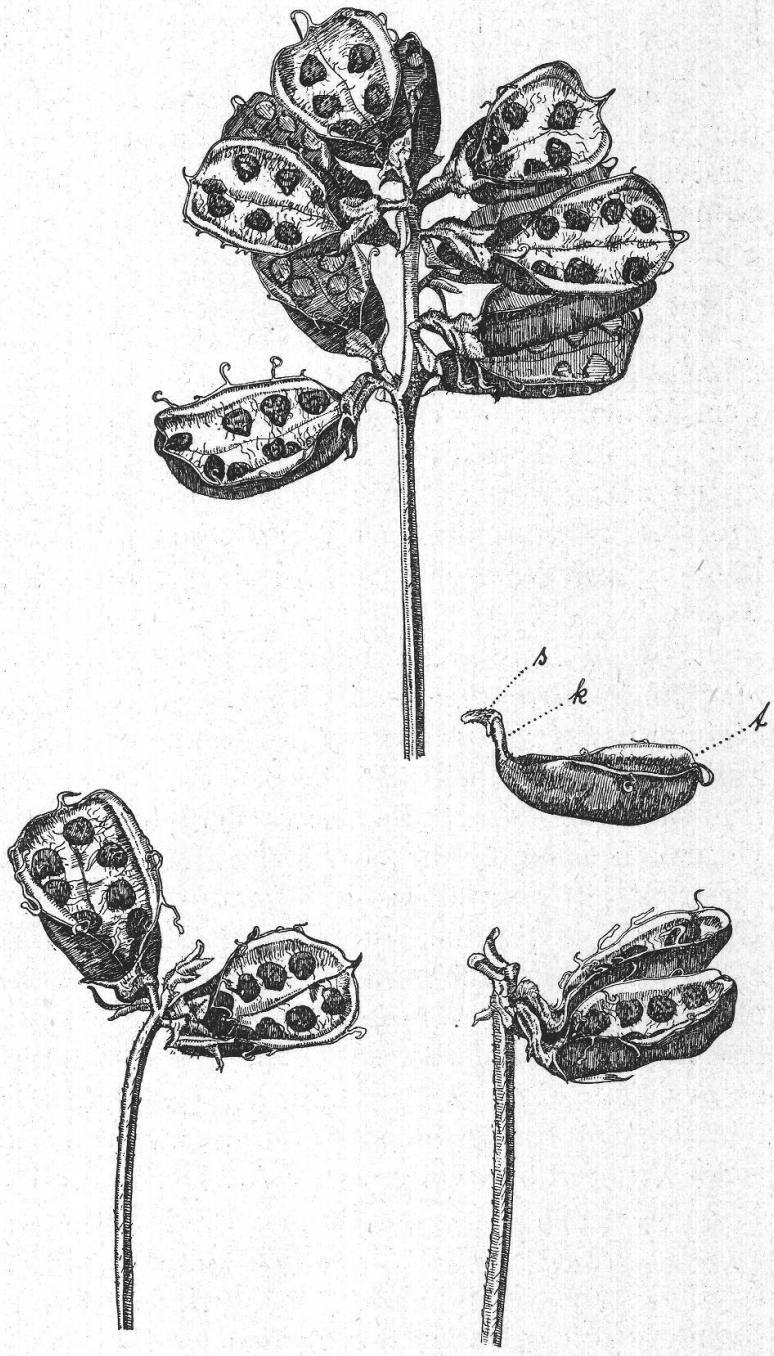

Abb. 8.
Ein grosser und zwei kleine Fruchtstände von *Oxytropis lapponica* aus Kongsvoll in Dovre 1933 (der obere schräg von oben gesehen). In der Mitte eine Hülse in biologisch richtiger Lage. t = Tangent; k = Karpophor; s = Stiel (der Kelch ist entfernt). Massstab 2 : 1.

Experimentes wurden auf dem Tisch 80 Samen gefunden, deren Lage mit einem roten Bleistift markiert wurde. Das « Schlussbild » war wegen der Stellung der Hände sehr asymetrisch geworden. Nachfolgend habe ich die gemessenen Abstände übersichtlich zusammengestellt.

Gemessener Abstand in Zentimetern . . .	0—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60	60—70	70—80	80—90
Zahl der Samen .	18	20	12	7	11	6	3	2	1

Das Experiment bestätigt meine Beobachtungen im Freien, nach der die durch Druck und Schlag hervorgerufene Dissemination eine Erstverbreitung bis zu 1 m erzeugt. Doch gelangten nur 15 % der Samen ausserhalb eines Radius von 50 cm. In der Natur fallen aber die Samen auch auf verwelkte Pflanzenreste nieder, die später vom Winde weggeblasen werden, weshalb die gefundenen Werte nur ein Bild der Erstverbreitung geben. Im Verhältnis zur bescheidenen Grösse der Samen und der Mutterpflanze sowie ihrer unbedeutenden Höhe über dem Boden ist das Resultat beachtenswert. Leider wissen wir nicht, wie weit die explosiven Papilionaceen derselben Grössenordnung (z. B. *Lotus corniculatus, Vicia cracca, Vicia sepium* usw., die allerdings grössere Hülsen und schwerere Samen haben) ihre Samen werfen können. Ein Vergleich mit dieser Gruppe wäre sehr interessant gewesen.

Sowohl in Skandinavien als in Mitteleuropa sind *Oxytropis lapponica* und *Astragalus oroboides* viel weniger verbreitet als *Astragalus alpinus* und *frigidus*. Alle vier scheinen kalkliebend (die zwei ersteren kalkfordernd) zu sein. Mit Rücksicht auf ihren Sprossbau ist *Oxytropis lapponica* unbedingt die schwächere der vier Arten; ihr Konkurrenzvermögen scheint sehr begrenzt zu sein. Gewöhnlich tritt sie nur sehr zerstreut auf (vor allem in *Elyna Bellardii*- und *Dryas octopetala*-Vereinen). Es dürfte aber kaum zweifelhaft sein, dass *Oxytropis lapponica* auch verbreitungsbiologisch « handicapped » ist im Verhältnis zu den mit Bodenläufern versehenen *Astragalus*-Arten. Vor allem *A. alpinus* hat in kalkreichen Gebieten ein grosses Vermögen, allerlei Standorte zu besiedeln (Wegränder, schwach gedüngte Mähwiesen, Alluvionen, im nördlichsten Norwegen Meeresufer usw.), was unbedingt mit der effektiven Verbreitungsweise dieser Art zusammenhängt.

Die vielen phylogenetischen Fragen, die sich an den Ejakulationsapparat von *Oxytropis lapponica* knüpfen, werde ich hier nur ganz kurz streifen. Die Art gehört der primitivsten Sektion (*Phacoxytropis*, Gruppe *Protoxytropis*) der ganzen Gattung an, und ihre disjunkte Ausbreitung in der alten Welt deutet auf ein sehr hohes Alter. Man könnte sich wenigstens vorstellen, dass dieser Hülsentypus, der keine Scheidewände hat, ursprünglich durch Mutation aus einer vollständig aufspringenden Frucht etwa vom *Vicia*-Typus entstanden wäre (ein solcher kommt noch immer bei gewissen Gattungen der *Galegeae-Astragalinae*

vor), und dass die inwendige Behaarung der Hülse den Übergang zu einer neuen Verbreitungsweise erleichtert hätte. Das « Neue » bei *Oxytropis lapponica* bezieht sich eigentlich nur auf den zähen Fruchtstiel und den festen unzerbrechlichen Karpophor.

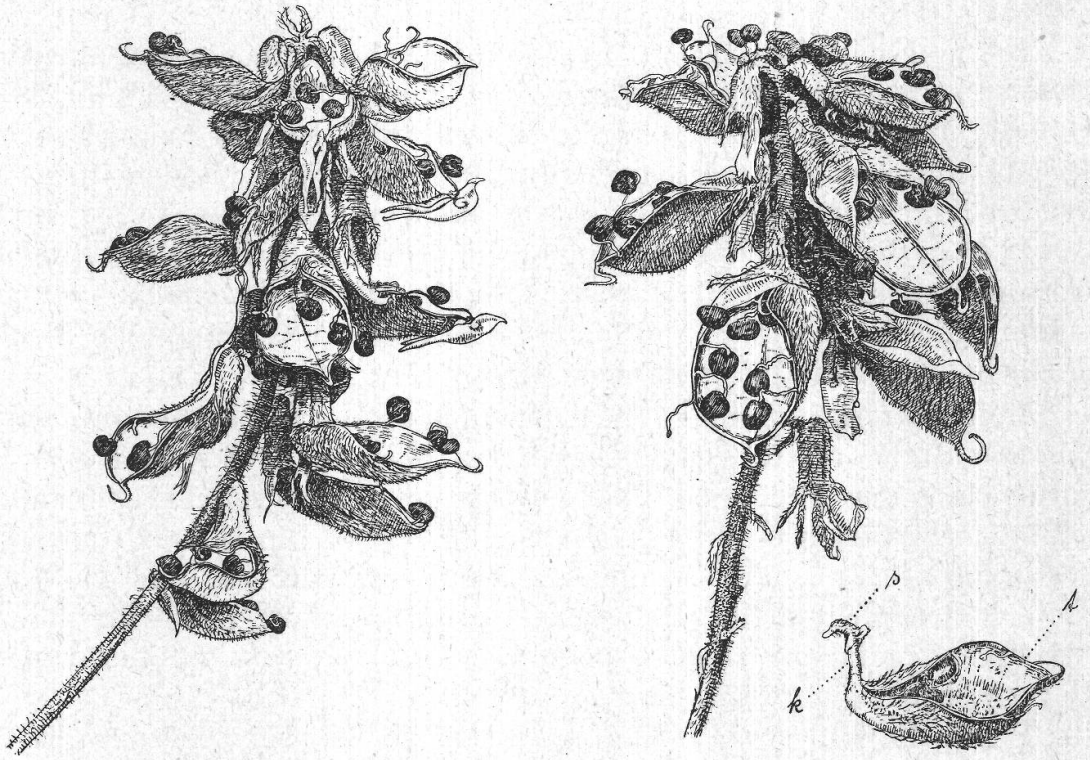

Abb. 9.

Zwei Fruchtstände von *Oxytropis deflexa* aus Maci in Finmark (1934). Rechts unten eine Hülse mit abgeschnittenem Kelch. t = Tangent; k = Karpophor; s = Fruchtstiel. Maßstab 2 : 1.

Es ist in dieser Verbindung sehr interessant, dass eine inwendige Behaarung der Hülse sowohl bei *Caragana* als bei *Calophaca* vorkommt, zwei Gattungen, die betreffs ihres Fruchtbaues ursprünglicher als *Oxytropis* und *Astragalus* sind. Von den *Astragalus*-Arten ist *oroboides* diejenige, die in dieser Beziehung *Oxytropis lapponica* am nächsten steht. Auch bei *Astragalus oroboides* scheint die inwendige Behaarung für die Verbreitungsweise bzw. für den Gesamtcharakter der reifen Diaspore ausschlaggebend gewesen zu sein. Es fehlt aber hier der zähe Fruchtstiel, und von einem Karpophor sieht man fast keine Spur. — Diese zwei Pflanzenarten können indessen zu einem brauchbaren Ausgangspunkt für eine künftige Erörterung phylogenetischer Fragen innerhalb der *Oxytropis-Astragalus*-Gruppe dienen (vgl. auch *O. deflexa* unten).

Ich selbst kenne vorläufig keine Beispiele von Tangentballisten bei der Gattung *Astragalus*. Dagegen könnte *Oxytropis montana* (vgl. Hegis Flora IV, S. 1439) einen Bodenläufer vom *Astragalus alpinus*-

frigidus-Typus vorstellen. Es ist überhaupt eine Untersuchung der beiden Gattungen mit Rücksicht auf karpologisch-biologische Konvergenzerscheinungen sehr erwünscht.

* * *

Die innerhalb Europa nur in Norwegen vorkommende und daselbst äusserst seltene *Oxytropis deflexa* Pall. (vgl. Nordhagen 1935), ist verbreitungsbiologisch sehr interessant, weil sie uns zeigt, wie die lebende Natur mittels verschiedener Mittel ungefähr dasselbe Resultat erreicht hat. *Oxytropis deflexa* ist wie die vorige Art ein Tangentballist, der betreffs des allgemeinen Baues seiner Hülse, seines Karpophores und Fruchtstieles vollständig mit *O. lapponica* übereinstimmt. Die für die Ejakulation erforderliche Arretierung der Samen geschieht aber auf eine ganz neue Weise.

Mein Material stammt aus dem einzigen norwegischen und europäischen Standort Habavuoppebakte bei Maci im Fylke Finmark. Es wurden hier den 9. August 1934 nur einige wenige reife Fruchtstände gefunden, wovon zwei auf Fig. 9 abgebildet sind. Die Hülsen sind auch hier in unreifem Zustande hängend, etwa 10—12 mm lang und 2—3 mm breit, aussen dicht hellbraun behaart. Eingetrocknete Reste der Krone und der Staubfäden scheinen bei dieser Art sehr oft auf der Frucht oder zwischen den Früchten sitzenzubleiben.

Wenn die Hülsen reif sind, springen sie wie bei *O. lapponica* an ihrer Bauchnaht auf, und zwar von der Spitze in basipetaler Richtung. Gleichzeitig breitet sich die Hülse zu einer ± horizontal gestellten, schwach gewölbten Schaufel aus, die schliesslich einen Winkel von etwa 90° mit dem stets abwärtsgerichteten, 2 mm langen, soliden, im Kelch verborgenen Karpophor bildet. Der letztere bildet wieder einen fast rechten Winkel mit dem kurzen, aber sehr zähen Fruchtstiel (vgl. Fig. 9.).

Die Innenwand der Hülse ist aber bei *O. deflexa* unbehaart und ganz glatt. Es fehlt derselben vollständig die spinnenwebartige Behaarung. Indessen sind die Samen auch bei dieser Art arretiert, und zwar mittels der langen, persistierenden, wurmförmigen Funiculi. Die letzteren werden beim Aufspringen der Bauchnaht nicht abgerissen. Die 8 Samen nehmen alle möglichen, merkwürdigen Stellungen am oberen Rand der Schaufel ein (Fig. 9).

Die Ejakulation verläuft hier, bei Druck oder Stoss, auf genau dieselbe Weise wie bei *Oxytropis lapponica*. Aus den Figuren sieht man aber, dass die Samen bei *Oxytropis deflexa* viel offener und äusserlicher angebracht sind. Aus diesen Gründen könnten wohl hier schwere Regentropfen die Samen losreissen und verschwemmen. Um die basalen, unter den Hülsenrändern verborgenen Samen loszumachen,

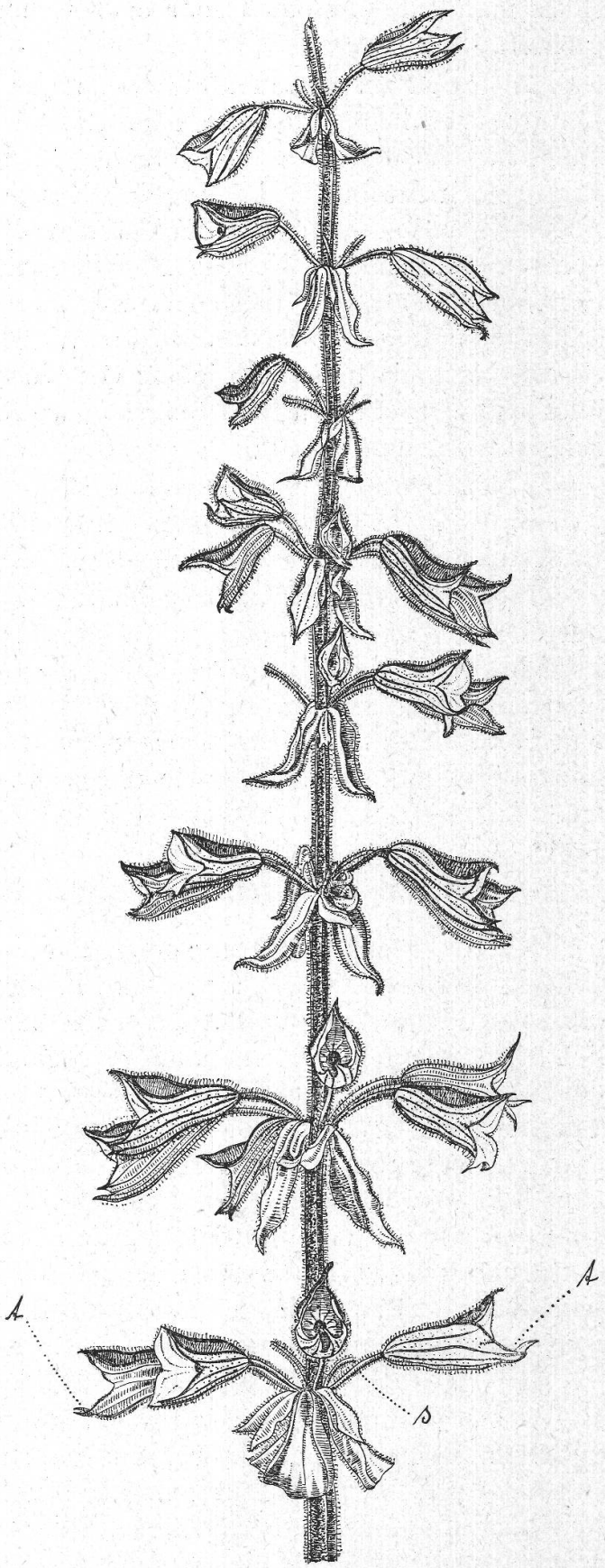

Abb. 10.
Fruchtstand von *Salvia glutinosa* aus dem Botanischen Garten Bergen (September 1935). Die Nüsschen sind schon fortgeschleudert worden. t = Tangent; s = Fruchtstiel. Massstab 1 : 1.

muss man indessen einen sehr energischen Stoss gegen den Tangenten richten.

Als ich zum ersten Male *Oxytropis deflexa* in der Natur sah, konnte ich mich nicht von dem Gedanken befreien, dass ihre eigentümliche Hülse eine « Degenerationserscheinung » bezeichne. Und ich fragte mich : stellen nicht die persistierenden Funiculi nur eine dürftige « Kompensation » des etwa durch Verlustmutation verlorenen Aufspringungsvermögens bei der Rückennaht vor ? Die fast rekordmässige Seltenheit dieser Art (das gegenwärtige europäische Areal dürfte kaum 1 km² umfassen) beweist, dass ihr Wanderungsvermögen gleich 0 ist; sie wächst noch immer an jenem Ort wo sie 1883 von J. M. Norman entdeckt wurde. Auch in Ostsibirien, wo ihre nächsten Standorte liegen, scheint sie selten zu sein.

Ein lebenskräftiges Geschöpf stellt diese geheimnisvolle Pflanze jedenfalls nicht vor. *Oxytropis lapponica* scheint ein gelungeneres Experiment der Natur zu repräsentieren.

Leider habe ich kein brauchbares Material von den übrigen Arten der Gruppe *Mesogaea,* wozu *Oxytropis deflexa* gehört, auftreiben können. Wie *Protoxytropis* bildet *Mesogaea* einen Teil der primitiven Sektion *Phacoxytropis.* In Nordamerika wird *Oxytropis deflexa* durch eine verwandte Art *Oxytropis retrorsa* Fernald ersetzt. Es wäre hochinteressant, zu wissen, wie die reifen Hülsen dieser Art beschaffen sind. Aus der Literatur lassen sich keine diesbezüglichen Schlüsse ziehen.

V. Einige allgemeine Betrachtungen über Ballisten.

Kerner war wohl der erste, der die verbreitungsbiologische Bedeutung der elastischen Stengel und Fruchtstiele entdeckte. Er hat auch die zwei Gruppen der ballistischen Pflanzen ausgeschieden, die gewöhnlich als « Stengelballisten » und « Fruchtstielballisten » bezeichnet werden. Diese Namen sind indessen irreführend, denn zur ersteren Gruppe gehören auch gewisse Pflanzen mit langen Fruchtstielen (z. B. *Tulipa*), und zur letzteren gehört wenigstens eine Pflanze, die keinen Fruchtstiel hat, und zwar *Lycopodium selago,* dessen eigentümliche Verjüngungssprosse mittels eines Ejakulationsapparates, und zwar durch Kontaktdruck abgeworfen werden (vgl. Goebel 1930, S. 1217). Aus verschiedenen Gründen möchte ich hier die neuen Namen Holoballisten und Tangentballisten für diese Gruppen vorschlagen.

Bei den Holoballisten ist es vorzüglich der Wind, welcher die elastischen Stengel oder Stiele biegt und in Spannung versetzt. Wenn dieselben zurückschnellen, werden die Diasporen aus ihren Behältern ausgeworfen. Die Anpassungen der Holoballisten beziehen sich einerseits auf anatomische Strukturen, anderseits auf allerlei Arretierungsmechanismen, wodurch die Diasporen an der Mutterpflanze festgehalten

werden, bis heftige Luftbewegungen eintreffen. Nur solche können die für die Dissemination erforderliche Spannung (potentielle Energie) erzeugen. Dadurch wird aber der Verbreitungsabstand um so grösser. Vorzügliche Beispiele finden sich unter den *Campanulaceen, Primu-*

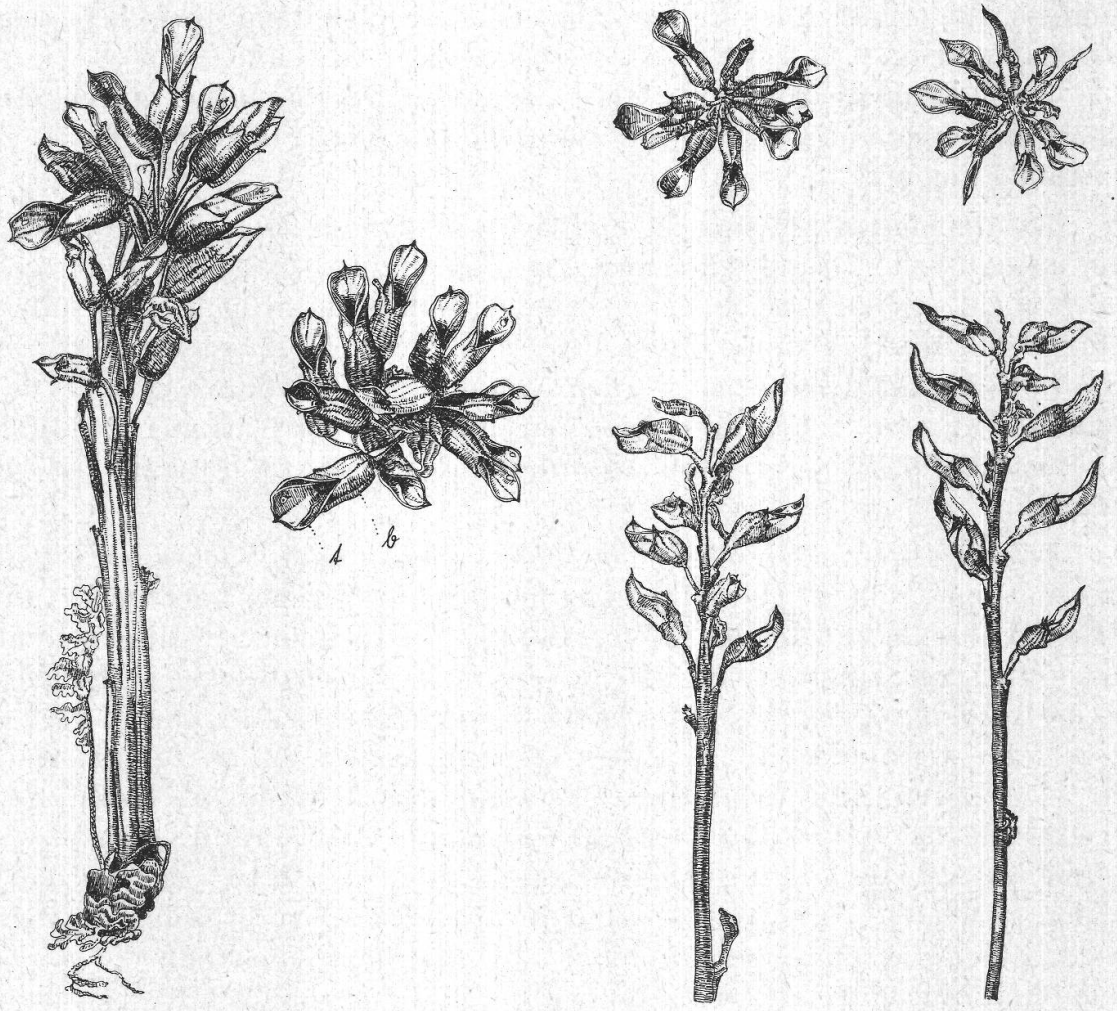

Abb. 11.

Links ein früchtendes Exemplar von *Pedicularis Oederi* von der Seite und von oben gesehen. t = Tangent; b = Samenbüchse. Rechts zwei Exemplare von *Pedicularis lapponica*. Der Tangent ist hier noch stärker entwickelt. Kongsvoll in Dovre 1933. Maßstab 1 : 1.

laceen, Scrophulariaceen und *Caryophyllaceen*. Bei typischen Holoballisten gibt es keine lokalisierten stossempfangenden Organe, auch nicht Flugeinrichtungen wie Flügel und Haare oder hakenförmige Auswüchse an den Diasporen. Dagegen sind die letzteren bisweilen diskusförmig oder klein. Die Natur ist auch in diesem Fall logisch : wenn man einen Ejakulationsapparat schafft, dann verhindert man nicht den freien Lauf der Projektile.

Die Holoballisten werden von den meisten Forschern, doch mit einem gewissen Zögern, in der Nähe der typischen, mit Flug- oder Schwebeeinrichtungen versehenen Anemochoren gestellt. Bei den letzteren verhält sich aber die Mutterpflanze insofern vollständig passiv, als sie gar nicht ihre Diasporen in Bewegung setzt. In Wirklichkeit nehmen die Holoballisten eine typische Mittelstellung zwischen den sogenannten Autochoren (Selbstverbreitern) und den Allochoren (Fremdverbreitern) ein, indem die Dissemination durch ein Zusammenarbeiten zwischen der Mutterpflanze und äusseren Kräften zustande kommt.

Die übliche Einteilung in « aktive » und « passive » Verbreitung, die mit Autochorie und Allochorie zusammenfällt, ist also im Pflanzenreich nicht stichhaltig. Aus logischen Gründen muss man hier unbedingt eine dritte Gruppe aufstellen, und zwar Alloautochorie (Definition : die Diasporen werden von der Mutterpflanze mittels besonderer Organe dispergiert, die aber nur unter Mitwirkung äusserer Kräfte die für die Dispersion erforderliche potentielle Energie liefern können).

Die Verbreitungsbiologie hat vor allem zwei wichtige Seiten, erstens eine rein chorologische: der Forscher versucht, die Effektivität der tatsächlichen Verbreitung festzustellen. In diesem Fall muss auch auf allerlei zufällige Verbreitungsweisen Rücksicht genommen werden. Zweitens eine morphologisch-biologische Seite : hier richtet sich das Hauptinteresse auf die Mutterpflanze und ihre Diasporen. Die Erfahrung lehrt nämlich, dass die Mehrzahl der existierenden Pflanzenarten an ein bestimmtes Verbreitungsagens oder einige wenige Verbreitungsagentien angepasst ist. Es ist eine Spezialisation eingetreten, die freilich sehr oft durch Zufallsverbreitung ergänzt wird. Für die Pflanzengeographie ist die chorologische Seite die wichtigste, für die übrigen Teildisziplinen der Botanik dagegen die morphologisch-biologische Seite.

Im letzteren Fall spielt das Studium der Konvergenzerscheinungen eine sehr wichtige Rolle. Da nun die Holoballisten eine typische Konvergenzgruppe vorstellen, ist es sehr vorteilhaft, dieselbe aufrechtzuerhalten und nicht in ein Fach hineinzustopfen, das eine andere, gut umschriebene Konvergenzgruppe (z. B. mit Flugeinrichtungen ausgerüstete Diasporen) umfasst.

Entweder muss man die Haupteinteilung Autochorie—Allochorie mit einer dritten Hauptgruppe, und zwar der Alloautochorie ergänzen, oder man muss diese Einteilung fallen lassen und die Holoballisten neben die passiven Anemochoren stellen. Der Begriff « Anemochorie » ist an und für sich von der bereits erörterten Haupteinteilung unabhängig; es lässt sich nämlich zwischen einer unmittelbaren (bei den

passiven Anemochoren) und einer mittelbaren Wirkung des Windes (bei den Holoballisten) unterscheiden.

Aus morphologisch-biologischen Gründen scheint mir aber der erstere Ausweg am vorteilhaftesten zu sein, und zwar weil die Tangentballisten, auf die ich jetzt zu sprechen komme, uns noch grössere klassifikatorische Schwierigkeiten bereiten. Als typische Beispiele können hier die von Kerner (1891, S. 779) geschilderten Labiaten (*Teucrium*- und *Salvia*-Arten) sowie *Polygonum virginianum* genannt werden. Wie bei *Oxytropis lapponica* findet sich hier erstens ein elastischer, federnder Fruchtstiel und zweitens ein Organ, das den von aussen kommenden Druck empfängt (bei *Teucrium* und *Salvia* vor allem die Unterlippe des grossen, ± horizontal gestellten Kelches, bei *Polygonum virginianum* den verlängerten, abwärts gerichteten Griffel). Dieses Organ nenne ich den Tangent und die ganze Konvergenzgruppe Tangentballisten.[1]

Obwohl die Tangentballisten sich einer entsprechenden Federung oder Spannung bedienen wie die Holoballisten, sind sie von diesen sehr verschieden, vor allem dadurch, dass sie mehrere bzw. viele, von einander unabhängige Ejakulationsapparate besitzen, was wieder das Vorhandensein von Stossempfängern voraussetzt. Der Wind ist in diesem Fall nicht imstande, die Federn zu spannen; das vermag nur ein gegen die einzelnen Tangenten gerichteter Druck oder Stoss. Ganz verschiedene Agentien können hier denselben Effekt erzeugen (z. B. Tiere, schwingende Pflanzenteile, Hagel, Regentropfen).

Einige Forscher haben die Tangentballisten zu den Zoochoren gerechnet, was aber nach meiner Auffassung nicht zufriedenstellend ist. Als gutes Beispiel möchte ich die grosse *Salvia glutinosa* nennen, die im hiesigen botanischen Garten gut gedeiht und reichlich früchtet (Fig. 10). Diese Art ist ein typischer Tangentballist; ihr Kelch wird postfloral stark vergrössert und hat eine hervorgezogene, schaufelförmige Unterlippe.[2] Die Fruchtstiele sind kräftig, aber sehr elastisch und fast horizontal gestellt. Wenn man den Finger gegen die Unterlippe drückt oder stösst, werden beim Zurückschnellen die Teilfrüchte von der Schaufel in weitem Bogen abgeworfen. Im hiesigen botanischen Garten, wo geeignete Tiere fehlen, tritt nichtsdestoweniger eine Dissemination ein, und zwar durch Anstreifen benachbarter Zweige und

---

[1] In einer bald erscheinenden Abhandlung werde ich einige unbekannt gebliebene, sehr interessante Tangentballisten aus den Familien *Saxifragaceae, Scrophulariaceae* und *Cruciferae* beschreiben. Diese verbreitungsbiologische Gruppe ist viel grösser, als man bis jetzt angenommen hat.

[2] Wenn Ulbrich bei dieser Art eine epizoische Verbreitung annimmt (1928, S. 119—120), weil sie mit Drüsenhaaren dicht besetzte Kelche hat, so ist dies eine rein deduktive Schlussfolgerung, die nicht stichhaltig ist. Um die Kelche loszureissen, muss man bei dieser Art Gewalt brauchen. Sie bleiben in leerem Zustand an der Pflanze sitzen und lösen sich vom Fruchtstiel nicht ab.

Sprosse bei windigem Wetter. Ja, die einzelnen Fruchtstände desselben *Salvia*-Individuums können bei heftigen Luftbewegungen gegenseitig ihre Ejakulationsapparate in Funktion setzen. Die Dissemination verläuft programmässig, ohne Anwesenheit von Tieren.

Neuerlich hat P. Müller solche Tangentballisten wie z. B. *Salvia-*, *Scutellaria-* und *Teucrium*-Arten sowie *Pedicularis verticillata* als « Regenballisten » bezeichnet und einer neuen, von ihm aufgestellten Gruppe der « Ombrohydrochoren » einverleibt (1935). Auf die klaren, vorurteilsfreien Auseinandersetzungen Kerners (1891, S. 779—780) nimmt indessen Müller keine Rücksicht, was sehr auffallend ist. Wenn man eine neue verbreitungsbiologische Gruppe schafft, und zwar aus Pflanzen, die früher in der Literatur diskutiert worden sind, muss man doch die verschiedenen Möglichkeiten gegeneinander abwägen oder entscheidende Beweise dafür liefern, dass ältere Auffassungen unrichtig sind. Aus diesen Gründen wirkt die sonst verdienstvolle Arbeit wenig überzeugend.

Müller scheint der Meinung zu sein, dass ein Fruchtstielballist. der hygrochastische Kapseln oder Fruchtkelche hat, ein Regentropfenballist sein muss. Wie wir bald sehen werden, ist diese Schlussfolgerung übereilt. Hygrochasie bedeutet an und für sich nur, dass die betreffende Pflanzenart ihre Diasporenbehälter bei feuchtem Wetter oder in einer feuchten Atmosphäre (Regen, Nebel, Tau) aufmacht. Diese Erscheinung scheint vorzüglich an geographische Gebiete mit einem ausgesprochenen Wechsel zwischen trockenen und niederschlagsreichen Jahreszeiten gebunden zu sein, was keimphysiologisch verständlich ist. Hygrochasie ist auch oft mit Schleimabsonderung bei den Samen oder Früchten[1] kombiniert, ein Verhältnis, das die verbreitungsbiologische Problemstellung kompliziert.

Ganz unbegreiflich ist die von Müller vorgenommene Einreihung von *Plantago coronopus* und *maritima* unter die « Regenballisten ». Die erstere Art hat sitzende, dicht gestellte Kapseln und bei feuchtem Wetter schleimabsondernde Samen, die deshalb leicht zusammenkleben und an den Kapseln festgehalten werden. Der verlängerte, blattlose Stengel hat in diesem Fall keine ballistische Aufgabe, die mit Regentropfen in Verbindung gesetzt werden kann. Im Binnenland scheinen sowohl *P. coronopus* als *P. maritima* epizoisch, und zwar mittels der schleimigen Samen verbreitet zu werden (vgl. *Plantago major*). An den Meeresküsten wird *P. maritima* hauptsächlich mit den Meeresströmungen verfrachtet, worauf schon Norman (1895) aufmerksam gemacht hat.

---

[1] Von den bei Müller besprochenen Arten haben die *Cruciferen*, die *Prunella-*, *Salvia-* und *Plantago*-Arten schleimabsondernde Samen oder Früchte! Der oben erörterten *Salvia glutinosa* fehlt aber diese Eigenschaft (vgl. Murbeck, 1919).

Prunella vulgaris mit ihrem schon lange bekannt gewesenen, hygrochastischen Kelch (vgl. Brenner 1906, S. 409—411 und Hegis Flora V, S. 2382), die von Müller als typischer Regenballist aufgefasst wird, ist betreffs ihrer Anpassungen viel schwieriger zu entziffern, als dieser Forscher zu meinen scheint. Er bespricht z. B. nicht die schon von mehreren Forschern erörterte Schleimabsonderung (vgl. Murbeck 1919, S. 16) an den Kanten der Teilfrüchte, auch nicht den stark anthropochoren Eindruck, den die Verbreitung dieser Art macht. Sie könnte ebensogut wie *Plantago major* « die Fußspur des Weissen Mannes » genannt werden. Dass *Prunella vulgaris* mit dem Menschen und dem Vieh verbreitet wird, und dass die schleimabgebenden Früchtchen wenigstens teilweise hieran schuld sind, dürfte kaum zweifelhaft sein. Die Hygrochasie scheint hiermit zusammenzuhängen. Es ist sicher, dass der Kelch mit seinem elastischen Stiel einen ballistischen Apparat bildet (vgl. Brenner l. c.); allein dieser Mechanismus kann ebensogut oder noch besser durch die Mäuler und Füsse weidender Tiere oder durch Menschenbeine ausgelöst werden. Ich selbst habe ein Massenvorkommen von *Prunella* auf der westnorwegischen Insel Huglo gesehen, woselbst die Pflanze in dichten Wäldern von *Alnus glutinosa* vorkommt. Hier fand ich während heftiger Regengüsse ein gutes Obdach. Die Bodenvegetation war aber vom Vieh stark beweidet und der Boden zerstampft.[1]

Betreffs der von Müller als Regenballist aufgefassten *Pedicularis verticillata,* die wie die in Skandinavien vorkommenden Arten *P. Oederi, P. lapponica* (vgl. Fig. 11) und *P. flammea* einen sehr ausgeprägten, horizontal gestellten Tangenten an ihren Kapseln hat, möchte ich nur bemerken, dass das von Müller veröffentlichte « Schussbild » einen recht bescheidenen Eindruck macht. Mittels fallender Wassertropfen hat dieser Forscher eine Ejakulation hervorgerufen; die maximale Sprungweite beträgt aber nur etwa 30 cm, und die Hälfte der Samen liegen innerhalb eines Radius von nur 10 cm. — Wenn man bei *Pedicularis lapponica* und *Oederi,* worauf ich in einer künftigen Abhandlung zurückkommen werde,[2] mittels einer Vogelfeder die reifen, trockenen Fruchtstände anstreift, und zwar von oben gegen unten, wird ein viel grösserer Effekt erreicht (vgl. auch *Oxytropis lapponica* oben).

---

[1] Nach Heintze (1915, S. 274) wird *Prunella vulgaris* oft endozoisch durch Pferde und Kühe verbreitet. Diese Erscheinung möchte ich aber nur als Gelegenheitsverbreitung auffassen. Denn die reifen, braunen, fast stechenden Fruchtstände dieser Art bleiben auf den Weiden stehen.

[2] Schon in einem im Mai 1935 publizierten Buche (« Hvorledes plantenes frö erobrer jorden », Bergens Museums Radioforedrag. Verlag J. M. Stenersen, Oslo) habe ich auf die Tangentballisten der Gattung *Pedicularis* aufmerksam gemacht (S. 43).

Bei diesen Arten liegen die Samen in einer vom Basalteil der Kapsel gebildeten « Büchse ». Wenn man auf den Tangenten drückt, wird derselbe abwärts gebogen, weil der Stiel sehr elastisch ist; gleichzeitig gleiten einige Samen aus der Büchse auf den Tangenten hinaus. Wenn dieser zurückschnellt, werden die Samen von dem als Schaufel funktionierenden Tangenten abgeworfen (vgl. Fig. 11). Wenn aber Regentropfen auf die Tangenten fallen, wird das Wasser allmählich auch von der Büchse aufgesaugt. Auch die Samen werden nass und bleiben deshalb in der Büchse oder an deren Mündung stecken. Im Dovregebiet, wo ich diese Pflanzen studiert habe, konnte ich nur bei heiterem, trockenem Wetter eine Ejakulation hervorrufen. Bei Regenwetter wird sonst der ganze Apparat stark aufgeweicht (vgl. *Oxytropis lapponica*). Für diese *Pedicularis*-Arten scheinen deshalb vorbeiwandernde oder weidende Tiere, schwingende Zweige und Stengel der Nachbarpflanzen, sowie ein gegenseitiger Druck der Fruchtstände eines und desselben Individuums (bei windigem Wetter) die wichtigsten « Kraftquellen » vorzustellen.

Die augenfälligen Anpassungen der Tangentballisten sind nicht gegen ein bestimmtes, druckerzeugendes Agens, sondern nur gegen den Druck selbst gerichtet. Schon Kerner war darauf vollständig aufmerksam. Auch bei den Holoballisten ist dies in Wirklichkeit der Fall; ihre Stengel können natürlich durch vorüberwandernde Tiere, durch schwingende Zweige usw. in Spannung geraten, die eine nachträgliche Ejakulation ermöglicht. Der Wind ist aber hier zweifellos das Hauptagens bzw. die wichtigste Kraftquelle, wogegen bei den Tangentballisten andere Quellen ebenso wichtig oder noch wichtiger sind.

Weil nun alle Ballisten in morphologisch-biologischer Beziehung sehr interessant sind und spezifische Konvergenzerscheinungen darbieten, möchte ich dieselben noch immer als besondere verbreitungsbiologische Gruppe bewerten und als alloautochore Pflanzen bezeichnen. Dieselben umfassen also zwei Untergruppen, die Holoballisten und die Tangentballisten. Zwar wird hierdurch das verbreitungsbiologische System recht kompliziert; man muss sich aber mit der Mannigfaltigkeit der Anpassungen abfinden und nicht Prokrustesbette schaffen, wodurch sonst gut umschriebene Gruppen vollständig ausgewischt werden. Für die reine Chorologie bietet selbstverständlich ein einfaches System grosse Vorteile. Die morphologisch-biologische Verbreitungslehre dagegen, für welche die Anpassungen und ihre Entstehung Hauptsache sind, braucht vor allem ein logisch unangreifbares System. Nur dadurch können auch die mutmasslichen Vehikeln und Etappen der Evolution klargemacht werden.

Für die Ausführung der Zeichnungen dieser Arbeit schulde ich Fräulein M. Bödtker, Bergen, tiefen Dank.

Literaturverzeichnis.

Ascherson, P. und Graebner, P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. **6**, II. Abt. Leipzig 1906—1910.

Baumgärtel, O. Studien über Pneumatokarpien. Sitzungsber. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, Abt. I, **126**, 1917.

Brenner, W. Samenverbreitung bei Brunella und Campanula. Naturwiss. Wochenschrift Neue Folge **5**, 1906.

Gams, H. Bearbeitung der Labiaten in Hegi, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa, **5**, 4.

— Bearbeitung der Leguminosae-Papilionatae, ibidem, **4**, 3.

Goebel, C. von. Organographie der Pflanzen. 3. Aufl. II. Teil. Jena 1930.

Hegi, G. Vergleiche Gams, H.

Heintze, A. Om endozoisk fröspridning genom skandinaviska däggdjur. Botaniska Notiser, Lund 1915.

Kerner, A. von Marilaun. Pflanzenleben, II. Band, Leipzig und Wien 1891.

Koch, W. D. J. Synopsis der Deutschen und Schweizer Flora, 3. Aufl., 1. Band. Leipzig 1892.

Lagerberg, T. Svenska fjällblommor. Svenska Turistföreningen. Wahlström & Widstrand, Stockholm 1931.

Murbeck, S. Beiträge zur Biologie der Wüstenpflanzen, I. Vorkommen und Bedeutung von Schleimabsonderung aus Samenhüllen. Lunds Universitets Årsskrift N. F. Avd. 2, **15**, Nr. 10. 1919.

— II. Die Synaptospermie. Ibidem Bd. 32, **17**, Nr. 1. 1920.

Müller, P. Über Samenverbreitung durch den Regen. Berichte d. Schweiz. Botan. Ges. 1936, **45**, Bern 1935.

Nordhagen; R. Om Arenaria humifusa Wg. og dens betydning for utforskningen av Skandinavias eldste flora-element. Bergens Museums Årbok, mat. naturv. rekke. Bergen 1935.

Norman, J. M. Norges Arctiske Flora. Bd. II. Kristiania 1895.

Sernander, R. Den skandinaviska Vegetationens spridningsbiologi. Uppsala 1901.

— Zur Morphologie und Biologie der Diasporen. Nova Acta Regiae Soc. Scient. Upsaliensis. Volumen extra ordinem editum 1927.

Taubert, P. Leguminosae in Engler & Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien, III. Teil, 3. Abteilung. Leipzig 1894.

Ulbrich, E. Biologie der Früchte und Samen. Biologische Studienbücher, herausgegeben von W. Schoenichen, Berlin 1928.