Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich
Herausgeber: Geobotanisches Institut Rübel (Zürich)
Band: 30 (1955)

Artikel: Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen
Autor: Müller, Paul
Kapitel: VIII: Bedeutung der Verbreitungsbiologie für andere Zweige der Botanik
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-307935

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: 07.12.2025

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

VIII. Bedeutung der Verbreitungsbiologie für andere Zweige der Botanik

Es ist von großem Nutzen, Spezialgebiete der biologischen Forschung auch mit denjenigen Wissensgebieten in Verbindung zu bringen, die ihre Ergebnisse auswerten können.

Die Verbreitungsbiologie erlangt nun insbesondere für die Florengeschichte, die Pflanzengeographie, die Pflanzensoziologie, die Biocönologie und die Land- und Forstwirtschaft in zunehmendem Maße an Bedeutung, weshalb wir ihren Beziehungen zu diesen Wissensgebieten noch speziell etwas nachgehen wollen.

1. Verbreitungsbiologie und Florengeschichte

Für die Erforschung der Floren-, speziell der nacheiszeitlichen Waldgeschichte, ist vor allem die Kenntnis der Wandergeschwindigkeit der Arten wichtig; denn sie gestattet festzustellen, ob in einem gewissen Zeitabschnitt die Einwanderung der Waldbäume aus einem angenommenen Refugium in ein bestimmtes Gebiet überhaupt möglich war, oder ob nach näheren Zufluchtsstätten gesucht, vielleicht aber auch mit längern Zeitabschnitten gerechnet werden muß. Wenn z. B. die waldgeschichtlichen Untersuchungen in Mittelschweden (Firbas, 1935) für *Pinus silvestris* 205—262, für *Betula odorata* 205—262, für *Betula verrucosa 194,* für *Alnus incana* 179—229, für *Ulmus scabra (montana)* 194, und für *Corylus avellana* 128—194 m jährliche Verschiebung der Arealsgrenzen ergeben haben, so stehen dieselben nur bei *Alnus, Betula* und *Corylus* mit den bisherigen verbreitungsbiologischen Befunden einigermaßen in Einklang; für *Pinus silvestris* und für *Ulmus montana* sind sie zweifellos viel zu groß, um als wahrscheinlich angenommen werden zu können. Wir müßten den Kiefern häufige Verbreitungssprünge von 3—4 km, und den Ulmen sogar solche von 6 und mehr km zumuten. So weite Flugdistanzen liegen zwar im Bereiche des Möglichen, gehören aber zu den seltenen Ausnahmefällen. Sollte sich jedoch die nacheiszeitliche Wiedereinwanderung dieser Waldbäume wirklich so rasch abgespielt haben, so dürfte man daraus folgern, daß auch den Ausnahmefällen der Verbreitung eine große vegetationsgeschichtliche Bedeutung zukommt. Manche Bäume hätten darnach nicht in geschlossener Front, sondern durch vereinzelte, vom Hauptareal weit entfernte Pioniere vom eisfrei gewordenen Gebiet wieder Besitz ergriffen.

Die Verbreitungsschranken bewirken vielfach das Vorrücken der Pflanzen in ein für die Besiedlung sich öffnendes Gebiet durch sogenannte Einfallspforten, durch die weder die Winde noch die Tiere aufgehalten werden. Als solche Eingangspforten in die Gebirge eignen sich vor allem die Flußtäler und im Kleinen auch die Paßlücken. Die

Schweiz hat beispielsweise einen kräftigen Einwanderungsstrom vom Donautal her über das Schaffhauserbecken und über Basel empfangen (Nägeli, 1898 und 1900, Becherer, 1925).

Die Verbreitungsschranken können sich auch nach der einen oder andern Richtung verschieden auswirken. So waren in den Alpen und in ihrem Vorland die Wanderungsbedingungen für die Ab- und Zuwanderung der Arten vor und nach den Eiszeiten verschieden. Die Abwanderung hatte in ein größtenteils vegetationsbedecktes, ja sogar bewaldetes Gebiet zu erfolgen. Der Wald aber wirkte zweifellos für viele Arten als Verbreitungsschranke. Er war jedoch an manchen Stellen durch die Flußläufe mit ihren breiten Sand- und Schotterbänken durchbrochen. Diese bildeten die Tore, durch die die Rasen- und Schuttpflanzen nach unten ausweichen konnten. Die Sandern eigneten sich als erstes Siedlungsland, von dem aus die Verbreitung zu gegebener Zeit weiter ging. Die Abwanderung vieler Alpenpflanzen konnte daher in besonders großem Umfange durch das fließende Wasser erfolgen, das, wie wir auf S. 68 gesehen haben, Verbreitungseinheiten jeglicher Beschaffenheit mit sich führen kann. Bei der Wiedereinwanderung öffnete sich Neuland, auf das die Vegetation einfach nachrücken konnte. Jetzt spielten die Verbreitungsvorrichtungen für die Wind- und Tierverbreitung eine viel wichtigere Rolle als bei der Abwanderung. Die meteoranemochoren Arten hatten im allgemeinen den Vortritt. Ihnen folgten die Endo-, Epi- und Dyszoochoren rasch nach.

Für die Gegenwart ist die Überwindung der Verbreitungsschranken durch die Anthropochorie charakteristisch. Durch den Menschen wurde sogar ein Florenaustausch zwischen entfernten Kontinenten eingeleitet. Die Anthropochorie bedingt die Kulturen, die Segetal- und Ruderalflora und die beständige Erstarkung des Neophytenelements. So hat die Schweiz während der letzten Jahrhunderte allein aus Nordamerika über 20 Arten empfangen. Nordamerikanischen Ursprungs sind z. B. *Datura stramonium, Oenothera biennis, Galinsoga parviflora, G. quadriradiata, Erigeron canadensis, E. annuus,* verschiedene *Bidens-, Aster-* und *Solidago*-Arten, sowie *Mimulus luteus.* Das Mittelmeergebiet empfing nebst andern Arten *Opuntia ficus indica* und die *Agave* aus der neuen Welt. Von der Mittelmeerflora fanden verschiedene Arten, so *Briza maxima,* eine neue Heimat in Südamerika. *Veronica persica* hat von Europa aus Nordamerika, Yemen, das Kapland, Amerika und Australien erobert. Es ist ferner allgemein bekannt, daß *Plantago major* den Weißen nach Noramerika gefolgt ist.

2. Verbreitungsbiologie und Pflanzengeographie

Die Größe des Artareals hängt zweifellos zum Teil von der Wirksamkeit der Verbreitungsvorrichtungen der Pflanze ab. Schon War-

ming (1918, S. 375) wies darauf hin, daß für die geographische Verbreitung der Arten auch der Umstand wichtig ist, welche Art zufällig an einem Ort zuerst anlangt. Schimper (1898) fand, daß die Strandpflanzen in der Regel ein um so größeres Areal einnehmen, je besser ihre Samen und Früchte mit den auf dem Strande gegebenen Verbreitungsbedingungen, speziell den Meeresströmungen im Einklang stehen, und E. Ulbrich (1928) macht darauf aufmerksam, daß die allermeisten Kosmopoliten ihre weite Ausbreitung dem Menschen verdanken.

Häufig stoßen wir auch auf Pflanzenkolonien einer Art weit außerhalb ihres eigentlichen Areals. Es kann sich dabei um Reliktstandorte, aber auch um Neuansiedlungen handeln. Wenn wir z. B. in den Bergen Pflanzen in Höhen treffen, wo sie ihre Samen nicht mehr reifen können, so sind sie jedenfalls dank ihrer Verbreitungsmittel von unten her frisch eingewandert, stellen also Vorposten dar, die dem Klima vielleicht vorausgeeilt sind und bei entsprechenden Änderungen desselben sich dauernd halten können. Umgekehrt finden wir auch im Tiefland Pflanzen, die ihre Hauptverbreitung in der alpinen Stufe oder im hohen Norden haben. Wenn dann der Außenposten weit außerhalb der Verbreitungsgrenze liegt, darf in ihm ein Reliktstandort vermutet werden.

Besondere Aufmerksamkeit wird man auch der Keimverbreitung endemischer Arten schenken, wenn es gilt, ihre Zukunftsaussichten abzuwägen.

Die Verbreitungsbiologie liefert im weitern nützliche Beiträge für die Beschreibung der natürlichen Vegetationsgebiete.

So sind innerhalb der Flora Mitteleuropas Vorrichtungen, die die Verbreitung durch den Wind oder durch Tiere bewirken am häufigsten. Im Zusammenhang mit der Anemochorie spielen ferner bei der Bereitstellung der Verbreitungseinheiten für den Transport xerochastische Mechanismen eine wichtige Rolle. Unter den Zoochoren tritt gegenüber den benachbarten Floren die verhältnismäßig große Zahl der Stomatozoochoren, die durch Ameisen verbreitet werden, besonders stark in Erscheinung. Recht gut vertreten sind ferner die Nautohydrochoren und die Selbststreuer, während die Ombrohydrochoren und unter den Anemochoren die Bodenläufer fast ganz fehlen. Wie schon früher (S. 104) ausgeführt wurde, hat in neuerer Zeit die Anthropochorie großen Umfang angenommen.

Im alpinen Sektor verstärkt sich mit der Höhe über Meer nach Vogler (1901) die Anemochorie noch wesentlich. Dafür nehmen die Zoochoren ab. Von ihnen steigen die Endozoochoren, die durch Weidetiere verbreitet werden, z. B. *Sibbaldia procumbens* und mehrere *Carex*-Arten, sowie *Elyna myosuroides* am höchsten. Eine beträchtliche Anzahl verbreiteter Ubiquisten erreicht durch endozoochore Verbreitung auf den Schaf- und Viehlägern der Alpen ihre höchsten Standorte. Zu ihnen

gehören z. B.: *Poa pratensis, Lolium perenne, Urtica dioeca, Rumex arifolius, Chenopodium bonus-Henricus, Cerastium caespitosum, Ranunculus acer, Alchemilla vulgaris, Trifolium repens, Veronica chamaedrys, V. serpyllifolia* und *Plantago major* (siehe Becherer, A., 1951).

Die endozoochor durch Vögel verbreiteten Arten werden mit zunehmender Höhe seltener, können aber, wie beispielsweise die *Vaccinien*, noch in Menge auftreten. Braun-Blanquet (schriftliche Mitteilung) hat samenhaltige Vogelexkremente noch auf dem 3400 m hohen Linardgipfel gefunden. Die Endozoochoren mit fleischigen Verbreitungseinheiten dürften daher in der Höhe weniger aus Mangel an Agentien, sondern viel eher, weil das Klima in den höchsten Vegetationsstufen die Lebensformen Baum und Strauch ausmerzt, wenige Vertreter aufweisen. Auch die durch die Ameisen transportierten Stomatozoochoren treten über der Waldgrenze stark zurück. Stäger (1932) konnte im Gebiet der Belalp (Wallis) in Höhenlagen von 2100—2400 m ü. M., d. h. bis zirka 300 m über der Waldgrenze, immerhin noch den Transport der Samen von *Thesium alpinum, Melampyrum silvaticum, M. spec. Ajuga pyramidalis, Lathyrus montanus, Luzula pilosa, Trifolium Thalii* und *Viola spec.* durch Ameisen beobachten. Hiervon steigt *Trifolium Thalii* bis in die Nivalstufe hinauf, dürfte aber dort oben kaum mehr durch Ameisen verbreitet werden. Von den Ombrohydrochoren erreichen einzig einige *Pedicularis*-Arten die Nivalstufe, und von den Selbststreuern steigen nur *Cardamine resedifolia, C. alpina, Lotus corniculatus, Viola biflora* und *Viola calcarata* so hoch hinauf. Eigentliche, durch die Schneedecke nicht behinderte Wintersteher sind im Gebirge selten, aber bei vielen Arten nimmt die Verbreitung der Keime nach dem Ausapern im Frühjahr ihren Fortgang.

Als Besonderheit der arktischen Flora ist die Ausbildung verhältnismäßig leichter Verbreitungseinheiten und die große Zahl der Windstreuer hervorzuheben (M. A. E. Porsild. 1920). Ferner treten nach Perttula (1941) in den Wäldern und Hainwiesen Finnlands viele Arten mit entschiedenem vegetativem Vermehrungs- und Wandervermögen auf.

Innerhalb der Mittelmeerflora, speziell aber in den Steppen und Wüsten Nordafrikas, sind die Ombrohydrochoren und die Bodenläufer verhältnismäßig zahlreich. Parallel mit den Ombrohydrochoren erweist sich ferner die als Hygrochasie bezeichnete Erscheinung als kennzeichnend für diese Gebiete. Während in Holland nur 9 Arten ihre Verbreitungseinheiten bei Befeuchtung freigeben, besitzt die Schweiz mit ihren mediterranen Einstrahlungen schon mindestens 16 hygrochastische Arten. Innerhalb der Flora von Montpellier konnten bis heute deren 24 festgestellt werden, und Zohari (1937) zählt für die Flora Palästinas 41 hygrochastische Arten auf.

Außerdem treten synaptosperme, geokarpe, amphikarpe, basikarpe, heterokarpe Arten, sowie solche mit Bohr- und Kriechfrüchten, und solche, deren Früchte oder Samen bei Benetzung Schleim absondern, auffallend häufig in den Steppen- und Wüsten-Gebieten auf. Am besten ist dank der Arbeiten Murbecks (1919 und 1920), Zoharis (1937) und des Verfassers die geographische Verbreitung der Synaptospermie und der Schleimabsonderung (Myxospermie) dokumentiert. Murbeck (1920) hat innerhalb der nordafrikanischen Flora bei etwa 140 Arten Synaptospermie nachgewiesen. Gegen 100 dieser Arten reichen in die Sahara-Wüste hinein. Die Flora Palästinas zählt nach Zohari (1937) 11% synaptosperme Arten, und diejenige von Montpellier nach eigenen Untersuchungen etwa 50 Stück oder 2½%. Im Gegensatz hierzu kann Murbeck (1920) aus Fenno-Scandia nur 5 synaptosperme Arten nennen, von denen keine über 61° n. Breite hinausgeht. Zudem sind davon nur die Verbeitungseinheiten von *Medicago minima,* die auf xerotherme Standorte beschränkt ist, mehrsamig, während bei *Circaea lutetiana* und bei *Agrimonia odorata, Beta maritima, Salsola kali* sogar nur ein Teil der Verbreitungseinheiten mehr als einen keimfähigen Samen enthält. Murbeck (1919) berechnete ferner die Zahl der Arten, die aus ihren Samen, oder Fruchtschalen bei Benetzung Schleim absondern, für Nordafrika auf 443 oder 11,1%, für Skandinavien aber nur auf 50 oder 3,2%. Von den 205 Arten der algerisch-tunesischen Sahara, welche nicht außerhalb der Grenzen der eigentlichen Wüstenregion vorkommen, sondern nicht weniger als 40 oder 19,5% bei Benetzung Schleim aus ihren Verbreitungseinheiten aus.

In den Tropen ist die Flora verbreitungsbiologisch noch ungenügend untersucht. Sie weist auffällig viele kaulikarpe Arten auf. Die marinen Nautohydrochoren sind im Gebiet von Polynesien und an den tropischen Küsten von Südasien am zahlreichsten. In der nördlich temperierten Zone sind sie selten und auch längs der Küsten Südamerikas und Westafrikas nicht häufig.

Vergleicht man die afrikanische Litoralflora mit derjenigen des tropischen Amerika, so zeigt sich eine auffallende Übereinstimmung zwischen Westafrika und Westindien, während, abgesehen von den Ubiquisten, sich keine amerikanische Strandpflanze an der ostafrikanischen Küste zeigt. In Ostafrika finden wir eine etwas verarmte, aber rein ostindische Mangrove, in Westafrika eine rein amerikanische. Schimper (1891), der als erster diese Feststellungen machte, führt als Ursache den Verlauf der tropischen Strömungen an. Die äquatoriale Strömung verbindet in gerader Linie die südlichen Inseln des Malayischen Archipels mit Madagaskar und der Mozambique-Küste über die Seychellen. Östlich vom Kap der Guten Hoffnung biegt sie unter scharfem Winkel nach Südosten um, so daß ein Transport schwimmender Samen

nach der tropischen Westküste verhindert wird, während einer Wanderung der Arten auf der Küste selbst klimatische Hindernisse entgegentreten. Auch die längs der Küsten verlaufenden Strömungen, die nach der Jahreszeit ihre Richtung wechseln, können zu einem Artenaustausch zwischen Ostafrika und Ostasien geführt haben. Für die tropische Mangrovevegetation ist ferner ganz speziell noch das starke Auftreten der Barochorie kennzeichnend.

3. Verbreitungsbiologie, Pflanzensoziologie und Biozönologie

Primäre Voraussetzung für die Bildung einer Pflanzengesellschaft ist das Sicheinfinden von lebenden Keimen, speziell von Samen innerhalb eines bestimmten Lebensraumes. Wenn Samen neuer Arten darin eintreffen, können nach der ersten Besiedlung im Laufe der Zeit auch eine Reihe von Wandlungen des Vegetationsteppichs, sogenannte Sukzessionen, aufeinanderfolgen, bis ein gewisser klimatisch bedingter Endzustand eintritt, der Klimax genannt wird. Je nachdem nun die Keime dieser oder jener Art früher oder später ankommen, wird der Wettbewerb um den Lebensraum und der Ablauf der Sukzessionen zum mindesten in bezug auf seine Geschwindigkeit sich verschieden gestalten. Es lohnt sich daher, die Verbreitungsbiologie ganzer Gesellschaften zu studieren, wie dies bereits in einer Anzahl pflanzensoziologischer Arbeiten, u. a. in denjenigen von Müller [-Schneider] (1933), Quantin (1935), Soroceanu (1936), Molinier, R., und Müller (-Schneider) (1938), Blondel (1941), Pottier-Alapetite (1942), Tschou Yen-Tcheng (1949), und Medwecka-Kornas (1950) geschehen ist.

Durch die Errechnung der prozentualen Zugehörigkeit der Charakter- und stetigen Begleitarten zu den Verbreitungstypen erhält man das verbreitungsbiologische Spektrum einer Pflanzengesellschaft, das Einblick in die Ökologie derselben gibt. Oft werden mit Vorteil auch Angaben über die Öffnungsmechanismen und die verbreitungshemmenden Vorrichtungen beigefügt, weil diese auch noch auf die klimatischen Faktoren, denen die Assoziation entspricht, hinweisen. Würden die zufälligen Arten mitberücksichtigt, so käme vielfach ein Ausgleich der verbreitungsbiologischen Besonderheiten mit andern Gesellschaften zustande; denn diese ergeben, für sich allein betrachtet, meist ein ganz anderes Verbreitungsspektrum als die charakteristischen und steten Arten.

Initialstadien und Pflanzengesellschaften auf Rohböden wie das *Brachnpodium-ramosii*-Initialstadium auf den Roterdeböden Südfrankreichs, und das *Petasitetum paradoxi* (Abb. 41) der alpinen Kalkschutthalden, bestehen bis zu $^4/_5$ aus anemochoren Arten. Auch in der *Myricaria-Chondrilla prenanthoides*-Assoziation, der Pioniergesellschaft

längs den Alpenflüssen, überwiegen die Anemochoren. Ihre nach O. H. Volk 1940) wichtigsten Charakterarten, *Epilobium Fleischeri, Erigeron acer ssp. droebachiensis, Chondrilla chondrilloides, Myricaria germanica* und *Hieracium piloselloides (florentinum* ssp.), gehören alle zu den Schirmfliegern. Zu ihnen gesellen sich aber wie übrigens auch schon im *Petasitetum paradoxi* als Spezialität dieser Assoziation im Churer Rheintal und Domleschg noch eine große Zahl Alpenschwemmlinge wie *Anthyllis vulneraria, Erucastrum nasturtiifolium, Gypsophila repens, Linaria alpina, Chrysanthemum alpinum* usw., die unabhängig von ihren normalen Verbreitungsvorrichtungen durch das zu Tal fließende Wasser angeschwemmt werden. Auch unter den Begleitarten dieser Pflanzengesellschaft herrschen die Anemochoren und die Schwemmlinge vor. Die Anemochoren, insbesondere die Schirmflieger, erweisen sich gleichsam als die schnelle Fallschirmtruppe der Landpflanzen, die von einem noch unbesiedelten Gelände zuerst Besitz ergreift. Auf sie folgen dann namentlich zoochore Arten nach.

Dort, wo die Tiere lagern, unter überhängenden Felsen der Alpen, in der nähern Umgebung der Ställe und längs den Wanderstraßen der Weidetiere, bilden sich sogar fast rein zoochore Gesellschaften wie das *Lappuleto-Asperugetum* und das *Matricarieto-Lolietum* aus. Das *Lappuleto-Asperugetum* (Abb. 43) der sogenannten Felsbalmläger, wo das Kleinvieh lagert, enthält neben Endozoochoren auch viele Epizoochoren. Die Arten des *Matricarieto-Lolietum* (Abb. 42), einer Trittpflanzengesellschaft, die auf Feldwegen und Rasenplätzen der Siedlungen anzutreffen ist, werden zu nahezu $^2/_3$ endozoochor und nur zu einem ganz kleinen Teil epizoochor verbreitet. Im übrigen spielt bei dieser Gesellschaft auch die Anthropochorie eine große Rolle.

Graphische Darstellung der Verbreitungsspektren einiger Pflanzengesellschaften

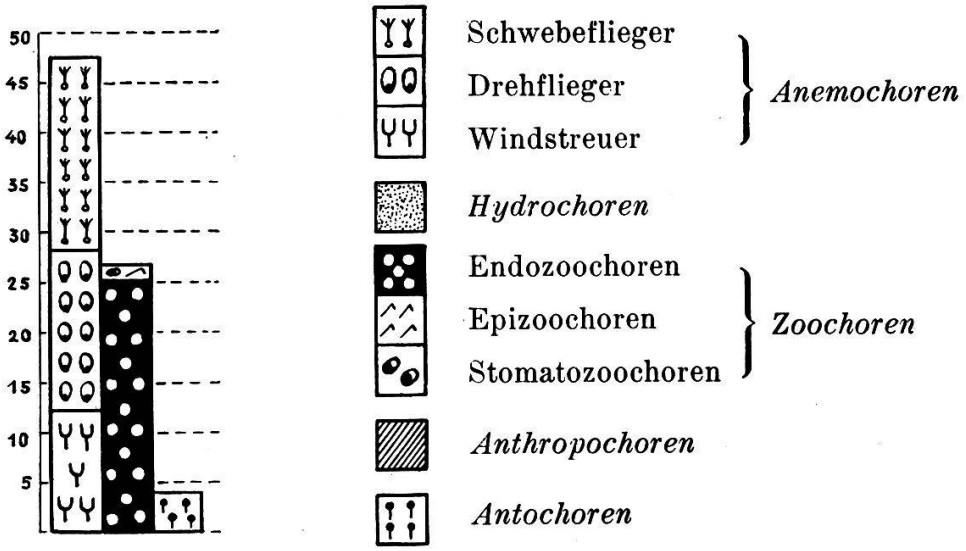

Abb. 41. *Petasitetum paradoxi.* 67 Arten.

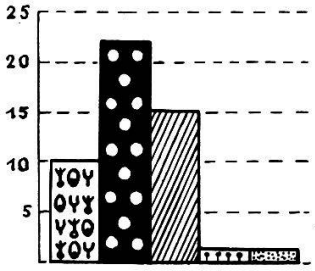

Abb. 42. *Matricarieto-Lolietum.* 35 Arten.

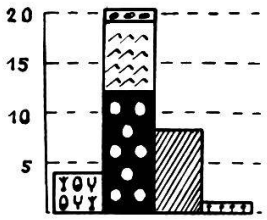

Abb. 43. *Lappuleto-Asperugetum.* 28 Arten.

Anmerkung: Das Verbreitungsspektrum vom *Petasitetum paradoxi* wurde auf Grund der Assoziationstabelle von H. Jenny-Lips (1930, S. 186), dasjenige vom *Matricarieto-Lolietum* und vom *Lappuleto-Asperugetum* auf Grund von noch nicht veröffentlichten Tabellen von J. Braun-Blanquet erstellt.
Schwebeflieger = Ballonflieger + Schirmflieger.

Reich an endozoochoren Arten, die durch Weidetiere verbreitet werden, sind erwartungsgemäß auch manche Rasengesellschaften, so die Gold- und die Glatthaferwiese. Selbst in magern Rasen können endozoochore Arten zahlreich auftreten.

Für die Trockenrasen-Gesellschaften ist das verhältnismäßig häufige Auftreten synaptospermer, myxospermer, geo-, amphi-, und basikarper, sowie mit hygrochastischen Einrichtungen und mit Bohrapparaten ausgestatteten Arten charakteristisch. So enthält das *Brachypodietum ramosii* Südfrankreichs von allen Pflanzengesellschaften jener Gegend am meisten von diesen Arten, und innerhalb Mitteleuropa treffen wir die besten Vertreter dieser Eigentümlichkeiten im *Xerobrometum* an.

Die Zahl der Anthropochoren bringt die Abhängigkeit einer Pflanzengesellschaft vom Menschen zum Ausdruck. Das *Onopordetum acanthoides,* das Ödland in der Nähe von Höfen und Dörfern besiedelt, setzt sich z. B. zu einem Drittel aus Arten zusammen, die durch den Menschen verbreitet werden.

Daß in den Pflanzengesellschaften des Wassers die Nautohydrochoren einen großen Anteil haben, ist ebenfalls leicht begreiflich, In der Mangrove treten dazu noch das Auskeimen der Samen auf der Mutterpflanze und die Barochorie als weitere Eigentümlichkeiten in Erscheinung. Ferner bilden fast alle Pflanzen der See- und Ufergesellschaften, wie z. B. die Nadelbinsenassoziation *Eleocharetum acicularis,* vegetative Verbreitungseinheiten aus, die sie durch Selbstablegung ansiedeln; der wechselnde Stand des Wasserspiegels gefährdet nicht nur die Bildung der Samen, sondern erschwert auch deren Ansiedlung auf dem überspülten Grund.

Am mannigfaltigsten ist in der Regel das verbreitungsbiologische Spektrum mehrschichtiger Waldgesellschaften, wie schon Sernander (1901 und 1906) erkannt hat.

Die Bäume der Hochwaldschicht der Fichten-, Föhren-, Erlen- und Ahornwälder sind anemochor. In der Hochwaldschicht der Kastanien-, Eichen-, Buchen- und Arvenwälder dagegen treten die Anemochoren auf Kosten der Dyszoochoren zurück. Nebst dem Wind bewirken hier kräftige Vögel, nämlich Häher, Spechte, Tauben und Krähen die Verbreitung der Samen. Die Bäume und Sträucher der Unterwald- und Gebüschschicht produzieren die meisten fleischigen Verbreitungseinheiten. Zwischen ihren Zweigen und Ästen, wo sie gegen Unwetter und Feinde geschützt sind, verleben die beerenfressenden Kleinvögel einen großen Teil ihres Daseins und verbreiten deren Samen auf endozoochorem Wege. In der Feldschicht treten dazu namentlich noch Säugetiere und Ameisen als Verbreitungsagentien auf. Hier herrscht eine große Mannigfaltigkeit an Verbreitungsvorrichtungen. Wir treffen anemochore, epizoochore, endozoochore, stomatozoochore und autochore Arten an. Arten mit hygrochastischen Öffnungsmechanismen und solche mit verbreitungshemmenden Vorrichtungen sind selbst in den mediterranen Wäldern äußerst selten.

Der Verbreitungsmodus bedingt oft weitgehend auch die Soziabilität der Pflanzen innerhalb einer Gesellschaft. So bilden die Ballautochoren vielfach Herden, weil sie ihre Samen in großer Dichtigkeit um sich streuen. Die endozoochore Verbreitung durch Rinder fördert die Bildung bestimmter Populationen auf den Weiden.

Für die Biozönologie sind die Abhängigkeitsbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren, wie sie durch die Zoochorie zum Ausdruck kommen, noch speziell der Beachtung wert. Bei den Epizoochoren stellen wir nur eine einseitige Ausnutzung der Tiere durch die Pflanzen fest. Es kann sogar vorkommen, daß die Tiere unter den in die Haut eindringenden Haftvorrichtungen zu leiden haben. Bei den Dys-, Stomato- und Endozoochoren sind beide Partner voneinander abhängig. Die Tiere empfangen Nahrung und entfernen gleichzeitig die Samen von ihren Mutterpflanzen. In bezug auf die Vollkommenheit dieser gegenseitigen Abhängigkeitsbeziehungen zeigen sich aber erhebliche Unterschiede. Bei den Dyszoochoren erfolgt die Verbreitung nur auf Kosten eines großen Teils der arteigenen Samen. Diese werden von den Tieren ihres nährstoffreichen Inhalts wegen angegriffen und zerstört und gehen damit für ihre eigentliche Bestimmung verloren. Die Samen der trockenfrüchtigen Endozoochoren bleiben vielfach ganz; dagegen erleiden die Sproßteile der Mutterpflanzen oft großen Schaden. Höchste Vollkommenheit in den Abhängigkeitsbeziehungen zwischen zwei Organismen finden wir dagegen bei den Stomatozoochoren und den Endozoochoren mit Fruchtfleisch. Bei ihnen empfängt das Tier Nährstoffe, die die Pflanze, ohne irgendwelchen Schaden zu nehmen, abgeben kann, und es besorgt

gleichzeitig die Verbreitung der Samen. Zudem wahren sich beide Partner völlige Freiheit.

Die Zahl und die prozentuale Verteilung der Zoochoren innerhalb einer Lebensgemeinschaft wird dadurch zum wertvollen Zeiger für deren Organisationshöhe. Je mehr sie Stomatozoochoren und Endozoochoren mit Fruchtfleisch enthält, auf um so höherer Stufe steht sie vom verbreitungsbiologischen Standpunkt aus. Es sind gerade die soziologisch hochorganisierten Pflanzengesellschaften, die Wälder, in denen nicht nur die vielseitigsten, sondern auch die vollkommensten Abhängigkeitsbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren am zahlreichsten auftreten.

4. Verbreitungsbiologie und Land- und Forstwirtschaft

In der Land- und Forstwirtschaft ist die natürliche Ansiedlung von Pflanzen bald erwünscht, bald unerwünscht. Je nachdem wird man diese zu fördern oder zu bekämpfen suchen. Mindestens historisches Interesse verdient in diesem Zusammenhang die Anpflanzung des Nelkenpfefferbaumes *(Pimenta vulgaris)* auf Jamaika. Nach Morris (Kempski, 1906, S. 13) haben die Farmer Jamaikas die Beobachtung gemacht, daß sie sich das Anpflanzen der Pimentbäume ersparen können. Es genügt zur Anlage einer Nelkenpfefferplantage ein Stück Land in der Nähe einer bereits bestehenden Plantage urbar zu machen. Nach einem Jahr hat sich dann die ganze Fläche mit jungen Pimentpflanzen bedeckt. Die Samen sind mit den Exkrementen der Vögel dahin gelangt und werden beim Passieren des Tierkörpers für die Keimung günstig vorbereitet.

Sehr sinnreich machten sich auch die Schafzüchter Südafrikas die Endozoochorie zweier *Mesembrianthemum*-Arten zunutze. Nach Livingston (Kempski, 1906, S. 15) folgen dort *Mesembrianthemum edule* und *M. acinaciforme* dem Eintrocken des Landes auf dem Fuße nach, keimen hier und überziehen den Boden mit einer grünen, wohltätigen Pflanzendecke. Um diese nun so gleichmäßig wie möglich zu bewerkstelligen, speichert der Kolonist große Haufen jener fleischigen Kräuter zusammen mit den reifen Früchten auf, überläßt sie den Schafherden zum Futter und hat dann die Freude, die unverdauten Samenkörner mit den Exkrementen der über die Steppen getriebenen Herden gleichmäßiger verbreitet zu sehen, als es sonst möglich gewesen wäre. Ob solche Praktiken heute noch bestehen, entzieht sich leider unserer Kenntnis. Neuerdings hat aber E. Campell (1950) gezeigt, daß in den Alpen die Verbreitung der Arve durch den Tannenhäher *(Nucifraga caryocatactes)* für die Forstwirtschaft von erheblichem Werte ist. Unzählige Beispiele von Arvenverjüngungen weit über der obersten Wald- und Baumgrenze bilden nach diesem Autor den besten Beweis für die unschätzbare forstliche Leistung dieses Vogels, dessen Abschuß bis vor

wenigen Jahren noch durch eine Prämie belohnt wurde.

Es hat sich ferner erwiesen, daß man nach Waldbränden und Bergstürzen in der subalpinen Stufe mit dem Anflug von Weidensamen aus großen Distanzen rechnen darf und sich so das Pflanzen von sogenannten Vorbauhölzern, die für die Wiederbestockung sehr wichtig sind, weitgehend ersparen kann.

Für die Verjüngung der Wiesen kommt dem bei der Emdfütterung im Hofdünger massenhaft vorhandenen Weißklee- *(Trifolium repens)* Samen große Bedeutung zu. Es ist bekannt, daß in Saatmischungen ausgesäter Weißklee bald verschwindet, und sofern eine Düngung mit Hofdünger erfolgt, in späteren Jahren durch den einheimischen Weißklee ersetzt wird. In Erkenntnis dieser Tatsache wird nach Salzmann (1946, S. 43) schon vielfach der Weißklee nicht mehr in Saatmischungen aufgenommen, da dies offensichtlich einer Verschwendung gleich käme.

Soll die Unkrautbekämpfung wirksam sein, so muß schon die Einführung der Samen in die Kulturen verhindert werden, was wiederum nur möglich ist, wenn deren Verbreitungsmöglichkeiten bekannt sind. Viele Anthropochoren wie *Cuscuta epithymum, Rumex obtusifolius, Agrostemma githago* und andere werden heute durch weitgehende Reinigung des Saatgutes von den Äckern und Kunstwiesen ferngehalten. Schwieriger ist schon, den Endozoochoren beizukommen. Bei langer Lagerung des Hofdüngers gehen sie zwar zu einem großen Teil zugrunde. Durch die auf den Weiden abgesetzten Exkremente des Viehs erfolgt aber nach eigener Erfahrung (P. Müller-Schneider, 1945 und 1954) eine starke Ausbreitung von *Urtica dioeca, Rumex-* und *Chenpodium-Arten* und von *Plantago major.* Auch den Anemochoren ist schwer beizukommen. Das beste Mittel, den Unkräutern Herr zu werden, ist immer noch die Verhinderung der Fruchtbildung.

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß die dem käuflichen Saatgut beigemengten Unkrautsamen es ermöglichen, dessen Herkunft zu bestimmen.

Diese Hinweise mögen genügen, um die Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen als wertvolles Glied der botanischen Forschung erscheinen zu lassen, das trotz der schon reichlich vorhandenen Literatur noch sehr entwicklungsbedürftig ist.