

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

Artikel: Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen
Autor: Müller, Paul
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](#)

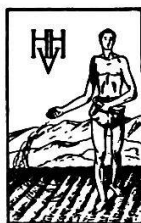
Download PDF: 22.01.2026

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

**Veröffentlichungen
des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich**
30. Heft

Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen

von
PAUL MÜLLER
Chur



VERLAG HANS HUBER, BERN
1955

Alle Rechte vorbehalten
Copyright by Verlag Hans Huber, Bern 1955
In der Schweiz gedruckt — Imprimé en Suisse — Printed in Switzerland
Druck: Walter Fischer, Bern

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	7
<i>I. Die Verbreitungsfaktoren</i>	<i>9</i>
1. Die Keime	9
a) Die Samen	9
b) Die Brutkörper	10
2. Die Verbreitungsagentien	11
3. Die verbreitungsökologischen Verhältnisse und das Anpassungsvermögen der Pflanzen	12
<i>II. Die Vorkehrungen der Pflanzen für die Keimverbreitung . . .</i>	<i>13</i>
1. Die Verbreitungseinheiten (Diasporen)	13
a) Beschreibung und Einteilung	13
α) Generative Verbreitungseinheiten	13
β) Vegetative Verbreitungseinheiten	14
b) Viviparie	16
c) Polydiasporie	16
2. Die Verbreitungsmittel	18
3. Die Bereitstellung der Verbreitungseinheiten für den Transport	19
a) Die räumliche Bereitstellung	19
b) Die zeitliche Bereitstellung	25
<i>III. Die Verbreitungstypen und ihre Wirksamkeit</i>	<i>27</i>
1. Die Selbstverbreiter (Autochoren)	28
a) Selbstableger (Blastautochoren)	28
b) Selbststreuer (Ballautochoren)	29
α) Saftdruckstreuer	29
β) Eintrocknungsstreuer	33
γ) Inbetriebsetzung u. Wirksamkeit d. Streuvorrichtungen	36
c) Kriecher (Herpautochoren)	38
2. Die durch die Schwerkraft wandernden Pflanzen (Barochoren)	40
3. Die Windwanderer (Anemochoren)	45
a) Flieger (Meteoranemochoren)	45
α) Ballonflieger	45
β) Schirmflieger	46
γ) Flügelflieger	51
δ) Flugweiten und Verbreitungsgrenzen	55

b) Bodenläufer (Chamaeanemochoren)	57
c) Windstreuer (Ballanemochoren)	58
4. Die Wasserwanderer (Hydrochoren)	62
a) Schwimmer (Nautohydrochoren)	63
b) Mit Hilfe der Regentropfen wandernde Pflanzen (Ombrohydrochoren)	70
α) Regenschwemmlinge	70
β) Regenballisten	71
γ) Wirksamkeit der Verbreitung durch Regentropfen . . .	73
5. Die Tierwanderer (Zoochoren)	74
a) Pflanzen, deren Verbreitungseinheiten bei der Verbreitung nur zufällig der Vernichtung durch die Agentien entgehen (Dyszoochoren)	75
b) Mundwanderer (Stomatozoochoren)	82
α) Verbreitungseinheiten mit Ölkörper	82
β) Verbreitungseinheiten mit Pulpa	86
γ) Wirksamkeit	87
c) Darmwanderer (Endozoochoren)	87
α) Verbreitungseinheiten ohne Fruchtfleisch	88
β) Verbreitungseinheiten mit Fruchtfleisch	92
d) Anhafter (Epizoochoren)	100
6. Mit Hilfe der Menschen wandernde Pflanzen (Anthropochoren)	104
IV. Verbreitung durch zwei oder mehrere wesensverschiedene Agentien (Polychorie)	112
V. Hemmung und Beendigung der Verbreitung	115
VI. Die Verbreitungsschranken	120
VII. Wanderungen der Pflanzen	121
VIII. Bedeutung der Verbreitungsbiologie für andere Zweige d. Botanik	124
1. Verbreitungsbiologie und Florengeschichte	124
2. Verbreitungsbiologie und Pflanzengeographie	125
3. Verbreitungsbiologie, Pflanzensoziologie und Biozönologie . .	129
4. Verbreitungsbiologie und Land- und Forstwirtschaft . . .	133
Literatur	135
Namenverzeichnis	141

Vorwort

Durch mehrere eigene Untersuchungen verschaffte ich mir innerhalb eines längeren Zeitabschnittes Einblick in die Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. Schließlich entsprang daraus der Gedanke, eine gedrängte Gesamtdarstellung dieses Wissenszweiges der Botanik zu versuchen. Ich wurde dazu namentlich auch durch das Interesse angespornt, das ich bei Vorträgen über dieses Thema gefunden hatte. Ferner hoffte ich eine Lücke in der botanischen Literatur zu füllen, weil seit Ulbrichs «Biologie der Früchte und Samen» im Jahre 1928 keine deutsch geschriebene Gesamtdarstellung dieses Wissenszweiges mehr erschienen ist.

Es ließ sich nicht vermeiden, neue Begriffe und Ausdrücke einzuführen und einige z. T. schon eingebürgerte fallen zu lassen. Dies geschah immer nur dann, wenn sich dadurch eine natürlichere Einteilung und Durchdringung des Stoffes in Aussicht stellte.

Ich erfreute mich der Mitarbeit zahlreicher Freunde. Herr Rektor Dr. P. Wiesmann, Chur, beriet mich bei der Schaffung neuer Kunstausdrücke, die Herren R. Casparis und L. Hitz in Chur, sowie R. Sutter in Sculms und G. Mousson in Yverdon führten Zeichnungen aus. Ferner leisteten mir einige Herren wertvolle Dienste durch das Photographieren von gesammeltem Material. Ihnen allen danke ich bestens. Zu besonders großem Dank fühle ich mich außerdem Herrn Dir. Dr. W. Lüdi verpflichtet, weil er es ermöglichte, die Arbeit als Veröffentlichung des Geobotanischen Instituts Rübel in Zürich erscheinen zu lassen.

Chur, im Herbst 1954.

P. Müller-Schneider.

Einleitung

Im Jahre 1883 brach in der Sundastraße zwischen Java und Sumatra der Vulkan Krakatau mehrmals aus. Heiße Bimsstein- und Aschenmassen bedeckten schließlich die ganze Insel und versengten wohl alle Lebewesen, die sie bewohnten. Als dann aber drei Jahre nach der großen Katastrophe der holländische Botaniker Treub die Insel besuchte, fand er nebst Farnen bereits auch 15 Blütenpflanzen, von denen einige der Landflora angehörten, vor. 1897 hatten sich schon 56 und 1906 sogar 92 Phanerogamen wieder angesiedelt (Ernst 1934, S. 61). Die Pflanzen mußten mindestens zum Teil weit her gekommen sein (vgl. Backer 1929); denn die nächsten Vegetation tragenden Inseln sind Sebesy in 19 km, Sebekoe in 25 km, Sumatra in 37 km und Java in 41 km Entfernung.

Auch überall dort, wo durch Überschwemmungen, Bergstürze, Grabungen und andere Ereignisse besiedelbares Neuland entsteht, finden sich nach unseren Beobachtungen bald wieder Pflanzen ein.

Ja, nicht nur Neuland wird wieder besiedelt, selbst der vermeintlich festgefügte Vegetationsteppich ist beständig Veränderungen unterworfen. Wir können erleben, daß ein Rasen sich zu einer Gebüschformation und diese sich schließlich zum Wald entwickelt. Erst das letzte Sukzessionsstadium, die sogenannte Klimaxgesellschaft, stellt einen floristisch nahezu stabilen Endzustand dar.

Im Laufe der Erdgeschichte haben ferner Klimaveränderungen zu großen Umstellungen in der Zusammensetzung der Vegetation vieler Landschaften geführt.

So wurden Pflanzenwanderungen von besonders großem Ausmaß durch die Eiszeiten veranlaßt. Außer den Glazialfundstätten zeugen heute noch Reliktpflanzen aus der letzten Eiszeit vom einstigen Stand der Flora auf den mitteleuropäischen Hochebenen und Mittelgebirgen und im französischen Zentralmassiv, während sich die Hauptmacht ihrer Art wieder in den Norden oder in die Alpen zurückgefunden hat. Wir denken hierbei z. B. an das Vorkommen von *Saxifraga oppositifolia* ssp. *amphibia* am Bodensee, von *Salix lapponum* und *Swertia perennis* im norddeutschen Flachland, und an die Glazialflora der Schwäbischen Alb, des Schwarzwaldes, des Brockens und des Mont-Dore in der Auvergne. Die Forschungsergebnisse der Pollenanalyse zeigen ferner, daß auch im Laufe der Nacheiszeit fortwährend Veränderungen im Waldbild auf den von den Gletschern beeinflussten Gebieten stattgefunden haben. In den Voralpen folgten Dryaszeit, Birkenzeit, Kiefernzeit, Haselzeit, Eichenmischwaldzeit, Buchen-Erlenzeit, Tannenzeit und Fichtenzeit in chronologischer Reihenfolge aufeinander.

Endlich sei auch darauf hingewiesen, daß viele Arten engere verwandtschaftliche Beziehungen zu Sippen außerhalb ihres gegenwärtigen Areals erkennen lassen, und ihr Bildungsherd deshalb vielfach weit weg von ihrem heutigen Vorkommen zu suchen ist. So gibt es innerhalb der Alpenflora neben Arten alpigenen, solche arktischen und mediterranen Ursprungs.

Alle diese mannigfachen Feststellungen von Veränderungen im Vegetationsteppich durch Ab- und Zuwanderungen von Arten, erwecken unser Interesse für die Art und Weise und die Mittel, durch welche die in jedem Stadium ihres Lebens zur freien Ortsbewegung unfähigen Blütenpflanzen in einem Gebiet ab- und zuwandern können. Die Beobachtung zeigt bald, daß sie den Raum hauptsächlich im Keimzustand überwinden. Die Keime sind geeignet, durch mancherlei Kräfte, die wir in Zukunft Verbreitungsagentien nennen, transportiert zu werden. Doch ist dieser Transport nur unter bestimmten Bedingungen und dank besonderer Vorrichtungen möglich. Diese aufzudecken und zu beschreiben, ist die vielseitige Aufgabe der Verbreitungsbiologie.

I. Die Verbreitungsfaktoren

1. Die Keime

Die Keime der Blütenpflanzen sind im Gegensatz zu den Sporen der Kryptogamen durchwegs mehrzellige Gebilde. Sie gehen entweder aus einer befruchteten Eizelle hervor, oder sind vegetativen Ursprungs.

Eine befruchtete Eizelle entwickelt sich mitsamt der sie umgebenden Zellschichten, der sogenannten Samenanlage zum Samen. Die Keime vegetativen Ursprungs verlassen die Mutterpflanzen in Form sogenannter Brutkörper.

a) Die Samen

Die wichtigsten Teile eines normalen Samens sind der Embryo, das Nährgewebe und die Schale. Embryo und Nährgewebe bilden zusammen den Samenkern. Häufig tritt noch eine Nabelschwiele oder Caruncula, manchmal auch eine Raphe in Erscheinung. Der Embryo, die Anlage der Tochterpflanze, kann nur aus wenigen Zellen bestehen, aber auch beträchtliche Ausmaße erreichen. An einem normalen Embryo lassen sich bereits Wurzeln und Sproß mit 1, 2 oder mehreren Keimblättern unterscheiden. Das die Keimblätter tragende Stengelchen heißt Hypokotyl. Einen reduzierten Embryo finden wir in den Samen mancher Frühlingspflanzen wie *Eranthis hiemalis*, *Ranunculus ficaria*, *Anemone nemorosa*, *Paris quadrifolia*, ferner speziell bei vielen Saprophyten und Parasiten wie den Pyrolaceen, Orchideen und Orobanchaceen. Bei andern Pflanzen ist die Anlage der Tochterpflanze nicht nur vollkommen entwickelt, sondern sie enthält gleich noch große Mengen von Reservestoffen, die beim Keimvorgang eine wichtige Rolle spielen. So sind bei den Cupuliferen, den Leguminosen und den Hippocastaneen die Keimblätter vollgepfroft mit Reservestoffen. Viele Monocotyledonen, namentlich die Potamogetonaceen und Alismataceen wiederum, speichern die Reservestoffe im hypocotylen Glied des Embryos. Ferner entwickelt sich bei einer großen Zahl von Samen der Embryosack zu einem Speichergewebe. Auch das Perisperm, ein Gewebe, das aus dem Knospenkern der Samenanlage, dem Nucellus, hervorgeht, kann zum Speichergewebe werden, so bei den Pfeffergewächsen und den Musaceen.

Die Samenschale übernimmt den Schutz des Embryos und der Reservestoffe. Sie zeigt ebenfalls je nach Pflanzenart eine verschiedene Ausbildung. Oft läßt sie deutlich Anpassungen an die Verbreitung durch ein bestimmtes Agens erkennen. Die Samen der Santalaceen und Loranthaceen sind schalenlos.

Je größer der Embryo oder die Menge der Reservestoffe, und je stärker die Schale, um so umfangreicher und schwerer ist der Same. Die

Samen der meisten Orchideen und Pyrolaceen sind nur einige Millionstelsgramm schwer. Die Samen der Roßkastanien (*Aesculus hippocastanum*) dagegen wiegen 15 bis 20 g und darüber. Ihr Gewicht wird von vielen Leguminosen- und Palmensamen noch weit übertroffen. So wiegt der Same der Kokosnuß etwa 500 g, derjenige von *Lodoicea seychellarum* sogar 8 bis 9 kg. Auch in bezug auf das spezifische Gewicht der Samen bestehen große Unterschiede. Es liegt zwischen 0,3 und 1,4. Beide, das absolute und das spezifische Gewicht, sind von ausschlaggebender Bedeutung für die Verbreitung der Samen.

Bei allen Angiospermen bilden sich die Samen in dem zur Fruchtwand werdenden Fruchtknotengehäuse; bei den Gymnospermen werden sie oft von freien oder erst nach der Befruchtung verwachsenen Blattorganen eingeschlossen. Einsamige Früchte öffnen sich in der Regel nicht, wohl aber die meisten mehrsamigen (siehe S. 22/23).

Nicht zuletzt ist auch die Lebensdauer der Samen von Bedeutung für ihre Verbreitung; denn ein Transport von toten Samen ist wirkungslos. Die meisten haben eine lange Lebensdauer. Nur bei einigen Strand- und Mangrovepflanzen wächst der Embryo ohne Ruheperiode weiter und keimt normalerweise schon auf der Mutterpflanze. Äußerst kurz ist die Lebenszeit der Samen von Weiden des Tieflandes. Sie sterben schon einige Tage nach ihrer Loslösung von der Mutterpflanze, wenn sie nicht auf guten Keimgrund fallen. Nur bis zur nächsten Vegetationsperiode leben beispielsweise die Samen von *Aesculus hippocastanum*, *Acer pseudoplatanus*, *Fagus silvatica* und *Quercus robur*. Bei denjenigen von *Samolus Valerandi*, *Sinapis arvensis*, *Trifolium spec.* und vielen anderen wurde dagegen nach mehreren Jahren noch Keimfähigkeit festgestellt. Die Samen von *Geranium bohemicum* keimten sogar nach 80 Jahren noch (Dahlgren 1943), und diejenigen von manchen Leguminosen sollen 150 bis 200 Jahre keimfähig bleiben; sie vermögen zu warten, bis sich ihnen günstige Lebensbedingungen bieten.

Der Same ist die wichtigste und häufigste Grundform der Fortpflanzungskörper der Blütenpflanzen.

b) Die Brutkörper

Unter Brutkörpern verstehen wir Verjüngungssprosse und Adventivknospen, die von den übrigen vegetativen Organen der Mutterpflanzen wesentlich abweichen und individualisiert werden können. Verjüngungs- und Verstärkungssprosse, wie wir sie z. B. bei *Syringa vulgaris*, *Populus*, *Pyrus*, *Salix herbacea* und ganz besonders ausgeprägt bei *Ficus bengalensis* beobachten können, fallen außer Betracht, weil sie

erst spät oder überhaupt nie selbständig werden und häufig noch andere Funktionen als die der Vermehrung zu erfüllen haben. Dasselbe gilt von den Trieben größerer Rasenflecken, die durch besondere Umstände, wie etwa durch das Absterben einzelner Partien, selbständig werden. Die meisten Brutkörper sind Achselsprosse. Bei einigen Arten werden sie von den Blättern hervorgebracht. Oft enthalten sie auch Reservestoffe. Im allgemeinen ist aber ihr Wassergehalt wesentlich größer als derjenige der Samen, weshalb sie gegen zerstörende Einwirkungen weniger widerstandsfähig sind. Zudem bleibt ihre Lebenskraft nur selten länger als bis zur nächsten Vegetationsperiode erhalten, wenn sie nicht Fuß fassen können.

2. Die Verbreitungsagentien

Als Verbreitungsagentien wirken oft die Mutterpflanzen selbst, häufiger aber fremde Kräfte, die zur Umgebung der Pflanzen gehören und leicht mit ihnen in Berührung kommen. Gelegentlich kommt es auch vor, daß die Keime mit Hilfe eigener Mechanismen sich scheinbar selbständig fortbewegen. Im primitivsten Falle, bei welchem Kräfte außerhalb der Pflanze wirken, zieht die Schwerkraft die Keime zur Erde nieder und rollt sie bei geneigter Unterlage noch ein Stück weit fort. Die Tiere sind durch ihr ständiges Nahrungsbedürfnis direkt oder indirekt streng an die Pflanzenwelt gebunden und deshalb zum Teil für die Verbreitung von Samen und Brutkörpern geradezu prädestiniert. Ebenso ist der Mensch durch seine Lebensart geeignet, bei der Keimverbreitung auf eigene Weise mitzuwirken. Auch der Wind ist eine wirksame dynamische Kraft, die überall die Pflanzen erreicht und auf sie einwirken kann. Bei den Wasserpflanzen kommt bewegtes Wasser für den Transport der Samen und Brutkörper in Frage und für manche Landpflanzen auch die fallenden Regentropfen. Vielfach wirken sogar, wie wir noch genauer feststellen werden, zwei oder mehrere Verbreitungsagentien gleichzeitig oder abwechselungsweise auf einen Keim ein. Während die Mutterpflanzen, die Schwerkraft, das Wasser, der Wind und der Mensch verhältnismäßig einheitliche Verbreitungsagentien sind, ist die Tierwelt in ihrer Gestaltung und Lebensweise äußerst mannigfaltig und bietet daher auch viele prinzipiell völlig verschiedene Möglichkeiten für den Transport der Keime. Bei Wind und Wasser sind aber in bezug auf Stärke und Richtung ihrer Bewegungen große Unterschiede vorhanden, die sich auf den Transport der Keime und die hierfür notwendigen Anpassungen auswirken können. Genaueres über die Kräfte und Wirkungsweisen der Verbreitungsagentien dürfte jedoch mit Vorteil erst bei der speziellen Besprechung der Verbreitungsmodi und Verbreitungstypen (S. 27 uff.) angeführt werden.

3. Die verbreitungsökologischen Verhältnisse und das Anpassungsvermögen der Pflanzen

Die Verbreitung der Keime hängt nicht nur von der Beschaffenheit der Keime und den Eigentümlichkeiten der Agentien, sondern auch weitgehend von den Standortverhältnissen und der Gestalt der Mutterpflanzen ab. Diese kommen je nach Standort und Wuchsform bald mit dem einen, bald mit dem andern Verbreitungsagens häufiger oder stärker in Berührung.

Der Transport der Keime kann nun einfach dadurch erfolgen, daß sie dank der gegebenen Verhältnisse von einem Agens mitgenommen werden. So verwehen im Gebirge, in Steppen und Wüsten heftige Stürme mit dem Sand und Staub zugleich auch Pflanzenkeime. Andere wiederum werden durch herumwandernde Tiere mit dem Kot, der an ihnen haftet, verschleppt, und an steilen Hängen spült das ablaufende Regenwasser nebst kleinem Geschiebe Samen und Brutkörper mit sich fort.

Der Transport der Keime, der einzig durch die gegebenen Verhältnisse und meist nur unter besonders günstigen Umständen erfolgt, würde aber bei den wenigsten Pflanzen zu einer ausreichenden Verbreitung führen. Es werden daher meist noch bestimmte Vorkehrungen im Hinblick auf die Keimverbreitung getroffen, wobei das Anpassungsvermögen der Pflanzen an die Verbreitungsagentien stark in Erscheinung tritt.

II. Die Vorkehrungen der Pflanzen für die Keimverbreitung

1. Die Verbreitungseinheiten (Diasporen¹)

a) Beschreibung und Einteilung

Die Samen trennen sich entweder nackt oder dann in Verbindung mit bestimmten Organen von der Mutterpflanze los. Nur bei wenigen Pflanzen fällt der unentwickelte Embryo oder der fertige Keimling von der Mutterpflanze ab. Die sich ablösenden Brutkörper sind je nach Pflanzenart in ihrer Entwicklung verschieden weit fortgeschritten. Immer aber zeigen die selbständig werdenden Organkomplexe eine für ihre Pflanzenart typische Zusammensetzung, die andererseits wieder bei sehr vielen Arten weitgehend übereinstimmen kann. Auf dieser Einsicht fußend, schuf Sernander (1927) eine Einteilung der Verbreitungseinheiten, die von uns (R. Molinier und P. Müller [-Schneider], 1938) mit geringen Änderungen übernommen wurde.

Wir unterscheiden folgende Grundformen:

a) Generative Verbreitungseinheiten

1. Ungekeimte Embryonen und Keimlinge. Bei der tropischen Salzseepflanze *Enalus acoroides* verlassen nach Svedelius (1904) die hochentwickelten Embryonen die Frucht und die dünnen Samenschalen auf der Mutterpflanze. Die Samen verschiedener Mangrovepflanzen, wie diejenigen von *Rhizophora*, *Kandelia Rheedii* und *Bruguiera* keimen normalerweise auf der Mutterpflanze, und erst die Keimpflänzchen lösen sich von ihr ab, um Neuland zu besiedeln. Die *Rhizophora*-Keimlinge lassen sogar die Keimblätter auf der Mutterpflanze zurück.

2. Samen. Eine große Zahl von Pflanzen schickt die nackten Samen auf die Wanderschaft. Häufig löst sich der Funiculus mit dem Samen los. Bei manchen Arten ist eine Caruncula (*Euphorbia*) oder ein Arillus (*Taxus baccata*, *Nymphaea alba*) mit besonderen Funktionen entwickelt.

3. Früchte. Bei der Frucht ist nebst dem Samen die aus dem Fruchtknoten hervorgegangene Fruchtwand an der Zusammensetzung der Verbreitungseinheit beteiligt. Oft bemerken wir noch verkümmerte Reste der Blütenhülle, denen aber keinerlei Funktion mehr zukommt. Die Fruchtwand umschließt einen, selten mehrere Samen. Bei manchen Pflanzen, z. B. bei *Coronilla varia*, *Acer*, den Labiaten und den Umbel-

¹ Von διασπείρω (diaspeiro) = ich säe aus.

liferen, spalten sich die Früchte in Teile auf, dann nehmen nur entsprechende Bruchstücke an der Zusammensetzung der Verbreitungseinheit teil. Neben den Glieder- und Spaltfrüchten stellt man auch die echten Sammelfrüchte, wie diejenigen von *Rubus*, die durch Verkopplung mehrerer Früchte entstehen, hierher.

Die Fruchtformen, die wir als Achäne, Caryopse, Nuß, Beere, oder Steinfrucht bezeichnen, stimmen trotz der verschiedenen Ausbildung ihrer Gewebeschichten in ihrer Zusammensetzung völlig überein.

4. Früchte mit Blütenorganen. Bei dieser Form der Verbreitungseinheit löst sich die Frucht zusammen mit anderen, völlig erhalten gebliebenen, oft sogar postfloral vergrößerten Blütenorganen von der Mutterpflanze los. So ist bei den als Äpfel, Birnen und Hagebutten bekannten Verbreitungseinheiten der Blütenboden stark entwickelt und umhüllt die ganze Frucht. Die Früchte von *Origanum vulgare* und *Anthyllis vulneraria* fallen mit dem Kelch, und diejenigen von *Linnaea borealis* und *Tilia* (Abb. 19, Fig. 9) mitsamt den Vorblättern ab. Die Hülsen von *Trifolium badiu*m, *T. alpinu*m und andern Pflanzen wiederum werden auf ihrer Wanderschaft von der ganzen Blütenhülle begleitet, und bei *Anacardium* spielt der postfloral fleischig gewordene Blütenstiel als Bestandteil der Verbreitungseinheit eine wichtige Rolle.

5. Fruchtstände oder Teile von solchen. Die Verbreitungseinheiten von *Phalaris*, Section *Homorphae* z. B. bestehen aus mehreren Ährchen, und bei *Aegylops ovata* und Verwandten fällt die Ähre als Ganzes ab (Abb. 11).

6. Zweige und ganze Pflanzen. Besonders unter den Arten von Trockenfloren kommt es vor, daß sogar ganze Pflanzen, oberirdische Sprosse oder Teile von solchen, als Verbreitungseinheiten funktionieren. Wir erwähnen als Beispiele *Seseli tortuosu*m, *Eryngium campestre* (Abb. 20) und *Hedypnois cretica*, die alle der Mittelmeerflora angehören.

β) Vegetative Verbreitungseinheiten

Die Brutkörper lösen sich meist ohne besondere Begleitorgane von der Mutterpflanze los, zeigen aber wesentliche Unterschiede in bezug auf die Morphologie und Entwicklungsstufe ihrer Knospen. Es lassen sich darnach folgende Formen unterscheiden:

1. Brutknollen. Sie sind meist kurze, fleischig-angeschwollene Sproßteile von rundlicher Form, in denen Reservestoffe aufgespeichert werden. Ihre Blattorgane sind stark reduziert und erscheinen oft als schuppenförmige, häutige, trockene Niederblätter, die leicht abfallen oder ganz unterdrückt bleiben. Ihre noch unentwickelten Knospen be-

zeichnet man als Augen. Diese sind, wie bei *Ranunculus ficaria*, in der Einzahl, oder wie bei der Kartoffelknolle (*Solanum tuberosum*), in der Vielzahl vorhanden. Knollenförmige Blattbildungen finden wir bei *Malaxis paludosa*. Wir bezeichnen sie zum Unterschied von den Brutknollen, welche aus dem Sproß hervorgehen, als Brutknöllchen.

2. Brutzwiebeln. Die zwiebelartigen Verbreitungseinheiten bestehen aus einem äußerst kurzen Stamm, von dem aus nach oben fleischige Blätter und nach unten Wurzeln ausgehen. Die Blätter umfassen oder bedecken wenigstens teilweise den stark verkürzten Stamm mit dem Vegetationspunkt. Sie sind auch Speicherorgane für die Reservestoffe. Brutzwiebeln erzeugen: Verschiedene *Allium*-Arten ((Abb. 1, Fig. 1), *Fritillaria*, *Gagea* u. a. Pflanzen.

3. Turionen. Viele Wasserpflanzen, so *Myriophyllum verticillatum* (Abb. 1, Fig. 2) und *Potamogeton*- und *Utricularia*-Arten bilden Knospen von länglicher oder rundlicher Gestalt aus, die sich im Herbst oder im Laufe des Winters infolge Absterbens der sie tragenden Organe von der Mutterpflanze ablösen. Ihre Blätter sind sehr klein und von lederartiger Beschaffenheit.

4. Laubspresse. Die vegetativen Knospen wachsen bei manchen Arten schon auf der Mutterpflanze zu kleinen Pflänzchen aus, die dann auf die Erde abgesetzt werden. Hierher gehören *Poa bulbosa*, *P. alpina* (Abb. 1, Fig. 3) und häufig auch *Polygonum viviparum*. Manche Begonien-Arten und beispielsweise auch *Cardamine pratensis* erzeugen an den Blättern solche Gebilde, die wir analog zu den Brutknöllchen Laubspößchen nennen wollen.

5. Individuen der Ausläufer (Stolonen). Die Ausläufer sind dünne, niederliegende, aus einer unterirdischen Achse oder aus den grundständigen Internodien einer oberirdischen Achse entspringende Seitensprosse. An den oft durch lange Internodien getrennten Knoten oder an den Enden der Triebe entwickeln sich junge Sprosse und Wurzeln. Die jungen Pflanzen verlieren schließlich durch Absterben der Internodien ihren Zusammenhang mit der Mutterpflanze. Während z. B. *Ranunculus reptans* (Abb. 1, Fig. 4), *Potentilla reptans*, *Ajuga reptans* und *Hieracium pilosella* oberirdische Ausläufer hervorbringen, verlaufen diejenigen von *Agropyron repens*, *Poa pratensis* und *Epilobium alsinifolium* unterirdisch.

Es gibt Pflanzen, die in manchen Gegenden selten, oder überhaupt nie Samen hervorbringen und sich daselbst nur durch ihre vegetativen Verbreitungseinheiten halten und ausbreiten. Dies ist in Mitteleuropa z. B. bei *Saxifraga cernua*, *Lysimachia nummularia* und ganz besonders bei der als Wasserpest verpönten *Elodea canadensis* der Fall.

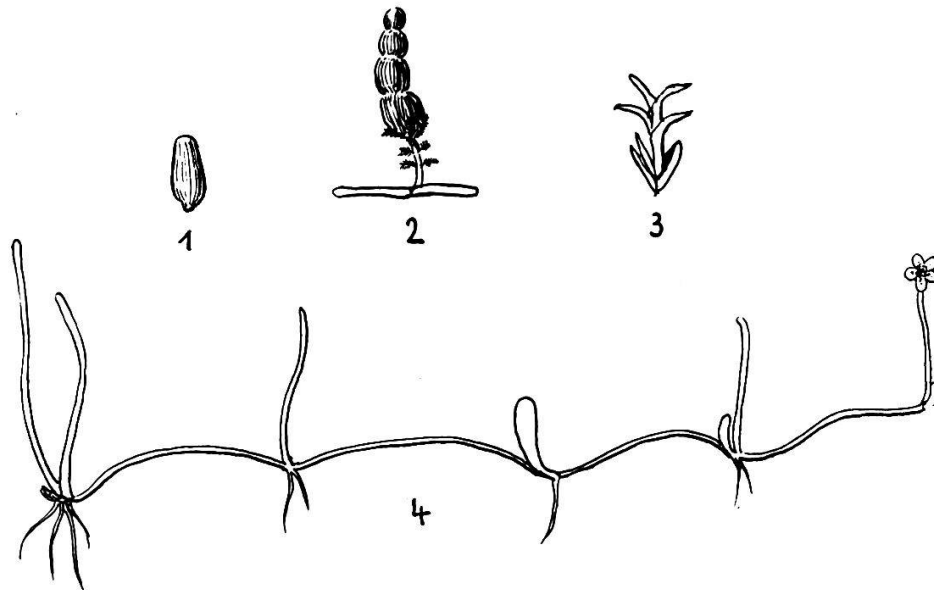


Abb. 1. Vegetative Verbreitungseinheiten. 1. Bulbille von *Allium vineale*. 2. Turione von *Myriophyllum verticillatum*. 3. Laubsproß von *Poa alpina*. 4. Oberirdische Ausläufer von *Ranunculus reptans*. (Nach der Natur.)

b) Viviparie

Namentlich unter den Monokotyledonen treffen wir Pflanzen, die zwar blühen, aber keine Samen bilden. An Stelle derselben entwickeln sie regelmäßig kleine Laubsprosse oder Bulbillen, die wie Früchte abfallen und sich am Boden bewurzeln. Diese Erscheinung bezeichnet man als Viviparie. Die bekanntesten Vertreter sind jedenfalls *Poa alpina* f. *vivipara* und *Poa bulbosa*. Ebenso ausgeprägt ist die Erscheinung bei *Deschampsia caespitosa* ssp. *litoralis* var. *rhenana*. Bei diesen Pflanzen wandeln sich die Ährchen mit ihren Spelzen in kleine Tochterpflänzchen um, indem die Spelzen zu Laubblättern werden. Bei der bekannten *Agave americana* und *A. rigida* var. *sisalana* bilden sich aus einem verhältnismäßig kleinen Teil der Blüten zwar Früchte mit Samen; die meisten wachsen aber ohne Befruchtung zu kleinen Pflänzchen aus und lösen sich an Stelle der Samen von der absterbenden Mutterpflanze ab. Kleine Zwiebelchen, sogenannte Bulbillen, trifft man auf den Blütenständen von *Allium scordoprasum*, *A. vineale*, *A. carinatum*, *A. oleraceum*, *Lilium bulbiferum*, *Cardamine bulbifera*, *Polygonum viviparum* usw. Die Blüten von *Ranunculus ficaria* fruchten ebenfalls selten; aber die Bulbillen bilden sich meist außerhalb der Blütenregion.

c) Polydiasporie

Viele Pflanzen bilden zwei- oder mehrerlei Formen von Verbreitungseinheiten aus. Diese können demselben oder verschiedenen Typen

angehören. Handelt es sich wie bei *Calendula* (Abb. 2) um Früchte, so bezeichnet man die Erscheinung als Heterocarpie. *Calendula arvensis* erzeugt z. B. dreierlei verschiedene Früchte im selben Körbchen. Die äußern sind kahnförmig und auf dem Rücken stark stachelig, diejenigen aus der mittleren Region schwach kahnförmig, ohne Stacheln, und die innersten wurmförmig und stachellos. Bei der im wärmeren Mittelmeergebiet heimischen *Daucus aureus* und bei andern Arten derselben Gattung sind nur die äußeren Früchte von gut ausgebildeten Stacheln besetzt, bei den innern sind sie verkümmert.

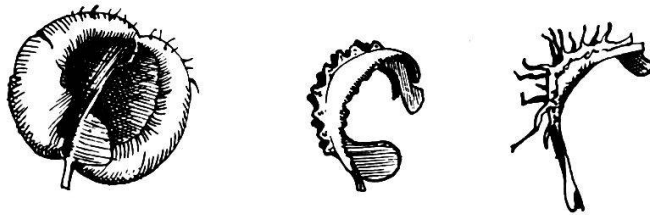


Abb. 2. Heterokarpie bei der Ackerringelblume (*Calendula arvensis*). Kahnfrucht, Ringelfrucht (Larvenfrucht) und Hakenfrucht. (Nach der Natur, vergrößert.)

Sogar die Ausbildung von verschiedenen Teilfrüchtchen, sogenannte Heteromerikarpie, kommt vor. Sie tritt bei *Torilos nodosa* (Abb. 3) besonders auffällig in Erscheinung. In der gleichen Frucht ist die nach außen gekehrte Hälfte mit borstigen Stacheln bewehrt, die innere dagegen nur von kurzen, stumpfen Warzen besetzt.



Abb. 3. Heteromerikarpie bei *Torilis nodosa*. Äußere Teilfrucht bestachelt, innere höckerig. (Nach der Natur, vergrößert.)

Auch Verbreitungseinheiten verschiedener organischer Zusammensetzung werden angetroffen. So gibt die mediterrane *Hedypnois cretica* zur Reifezeit nur die innern, pappustragen Früchte des Körbchens frei, die äußern, pappuslosen Früchte werden von den Hüllblättern zurückgehalten und bilden mit dem Fruchtkörbchen und dem oberen aufgeblasenen Schaftstück desselben eine Verbreitungseinheit. Ebenso finden sich bei *Scandix* und der verwandten *Cyclotaxis* in der Mitte jedes Döldchens ein bis mehrere Früchtchen, die auch zur Reifezeit nicht

abfallen, sondern zusammen mit der ganzen fruchtreifen Pflanze vom Wind verweht werden. Noch komplizierter liegen nach Sernander (1906, S. 234) die Verhältnisse bei der afrikanischen Pflanze *Fedia cornucopiae*. Ihr reichverzweigter Fruchtstand ist regional gegliedert. Jede Region trägt besondere Fruchtformen. In der untern Region sitzen Früchte, die bei der Reife von den Blattachsen am Grund der Sprosse vollständig eingefaßt werden. Sie lösen sich in Verbindung mit den strohartigen, verdickten, an den Knoten leicht abbrechenden Zweigstücken von der Mutterpflanze ab. In der obern Region des Fruchtstandes kommen 3 Grundformen von Früchten vor. 1. solche mit einem Saum, der zwei nach außen gebogene Flügel trägt und aus dem Kelch hervorgegangen ist. 2. Schalenfrüchte von gleicher organischer Zusammensetzung, aber verkümmerten Kelchzipfeln, von korkiger Beschaffenheit und mit zwei großen Lufträumen. 3. schmale kleine Früchte mit ölhaltigem Anhängsel. Zwischen allen drei Formen gibt es außerdem Übergänge.

Häufig entstehen die verschiedenen Verbreitungseinheiten nicht gleichzeitig, sondern die einfach organisierten folgen sekundär auf die komplizierteren. So zerbricht die Ähre von *Hordeum murinum* zunächst in Teilstücke, die in ihrem obern Teil drei Ährchen tragen. Später fallen daraus Verbreitungseinheiten, die aus einer Karyopse, der Glumae und der Palaea bestehen, aus. Von den Wandersprossen von *Seseli tortuosum* und *Eryngium campestre* (Abb. 20) lösen sich während der Wanderung die Früchtchen ab und können noch weiter verbreitet werden.

Häufig sind Pflanzen, die gleichzeitig generative und vegetative Verbreitungseinheiten ausbilden. Zu diesen gehören *Allium carinatum*, *Fragaria vesca*, *Potentilla reptans* u. a.

Gelegentlich stößt die morphologische Erfassung der Verbreitungseinheiten auf erhebliche Schwierigkeiten und verlangt eingehende Untersuchungen. Eine wertvolle Studie über die Ausbildung von Verbreitungseinheiten lieferte z. B. A. Camus (1935) für die Gramineen.

2. Die Verbreitungsmittel

Die Notwendigkeit von speziellen Vorrichtungen für die Verbreitung der Keime führt zur Um- und Ausbildung von bestimmten Organen als sogenannte Verbreitungsmittel. An den Samen selber kann das äußere Integument zum Verbreitungsmittel ausgebildet werden. So verwandelt es sich bei *Evonymus*, *Taxus* und vielen Samen tropischer Pflanzen in einen saftig-fleischigen Arillus, der von Tieren gerne verzehrt wird und dadurch die Verbreitung der Samen bewirkt. Bei den Rhododendren der Alpen, den meisten Orchideen und gewissen Strandpflanzen

wiederum, bildet sich zwischen der Samenschale und dem Samenkern ein Luftraum, der das spezifische Gewicht des Samens wesentlich herabsetzt. Der Samenstiel, die Raphe, der Kamm oder der Mund (Mikropyle) mancher Samen entwickeln sich zu ölführenden Nabelschwielen, die von Ameisen sehr begehrt werden. In der Regel haben alle diese zu Verbreitungsmitteln gewordenen Organe der Samen keinerlei Einfluß auf deren Weiterentwicklung mehr und dienen somit einzig und allein der Verbreitung derselben. Die Zapfen von *Juniperus* und *Phyllocladus* werden fleischig und locken dadurch ebenfalls Tiere an. Unter den Angiospermen wiederum gibt es zahlreiche Arten, bei denen alle Gewebeschichten der Fruchtwand bis zur Samenreife fleischig werden oder sonst eine starke Änderung erfahren. Ihre Frucht verwandelt sich vielfach in eine Beere, indem die ganze Fruchtwand fleischig wird. Bei den Steinobstarten wird das Endocarp hart und übernimmt den Schutz des Samens, während sich das Mesokarp vergrößert und in eine saftig fleischige Schicht umwandelt, die von einem meist dünnen Epikarp gegen außen abgeschlossen wird. Aus dem Epikarp gehen bei manchen Früchten auch Haarbildungen, Flügel, Drüsen, die Klebstoffe absondern, hakenartige Organe oder Schwimmvorrichtungen hervor. Die Geraniaceen, Anemonen und viele Rosaceen zeigen uns, daß auch der Griffel nach dem Verblühen sich zu einem Flugapparat einer Haft- oder Schleudervorrichtung umbilden kann. Ferner werden Kelche, Hoch- und Vorblätter bei vielen Pflanzen, besonders bei Gramineen, zu Flugorganen, nachdem sie ihre Bedeutung für die Blüte verloren haben. Bei *Eryngium campestre* (Abb. 20) dienen nach dem Absterben selbst die Laubblätter noch als Verbreitungsmittel, und durch stark verlängerte, dünne Sproßachsen werden auf vegetativem Wege entstandene Tochterpflanzen in der ähnhern Umgebung der Mutterpflanze plaziert.

3. Die Bereitstellung der Verbreitungseinheiten für den Transport

Der Abtransport der Verbreitungseinheiten von den Mutterpflanzen wird in der Regel durch sowohl räumlich, als auch zeitlich günstige Bereitstellung derselben wesentlich erleichtert oder gar gefördert.

a) Die räumliche Bereitstellung

Die meisten Pflanzen sind ärokarp, d. h. sie reifen ihre Früchte an den oberirdischen Sproßteilen. Unter ihnen überwiegen wiederum diejenigen, die sie an den Jahrestrieben tragen. Es gibt aber namentlich in den Tropen und Subtropen eine große Zahl kaulikarper² Pflanzen, wie die Kaffeesträucher (Abb. 4) der Kakao- und der Judasbaum

² = kauliflor.

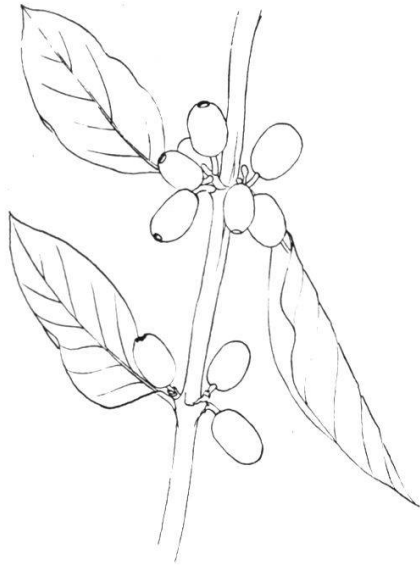


Abb. 4. Kaulikarpie beim Kaffeebaum (*Coffea*). (Nach der Natur.)



Abb. 5. Kaulikarpie beim Judasbaum (*Cercis siliquastrum*). (Aufn. des Verf.)

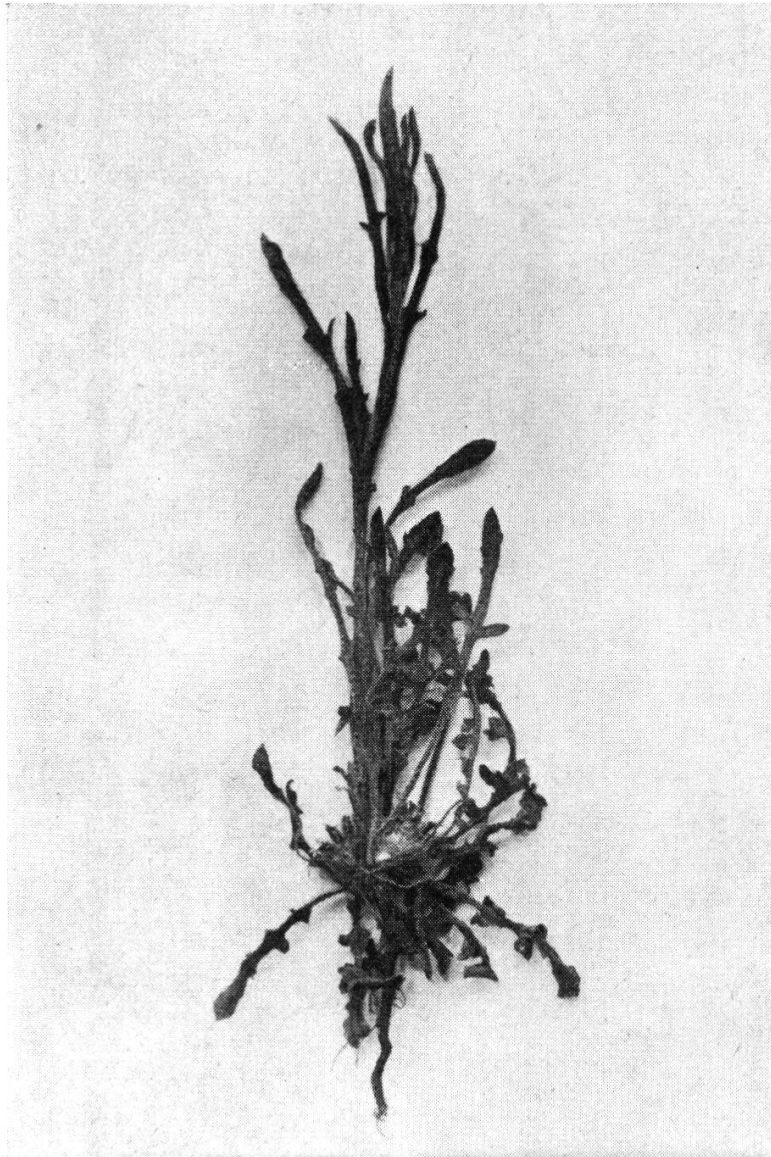


Abb. 6. Basikarpie bei *Centaurea melitensis*.
(Aus P. Müller [-Schneider], 1933)

(Abb. 5), deren Früchte am Stamm oder an älteren Ästen sitzen. Eine interessante Erscheinung ist ferner die Basikarpie einiger Alpen-, Step-
pen- und Wüstenpflanzen, bei denen alle oder doch ein Teil der Früchte
direkt über der Erde oder in der Nähe der Hauptsproßachse sitzen, wie
das bei *Carlina acaulis*, *Centaurea melitensis* (Abb. 6) und *Ammochloa*
involucrata der Fall ist.

Die Verbreitungseinheiten können ferner mit der Umwelt direkt in
Verbindung stehen oder in kapselartigen Behältern ruhen und recht
verschieden auf der Mutterpflanze angeordnet sein. Darnach unterschei-
den wir in Anlehnung an frühere Veröffentlichungen (P. Müller
[-Schneider], 1933, und R. Molinier et P. Müller [-Schnei-
der], 1938) folgende Bereitstellungstypen:

I. Gruppe: Pflanzen, deren Verbreitungseinheiten frei am Sproß stehen oder hängen und deshalb von den Verbreitungsagentien direkt erfaßt werden können.

1. *Acer-Typus*. Die Verbreitungseinheiten sind über den größten Teil des aufrechten Sprosses verteilt, der hoch über die Krautschicht emporragt. (*Acer*, *Fraxinus excelsior*).

2. *Taraxacum-Typus*. Die Pflanzen gehören der Krautschicht an. Ihre Verbreitungseinheiten sind am obern Ende des aufrechten Sprosses konzentriert. Häufig werden sie auch durch beträchtliche, post-florale Verlängerung des Fruchträgers über die Krautschicht hinausgehoben (*Petasites*, *Pulsatilla*, *Tussilago*) (Abb. 18).

3. *Medicago-Typus*. Bei diesem Typus sind die Verbreitungseinheiten über den größten Teil des aufrecht stehenden oder nieder liegenden Sprosses verteilt. (*Rumex bucephalophorus* [Abb. 37], *Agri-monia eupatoria*, *Medicago marina*).

4. *Sorbus-Typus*. Bei den hierher gehörenden Pflanzen ist die Verteilung der Verbreitungseinheiten auf dem Sproß beliebig, sie sind aber dank leuchtender Farben weithin sichtbar (*Junipers*, *Magnolia*, *Ilex*).

II. Gruppe: Pflanzen, deren Verbreitungseinheiten bis zu ihrer Verbreitung in kapselartigen Behältern ruhen. Als Behälter funktionieren meist echte Kapseln, die aus der Fruchtwand hervorgehen. Oft aber bilden auch Teile der Blütenhülle, wie die persistierenden Labiatenkelche und die Vor- und Hochblätter, wie sie namentlich bei manchen Umbelliferen und speziell bei den Compositen zu finden sind, sogenannte biologische Kapseln.

Das Öffnen der Behälter ist meist von den Witterungsverhältnissen abhängig. Am häufigsten werden die Öffnungsbewegungen durch Austrocknung verursacht. Wenn sich die Behälter bei Befeuchtung mehr oder weniger schnell wieder schließen und bei trockener Witterung erneut öffnen, wie das z. B. bei *Silene cucubalus* und *Carlina acaulis* der Fall ist, bezeichnet man die Erscheinung als Xerochasie³ (P. Ascherson 1892). Gerade das Gegenteil der Xerochasie ist die Hygrochasie⁴ (P. Ascherson 1892). Die hygrochastischen Behälter öffnen sich also bei Befeuchtung und schließen sich beim Austrocknen wieder. Zunächst schien es, als ob die hygrochastischen Öffnungsmechanismen nur seltene Ausnahmen wären. Je mehr sich aber die verbreitungsbiologischen Untersuchungen auf Steppen- und Wüstenpflanzen ausdehnen, um so mehr Pflanzen mit solchen Öffnungsmechanismen werden bekannt (siehe Zohari 1930 und 1937, Müller [-Schneider] 1936, Braun-Blanquet 1949). Zu den bekanntesten Vertretern gehören: die Rose von Jericho (*Anastatica hierochuntica*), *Odontospermum* und *Prunella*. Es

³ Von ξηρός (xeros) = trocken, χαίρειν (chainein) = klaffen.

⁴ Von ὑγρός (hygros) = feucht.

gibt aber z. B. auch Vertreter der Hygrochasia unter den *Lepidium*-, *Iberis*-, *Astragalus*-, *Mesembrianthemum*-, *Prunella*-, *Salvia*- und *Plantago*-Arten.

1. *Plantago-Typus*. Die Behälter bleiben bis zur Verbreitung der Verbreitungseinheiten geschlossen. Sie werden erst durch das Agens, das eine Art Deckel oder Haube abhebt, geöffnet (*Anagallis arvensis*, *Plantago major*).

2. *Vicia-Typus*. Die Behälter, welche die Verbreitungseinheiten einschließen, öffnen sich, indem sie der Länge nach aufspalten und jene herausfallen lassen (*Diplotaxis*, *Vicia*, *Lathyrus*).

3. *Fumana-Typus*. Die Öffnung des Behälters der Verbreitungseinheiten ist erdwärts gerichtet (*Primula vulgaris*, *Helianthemum vulgare*).

4. *Silene-Typus*. Die Verbreitungseinheiten lagern in nach oben sich öffnenden, becherförmigen Behältern, aus denen sie nur durch stärkere Erschütterungen oder Luftwirbel hinausbefördert werden können (*Silene*, *Primula elatior*, *Campanula*).

5. *Orchis-Typus*. Die Entleerung der Samenbehälter erfolgt durch schmale, seitliche Spalten (Abb. 7). Sie stehen meist aufrecht, können aber wie bei *Epipactis palustris* auch überhängen und leicht beweglich sein.



Abb. 7. Durch seitliche Spalten sich öffnende Fruchtkapsel des Frauenschuh *Cypripedium calceolus*. (Nach der Natur, etwas vergrößert.)

6. *Salvia-Typus*. Die Entleerung der Behälter erfolgt durch große, seitliche Öffnungen. Bei manchen Pflanzen, so bei den *Thymus*- und *Sideritis*-Arten sind dieselben vielfach durch einen Haarkranz verschlossen, der verhindert, daß die Verbreitungseinheiten schon bei geringen Erschütterungen ausfallen.

Den ärokarpen Arten stehen die hydrokarpen und geokarpen gegenüber, die ihre Samen im Wasser bzw. in der Erde reifen. Hydrokarp sind *Najas*, *Nymphoides peltata*, *Myriophyllum* usw. Sie sind nur in verhältnismäßig geringer Zahl vertreten. Allgemein bekannt ist die Geokarpie der Erdnuß (*Arachis hypogaea*). Die Blütenstiele dieser Pflanzen verlängern sich nach dem Verblühen der Blüten beträchtlich

und drücken die reifenden Früchte in die Erde, wo sie erst ganz ausreifen. Dasselbe geschieht auch bei *Trifolium subterraneum* (Abb. 8) und *Faktorovskya Aschersoniana*. Zohari (1937) hat gezeigt, daß sich bei *Faktorovskya* nur Samen bilden, wenn die Fruchtknoten mit der Erde in Berührung kommen können. Nach demselben Autor sind bei den Araceen *Biarum angustatum* und *B. Pyrami* sowohl die Blüten als auch die Früchte während ihrer ganzen Entwicklung unterirdisch.

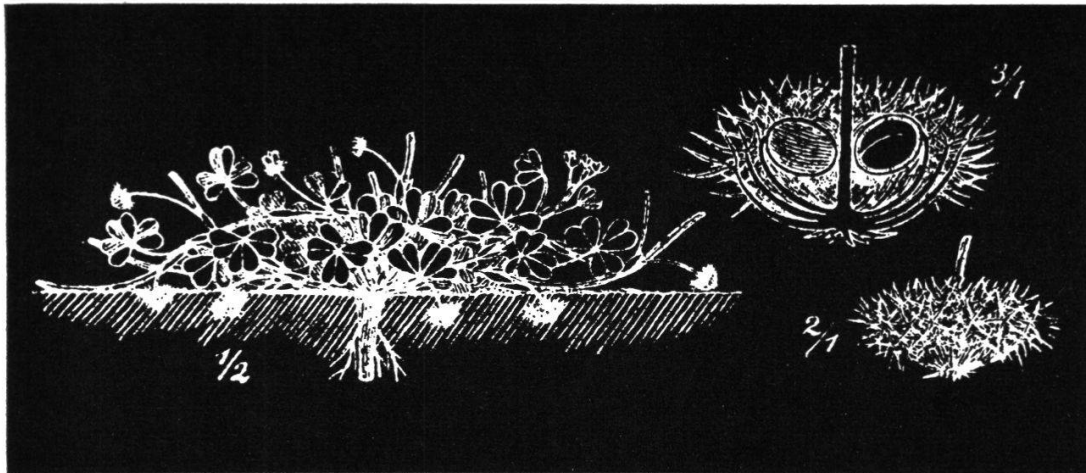


Abb. 8. Geokarpie bei *Trifolium subterraneum*. (Nach Ulbrich, 1928.)

Es gibt auch amphikarpe Pflanzen. Sie bilden ober- und unterirdische Früchte aus. Zu ihnen gehören *Vicia amphicarpa* (Abb. 9), *Pisum fulvum* var. *amphicarpum* und *Catananche lutea*.

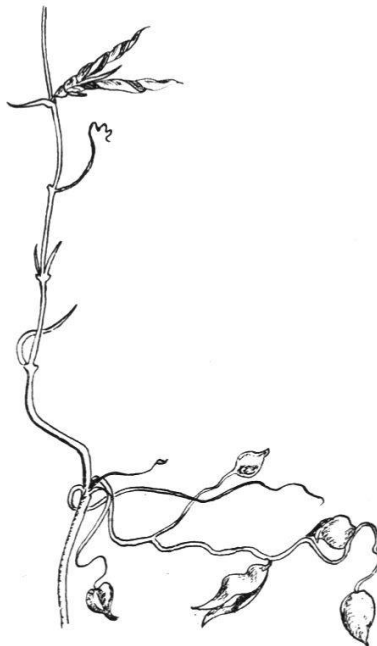


Abb. 9. Amphikarpie. *Vicia amphicarpa* mit ober- und unterirdischen Früchten. (Nach der Natur, verkleinert.)

Oft kommt es vor, daß die Bildung oberirdischer Blüten unterbleibt und scheinbare Geokarpie entsteht. Bei *Emex spinosa* (Murbeck 1901) werden durch Kontraktion der Wurzeln die Früchte der untern Sproßpartie unter den Boden gezogen. Die unterirdischen Früchte sind größer oder etwas anders geformt als die oberirdischen.

Die vegetativen Verbreitungseinheiten werden ebenfalls z. T. über, z. T. unter der Erde ausgebildet. Dagegen sind keine Arten bekannt, die sie bis zur Verbreitung in eigens hiefür bestimmten Behältern zurückbehalten.

b) Die zeitliche Bereitstellung

Während in den nördlichen und südlichen Gegenden der kalte Winter, in den subtropischen Steppen und Wüstengebieten der trockene Sommer das Wachsen und Blühen verunmöglicht, kann die Verbreitung der Keime zu allen Jahreszeiten erfolgen. Doch ist zu beachten, daß die Verbreitungsverhältnisse sich im Laufe des Jahres fast überall stark verändern. In den gemäßigten Zonen z. B. erleichtert der Laubfall im Herbst den Zutritt der Winde zu den Früchten vieler Bäume, die herrschenden Windströmungen wechseln ihre Richtung und Stärke, das fließende Wasser versiegt oder gefriert, der Regen setzt aus oder fällt in Form von Schnee, und viele Tiere suchen andere Gegenden auf; ja die Kaltblütler unter ihnen verkriechen sich sogar mit dem Eintritt der Kälte. Weil aber immer Verbreitungsagentien vorhanden sind, erfolgt tatsächlich zu allen Jahreszeiten eine Verbreitung von Keimen.

Im Bereiche der gemäßigten und kalten Klimazone reift die größte Zahl der Pflanzen ihre Samen und Brutkörper im Sommer und Herbst. Während aber die einen ihre Verbreitungseinheiten nach der Reife sofort abgeben, gibt es andere, die sie oft noch lange auf sich behalten.

Die sofortige Abgabe der Keime wird als Tachysporie, die verzögerte als Bradysporie bezeichnet (Sernander 1901). Dank der Bradysporie erstreckt sich die Verbreitung der Keime bei vielen außertropischen Arten bis tief in den Winter hinein. So können wir den ganzen Winter über Früchte von *Ligustrum vulgare*, *Rosa canina*, *Lysimachia vulgaris*, *Fraxinus excelsior* usw. auf ihren Mutterpflanzen finden. Sie sind Wintersteher im Sinne Sernanders (1901 und 1927). Manche Alpenpflanzen, wie *Gentiana nivalis*, *Sibbaldia procumbens*, *Arctostaphylos alpina*, werden jedoch vom Schnee völlig zugedeckt, bevor alle ihre Samen verbreitet sind. Bei solchen Schneeschützlingen kann die Keimverbreitung erst nach der Schneeschmelze im Mai, Juni oder Juli wieder ihren Fortgang nehmen. Unterdessen hat in der Ebene im März und April der Winterblüher *Hedera helix* die Beeren gereift und bietet den Amseln damit die ersten frischen Beerenfrüchte des Jahres. Am Waldrand trägt

der Wind jetzt auch die Früchte der Waldrebe, *Clematis vitalba*, und am Seestrand die Verbreitungseinheiten der Schilfpflanzen, *Phragmites communis*, weg. Von den Frühblühern reifen *Populus tremula*, *Salix caprea*, *Erophila verna*, *Holosteum umbellatum* und *Tussilago farfara* z. T. ihre Samen bzw. Früchte, schon bevor der April zu Ende geht, und bereits im Blütenmonat Mai ist die Zahl der Pflanzen mit neugereiften Früchten recht groß. Die Brutkörper dagegen lösen sich in der Regel erst in der 2. Jahreshälfte von den Mutterpflanzen ab.

III. Die Verbreitungstypen und ihre Wirksamkeit

Die Pflanzen nützen die Verbreitungsagentien auf prinzipiell verschiedene Weise. Während z. B. bei den einen die Verbreitungseinheiten sich mittelst Haftvorrichtungen an Pelztierchen anhängen, bieten andere Nahrung, die bewirkt, daß die Keime von den Tieren in den Darmkanal aufgenommen und mit dem Kote wieder ausgeschieden werden. Immer aber beschreiten viele Arten denselben, für sie eigentümlichen Weg, um die Verbreitung ihrer Keime zu erwirken und repräsentieren dadurch einen bestimmten Verbreitungstypus. Die Zahl der Verbreitungstypen ist groß, und es ist daher notwendig, sie nicht nur zu beschreiben, sondern auch zu klassifizieren.

Weil nun alle Vorkehrungen der Pflanzen für die Keimverbreitung sich in erster Linie nach dem Verbreitungsagens zu richten haben, fassen wir alle Verbreitungstypen, bei denen dasselbe Verbreitungsagens (s. I.) wirksam ist, zu einer Klasse zusammen. Den wenigen wesensverschiedenen Verbreitungsagentien entsprechend gibt es daher folgende Verbreitungstypen-Klassen:

1. Selbstverbreiter (Autochoren) ⁵
2. Durch die Schwerkraft wandernde Pflanzen (Barochoren) ⁶
3. Windwanderer (Anemochoren) ⁷
4. Wasserwanderer (Hydrochoren) ⁸
5. Tierwanderer (Zoochoren) ⁹
6. Mit Hilfe des Menschen wandernde Pflanzen (Anthropochoren) ¹⁰.

Den Selbstwanderern oder Autochoren werden oft alle andern Klassen als Fremdwanderer oder Allochoren ¹¹ gegenübergestellt.

Unter den Verbreitungstypen selbst unterscheiden wir Haupt- und Untertypen. Bei den Vertretern eines Haupttypus erfolgt die Verbreitung der Keime auf prinzipiell übereinstimmende Weise. Die Haupttypen werden daher ebenfalls durch wissenschaftliche Kunstausrücke benannt, und zwar allgemein durch eine der Klassenbezeichnung voranzustellende Silbe, die nach Möglichkeit auf die Eigenart des Verbreitungsmodus hinweist. So bezeichnen wir Zoochoren, deren Verbreitungseinheiten sich an Tieren verankern können, als Epizoochoren, und diejenigen, deren Keime einen Darmkanal zu passieren imstande sind, als Endozoochoren.

⁵ Von αὐτός (autos) = selbst, χορέω (choreo) = ich wandere.

⁶ Von βάρος (baros) = Schwere.

⁷ Von ἄνεμος (anemos) = Wind.

⁸ Von ὕδωρ (hydor) = Wasser.

⁹ Von ζῷον (zoon) = Tier.

¹⁰ Von ἄνθρωπος (anthropos) = Mensch.

¹¹ Von ἄλλος (allos) = ein anderer.

Die Unterscheidung der Untertypen beruht zumeist auf stark in Erscheinung tretenden, aber keinen speziellen Verbreitungsmodus bedingenden morphologischen Eigenheiten der Pflanzen.

Wenn wir jedoch den Verbreitungsmodus besonders hervorheben wollen, sprechen wir von autochorer, anemochorer, epi- und endozochorer Verbreitung, bzw. von Autochorie, Anemochorie, Epi- und Endozochorie usw.

1. Die Selbstverbreiter (Autochoren)

Unter den Selbstverbreitern gibt es Selbstableger, die ihre Verbreitungseinheiten durch Wachstum und Wachstumsbewegungen direkt an den Keimplatz legen, ferner Selbststreuer, die sie von sich wegschleudern, wegstoßen oder wegspritzen, und Kriecher, deren Verbreitungseinheiten Kriechbewegungen auszuführen imstande sind.

a) *Selbstableger* (Blastautochoren) ¹²

Innerhalb offener Pflanzengesellschaften, wie wir sie auf Kiesplätzen, Schutt- und Geröllhalden, an Felsen und Mauern, besonders aber in den Steppen und Wüsten finden, beobachten wir, daß die fruktifiktiven oder vegetativ-fruktifiktiven Achsen vieler Pflanzen zunächst nicht aufwärts streben, sondern sich nach allen, oft auch nur nach einer Richtung dem Boden anschmiegen. Ein einziges Pflanzenindividuum deckt bald eine relativ große Fläche. Die abfallenden Verbreitungseinheiten können so in Entfernungen von 50, 100 und mehr Zentimeter vom Wurzelort der Mutterpflanzen zu Boden gelangen. Nach S e r n a n d e r (1906, S. 318) bedecken Individuen von *Stenhammaria maritima* sogar kreisförmige Flächen von 1,5 bis 2 m Durchmesser. Wiederholt sich der Vorgang durch mehrere Generationen hindurch, so können die jüngsten Nachkommen schon recht weit von der Stammpflanze entfernt sein. Derselbe Verbreitungsmodus ist auch bei *Polygonum aviculare* zu beobachten. Bei besonders ausgeprägten Vertretern dieses Verbreitungstyps kommen noch geotrope Wachstumsbewegungen der Fruchstiele hinzu. So verlängern sich die Fruchstiele der zierlichen Mauerpflanze *Linaria cymbalaria* kurz vor der Fruchtreife stark und wenden sich der Mauer zu. Zuletzt schieben sie die Fruchtkapseln tief in die Mauerritzen hinein. Wenn diese sich öffnen, rollen die Samen direkt an den Keimplatz. *Linaria spuria*, *Anagallis arvensis*, *Veronica persica* und *Veronica hederifolia* verhalten sich ähnlich wie *Linaria cymbalaria*, ohne allerdings dieselbe Vollkommenheit zu erreichen. Selbstableger sind auch die geokarpen und amphikarpen Pflanzen wie *Trifolium sub-*

¹² Von βλαστάνω (blastano) = ich wachse.

terraneum (Abb. 8) und *Vicia amphicarpa* (Abb. 9), deren unterirdisch ausreifende Samen durch Wachstum der Sproßteile, die noch vor der Keimung absterben, von der Mutterpflanze entfernt werden.

Durch Selbstablegung verbreiten sich ferner alle Pflanzen mit Ausläufern; denn sie entfernen ihre auf vegetativem Wege gebildeten Verbreitungseinheiten ebenfalls durch Verlängerung der Sproßachsen und durch Wachstumsbewegungen. Daß die Walderdbeere (*Fragaria vesca*) mittelst ihrer Ausläufer ganze Wanderungen vollzieht, ist allbekannt. Im übrigen sind die Ausläufer je nach Pflanzenart und Standort der Mutterpflanzen recht verschieden lang.

Es wurden folgende Längen gemessen (z. T. nach Kerner 1898, S. 550):

	m	
<i>Saxifraga aizoon</i>	0,04	
<i>Saxifraga cuneifolia</i>	0,06	
<i>Viola odorata</i>	0,13	
<i>Ajuga reptans</i>	0,2	
<i>Hieracium pilosella</i>	0,3	
<i>Lysimachia nemorum</i>	0,4	
<i>Sieversia reptans</i>	0,5	
<i>Lithospermum purpureo-coeruleum</i>	0,56	
<i>Potentilla anserina</i>	1,1	
<i>Ranunculus reptans</i>	1,3	(12 Individuen)
<i>Glechoma hederacea</i>	1,3	
<i>Rubus saxatilis</i>	1,4	
<i>Potentilla repens</i>	1,5	(12 Individuen)
<i>Vinca major</i>	2,0	
<i>Fragaria vesca</i>	2,6	(10 Individuen)
<i>Rubus caesius</i>	3,2	
<i>Rubus bifrons</i>	6,5	
<i>Phragmites communis</i>	20,0	

b) Selbststreuer (Ballautochoren)¹³

Die Verbreitungseinheiten der Selbststreuer, meist nackte Samen, liegen bis zum Moment der Ausstreuung zwischen lebenden oder toten Geweben, in denen mit fortschreitender Reife immer größere Spannungsunterschiede entstehen. Schließlich reißen diese an einer hierfür vorausbestimmten Stelle explosionsartig auf, die Spannungen gleichen sich biltzschnell aus und liefern Kräfte, die ein Fortschleudern, Fortschießen, Fortschwippen oder Fortspritzen der Samen bewirken.

a) Saftdruckstreuer

In lebenden Geweben kommen die Spannungen vorwiegend durch Turgor zustande. Dieser nimmt mit fortschreitender Reife der Samen immer zu, bis er die vorhandenen Widerstände zu überwinden

¹³ Von βάλλω (ballo) = ich schleudere.

vermag und durch Ingangsetzung besonderer Mechanismen die Ausstreuung der Samen bewirken kann. Unter den Streuvorrichtungen, die in Tätigkeit gesetzt werden, gibt es Schlag-, Schleuder-, Quetsch-, Saug-, Rückstoß- und Spritzmechanismen.

Einen eigentlichen Schlagmechanismus finden wir bei den Springkräutern (*Impatiens*) (Abb. 10, Fig. 6). Ihre Früchte sind schotenähnliche, fleischige, fünffächerige Kapseln, die in ihrem Innern außerordentlich starke Scheidewände besitzen und an einem nach oben verbreiteten Mittelstrang, der Placenta, 2 Samen tragen. Sie buchten zur Reifezeit im oberen Teil, wo die Samen sitzen, aus und werden länglicheulenförmig. Der ausgebuchtete Teil der Fruchtwand bleibt dünn und unwirksam. Dagegen tritt im unteren Teil, wo die Fruchtwand sich verdickt, eine sich allmählich steigernde Gewebespannung auf. Diese kommt dadurch zustande, daß die Außenschicht, die durch ein Schwellgewebe gebildet wird, ein zunehmendes Ausdehnungsbestreben zeigt, dem aber eine innere, kollenchymatische Schicht zunächst Widerstand entgegensetzt. Die schwachen Längsverbindungen der Fruchtblätter, an denen sich ein zartes Trennungsgewebe aus rundlichen Zellen befindet, vermögen der starken Spannung schließlich nicht mehr zu widerstehen und reißen auf. Dadurch fällt der Widerstand fort; die Schwellzellen, die mit ihrem großen Durchmesser senkrecht auf der Widerlage stehen, suchen sich infolge ihrer Turgeszenz der Kugelgestalt zu nähern, sie verkürzen ihren großen und vergrößern ihren kleinen Durchmesser. Infolgedessen rollen die einzelnen Fruchtblätter der Kapsel sich mit großer Kraft nach innen ein und schlagen dabei so heftig an die Samen, daß diese wegfliegen.

Mit Hilfe eines Saugmechanismus streuen *Cardamine impatiens* und andere *Cardamine*-Arten ihre Samen aus. Ihre Schoten werden durch eine zarte Scheidewand, den Rahmen, in zwei Hälften geteilt. Die Samen sitzen an dünnen Stielchen zu beiden Seiten des Rahmens und füllen die Buchten der Fruchtwand aus. Die Früchte springen zweiklappig auf, wobei sich die Klappen blitzschnell nach außen aufrollen. Infolge der Aufrollung entsteht nach Overbeck (1925) unter ihnen ein saugender Luftzug, der sich auf die vom Rahmen leicht ablösenden Samen überträgt und bewirkt, daß sie ausgestreut werden. Zum Teil bleiben (Schneider 1935, S. 66) die Samen infolge ihrer Kleberigkeit auch an den Klappen haften und werden durch die bei der aufwärts gerichteten Einrollungsbewegung auftretenden Zentrifugalkräfte ausgestreut. Die Klappen rollen sich nach außen ein, weil die ebenfalls außen gelegenen Schwellzellen nicht wie bei *Impatiens* senkrecht zur Widerlage stehen, sondern parallel zu ihr verlaufen. Erfolgt beim Ablösen der Fruchtklappen die Abrundung der Zellen, so verkürzen sie sich in

der Längsrichtung und üben eine Zugkraft aus, die zur Einrollung der Fruchtklappen nach außen führt.

Cylanthra explodens (Abb. 10, Fig. 8), eine Pflanze des tropischen und andinen Südamerikas, liefert ein Beispiel für einen vollkommenen Schleudermechanismus. An der asymmetrischen Frucht dieser Pflanze springt zur Zeit der Reife ein etwa 1 cm breiter Streifen der Rückwand auf und schlägt sich von der Spitze beginnend nach außen um. Dabei wird die Placenta aus dem Fruchttinnern herausgerissen und im großen Bogen fortgeschleudert. Gleichzeitig lösen sich die diskusförmigen Samen von ihr ab.

Allgemein bekannt ist der Quetschmechanismus von *Oxalis* (Abb. 10, Fig. 4). Die *Oxalis*-Samen stecken in einer zur Reifezeit grünen, eiförmigen, fünffächerigen, durch fünf Längsrisse aufspringenden Kapsel. Die Samenschale ist zweischichtig. Die äußere Schicht ist fleischig, die innere hart und gerippt. Die fleischige Schicht funktioniert als eigentliche Quetschvorrichtung. Sie besitzt außen eine mächtige, glänzende Kutikula. Auf die Kutikula folgen dann größere Zellen, die äußerst turgeszent sind und während des Verbreitungsvorganges sich blasenförmig abrunden. In der Jugend enthalten sie viel Stärke. Durch deren Verzuckerung entsteht nach Guttentberg (1926, S. 134) zur Zeit der Reife ein osmotischer Druck von 16 bis 17 Atmosphären. Auf sie folgt eine Lage Zellen, die über den Rippen und Tälchen der Hartschicht verschieden ausgebildet ist. Über den ersteren sind nur die äußern Tangentialwände dünn, über den letztern alle Wände dieser Zellen. Diese Schicht ist die Trennungsschicht und zerreißt beim Aufspringen. Die Spannung der Quetschschicht ist nicht nur durch das Ausdehnungsbestreben der Schwellgewebezellen bedingt, sondern auch durch das Kontraktionsbestreben der starken Kutikula. Diese folgt dem allgemeinen Wachstum nicht nach und ist schließlich stark gedehnt. Die Spannung führt zunächst zum Einreißen der Außenschicht der Samenschale an ihrer schwächsten Stelle. Diese befindet sich an der nach auswärts gekehrten Längsseite; denn hier ist die Kutikula am dünnsten, und darunter befindet sich eine Trennungsschicht aus lockeren, rundlichen Zellen. Die scharfen Kanten des eigentlichen Samens wirken bei der Reißbildung sicherlich mit. Nunmehr rollt sich die ganze fleischige Schicht plötzlich zurück und quetscht dabei den Samen hinaus. Die Stellung derselben ist dabei eine solche, daß sie ungehindert durch die Kapselspalten aus der Frucht austreten können. Die Rauigkeiten des Samens, die bei manchen Arten als Längsrippen, bei andern als Querrippen ausgebildet sind, erhöhen die Reibungsmöglichkeit zwischen der sich zurückrollenden Gewebeschicht und dem eigentlichen Samen und stellen gewissermaßen eine Führung des letztern dar.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Biophytum*. Die Schwellschicht besteht bei diesen Samen aber nur aus einer einzigen Zellage.

Quetschmechanismen, freilich etwas anderer Art, finden wir ferner noch bei *Lathraea clandestina* und *Dorstenia contrayerva* (Abb. 10, Fig. 7).

Durch Rückstoßwirkung werden nach Guttentberg (1926) die Früchte von *Polygonum virginianum* fortgeschossen. Sie sitzen mit kurzen Stielen in ährenförmiger Anordnung um die Hauptachse des Fruchtstandes. Zwischen der Frucht und ihrem Stiel ist eine eingeschnürte Gelenkzone erkennbar, die die Reißstelle bildet. Die Gelenkzone besteht aus großen Parenchymzellen, die sich in einer zum Fruchtsiel senkrechten Ebene in den Mittellamellen voneinander trennen und gegeneinander vorwölben. Es drücken also die Zellkuppen auf der Fruchtseite gegen den Stiel und diejenigen auf der Stielseite gegen die Frucht, ohne daß es zunächst zu einer vollständigen Wölbung der Kuppen kommen kann, weil die Epidermen, die fest verbunden bleiben, dies verhindern. Führt ein leichter Stoß zum Zerreißen der Epidermen, so wird die Wölbung der Parenchymzellen plötzlich vollständig, und die Frucht wird durch den Rückstoß 2—3 m weit fortgestoßen. Hier liefert also sogar die Verbreitungseinheit einen Teil der Bewegungsenergie, während sie sich bei den andern Selbststreuern passiv verhält.

Am leistungsfähigsten ist der Spritzmechanismus von der im Mittelmeergebiet heimischen Spritzgurke, *Ecballium elaterium* (Abb. 10, Fig. 5). Die Früchte dieser Pflanze bestehen aus einer derben Wand und einem saftreichen Parenchym. Die Samen sitzen schräg nach oben gerichtet in sechs Längsreihen an der Innenseite der Fruchtwand. Der Fruchtsiel dringt bis zum Parenchym vor und verschließt die Frucht wie ein Zapfen, der auf einer Flasche sitzt. Im Parenchym steigert sich der Turgor zur Reifezeit der Samen stark. Er erreicht nach Overbeck (1930, S. 166) bis 2,5 Atmosphären. Dadurch wird die Fruchtwand und der Ansatz des Fruchtsiels unter Druck gesetzt. Der Fruchtsiel wird schließlich aus seiner Mündung gestoßen, und der Inhalt der Frucht folgt prasselnd nach. Die Samen spritzen bis zu 10 und mehr Meter weit fort.

An der Grenze zwischen lebenden und toten Streuvorrichtungen stehen diejenigen der *Arceuthobium*-Arten. *Arceuthobium oxycedri*, eine Schmarotzerpflanze des Mittelmeergebietes, hat beerenartige Früchte, die bei ihrer Reife vom Fruchtsiel abgestoßen werden. Dann wird das Endokarp mit großer Gewalt durch die entstandene Bruchfläche aus dem Mesokarp hinausgepreßt. Nach den Untersuchungen Heinrichs (1915) liegt ein Quetschmechanismus vor, der sich aber von den andern dadurch unterscheidet, daß nicht Turgor, sondern Schleimbildung im Innern der Frucht den Spannungszustand herbeiführt. Die

Quellungsenergie des Schleims bleibt auch in der «toten» Frucht erhalten. Das Ausquetschen der Samen (Endokarprien) kann deshalb auch an ihr noch beobachtet werden. In mancher Hinsicht besteht ferner eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Spritzmechanismus von *Ecballium*.



Abb. 10. Selbststreuer. 1. Hornklee (*Lotus corniculatus*). 2. Wald-Storchschnabel (*Geranium silvaticum*). 3. Stiefmütterchen (*Viola tricolor*). 4. Sauerklee (*Oxalis acetosella*). 5. Spritzgurke (*Ecballium elaterium*). 6. Kleinblütiges Springkraut (*Impatiens parviflora*). 7. *Dorstenia contrayerva*. Einzelne Frucht. 8. *Cyclanthera explodens*. 1.—3. Austrocknungsstreuer, 4.—8. Saftdruckstreuer. (1.—3. nach der Natur, 4.—8. nach Ulbrich, 1928, z. T. vergrößert.)

β) Austrocknungsstreuer

In toten Geweben entstehen Spannungen, die als Kräfte für die Ausstreuung der Samen dienen, hauptsächlich durch ungleiche Austrocknung der Zellen oder Zellmembranen. Die Austrocknung wird durch das Sättigungsdefizit der Atmosphäre, das zu bestimmten Tageszeiten,

namentlich bei grellem Sonnenschein, besonders groß ist, hervorgerufen. Sie wird bei vielen Früchten durch dunkle, lichtabsorbierende Farben erleichtert. Völlig schwarz sind z.B. die bei Austrocknung explosionsartig aufspringenden und sich einrollenden Früchte von *Vicia sepium*, *Lathyrus pratensis*, *Sarothamnus scoparius* und *Geranium bohemicum*.

Die trockenen Hülsen von *Sarothamnus*, *Vicia*, *Lathyrus*, *Lotus* (Abb. 10, Fig. 1) und andern Leguminosen springen plötzlich und mit großer Gewalt auf. Darnach rollen sich die Klappen blitzschnell schraubig ein. Die Samen werden durch diese Bewegungen in verschiedener Richtung rasch vorwärts bewegt und schließlich, weil die Bewegungen der Gewebe sich als Folge der Torsion selbst plötzlich bremsen, heftig abgestoßen. Die genaue anatomische Untersuchung der Hülsenklappen durch Guttentberg (1926) ergab eine starke, aus dickwandigen Zellen bestehende äußere Epidermis. Auf diese folgt bei einigen Arten noch ein dünnes Hypoderm und darauf eine aus einer großen Zahl von Faserlagen bestehende Hartschicht. An die Hartschicht schließt sich die innere Epidermis an, die nur schwach ausgebildet ist. Die Zellen der äußern Epidermis allein oder in Verbindung mit einigen ihr anliegenden Zellagen (*Caragana arborescens*) verlaufen so steil-schräg, daß sie die Fasern der Hartschicht unter 90 Grad kreuzen.. Die Epidermis besteht aus langgestreckten Zellen mit mächtig verdickten, deutlich tangential geschichteten Außen- und Innenwänden. Die innere Hartschicht setzt sich zusammen aus einer größeren Zahl von Faserlagen, deren prosenchymatische, stark verdickten und getüpfelten Elemente gleichsinig schräg verlaufen, so daß sie mit der Fruchtachse einen Winkel von 30 bis 40 Grad einschließen. Die innersten Fasern haben ausgesprochene Längsstruktur mit sehr steil schiefen Tüpfeln; die äußern lassen aus den schrägen oder fast quer orientierten Tüpfeln erkennen, daß sie sich mehr der Querstruktur nähern. Es herrscht also schon in der Hartschicht ein Krümmungsbestreben, da ihre innere Seite sich bei der Austrocknung in der Querrichtung stärker verkürzt als ihre äußere. Daß es nicht zu einer Querkrümmung, sondern zu einer schiefen Krümmung und damit zur Einrollung kommt, hat seine Ursache darin, daß die Fasern schräg verlaufen und dadurch die zur Faserrichtung senkrechte Krümmungsachse in gleichem Winkel schräg zur Fruchtachse liegt. Sowohl die Fasern der Hartschicht, als auch die Epidermiszellen, kontrahieren sich beim Austrocknen am meisten in querer Richtung. Diese Kontraktion ist nun in der Hartschicht viel energischer, weil hier viel mehr Wände auftreten. Das Krümmungsbestreben der Epidermis (und des Hypoderms) verläuft senkrecht dazu und führt zu einer Abflachung der Klappe, die die Gesamtkrümmung erleichtert. Die Hartschicht funktioniert somit als Bewegungsgewebe und die äußere Epidermis als Widerstandsschicht.

Weniger auffällig als bei den genannten Pflanzen ist das Aufdrehen der Kapselklappen bei den Stoßmechanismen der Euphorbiaceen. Nach Hildebrand (1873) besteht der Streumechanismus bei vielen Euphorbiaceen und Rutaceen hauptsächlich darin, daß durch das Aufreißen der Kapselklappen von oben her, das beim Abspringen der Früchtchen eintritt, ein Druck auf die von ihnen bis dahin eingeschlossenen Samen von unten her ausgeübt wird. Die Früchtchen (Kokken) springen vom Mittelsäulchen ab, weil die Kapseln sich in der Längsachse verkürzen und dadurch heftig gegen dasselbe drücken.

Auch die Früchte von *Buxus sempervirens* schießen die Samen beim Aufspringen fort, und die großen 25fächerigen Früchte des tropisch-amerikanischen Sandbüchsenbaumes (*Hura crepitans*) zerspringen sogar mit starkem Geräusch.

Bei manchen *Viola*-Arten, so bei *Viola tricolor* (Abb. 10, Fig. 3), *V. elatior*, *V. silvestris* und *V. canina*, spaltet sich die Fruchtkapsel zunächst in drei kahnförmige Fächer auf, die eine waagrechte Lage einnehmen. Dabei strecken sich die vorher gekrümmten Klappen in der Längsrichtung. Gleich darauf nähern sie sich einander, schlagen ihre Breitseiten einwärts, bis ihr Rand stark auf den untern Teil der aufrecht stehenden Samen drückt und diese dadurch fortschnippt. Die Auswärtsbewegung der drei Kapselklappen kommt nach Steinbrink (1883) durch Querkontraktion der äußern, horizontal verlaufenden Fasern der Kapselflügel zustande. Als Widerlager dienen ein mächtig entwickeltes Kollenchym an der Placenta, dessen Zellelemente senkrecht verlaufen und stark quellbar sind und die senkrechten Zellen der Innenepidermis an den Reißstellen der Klappen. Der Zusammenschluß der Klappenflügel erfolgt unter Wirkung einer starken Querkontraktion des Kollenchyms, wobei die Radialreihen durch ihre gleichsinnige Querkontraktion mitwirken.

Bei den durch Längsrisse aufspringenden Kapseln von *Montia* rollen sich die Ränder nach innen gegen die Mittellinie ein, greifen unter die Samen und schnellen diese mit großer Wucht davon. Nach Ulbrich (1928) haben auch *Claytonia sibirica*, *Calandrinia Menziesii* und *Polycarpon tetraphyllum* in gleicher Weise funktionierende Streuvorrichtungen für ihre Samen.

Die *Geranium*-, *Erodium*- und *Pelargonium*-Arten wiederum verbreiten ihre Samen mittelst wirksamen Schleudervorrichtungen. Die Früchte von *G. sanguineum*, *G. columbinum*, *G. dissectum*, *G. silvaticum* (Abb. 10, Fig. 2) u. a. spalten sich bei der Reife in fünf Teilfrüchtchen auf. Diese lösen sich dann von der Mittelachse der Frucht los, und zwar nur im untern Teil des samenhaltigen Fruchtfachs, das sich waagrecht stellt. Das Herausfallen der Samen wird zunächst durch einen Dornfortsatz, der am Grunde der Fruchtwandung entspringt, verhindert. Mit

fortschreitender Reife und Austrocknung lösen sich dann die Grannen der Teilfrüchtchen plötzlich auch von der Mittelsäule los, rollen sich nach außen uhrfederartig ein, bleiben aber an der Grannenspitze noch mit ihr verbunden. Bei der Einrollung der Grannen entstehen so Zentrifugalkräfte, die das Fortschleudern der Samen bewirken.

Bei *Geranium pyrenaicum*, *G. pusillum*, *G. molle* und anderen kleinblütigen Arten lösen sich die Fruchtklappen mitsamt den fest umschlossenen Samen von den sich einrollenden Grannen ab, die an der Spitze ebenfalls mit der Mittelsäule verbunden bleiben.

Bei *G. phaeum*, *G. sibiricum*, *Erodium* und *Pelargonium* aber springt das Teilfrüchtchen mitsamt der Granne ab.

γ) Inbetriebsetzung und Wirksamkeit der Streuvorrichtungen

Die Verbreitungseinheiten der meisten Selbststreuer haben Kugel- oder Stromlinienform. Sie gleichen somit Geschossen, die dank ihrer Gestalt nur einen geringen Luftwiderstand zu überwinden haben. Bei dem mit einem Turgormechanismus ausgerüsteten kleinblütigen Springkraut (*Impatiens parviflora*) habe ich beobachtet, daß das Ausstreuen der Samen zu jeder Tages- und Nachtzeit erfolgen kann. Damit stimmt die Feststellung Guttentbergs (1926, S. 139) überein, wonach die Gestalt und Orientierung der Zellen der aktiven Gewebe eine Gestaltsveränderung derselben ohne Wasseraufnahme ermöglicht, da das Gesamtvolumen sich nicht zu ändern braucht. Möglicherweise dürfte *Cyclanthera explodens* ihre Samen vor allem bei feuchter Witterung ausstreuen, weil bei ihr die Schwellgewebe Wasser aufnehmen müssen, um turgeszent zu werden.

Für die Ingangsetzung der Austrocknungsmechanismen sind die Tageszeiten ungleich günstig. Mit dem Höhersteigen der Sonne nimmt an hellen Tagen die Austrocknungsintensität der Atmosphäre beständig zu und erreicht nach raschem Anstieg bis zum Mittag in den ersten Nachmittagsstunden den Höhepunkt. Von 16 Uhr an nimmt sie infolge Zunahme der Feuchtigkeit der Atmosphäre wieder ab. Früchte von *Viola tricolor* ssp. *arvensis* streuten nach eigenen Beobachtungen im Monat August von morgens 9 Uhr bis abends 19 Uhr Samen aus, wenn sie in trockenem Zustande von Sonnenstrahlen getroffen wurden.

Für die Feststellung der Streuweiten hat S. Schneider (1935) ein gut brauchbares Verfahren angewandt. Er hat die samenstreuenden Pflanzen eingetopft, auf ebenem Erdboden aufgestellt und durch Belegen desselben mit rauhen Tüchern ein elastisches Springen und Rollen der ausgestreuten Samen vermieden. Um dann eine genaue Übersicht über die Verteilung der Aufschläge zu erhalten, teilte er die gesamte Fläche in Kreisringe von 25 cm Breite ein.

Wir haben bei Austrocknungsstreuern gute Ergebnisse erhalten, indem wir Fruchtstände mit völlig ausgereiften Früchten abschnitten und in Flaschen, bei sonst gleicher Versuchsanordnung wie Schneider, aufstellten.

Es wurden bis heute folgende maximale Streuweiten ermittelt:

1. Saftdruckstreuer

	m	
<i>Cardamine hirsuta</i>	1,4	S. Schneider (1935)
— <i>amara</i>	1,7	S. Schneider (1935)
— <i>impatiens</i>	2,0	S. Schneider (1935)
— <i>chenopodiifolia</i>	2,2	S. Schneider (1935)
— <i>pratensis</i>	2,4	S. Schneider (1935)
<i>Pilea spruceana</i>	1,7	G. Mosebach (1932)
<i>Pteroneurum graecum</i>	2,1	S. Schneider (1935)
<i>Oxalis stricta</i>	2,2	!
— <i>acetosella</i>	2,3	M. Moor (1940)
<i>Corydalis sibirica</i>	2,2	S. Schneider (1935)
<i>Cyclanthera explodens</i>	3,0	E. Ulbrich (1928)
<i>Impatiens parviflora</i>	3,4	S. Schneider (1935)
— <i>Roylei</i>	6,3	H. N. Ridley (1930)
<i>Lathraea clandestina</i>	4,0	H. Guttenberg (1926)
<i>Dorstenia contrayerva</i>	5,0	F. Overbeck (1924)
<i>Ecballium elaterium</i>	12,7	F. Overbeck (1930)

2. Austrocknungsstreuer

<i>Geranium columbinum</i>	1,5	A. Kerner (1898)
— <i>rotundifolium</i>	1,8	P. Müller (1933)
— <i>pyrenaicum</i>	2,1	!
— <i>palustre</i>	2,5	A. Kerner (1898)
— <i>silvaticum</i>	2,7	!
— <i>Robertianum</i>	6,0	H. N. Ridley (1930)
<i>Montia fontana</i>	2,0	E. Ulbrich (1928)
<i>Mercurialis annua</i>	2,9	!
— <i>perennis</i>	4,0	S. J. Murkerje (Zit. nach N. H. Ridley, 1930)
<i>Euphorbia helioscopia</i>	2,0	!
<i>Alstroemeria psittacina</i>	4,0	!
<i>Viola tricolor ssp. arvensis</i>	2,4	O. Stapf (1887)
— <i>silvestris</i>	4,1	!
— <i>riviniana</i>	4,6	!
— <i>elator</i>	4,6	L. Groß (1926) Zit. nach E. Ulbrich (1928)
— <i>canina</i>	4,7	
<i>Lupinus digitatus</i>	7,0	A. Kerner (1898)
<i>Wistaria sinensis</i>	9,0	H. Gams in Hegi (IV. 3)
<i>Acanthus mollis</i>	9,5	A. Kerner (1898)
<i>Hura crepitans</i>	14,0	A. Kerner (1898)
<i>Bauhinia purpurea</i>	15,0	A. Kerner (1898)

A. Kerner (1898, S. 776) versuchte zu beweisen, daß die Entfernungen, auf welche die Samen ausgestreut werden, mit dem Gewicht derselben zunehmen. Die Zahl der bekannten Streudistanzen ist aber noch zu klein, um auf Grund dieser schon die Aufstellung eines derartigen Gesetzes verantworten zu können. Die Verschiedenheit der Streumechanismen spricht sogar dagegen.

In der freien Natur steht den Pflanzen in den wenigsten Fällen ein freies Streufeld zur Verfügung. Häufig tritt die Nachbarvegetation der Samenstreuung als großes Hindernis entgegen. Wenn trotz diesen Umständen eine günstige Streuwirkung erzielt werden soll, muß die Flugbahn der Samen nach Möglichkeit über die Krautschicht zu liegen kommen. Mit Hilfe einer ebenfalls von S. Schneider (1935) angegebenen Versuchsanordnung läßt sich leicht nachweisen, daß bei vielen Pflanzen die Samen schon in geringer Entfernung von der Mutterpflanze große Höhen erreichen können und so einen Anstoß mit der Nachbarvegetation zu vermeiden vermögen. Um eine eingetopfte Pflanze wird in spiraliger Anordnung ein mit Schmierseife bestrichener Blechschirm aufgebaut. Die Unterkante des Schirmes wird am einen Ende 10—20 cm, am andern 1 m weit von der Pflanze entfernt. Durch das Aufstellen des Schirmes in einer Spirale sind alle Zwischenentfernungen gegeben. Weil die Samen an der Schmierseife kleben bleiben, kann man die Höhe der Flugbahn an der betreffenden Stelle ablesen. In der Entfernung von 15 cm wurde von Schneider bei *Cardamine hirsuta* Überhöhungen über die Früchte von 50 cm gemessen.

Über die Abschlußwinkel gibt eine andere Versuchsanordnung Schneiders Auskunft. Eine auf dem Boden stehende Pflanze wird nach zwei Seiten durch etwa 40 cm hohe, mit einem Haftmittel bestrichene Kartons abgeschirmt. Der eine Schirm wird in einer geringen Entfernung direkt auf den Boden gestellt, der gegenüber stehende 35 bis 50 cm darüber angebracht.

Schneider fand, daß bei *Cardamine hirsuta* die Samen unter verschiedenen Winkeln abgeschleudert werden. Steilschüsse können entstehen, wenn die Samen infolge Klebens an den Fruchtklappen einen Impuls nach oben erhalten. Flachschüsse, wenn die Samen allein durch die Wirkung des saugenden Luftstroms ausgestreut werden.

Bei *Oxalis acetosella*, wo die Samen durch seitliche Spalten aus der Frucht austreten, wird dieselbe durch postflorale Verlängerung und Straffung des Fruchtsstiels über das Blätterdach der Krautschicht hinausgehoben.

c) Kriecher (*Herpautochoren*)¹⁴

Die Verbreitungseinheiten vieler Gramineen, wie *Avena pubescens*, *Aira*, *Deschampsia*, *Corynephorus*, *Triticum*, *Hordeum* und *Aegilops* (Abb. 11), ferner von *Pulsatilla vulgaris*, *Trifolium stellatum*, *Centaurea cyanus* und Verwandten sind mit hygroskopischen Haaren oder Granen ausgestattet und können deshalb bei Feuchtigkeitsveränderungen

¹⁴ Von ἑρπω (herpo) = ich krieche.

kriechende Bewegungen ausführen. Die Fortbewegung kommt dadurch zustande, daß bei der Austrocknung die Bewegungsorgane spreizen oder sich knieförmig aufbiegen und die Verbreitungseinheit in ihrer Längsachse verkürzen, sich bei Befeuchtung aber wieder strecken. Widerhaare oder Widerhaken verhindern ein Zurückgleiten in die frühere Lage, so daß der schwere, samenführende Teil der Verbreitungseinheit vorwärts geschoben wird. Häufige Feuchtigkeitswechsel bedingen eine ständige Fortbewegung derartiger Verbreitungseinheiten, bis sie durch ein unüberwindliches Hindernis aufgehalten werden oder in eine Bodenspalte einschlüpfen.

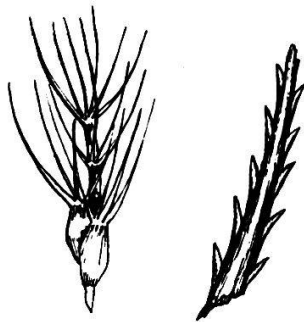


Abb. 11. Kriecher. Verbreitungseinheit von *Aegylops ovata*, daneben ein Stück einer Granne stark vergrößert. (Nach der Natur.)

Zur kriechenden Fortbewegung kommt es gelegentlich auch bei den mit einem Bohraparat ausgestatteten Verbreitungseinheiten von *Erodium*-, *Stipa*- und *Aristida*-Arten. Ihre Grannen sind knieförmig gebogen und unterhalb des Knies schraubig gedreht. Sie drehen sich je nach dem Feuchtigkeitszustande bald auf, bald zu und werden dadurch länger oder kürzer. Findet das Grannenende einen Widerstand, so wird auch hier der samenführende Teil bei der Streckung der Verbreitungseinheit als Folge der Wasseraufnahme ein Stück vorwärts geschoben und das Grannenende bei der nächsten Aufrollung nachgezogen, weil Widerhaare nur eine Kriechbewegung in der Richtung der Fruchtbasis gestatten. Die Ährchen von *Avena sterilis*, die als Ganzes abfallen, führen der schraubigen Drehungen ihrer Grannen wegen bei Feuchtigkeitswechsel sogar regelrechte Hüpfbewegungen aus. Ein solches Fruchtährchen hat zwei mit starker, knieförmiger Granne besetzte Spelzen. Bei Änderungen des Feuchtigkeitszustandes drehen sich die beiden Grannen in entgegengesetzter Richtung, kreuzen sich, drücken aufeinander und gleiten schließlich mit einem heftigen Ruck voneinander ab, was ein Emporspringen der ganzen Verbreitungseinheit zur Folge hat.

Die Wege, die mit Hilfe hygroskopischer Organe von den Verbreitungseinheiten zurückgelegt werden, sind stets kurz. Die Kriechbewe-

gungen der Verbreitungseinheiten sind daher meist nur ein Manövrieren am Keimplatz. Weil sie aber die Samen in eine für die Keimung günstige Lage bringen können, sind sie doch von Bedeutung.

2. Die durch die Schwerkraft wandernden Pflanzen (Barochoren)

Ein Teil der Pflanzen behält die Verbreitungseinheiten in der Regel so lange auf sich, bis sie durch den Wind, das Wasser oder ein Lebewesen entfernt werden; die Barochoren jedoch lassen sie gleich nach der Reife zu Boden fallen.

Zu ihnen gehören viele Bäume mit auffallend schweren Verbreitungseinheiten, z. B. die *Roßkastanie*, die *Eichen*, die *Walnuß* und die *Buche*, sowie die meisten Vertreter der Mangrovevegetation.

Bei den *Roßkastanien* (*Aesculus hippocastanum*) fallen die teilweise geöffneten, schützenden Fruchtschalen vielfach mit den Samen ab und öffnen sich dann erst beim Aufschlagen auf den Boden ganz. Sie bewahren so die Samen vor dem Zerschmettertwerden. Die elastischen Samen springen nach dem Aufschlag noch auf und rollen weg. In geneigtem Gelände können sie dadurch beträchtliche Strecken zurücklegen und die Ansiedlung der Art hangabwärts bewirken. Die Fruchtbecher der *Buche* (*Fagus silvatica*) öffnen sich erdwärts und lassen die dreikantigen, glatten Früchte hinausgleiten. Oft fallen aber auch die Fruchtbecher mitsamt den Früchten ab. Das Hypokotyl und die Wurzel der Keimlinge der Mangrovepflanzen *Rhizophora*, *Bruguiera*, *Kandelia* (Abb. 12) usw. nehmen mit der Zeit ganz ungewohnte Ausmaße an (siehe Seite 13). Sie werden z. B. bei *Rhizophora mangle* zusammen bis zu 50 cm lang, trotzdem die Frucht nur so groß wie eine Haselnuß ist. Die Keimlinge hängen schließlich gleich großen Keulen von den Zweigen herab. Der größte Querdurchmesser der Wurzel liegt dicht hinter deren scharf zugespitztem Ende. Löst sich ein Keimling von der Mutterpflanze ab, so fällt er dank seiner Stromlinienform ohne wesentliche Fallverzögerung zur Erde und bohrt sich bei Ebbe tief in den Schlamm ein. Die abgefallenen Keimpflanzen bewurzeln sich sofort und sind schon nach wenigen Stunden fest im Boden verankert. Nur eine geringe Größe erreichen bis zum Abfallen die Keimlinge der Verbenacee *Avicennia officinalis*, die auch zu den Pflanzen der Mangrove gehört. Ihr Hypocotyl und die Keimblätter sind aber mit steifen Haaren ausgestattet, die eine Verankerung im Schlamm ermöglichen und damit ebenfalls ungehindertes Weiterwachsen sichern.

In Mitteleuropa treffen wir unter den Frühblühern viele barochoren Arten an. *Nonnea lutea* und *Symphytum officinale* z. B. reifen ihre Früchtchen in hängenden Kelchen, aus denen sie direkt ausfallen. Bei

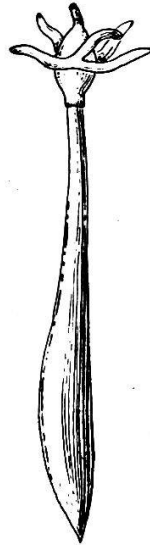


Abb. 12. Frucht von *Kandelia Rheedii*. (Nach Schimper, verkleinert.)

Luzula pilosa, *Ornithogalum umbellatum*, *Scilla bifolia* (Abb. 13), *Crocus albiflorus*, *Galanthus nivalis*, *Leucoium vernalis*, *Narcissus poeticus*, *Asarum europaeum*, *Hepatica triloba* und *Pulmonaria officinalis* verholzen die Stengel oder Fruchtsiele nach dem Verblühen nicht, wie das sonst bei den meisten Kräutern und Stauden der Fall ist, verlängern sich aber noch stark. Schließlich vermögen sie den ständig schwerer werdenden Fruchtstand, der bei einigen Pflanzen aus einer einzigen Kapsel besteht, nicht mehr zu tragen, neigen zur Erde oder sinken gar um. Die Stengel von *Crocus albiflorus* und *Scilla bifolia* sterben zudem von hinten her ab. Wenn dann die Samenbehälter sich öffnen, rollen die Samen heraus, weil keinerlei Arretierungsvorrichtungen vorhanden sind. Manchmal werden sie sogar durch die Bewegungen der schrumpfenden Kapselwände hinausgestoßen. Bei *Asarum europaeum* hat M. Moor (1940, S. 93) beobachtet, daß bei trockener Witterung die Samen frei werden, indem die ganze Fruchtwand innert zwei bis drei Tagen zu Staub zerfällt.

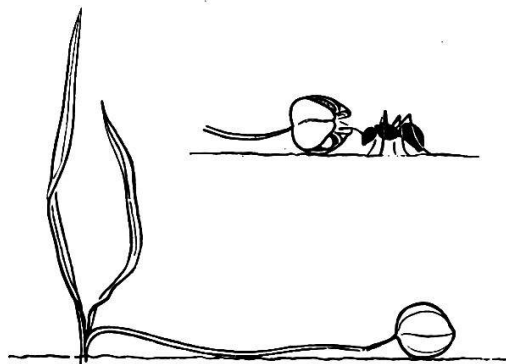


Abb. 13. *Scilla bifolia*. Der schlaffe Stengel und die reifende Frucht sind auf den Boden gesunken. Ameisen holen die mit einem Ölkörper ausgestatteten Samen aus der sich öffnenden Frucht ab.

Die viviparen Gräser *Deschampsia caespitosa*, ssp. *litoralis* var. *rhenana*, *Poa bulbosa* und *Poa alpina* f. *vivipara* setzen auf dieselbe Weise ihre an Stelle von Samen gebildeten Laubsprosse auf die Erde ab. Man kann oft beobachten, wie ihre Rispen sich unter dem Gewicht der Pflänzchen zur Erde neigen, besonders, wenn noch Regen oder Tau sie benetzt. Nach Weinzierl (C. Schröter 1926) kann der abgebogene Halm von *Poa alpina* f. *vivipara* sich sogar wieder aufrichten, wenn durch einen Gewitterregen ein Teil der Pflänzchen abgelöst wurde und später durch das zunehmende Gewicht der verbliebenen Pflänzchen erneut zur Erde gebogen werden.

Die Barochorie sichert im allgemeinen nur die Ansiedlung der jungen Generation in der nächsten Nähe der Mutterpflanze und wäre daher für die Erhaltung und Ausbreitung der Art allein ungenügend. In den meisten Fällen ist sie denn auch nur die Vorbereitung für die Verbreitung der Samen durch fließendes Wasser oder Bodentiere, die die Verbreitungseinheiten auf den Mutterpflanzen nicht erreichen könnten. Oft tritt sie auch als Notbehelf in Erscheinung, nämlich dann, wenn die üblichen Verbreitungsagentien versagen.

3. Die Windwanderer (Anemochoren)

Am größten ist wohl die Zahl der Arten, deren Verbreitungseinheiten durch den Wind verbreitet werden. Vogler (1901, S. 61) fand unter den eigentlichen Alpenpflanzen 59,5% Anemochoren und Müller (Schneider) (1933, S. 461) unter der Garigueflora Südfrankreichs 51,1%. Die Häufigkeit der Windverbreitung ist verständlich, wenn wir bedenken, daß nahezu überall, wo Pflanzen wachsen, zu jeder Jahreszeit und in allen Richtungen des Raumes Luftbewegungen von verschiedenster Stärke erfolgen können. Ganz besonders wichtig für die Verbreitung der Verbreitungseinheiten sind die horizontalen Strömungen, aber auch den aufsteigenden Luftströmungen und den Wirbelbildungen, die in der Meteorologie als Turbulenz bezeichnet werden, kommt große Bedeutung zu. Die Horizontalströmungen herrschen in den meisten Gegenden in einer bestimmten Richtung vor. Im schweizerischen Mittelland ist es z. B. der Westwind, in Südfrankreich der aus dem Norden kommende Mistral, der vorherrscht. In weiten Gebieten Süd- und Ostasiens bestimmen die Monsune die Ausbreitungsrichtung der an Windverbreitung angepaßten Pflanzen. Für die Tropen wiederum sind die Passate wichtig. Zudem hat jede größere Landschaft ihre Lokalwinde.

Die Windstärke steigt mit der Erhebung vom Boden beträchtlich an. Nach Hellmann (Meteorolog. Zeitschr. 32, 1915) betrug die mittlere Jahresgeschwindigkeit des Windes auf offenem Feld in Nauen bei 2 m Höhe 3,29 m/sek, bei 16 m 4,86 m/sek und bei 32 m 5,54 m/sek. Die

windgepeitschten Küsten Südirlands verzeichneten 7,4 m/sek, ungefähr soviel wie die Alpengipfel: Säntis (2440 m) 7,7 sek, Sonnblick (3100m) 7,5 m/sek. Der Pikes Peak (4308 m) registrierte 9,2 m/sek, der freistehende Mount Washington (1950 m) gar 15 m/sek im Jahresmittel. Von furchtbarer Gewalt sind die extremen Winde, die Orkane. Sie erreichen beispielsweise am Sonnblick Stundenmittel von 38,1 m/sek. Am Säntis verzeichnete der Windmesser am 27. Januar 1890 ein Tagesmittel von 32,5 m/sek; zwischen 13 und 14 Uhr erreichte der Wind eine Geschwindigkeit von 46,1 m/sek. Derartige Windstärken sind imstande, ganze Baumstämme zu knicken oder zu entwurzeln und Steinplatten vom gefrorenen Boden wegzureißen und in die Luft zu wirbeln (Braun-Blanquet 1913, S. 53); denn mit der Zunahme der Geschwindigkeit steigt auch die Stoßkraft des Windes. Bei einer Windgeschwindigkeit von 7 m/sek beträgt der Winddruck 6 kg pro m², bei 11 m/sek schon 15,2 kg und erreicht bei Höchstgeschwindigkeiten sogar bis 250 kg pro qm. Allerdings weht der Wind nie gleichmäßig. Die Windstärke ist vielmehr kurzen periodischen Schwankungen unterworfen. Sie kann sich innerhalb einer Minute sogar um mehr als 20 m/sek ändern.

Die Turbulenz ist dynamisch oder thermisch bedingt. Die dynamische Turbulenz verdankt ihre Entstehung der Reibung der horizontal bewegten Luftmassen an den zahllosen Hindernissen der Erdoberfläche; die thermische wird vor allem durch die Sonneneinstrahlung, die eine starke Erwärmung der untersten Luftschichten vom Boden aus zur Folge hat, hervorgerufen. Die Stärke der Durchwirblung nimmt ebenfalls mit der Höhe über dem Erdboden zu. W. Schmidt (1918, S. 326) entnehmen wir hierüber folgende Angaben:

Abstand über dem Erdboden	0,05	0,4	1,0	2	6	10	20	30	50 m
Größe des Austausches	0,09	0,48	1,0	1,7	4,2	6,3	11,0	15,2	22,9

Geschwindigkeiten von mehr als 1 m/sek werden erst in Höhen von 60—200 m erreicht. Gelegentlich konnten Aufwindgeschwindigkeiten bis zu 15 m/sek festgestellt werden. Unter Cumuluswolken reichen die Aufwinde bis zu 3000 m Höhe hinauf. Sie sind sogar bei 6000 m noch festgestellt worden. Um die Mittagszeit ist die Turbulenz im allgemeinen größer als in der Nacht. Sie hängt ferner weitgehend von der Windgeschwindigkeit ab. Bei halb so starkem Wind sinkt sie annähernd auf die Hälfte.

Außerdem spielt die Feuchtigkeit der Atmosphäre für den Transport durch den Wind eine wichtige Rolle. Trockenes Wetter erleichtert ihn wesentlich. Es kommt vor, daß bei Wirbelstürmen, sogenannten Tromben, selbst verhältnismäßig schwere Gegenstände in große Höhen emporgetragen werden. Zum mindesten aber können leichte Körper, oder solche mit großem Formwiderstand, die in ruhiger Luft eine bestimmte

Sinkgeschwindigkeit besitzen, dank der Turbulenz hoch in die Lufthülle hinaufverfrachtet werden und sich in den Strömungen der freien Atmosphäre längere Zeit schwebend erhalten.

Die Verbreitung von Verbreitungseinheiten durch Luftströmungen wird durch Herabsetzung des spezifischen Gewichtes derselben und durch Vorrichtungen, die den Luftwiderstand erhöhen, erreicht. Das spezifische Gewicht wird durch luftgefüllte Hohlräume stark herabgesetzt, bleibt aber stets viel größer als dasjenige der Luft. Der Luftwiderstand kann durch Oberflächenvergrößerung stark erhöht werden. Er hängt, wie folgende Zusammenstellung zeigt, aber auch von der Form der Körper ab.

Körperform		Luftwiderstand kg pro Flächeneinheit
Scheibe		1,0
Kugel		0,4
Halbkugel	a) in der Gegenwindrichtung hohl	1,3
	b) umgekehrt wie a	0,35
Kegel	a) Spitze der Windrichtung entgegen	0,6
	b) umgekehrt wie a	0,2
Stromlinienkörper		
	a) Spitze dem Wind zugekehrt	0,2
	b) umgekehrt wie a	0,04

Die Scheibe und die hohle Halbkugel bewirken die größten Luftwiderstände. Noch stärkeren Luftwiderstand erzeugen sogenannte Windfänge, Hohlräume, die bei der einströmenden Luft starke Wirbelbildung bewirken.

Die Verschiedenheit der Pflanzen in ihrer Gestalt und in ihren Lebensverhältnissen hat zur Folge, daß die Anpassungen an die Windverbreitung bei den einzelnen Arten oft stark voneinander abweichen. Während von vielen Pflanzen die Verbreitungseinheiten direkt vom Winde erfaßt und frei durch den Luftraum getragen werden können, gibt es andere, deren Verbreitungseinheiten nur während kurzen Intervallen emporgehoben und daher meist nur über den Boden gerollt oder geschoben werden. Ferner besitzen manche Pflanzen ballistische Mechanismen, die durch Winddruckschwankungen in Tätigkeit gesetzt werden und dabei die Verbreitungseinheiten ausstreuen. Diesen Feststellungen entsprechend gruppieren wir die anemochoren Arten in Flieger (Meteoranemochoren)¹⁵, Bodenläufer (Chamaeanemochoren)¹⁶ und Windstreuer (Ballanemochoren)¹⁷.

Im allgemeinen werden nur Samen, also keine vegetativen Verbreitungseinheiten, durch den Wind verbreitet.

¹⁵ Von *μετέωρος* (meteoros) = in der Luft befindlich.

¹⁶ Von *χαμαί* (chamai) = am Boden.

¹⁷ Von *βάλλω* (ballo) = ich schleudere.

a) *Flieger (Meteoranemochoren)*

Das Fliegen der Verbreitungseinheiten wird durch Vorrichtungen möglich, die die Sinkgeschwindigkeit im freien Luftraum erheblich verlangsamen. Sie bewirken oft auch, daß sie mit Aufwinden in Luftschichten hoch über der Mutterpflanze aufsteigen können. Der Flugapparat geht vielfach aus der Samenhaut hervor, häufiger jedoch aus Teilen der Frucht und der Blütenhülle. Auch Hochblätter werden im Hinblick auf die Samenverbreitung zu Flugorganen umgebildet. Dem Bau der Flugapparate selbst liegt bald das Ballon-, bald das Schirm- oder das Flügelprinzip zugrunde.

a) *Ballonflieger*

Körper, die dank ihres geringen spezifischen Gewichtes genügend Auftrieb erhalten, um in höhere Luftschichten aufzusteigen, kommen zwar innerhalb der Pflanzenwelt nicht vor. Doch gibt es zahlreiche Arten, deren Verbreitungseinheiten luftgefüllte Räume enthalten, die das spezifische Gewicht stark herabsetzen. In Verbindung mit dem Prinzip der Verkleinerung der Verbreitungseinheit als Mittel zur Erzeugung einer großen Oberfläche, kommen sogar Verbreitungseinheiten zustande, deren Fallgeschwindigkeiten wenig über denjenigen der größten Wolkenteilchen, die (nach freundlicher schriftlicher Mitteilung von Dr. J. Häfelin, Zürich) 14 cm/sek beträgt, liegen.

Als Ballonflieger betrachten wir beispielsweise die Verbreitungseinheiten der Baumwollarten (*Gossypium*) (Abb. 14, Fig. 3) und des Kapokbaumes (*Ceiba pentandra*), deren Samen mit einem allseitigen Haarkleid ausgestattet sind. Ihre Haare erreichen Längen bis zu 5 cm und schließen durch ihre Dichtigkeit kleine Lufträume ein. Zudem sind beim Kapok auch die Samenhaare zum Teil mit Luft gefüllt. Bei Trockenheit spreizen die Haare in den reifen Kapseln auseinander und heben dadurch die Samen heraus, so daß der Wind sie erfassen und forttragen kann. Käufliche Samen mit 2,2 cm langen Haaren von *Gossypium* sanken in ruhiger Luft mit einer Geschwindigkeit von 2 m/sek.

Ähnliche, wenn auch weniger wirksame Haarhüllen, besitzen z. B. noch die Schließfrüchtchen von *Anemone hortensis* und *A. coronaria*, beides Pflanzen der Mittelmeerflora.

Bei den Samen der meisten Orchideen (Abb. 14, Fig. 11), Burmanniaceen, vielen Saxifragaceen, Droseraceen (Abb. 14, Fig. 12), Nepenthaceen, Gesneriaceen, Pyrolaceen, Ericaceen und Diapensiaceen, sind die Testa oder deren Verlängerungen blasig aufgetrieben. Diese Samen enthalten meist keine Reservestoffe und nur einen reduzierten Embryo. Sie sind deshalb auch sehr klein und außerordentlich leicht. So wiegen diejenigen von *Stanhopea oculata* 0,003 mg, *Goodyera repens* 0,002 mg und von *Gymnadenia conopsea* 0,008 mg.

Auf Grund von Angaben Burgeffs (1936) errechneten wir folgende Sinkgeschwindigkeiten von Orchideen-Samen:

	m/Sek.		m/Sek.
<i>Epipogum nutans</i>	0,02	<i>Liparis Loeselii</i>	0,21
<i>Zeuxine reflexa</i>	0,04	<i>Corallorhiza innata</i>	0,21
<i>Phajus flavus</i>	0,05	<i>Cypripedium calceolus</i>	0,25
<i>Angulosa Ruckeri</i>	0,12	<i>Orchis latifolia</i>	0,28
<i>Coryanthes macrantha</i>	0,14	<i>Gymnadenia conopea</i>	0,31
<i>Serapias cordigera</i>	0,15	<i>Paphiopedilum Charlesworthi</i>	0,43
<i>Epipactis palustris</i>	0,20		

Die Arten mit der geringsten Sinkgeschwindigkeit sind terrestrische Orchideen der Tropen. Die Samen der terrestrischen Orchideen sind überhaupt im allgemeinen flugfähiger als diejenigen der Epiphyten. Manche von ihnen erreichen die Flugfähigkeit des Blütenstaubes von Windblütlern und können schon durch schwache Aufwinde emporgeführt werden. Den Samen der Epiphyten kommt aber der hohe Standort für den Windtransport zustatten.

Die Übergabe der Samen aus der Kapsel an die Luft erfolgt in der Regel durch seitliche Spalten. Die Samen der erdbewohnenden Orchideen sind nach Burgeff (1936) in hohem Maße unbenetzbar. Diese Unbenetzbarkeit erleichtert das Austrocknen nach Regenwetter und verhindert das Aneinanderkleben der Samen. Die Kapseln von *Epipactis palustris* hängen lose an den Stengeln, so daß der Wind sie bewegen und ausschütteln kann. Bei den übrigen Orchideen Mitteleuropas stehen sie gewöhnlich steif aufrecht. Dazu sind die meisten xerochas, also nur bei trockenem Wetter offen. Bei den epiphytischen Orchideen der Tropen, wie *Angraecum*, *Vanda*, *Papilionanthe*, *Saccolabium* wird die Abgabe der Samen an den Wind durch hygroskopische Schleuderhaare, sogenannte Elateren, gefördert. Sie bilden ein Capilitium (Geflecht), das ähnlichen Bildungen in den Mooskapseln, ferner im Fruchtkörper mancher Myxomyceten und Gastermyceten entspricht und beim Austrocknen lebhaft Bewegungen ausführt. Die Elateren lockern die Samenmasse bei Trockenheit auf und befördern sie bei günstigem Flugwetter in die Luft. Bei der brasilianischen Orchidee *Wulfschlaegelia Ulea* hat Ule (1896, S. 256) festgestellt, daß die Blütenstiele nach der Befruchtung sich bis zu 10 cm verlängern.

β) Schirmflieger

Häufiger als Pflanzen mit ballonartigen Flugvorrichtungen sind solche, deren Samen durch ein fallschirmähnliches Organ, das als Sinkbremse wirkt, durch die Luft getragen werden. Die Fallschirme der Pflanzen sind allerdings von anderer Konstruktion als diejenigen unserer Flieger. Statt geschlossene, mit einer Luftklappe versehene Halbkugeln, sind sie ausgebreitete, einfache oder verzweigte Haare in meist

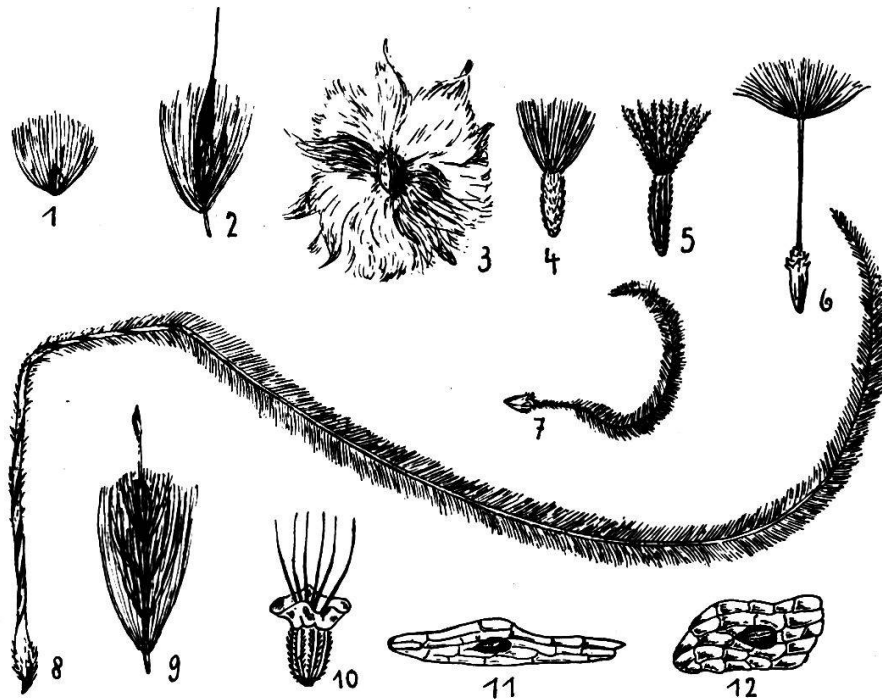


Abb. 14. Schirmflieger. 1. Same von *Salix*. 2. Frucht mit Spelzen und Teilstück der Ährenachse von *Phragmites communis*. 3. Same von *Gossypium*. 4. Frucht mit Pappus von *Erigeron alpinus*. 5. Frucht mit Pappus von *Leontodon hispidus*. 6. Frucht mit Pappus von *Taraxacum officinale*. 7. Frucht von *Clematis alpina*. 8. Frucht mit Deckspelze von *Stipa pennata*. 9. Frucht mit Haarschopf von *Typha latifolia*. 10. Frucht mit Kelchborsten und Außenkelch von *Scabiosa columbaria*. Ballonflieger. 11. Same einer *Orchis*. 12. Same von *Drosera rotundifolia*. (1. u. 9. nach E. Ulbrich, 1928, alles übrige nach der Natur, 11. und 12. stark vergrößert.)

pinsel-, feder- oder scheibenförmiger Anordnung und wirken deshalb ärodynamisch wohl etwas anders. Jedenfalls ist neben der Stauwirkung auch die Reibung mit den Luftteilchen an der Verzögerung ihrer Sinkgeschwindigkeit stark beteiligt.

Einige Gesneriaceen mit winzigen Samen besitzen Flugapparate, die nur aus wenigen, aber sehr langen Haaren bestehen. Doch genügt schon der leiseste Lufthauch, um sie wegzutragen. So sind nach Ulbrich (1928) die Samen von *Aeschynanthes grandiflorus* (Trichosporum), einer epiphytisch lebenden Pflanze, aus dem tropischen Himalaja etwa 1 mm lang, linealisch und tragen 3 je etwa 2 cm lange, weiße, seidig glänzende, einfache Haare, von denen 2 am Mikropylende und eines am Chalazaende des Samens entspringen. Die Haare bestehen aus mehreren Reihen langgestreckter Zellen, die an den Querwänden papillenartige Vorsprünge zeigen. Bei einigen Arten wachsen die Vorsprünge zu feinen, einzelligen Haaren aus. Die Flughaare erscheinen dann mehr oder weniger gefiedert. Die Arten der Sektion *Haplotrichium* besitzen an jedem Ende des Samens sogar nur ein Haar. Oft verhäkeln mehrere Samen mit ihren Flughaaren. Dadurch entstehen kleine Verbände, die in

ähnlicher Weise, wie das bei manchen Meeresplanktonorganismen der Fall ist, eine gewisse Schwebefähigkeit besitzen.

Manche *Stipa*- und *Aristida*-Arten, die *Pulsatillen*, *Clematis vitalba*, *Sieversia*, *Dryas octopetala* und die *Erodium*-Arten aus der Sektion *Plumosa* haben Verbreitungseinheiten, deren Granne oder Griffel in einen langen Federschweif umgebildet ist (Abb. 14, Fig. 7 und 8). Die Feder ist im Fluge gewöhnlich knie- oder schraubenförmig gebogen, wodurch der Luftwiderstand beim Sinken noch wesentlich erhöht wird.

Die Samen der *Convolvulaceae* *Ipomoea glandulifera* und die Früchte der *Tiliaceae* *Heliocarpus americanus* sind Beispiele für Verbreitungseinheiten, deren Flugapparate aus einem Haarkranz bestehen. Beim Fallen biegt sich derselbe an den Rändern leicht nach oben um.

Pinselartige Haarschöpfe tragen die Samen oder Früchte von *Typha* (Abb. 14, Fig. 9), *Arundo donax*, *Phragmites communis*, *Eriophorum*, *Myricaria germanica*, *Asclepia*-, *Vincetoxicum*-, *Salix*- und *Populus*-Arten (Abb. 14, Fig. 1 und 2). Ähnlich wirken die Kelchborsten und die Außenkelche der *Scabiosen* (Abb. 14, Fig. 10). Auch unter den *Valerianaceen* und *Compositen* (Abb. 14, Fig. 4 und 5) sind solche Flugapparate anzutreffen. Oft wird wie bei *Taraxacum* (Abb. 14, Fig. 6) der Haarkranz oder das Haarbüschel von einem mehr oder weniger langen Fußstück getragen, was eine tiefe Schwerpunktslage bedingt und hohe Stabilität der Verbreitungseinheit während des Fluges sichert. Bei *Hieracium*, *Eupatorium*, *Adenostyles*, *Leontopodium*, *Carduus* und *Crepis* besteht der Pappus aus ein oder mehreren Reihen einfacher, glatter oder rauher Haare. Die Pappushaare von *Antennaria* und *Cirsium* dagegen sind federig. Dem Bau des Fallschirmes am nächsten kommt der

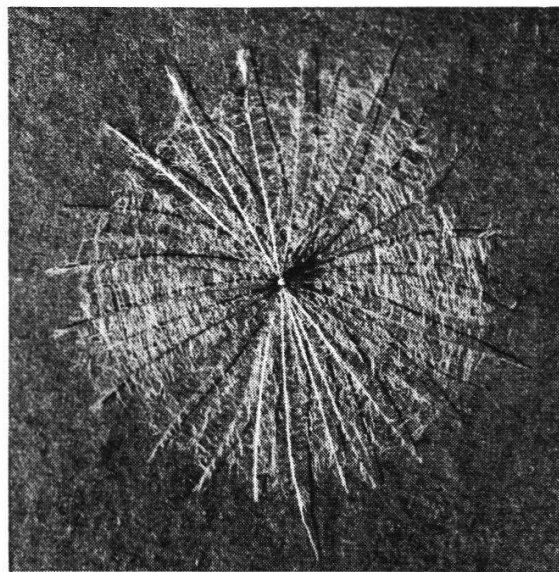


Abb. 15. Pappus vom Wiesenbocksbart (*Tragopogon pratensis*). (Aufn. C a s p a r.)

Pappus einiger Scorconerinae. Der große, ausgebreitet bis 4 cm im Durchmesser messende Pappus von *Tragopogon pratensis* (Abb. 15) besteht beispielsweise aus einer Reihe federiger Borsten, die durch ineinandergewebte feine Fiederhaare miteinander verflochten sind und wird von einem langen Fußstück getragen. Wie der Pappus von fast allen Valerianaceen und Compositen (Abb. 16) hat er zudem die Fähigkeit, sich in trockenem Zustande auszubreiten und bei Feuchtigkeit zusammenzulegen. Die Fiederhaare besitzen jedoch keine hygroskopischen Eigenschaften, sondern verschieben sich, wenn die Hauptstrahlen sich beim Befeuchten zusammenlegen, in den Zwischenräumen derselben gleitend aufeinander. Hirsch (1901, S. 19) hat bei den Pappusstrahlen der Tussilagineen die größte Feuchtigkeitsempfindlichkeit gefunden. Das Zusammenlegen tritt bei Befeuchtung schon nach wenigen Minuten ein. Die Bewegung erfolgt dank der Kontraktion polygonaler, kurvenförmig angeordneter Zellen am Grunde der Haare, bei den Cynareen und Inuleen aber durch dynamische Zellen im basalen Teil der Haare selbst.



Abb. 16. Löwenzahn (*Taraxacum officinale*). Fruchstand bei feuchtem Wetter. Pappus der Früchte nicht ausgebreitet. (Aufn. Prof. E. Schmid.)

Bei *Carlina acaulis* und anderen Cynareen sind auch die Hüllblätter des Körbchens feuchtigkeitsempfindlich und schließen die Verbreitungseinheiten nach Art der xerochastischen Kapseln bei feuchtem Wetter ein.

Die Bereitstellung der Verbreitungseinheiten für den Flug erfolgt durch Spreizbewegungen der Haare bei der Eintrocknung. Sie treten aus dem Behälter heraus und sitzen ihm wie z. B. bei *Cirsium* (Abb. 17) lose auf. Schon schwache Aufwinde erfassen sie und tragen sie weg.



Abb. 17. Gemeine Kratzdistel (*Cirsium vulgare*). Bereitstellung und Start der Verbreitungseinheiten. (Aufn. W. Harstrick - Bavaria.)

Bei *Silubum Marianum* trocknen die Hüllblätter nach und nach so stark ein, daß sie einen Druck auf die Früchte ausüben, bis diese schließlich mit einem Ruck aneinander vorübergleiten und ein Stück weit aus der Hülle springen, um vom Windzug erfaßt und fortgetragen zu werden. Allerdings ist die Frucht von *Silybum* schwer und daher die Bremswirkung des Pappus beim Sinken nicht sehr groß.

Wie die Austrocknungsstreuer, so stehen also auch die Schirmflieger in enger Beziehung mit der Austrocknungskraft der Atmosphäre. Wenn

die Luft an hellen Sommertagen infolge der Einstrahlung sich über dem Boden erwärmt, trocken wird und aufsteigt, führt sie die Verbreitungseinheiten, die ihre Flugapparate ausgebreitet haben, mit in die Höhe, wo sie dann oft in horizontale Luftströmungen gelangen. Sie sind eigentliche Thermikflieger, die wie die Segelflieger den durch die Einstrahlung entstehenden Aufwind abwarten, um in die Höhe zu steigen. Am eindrucklichsten können wir in Mitteleuropa dieses Naturgeschehen beobachten, wenn Ende April und im Mai längs den Seeufern, Flüssen und Bächen die Pappeln und Weiden ihre Samen reifen. Ihre, mit einem Haarschopf ausgestatteten winzigen Samen, treten dann zu Millionen mit sichtbarer Geschwindigkeit aus den infolge Eintrocknung aufspringenden Kapseln aus und werden durch die Luftströmungen davongetragen.

Bemerkenswert ist ferner, daß die mit schirmförmigen Flugvorrichtungen versehenen Verbreitungseinheiten der Frühblüher *Pulsatilla*, *Tussilago*, *Taraxacum*, *Petasites* u. a. durch postflorales Wachstum der Stengel hoch über die Krautschicht hinausgehoben und damit in günstige Windverhältnisse gebracht werden (Abb. 18).

Die Ermittlung der Sinkgeschwindigkeit bei einigen typischen Vertretern der Fallschirmflieger ergab folgende Ergebnisse:

	m/Sek.		m/Sek.
<i>Eriophorum angustifolium</i>	0,22	<i>Eupatorium cannabinum</i>	0,23
<i>Salix repens</i>	0,16	<i>Cirsium arvense</i>	0,26
<i>Salix aurita</i>	0,19	<i>Inula salicina</i>	0,27
<i>Salix pentandra</i>	0,24	<i>Senecio vulgaris</i>	0,28
<i>Populus tremula</i>	0,11	<i>Cnicus lanceolatus</i>	0,29
<i>Epilobium montanum</i>	0,18	<i>Sonchus oleraceus</i>	0,29
<i>Epilobium hirsutum</i>	0,19	<i>Hypochoeris radicata</i>	0,32
<i>Epilobium palustre</i>	0,16	<i>Taraxacum officinale</i>	0,33
<i>Senecio sylvaticus</i>	0,21	<i>Pulicaria dysenterica</i>	0,36
<i>Lactuca virosa</i>	0,22		

γ) Flügelflieger

Bei vielen Pflanzen funktionieren ein bis mehrere Flügel oder ein Flügelsaum als Tragflächen der Verbreitungseinheiten. Sie bestehen meist aus einem Traggerüst und einer zwischen den Rippen desselben ausgespannten Flughaut. Die Verbreitungseinheiten sind vielfach massiger und schwerer als diejenigen vom Ballon- und Schirmtypus. Sie werden meist offen den Winden dargeboten und müssen durch sie losgerissen werden, was damit übereinstimmt, daß nur stärkere Winde imstande sind, sie wegzutragen. Wenn die Verbreitungseinheiten eingeschlossen sind, wie z. B. die Samen der Coniferen, öffnen sich ihre Behälter durch xerochastische Klappen. Die Flugapparate kommen außer-

dem nur zu voller Wirksamkeit, wenn die Verbreitungseinheiten aus großer Höhe starten können. Mit Flügeln versehene Verbreitungseinheiten finden wir daher vorwiegend unter den Bäumen und Sträuchern. Als Beispiele aus der Krautschicht seien *Heracleum sphondylium* und *Biscutella levigata* angeführt. Ihre Fruchtstände ragen aber immerhin hoch aus der Krautschicht empor.

Vom flugtechnischen Standpunkt aus können Gleitflieger, die wie ein Segelflugzeug durch die Luftmassen gleiten, und Dynamikflieger, bei denen die Verbreitungseinheit durch rasche Drehung um eine Horizontal- oder Vertikalachse Auftrieb erzeugt, unterschieden werden. Die Gleitflieger sind symmetrische Gebilde. Die Drehbewegungen der Dynamikflieger kommen dadurch zustande, daß der Schwerpunkt nicht in der Mitte liegt und deshalb bei keiner Lage der Verbreitungseinheit Stabilität vorhanden ist.

In bezug auf den feinern Bau, die Gestalt und die Anordnung der Flügel, sowie auch auf die exakte Mechanik des Fluges, weichen die einzelnen Arten immer wieder voneinander ab, und es hält schwer, sie zu klassifizieren. Wir müssen uns daher damit begnügen, eine kleine Auswahl aus der großen Mannigfaltigkeit zu beschreiben. Dabei folgen wir vielfach Dingler (1889).

Als kleine Segelflugzeuge können wir die Früchte von *Alnus viridis*, *Betula pubescens*, *B. pendula* (Abb. 19, Fig. 6) und verwandter Arten betrachten. Die eigentliche Frucht bildet den Rumpf des Flugzeugs. An ihm sitzen symmetrisch zwei Flügel. Beim Fluge finden beständig Oscillationen um die Gleichgewichtslage statt. Als Vorbild für die Segelflugzeuge dienten jedoch die viel größeren Samen der *Macrozanonia macrocarpa*, einer Liane der tropischen Sundainseln. Sie werden aus einer halbkugeligen, dreiklappig sich öffnenden Frucht entleert. Ihr Kern ist nach Ulbrich (1928) breit-oval, 2,5 bis 3 cm lang und 2 bis 2,5 cm breit; der Flügel mißt in der Längsrichtung des Samens etwa 5 cm, der Quere nach ist er 13 bis 15 cm breit. Der Schwerpunkt des ganzen Samens liegt in der Mittellinie, aber nach vorn verschoben. Zudem sind die Flügel sanft nach oben gebogen. Wenn die Samen aus der Kapsel entleert werden, führen sie einen prachtvollen, spiraligen Gleitflug aus. Segelfliegersamen finden wir ferner auch zahlreich unter den Bignoniaceen und Rubiaceen (Dingler, S. 329). Die Samen von *Zanonia javanica* haben eine Sinkgeschwindigkeit von 0,39 m/sek, diejenigen von *Bignonia echinata* von 0,173 m/sek. Die einsamigen Nüsse von *Ulmus*, *Paliurus* sind von einem breiten Flügelsaum umgeben (Abb. 19, Fig. 5). Ebenso die Samen des Schwalbenwurzengians, *Gentiana asclepiadea* (Abb. 19, Fig. 7). Ihr Schwerpunkt liegt fast in der Mitte. Die Fläche der Verbreitungseinheit beträgt bei *Pali-*

urus 250—300 mm², bei *Ulmus scabra* 200 mm². Sie sinken daher ebenfalls in langsamem, allerdings etwas schwankendem Gleitfluge zu Boden. In ruhiger Luft beträgt die Sinkgeschwindigkeit von *Ulmus scabra* 67 cm/sek.

Dynamikflieger sind die Früchte des Götterbaumes, *Ailanthus (glandulosa) altissima* (Abb. 19, Fig. 3). Sie bestehen aus einem kleinen, linsenförmig zusammengedrückten Nüßchen und einem dieses rings umziehenden, nach zwei Richtungen sehr verlängerten, etwas unsymmetrischen Flügel. Der Schwerpunkt der Verbreitungseinheit liegt nicht ganz in der Längsmittle, sondern ist etwas gegen die breite, lanzettförmige Flügelhälfte verschoben, fällt aber fast genau in die Mitte des Nüßchens. Die breitere Flügelhälfte ist namentlich gegen ihr Ende zu, um einen Winkel von zirka 135 Grad schraubig um die Längsachse gedreht. Die gegenüberliegende Flügelhälfte ist mehr lineal, viel flacher und einzig gegen den Ansatzpunkt des Fruchtstiels etwas in der Fläche gekrümmt. Diese Krümmung ist nur eine Längskrümmung. Wenn gleichzeitig eine ganz geringe Drehung um die Längsachse damit verbunden ist, so hat dieselbe meist umgekehrten Sinn wie die Drehung der andern Flügelhälfte. Beim Fallen stellt sich die etwa 22 mg schwere Verbreitungseinheit horizontal und dreht sich um ihre Längsachse in der Richtung der Schraubenwindung. Sie fällt in einer Zylinderschraubenbahn zur Erde, rotiert also auch noch um ihre im Raum vertikale Schwerpunktachse.



Abb. 18. Huflattich (*Tussilago farfara*) mit zur Zeit der Fruchtreife stark verlängertem Schaft. (Aufn. B. Eichenberger.)

Die Verbreitungseinheiten der Esche (*Fraxinus excelsior*) sind länglich lanzettliche, flach bikonvexe Nüsse, die sich in ihrer obern Hälfte in einen etwas verbreiterten, lanzettlichen Flügel fortsetzen. Die Nüsse messen 21 mm \times 6,5 mm \times 2 mm. Die Flügel sind 18—20 mm lang und an der breitesten Stelle 9 mm breit, entweder eben oder der Länge nach etwas schraubenförmig oder unregelmäßig gekrümmt. Die ganze Verbreitungseinheit wiegt durchschnittlich 100 mg. Der Schwerpunkt findet sich in der Regel 12 mm über dem untersten Ende. Wenn die Früchte 1,5 bis 2 m gefallen sind, beginnen sie sich normalerweise in raschem Tempo um ihre Körperlängsachse zu drehen und führen dazu noch Drehungen um eine, ihren Ort beständig wechselnde, im Raume senkrechte Schwerpunktsachse aus. Nur stärkere Winterstürme vermögen sie vom Baume loszureißen.

Ähnlich verhalten sich beispielsweise noch die Früchte des aus Japan stammenden Tulpenbaumes, *Liriodendron tulipifera*.

Vollkommene Dynamikflieger sind auch die Spaltfrüchte der Ahorne (*Acer*) (Abb. 19, Fig. 2). Sie bestehen aus einer plattgedrückten (*Acer platanoides*) oder kugeligen (*Acer pseudoplatanus*) Nuß mit einem mehr oder weniger langen außen geschränkten Flügel. Die Vorder- oder Eintrittskante der Flügel ist versteift, die Hinter- oder Austrittskante dünn. Zwischen steifen Adern ist eine dünne Füllung. Das Profil ist stromlinienförmig. Der Schwerpunkt liegt asymmetrisch, gegen die Nuß und die schwerere Vorderkante hin verschoben. Beim Fall aus natürlicher Stellung am Baum erfolgt nach Dingler (1889) nach 35 cm Fallraum der Übergang zur Rotation. Innerhalb eines weitem Fallraums von 30 cm geht die anfangs steil vor sich gehende Rotation in fast horizontale Lage über. Dingler stellte beim Experimentieren mit Verbreitungseinheiten von *Acer platanoides* auch fest, daß nach 88 cm Fallraum die Längsachse mit der Horizontalen einen Neigungswinkel von 7 Grad bildet und die Querachse gleichzeitig 2—3 Grad gegen die Horizontale geneigt ist, und zwar mit tieferer Vorder- und höherer Hinterkante. Die Neigung der Querachse darf unseres Erachtens dem Anstellwinkel der Flugzeugflügel in Parallele gesetzt werden. Die Drehgeschwindigkeit beträgt 16 Umgänge pro Sekunde (Abb. 19, Fig. 1, 4 und 9). Durch die rasche Drehung dürfte, wie am Flugzeugflügel, auf der Flügeloberfläche ein Unterdruck (Sog) und unter dem Flügel ein Überdruck entstehen. Die Schränkung des Flügels erhöht den ärodynamischen Nutzeffekt. In dieser Hinsicht ähnlich gebaut sind die Verbreitungseinheiten der Fichte (*Picea*), der Waldföhre (*Pinus silvestris*), der Hainbuche (*Carpinus*) und der Linden (*Tilia*).

Einen mehrflügligen Typus repräsentieren *Rumex acetosa*, *Rumex intermedius* (Abb. 19, Fig. 8) und Verwandte. Ihre Verbreitungseinheiten führen in der Luft ebenfalls rasche Drehungen aus.

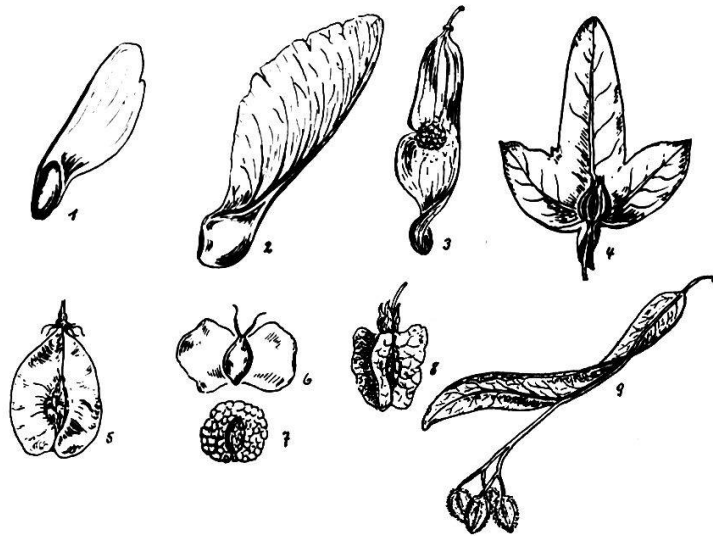


Abb. 19. Flügelflieger. Fig. 1, 2, 3, 4, 8 u. 9 Drehflieger (Dynamikflieger), Fig. 5, 6 u. 7 Segelflieger. 1. Same der Fichte (*Picea excelsa*). 2. Teilfrüchtchen des Bergahorns (*Acer pseudoplatanus*). 3. Frucht des Götterbaumes (*Ailanthus glandulosa*). 4. Frucht mit Hüllblätter der Hainbuche (*Carpinus betulus*). 5. Frucht der Bergulme (*Ulmus scabra*). 6. Frucht der Hängebirke (*Betula pendula*). 7. Same des Schwalbenwurzengians (*Gentiana asclepiadea*). Frucht mit Perianth von *Rumex intermedius*. 9. Früchte mit Hochblatt von der Sommerlinde (*Tilia platyphyllos*). (Nach der Natur.)

δ) Flugweiten und Verbreitungsgrenzen.

Es ist schon oft versucht worden, die Flugweiten fliegender Verbreitungseinheiten festzustellen. Im Felde können aber große Flugstrecken mit Sicherheit nur unter ganz besonders günstigen Umständen ermittelt werden. So berichten Bouget und Davy de Virville (1926) über einen Sturm, der Früchte und Samen von Linden, Erlen, Birken, Eschen, Ahorn, Fichten und Kiefern über große Entfernungen vertrug, die sich leider nicht genauer bestimmen ließen. Nur für *Abies* konnten die nächsten fruchtenden Bäume in einer Entfernung von 7—8 km festgestellt werden. Wohl verbürgt scheinen uns auch die folgenden Angaben über Flugweiten:

<i>Pinus silvestris</i>	2 km	(Birner in Firbas 1935)
<i>Betula</i>	1,6 km	(Schwedhelm in Firbas 1935)
<i>Acer</i>	4 km	bei 1000 m Höhendifferenz (G. Beauverd 1901)
<i>Acer pseudoplatanus</i>	5 km	bei 1000 m Höhendifferenz (Braun-Blanquet 1913)
<i>Fraxinus excelsior</i>	0,5 km	(Firbas 1935)

Theoretisch sind die Flugweiten der Verbreitungseinheiten nach W. Schmidt (1918) um so größer, je größer die Windgeschwindigkeit ist. Sie nehmen ferner umgekehrt proportional mit dem Quadrat der Sinkgeschwindigkeit zu. Sinkt eine Verbreitungseinheit zehnmal so langsam wie eine andere, so wird sie also durch die Luftströmungen

hundertmal so weit weggetragen. Während aber viele Verbreitungseinheiten, namentlich diejenigen mit ballon- oder schirmartigen Flugapparaten im Stadium der Verbreitungsbereitschaft kaum mehr festgehalten werden, müssen diejenigen der meisten Wintersteher unter den Flügelfliegern vom Winde regelrecht losgerissen werden. Die fliegenden Verbreitungseinheiten treten also bei ganz verschiedenen Windgeschwindigkeiten an die Luft über, was aber bis heute nicht genauer untersucht worden ist. Infolgedessen ist bei der Auswertung rein mathematisch erfaßter Flugdistanzen noch große Vorsicht geboten. W. Schmidt (1918) hat immerhin versucht, die mittleren Verbreitungsgrenzen, worunter er die Distanz, die 1/100 der Verbreitungseinheiten erreichen kann, versteht, für eine Anzahl Arten zu berechnen. Unter Annahme einer mittleren Durchwirblung der Luft von $A = 20$ (g.cm.sek.) und einer Windgeschwindigkeit von 10 m/sek erhielt er folgende Ergebnisse:

Art	Sinkgeschwindigkeit cm/Sek.	Mittlere Verbreitungsgrenze km
<i>Lycoperdon</i> (Sporen)	0,047	470 000
<i>Polytrichum</i> (Sporen)	0,23	19 000
<i>Lycopodium</i> (Sporen)	1,76	330
<i>Papaver somniferum</i>	500 (Windstreuer)	0,004
<i>Pitcairnia flavescens</i> (Bromel.)	110	0,1
<i>Pitcairnia imbricata</i>	30	1,1
<i>Cynara scolymus</i>	83	0,15
<i>Asterocephalus spec.</i>	380	0,007
<i>Taraxacum officinale</i>	10 (33!)	10,2
<i>Hieracium spec.</i>	20	2,5
<i>Ptelea trifoliata</i>	150	0,045
<i>Eccremocarpus scaber</i>	100	0,1
<i>Cochlospermum orehocense</i>	137	0,054
<i>Bignonia echinata</i>	19—32	2,8—1,0
<i>Calosanthus indica</i>	35—97	0,8—0,11
<i>Zanonia javanica</i>	37	0,74
<i>Betula verrucosa</i>	25	1,6
<i>Aspidosperma</i>	67	0,13
<i>Acer platanoides</i>	107	0,09
<i>Acer pseudoplatanus</i>	107	0,09
<i>Machaerium angustifolium</i>	100	0,1
<i>Picea (excelsa) abies</i>	57	0,31
<i>Abies alba</i>	106	0,09
<i>Pinus silvestris langtl.</i>	43	0,55
<i>Pinus silvestris breitfl.</i>	83	0,15
<i>Carpinus betulus</i>	120	0,07
<i>Cedrela brasiliensis</i>	47	0,46
<i>Liriodendron tulipifera</i>	125	0,065
<i>Fraxinus excelsior</i>	200	0,025
<i>Ailanthus (glandulosa) altissima</i>	91	0,12
<i>Bignonia unguis</i>	111	0,08
<i>Tecoma stans</i>	106	0,09
<i>Entada</i>	187	0,03
<i>Combretum spec.</i>	300	0,011
<i>Halesia tetraptera</i>	330	0,009

Die doppelte Distanz der mittleren Verbreitungsgrenze wird nach Angaben desselben Autors (S. 327) nur sehr selten überschritten. Unter Voraussetzung derselben Windgeschwindigkeit können weitere Verbreitungsgrenzen durch folgende Proportion berechnet werden:

$$Vg : X = (Sx) : (Sb)$$

wobei Vg eine bekannte, X die gesuchte Verbreitungsgrenze bedeutet. Für Sx ist die Sinkgeschwindigkeit der Verbreitungseinheit, für die die Verbreitungsgrenze gesucht wird, und für Sb die Sinkgeschwindigkeit der Verbreitungseinheit, für die die Verbreitungsgrenze schon bekannt ist, einzusetzen.

Wenn ein Same erst bei höherer Windgeschwindigkeit vom Wind weggetragen wird, steigt auch seine mittlere Flugweite, und zwar in zweifacher Weise, einmal rein wegen der größeren Windgeschwindigkeit, die die Samen in der gleichen Zeit weiter verträgt, dann aber auch wegen des erhöhten Austausches, der schon an und für sich die Flugdauer und die Flugweite in gleichem Maße steigert. Wenn also ein Same statt bei 5 m/sek erst bei 10 m/sek Windgeschwindigkeit an die Luft übertritt, dann wird er rund die vierfache Verbreitung finden (siehe W. Schmidt, 1918, S. 325/26).

b) Bodenläufer (*Chamaeanemochoren*)

Die zur Reifezeit abfallenden Früchte von *Colutea arborescens*, *Medicago scutellata*, *Medicago orbicularis*, sowie die Früchte von verschiedenen *Astragalus*- und *Oxytropis*-Arten sind walzen- oder kugelförmig und enthalten große Lufträume. Sie sind trotzdem zu schwerfällig, um sich lange in der Luft halten zu können. Weht ein starker Wind, so bringt er sie aber in rollende oder hüpfende Bewegung und treibt sie vor sich her. Es scheint dann, als laufen oder springen sie über den Boden hin. Dasselbe geschieht mit den kahnförmigen Früchten von *Calendula* (Abb. 2) und den, in einem kugelförmigen, aufgeblasenen Kelch eingeschlossenen Hülsen von *Anthyllis vulneraria*, sowie mit den Fruchtständen von *Hedypnois cretica*. Bei *Hedypnois* bilden die zusammenneigenden Hüllblätter einen größern Luftraum, und das sich mit dem Körbchen ablösende Schaftstück ist im obersten Teil aufgeblasen. Die Fruchtzweige der Valerianacee *Fedia cornucopiae* vergrößern sich bis zur Fruchtreife wesentlich, nehmen dazu strohartige Beschaffenheit an, brechen letzten Endes auseinander und werden vom Wind über den Boden hingetrieben. In den Steppen und Wüsten trocknen viele Pflanzen zu dünnen Mumien aus, ohne daß sie dabei ihre ursprüngliche Form einbüßen. Zudem haben ihre oberirdischen Sproßteile meist Schirm- oder Kugelform. Sie bieten darum dem Wind eine große Angriffsfläche

dar. Schließlich reißen heftige Winde sie vom Boden los und treiben sie vor sich hin, bis sie auf ein Hindernis stoßen. Unterwegs verlieren sie allmählich ihre Samen und Früchte, und zwar besonders dort, wo sie an Unebenheiten des Weges einen heftigen Ruck oder Stoß erleiden. In der russischen Steppe sind es nach Kerner (1898) *Centaurea diffusa*, *Rapistrum perenne*, *Salsola kali* und andere vertrocknende Pflanzen, die als sogenannte Burriane auf diese Weise transportiert werden. Im Oktober brechen die Herbststürme die vertrockneten Mumien um und wirbeln sie vor sich her. Sie humpeln dann als sogenannte Steppenhexen in wildem Tanz über die Ebene, bis nach Wochen der Wind abflaut und der Schnee sie begräbt. Im Mittelmeergebiet und in Nordafrika sind es *Phlomis herba venti*, *Seseli tortuosum*, *Eryngium campestre* und *Anastatica hierochuntica*, letztere bekannt als Rose von Jericho, die alle auf gleiche Weise wandern.

Eigene Beobachtungen ergaben, daß die ausgetrockneten Sprosse des Feldmannsstreu, *Eryngium campestre* (Abb. 20), bei einer Windgeschwindigkeit von 3—4 m/sek in Bewegung geraten.

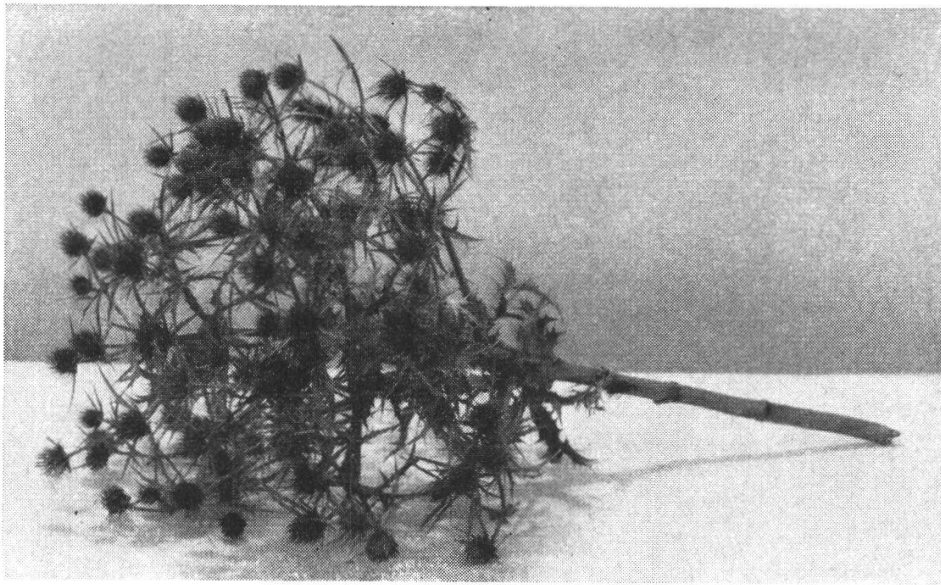


Abb. 20. Bodenläufer. Schirmförmiger, oberirdischer Sproß des Feldmannsstreu (*Eryngium campestre*), der als Ganzes vom Winde fortbewegt wird.
(Aufn. C a s p a r.)

c) Windstreuer (*Ballanemochoren*)

Unter den Caryophyllaceen, Papaveraceen, Scrophulariaceen, Orobanchaceen, Campanulaceen und beispielsweise auch unter den Umbelliferen und Kompositen gibt es viele Arten, deren Samen, Früchte oder Teilfrüchte körnchen- oder feilspanförmig sind und selbst über keine

oder nur unvollkommene Vorrichtungen für die Windverbreitung verfügen, jedoch mittelst ballistischer Mechanismen (Kerner 1898) durch den Wind ausgestreut werden können. Der Ausstreuungsmechanismus wird in der Regel durch einen zur Zeit der Fruchtreife sich versteifenden Stengel oder Schaft und einem bis mehreren von ihm getragenen kapselartigen Behälter gebildet. Der Träger des Behälters ist außerordentlich elastisch. Wird er durch einen Stoß aus der Gleichgewichtslage gebracht, so schnellert er zurück und bewirkt, daß durch den Schock die zuoberst liegenden Verbreitungseinheiten wie aus Streubüchsen ausgestreut werden und der Wind sie noch ein Stück weit mit sich fortreißt. Auch Windwirbel, die sich in den Samenbehältern bilden, helfen vielfach mit, die Samen daraus zu entfernen. Trotz der bisweilen auffallenden Kleinheit ist das Gewicht der Verbreitungseinheiten im Verhältnis zu ihrer Oberfläche recht groß und bewirkt ein schnelles Sinken in der Luft.

Dingler (1889, S. 64) stellte bei den 0,554 mg schweren, kugeligen, an der Oberfläche rauhen Samen von *Papaver somniferum* bereits eine Sinkgeschwindigkeit von 5 m/sek fest. 0,344 mg schwere Mohnsamen sanken bei seinen Versuchen mit einer Geschwindigkeit von 3,8 m/sek bei 6 m Fallhöhe. Somit vermögen nur kräftige Windstöße solche Samen noch mit sich fortzureißen. Dabei können dann aber die bei vielen Arten vorhandenen Rauigkeiten der Oberfläche und eventuell auch die spezielle Form sich in günstigem Sinne auf die Verbreitung auswirken.

Ein weitverbreiteter Windstreuer ist das Gänseblümchen (*Bellis perennis*) (Abb. 21), das zu den verhältnismäßig wenigen Kompositen gehört, deren Früchte keinen Pappus tragen. Seine Früchte sitzen vor der Verbreitung an der postfloral sich noch stark verlängernden, spitzkegelförmig endenden Blütenstandsachse, die aus dem Körbchen emporragt. Das weite, flachgründige Körbchen verhindert ein direktes zu Bodenfallen der Früchtchen und stellt sich dem Luftstrom entgegen. Der Schaft ist nach der Blüte wesentlich erstarkt und elastisch geworden. Durch heftige Windstöße, seltener durch Tiere, die vorbeistreichen, wird er in Schwingung versetzt und streut die Früchtchen aus; zum Teil werden sie allerdings auch durch den Luftstrom allein schon weggeführt. Im allgemeinen gehören sonst insbesondere Pflanzen mit Kapselfrüchten wie *Papaver*, *Silene*, *Primula*, *Campanula* u. a. zu den Windstreuern.

Die Mohnfrucht (*Papaver*) z. B. ist eine kugelige oder zylindrische Kapsel, die einen gelappten Narbendeckel trägt. Sie ist unvollkommen mehrkammerig und öffnet sich zur Reifezeit unter dem Deckel durch so viele Löcher, als Kammern vorhanden sind. Gleichzeitig wölben sich die Narbenlappen empor, bis sie mit der Außenwand der Frucht etwa



Abb. 21. Windstreuer. Maßliebchen (*Bellis perennis*). Fruchttragender Stengel versteift. (Nach der Natur.)

einen Winkel von 90 bis 100 Grad bilden. Auf der Unterseite tragen sie einen Kiel, der als Fortsetzung der Samenleiste nach vorn allmählich ausläuft. Die Lappen der Narbe werden dadurch zum Windfang und lenken die Luftströme in die Fächer, aus denen sie dann die netziggrubigen, bei *Papaver somniferum* 0,55 mg schweren körnchenförmigen Samen herausblasen und forttragen. Schon durch Einblasen von Luft mit dem Munde können die Samen bis 2 m weit ausgestreut werden. Die langen, postfloral versteiften Fruchtsiele sind zudem sehr elastisch und unterstützen das Ausstreuen der Samen durch den Wind noch durch ihre Schüttelbewegungen. Die Samen werden einzeln und je nach der Windrichtung bald nach der einen, bald nach der andern Seite verbreitet. Wenn Regen die Kapsel befeuchtet, so verschließen sich die Poren und öffnen sich erst bei trockenem Wetter wieder.

Bei den *Silene*-Arten und vielen andern Caryophyllaceen, ferner bei *Primula elatior*, *P. farinosa* und Verwandten versteift sich der Schaft postfloral ebenfalls; die Kapseln öffnen sich aber durch Zähne. Diese sind zudem imstande, xerochastische Bewegungen auszuführen. Die Kapseln bleiben auch bis zur Samenverbreitung von den Kelchen umhüllt, die noch als Windfänge dienen können. Wirksame Windfänge finden wir ferner bei manchen Gentianaceen, so bei *Gentiana bavarica*, deren Kapseln sich aber bei Befeuchtung nicht schließen.

Besonders beachtet zu werden verdienen die hängenden, als Streuvorrichtungen ausgebildeten Kapseln mancher *Campanula*-Arten, weil sie sich im Gegensatz zu den andern Kapselfrüchten am Boden öffnen, der bei ihnen nach oben gewendet ist. Dadurch wird das bloße Ausfallen

der Samen verhindert. Ihre Porenklappen führen ebenfalls xerochastische Bewegungen aus, und auch Windfänge, die durch postflorale Vergrößerung der Kelchzipfel entstehen, sind vorhanden.

Windfänge besitzen ferner noch die durch einen Deckel sich öffnenden Kapseln von *Hyosциamus niger* und *Hyosциamus albus*, sowie die Kapseln mancher *Begonien* (Abb. 22). Die reifen Früchte der als «Gottesauge» bekannten Zimmerpflanze *Begonia semperflorens* z. B. hängen an langen, fadenförmigen, etwas starren Stielen von den Zwei-

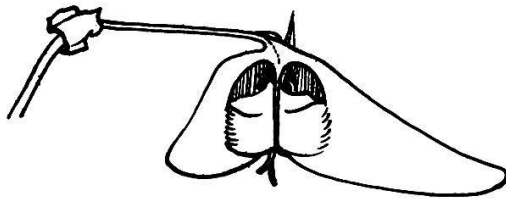


Abb. 22. Windstreuer. Geflügelte, aber sich von der Mutterpflanze nicht ablösende *Begonia*-Frucht. (Nach der Natur.)



Abb. 23. Windstreuer. Stengelloser Enzian (*Gentiana Clusii*) in Blüte und in Frucht. Nur die Blüten sind meist stengellos, die Früchte werden dem Wind ausgesetzt. Stengel elastisch. (Nach der Natur.)

gen herab. Trotzdem sie drei nach verschiedenen Richtungen abstehende Flügel tragen, lösen sie sich nicht von der Mutterpflanze los. Einer der Flügel ist nach außen gerichtet und wesentlich länger als die andern. Jeder Windstoß bringt infolgedessen die Frucht in schaukelnde Bewegung und bewirkt, daß die winzigen, mit kleinen Stacheln besetzten Samen durch die engen Längsspalten der Frucht ausgeschüttelt und dem Wind übergeben werden. Erwähnt zu werden verdient ferner noch, daß es auch unter den Windstreuern Arten wie *Gentiana Kochiana*, *G. Clusii* (Abb. 23) und *Primula farinosa* gibt, die ihre Stengel postfloral stark verlängern.

Die Streuweiten der Verbreitungseinheiten betragen, sofern sie nicht noch speziell an die Windverbreitung angepaßt sind, normalerweise nur wenige Meter. Ausnahmen sind bei heftigem Stürmen möglich. Doch liegen hierüber keine sichern Beobachtungen vor. Die zuerst von Kennigott (siehe Vogler 1901) veröffentlichten Angaben über den Transport von Salzkristallen vom Mittelmeer oder gar von der Sahara bis zum Gotthard stimmen nicht. Bergamasker Hirten haben das Salz im Gotthardgebiet ausgestreut (P. Vogler schriftlich durch E. Sulger B ü e l).

4. Die Wasserwanderer (Hydrochoren)

Das Wasser wird von den Pflanzen hauptsächlich als fließende oder strömende Masse, aber auch in der Form von fallenden Regentropfen als Verbreitungsagens genützt. Die fließenden Wassermassen sind meist reich an Energie; die den Regentropfen innewohnende Fähigkeit, Arbeit zu leisten, ist immer gering, nimmt aber, wie die folgende Tabelle zeigt, mit dem Durchmesser der Tropfen zu.

Energie der auf die Erde aufschlagenden Regentropfen
(Mitgeteilt von der Schweiz. Meteorologischen Zentralanstalt in Zürich)

Durchmesser mm	Masse g	Fallgeschwindigkeit m/Sek.	Energie Erg
4	0,0335	735	9 050
5	0,0654	830	22 500
6	0,1131	900	45 800
7	0,1795	980	86 000

Der Durchmesser der größten Regentropfen beträgt 7 mm. Er wird jedoch nur selten erreicht. Bei einem gewöhnlichen Regenschauer mißt der Durchmesser der Regentropfen nur etwa 5 mm. Tropfen von weniger als 4 mm Durchmesser vermögen im allgemeinen noch kein Ausstreuen der Verbreitungseinheiten zu bewirken.

Das fließende Wasser kann horizontal vielfach große Distanzen zurücklegen und trägt zum mindesten alles mit sich fort, was schwimmen kann. Die Regentropfen bewegen sich mehr oder weniger in vertikaler Richtung, und es ist notwendig, daß ihre Kräfte durch geeignete Vorrichtungen umgesteuert werden.

Die bei der Verbreitung der Keime wirksamen Erscheinungsformen des Wassers sind somit in ihrem Wesen und ihren Wirkungsmöglichkeiten vollständig verschieden und fordern jede ihre besondern Anpassungen, wenn sie als Verbreitungsagentien wirken sollen. Daraus ergibt sich die Unterscheidung von nauto-¹⁸ und ombrohydrochoren¹⁹ Pflanzen.

a) Schwimmer (Nautohydrochoren)

Verbreitungseinheiten, die schwimmen, enthalten in der Regel Lufträume; viele besitzen zudem eine wasserundurchlässige Haut, oder sind unbenetzbar. Die Unbenetzbarkeit ist meist eine Folge starker Kutinisierung oder der Ausbildung eines Wachsüberzuges. Die Verhinderung des raschen Eindringens von Wasser ist notwendig, um die Keimung und die im Meerwasser enthaltenen tödlichen Salze aufzuhalten. Vielfach bilden starke mechanische Elemente noch einen Schutz gegen das Abscheuern der Schwimmvorrichtung und gegen den Angriff von Tieren. Die schwimmfähigen Verbreitungseinheiten können daher recht umfangreich und schwer sein. So wiegen die Schwimmfrüchte der Kokospalme (*Cocos nucifera*) meist über 500 g und diejenigen der doppelten Kokosnuß (*Lodoicea seychellarum*) sogar bis 12 kg.

Allein dank ihrer Unbenetzbarkeit vermögen nach Kolpin Ravn (1895) z. B. die Früchte von *Ranunculus reptans*, *Myosotis scorpioides* und *Cirsium palustre* zu schwimmen.

Die Luft tritt entweder in großen Lufträumen, die als Schwimmblasen dienen, zwischen einer Hülle und einem Kern auf, oder sie befindet sich in den Zellen oder Interzellularräumen von speziell ausgebildeten Schwimmgeweben.

Eine blasenförmige Schwimmvorrichtung besitzen z. B. die *Nymphaea*-Samen. Bei ihnen umgibt ein sackartiger Arillus den eigentlichen Samen als lockere Hülle. Ähnlich gebaut sind nach Guttenberg (1926) auch die Samen von *Euryale* und *Victoria*. Bei *Nuphar* dagegen lösen sich nach dem Zugrundegehen einer Außenschicht die Carpellblätter voneinander ab. Diese schließen neben den Samen eine Schleimmasse ein, die von großen Luftblasen durchsetzt ist. Bei manchen *Carex*-Arten, so bei *C. flava*, *C. vesicaria*, *C. elata* und *C. pseudocyperus* (Abb. 24, B) schließt der Fruchtschlauch große Luftblasen ein.

¹⁸ Von ναῦς (naus) = Schiff.

¹⁹ Von ὄμβρος (ombros) = Regen.

Unter den Salzwasserpflanzen produzieren nach Schimper (1891) *Caesalpinia bonducella* und einige *Mucuna*-Arten, Pflanzen der indomalayischen Strandflora, Samen mit großen luftführenden Hohlräumen und außerordentlich harten Schalen. Sie geben beim Schütteln ein klapperndes Geräusch von sich, das durch den harten Embryo, der die Samenschale nur sehr unvollständig ausfüllt, bedingt wird. Der Embryo, sowie auch Bruchstücke der Samenschale, sinken im Wasser sofort. Die Schwimmfähigkeit ist also nur durch den großen leeren Raum bedingt. Ganz ähnlich wie die erwähnten Samen verhalten sich die nicht aufspringenden Hülsen von *Pongamia* und *Derris*, weil der Same die Frucht nur unvollkommen ausfüllt. Zum gleichen Typus gehören auch die mit einer steinharten Schale ausgestatteten Früchte von *Heritiera littoralis* und die Samen von *Vigna lutea*, weil bei ihnen die Cotyledonen und das hypocotyle Glied der Samenschale dicht anliegen und einen großen zentralen Hohlraum umfassen. Besonders bemerkenswert ist unter den Blasenschwimmern ferner noch die tropische Rubiacee *Morinda citrifolia*. Diese Pflanze besitzt eine saftige, einer Maulbeere vergleichbare, weiße Sammelfrucht, die von den Eingeborenen Indonesiens genossen wird. Die Frucht ist als Ganzes schwimmfähig. Ihre saftigen Gewebe gehen aber in kurzer Zeit zugrunde. Für die Verbreitung auf größere Entfernung kommen nur die Steine in Betracht. Diese haben keulenförmige Gestalt und sind an ihrem breiten Ende mit einer relativ großen, rundlichen Warze versehen. Beim Aufbrechen des Steines erweist sich diese Warze als mit Luft erfüllt, während der einzige, kleine Same ein zweites schmales Fach vollständig ausfüllt. Hier ist somit ein besonderes Organ als Schwimmblase ausgebildet. Same und Schwimmblase sind gegen Angriffe von Tieren, Reibung auf dem Grunde usw., durch die sehr harte Schale, die aus faserförmigen, in den einzelnen Schichten ungleich gelagerten Steinzellen besteht, ausgezeichnet geschützt.

Mittelst Schwimmgewebe schwimmen in den europäischen Gewässern nach Kolpin Ravn (1894 und 1895) Verbreitungseinheiten von *Sparganium*, *Scheuchzeria palustris*, *Alisma plantago aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Scirpus maritimus*, *Cladium Mariscus*, *Calla palustris*, *Caltha palustris*, *Comarum palustre*, *Sium erectum*, *Cicuta virosa*, *Oenanthe aquatica* und *Menyanthes trifoliata*. Bei allen diesen Pflanzen sind die Zellen des Schwimmgewebes luftführend. Dazu kommt noch *Potamogeton natans*, deren Verbreitungseinheiten mit einem Schwimmgewebe, das große Interzellularräume enthält, ausgestattet sind. Die anatomischen Untersuchungen von Kolpin Ravn (1894) und Ohlen-dorf (1907) haben ferner gezeigt, daß bei *Menyanthes trifoliata* die Samenschale aus einer sklerenchymatischen Epidermis, deren Wände von verzweigten Tüpfelspalten durchzogen werden, besteht. Darüber

befindet sich eine derbe Cuticula. Dann folgt bis zum Endosperm ein breiter Mantel luftführender, reichlich getüpfelter Parenchymzellen, die nur ganz kleine Interzellularspalten aufweisen. Die Samen von *Scheuchzeria palustris* und *Iris pseudacorus* (Abb. 24) sind ähnlich gebaut;



Abb. 24. Samen der Nautohydrochoren *Iris pseudacorus* (links) und *Pancratium maritimum* (rechts). (Aufn. Caspar.)

letztere besitzen aber bastähnliche, prosenchymatische Epidermiszellen. Bei den Umbelliferen tritt das Schwimmgewebe als geschlossener Mantel (*Sium*) oder in getrennten Lagen (*Cicuta*) unter einer Außenschicht in den Spaltfrüchten auf. Es ist frei von Interzellularen; die großen Parenchymzellen sind daher abgeplattet, oft fast kubisch geformt. Bei den Samen von *Lysimachia thyrsiflora* und der Frucht von *Scirpus maritimus* wird die Epidermis zum Schwimmgewebe. Sie besteht aus großen, radialgestreckten, luftführenden Zellen, die bei der erstgenannten Pflanze fast allein die Wand aufbauen, während bei *Scirpus* eine Lage längsorientierter Bastzellen folgt, der sich eine gleichfalls bastartige quergestreckte Epidermis anschließt. Die Frucht von *Alisma plantago aquatica* besitzt ein äußeres Schwimmgewebe, darunter eine prosenchymatische Steinschicht. Ähnlich sind z. B. auch die Früchte von *Sagittaria sagittifolia*, *Alnus glutinosa* und *Ranunculus sceleratus* gebaut. Bei *Sparganium erectum* besitzt die Fruchtschale außen eine Bastzellage, es folgt das Schwimmgewebe, dann die sklerenchymatische Samenschale. *Comarum palustre* wiederum hat eine sklerenchymatische Fruchtschale; die Samenschale aber ist zart und als Schwimmgewebe entwickelt. Einen besonders eigentümlichen Bau zeigen die Verbreitungseinheiten einiger uferbewohnender *Rumex*-Arten, z. B. von *R. hydrolapathum*. Die Früchte dieser Pflanze sind geflügelt. Die Flügel treten an den Längskanten auf. Sie entstehen aus drei bei der Fruchtreife sich vergrößernden, die Frucht umschließenden Blütenhüllblättern. Diese haben an der Basis eine blasenartige Schwiele, die unter einer

Epidermis ein Schwimmgewebe enthält. Es treten ein bis drei solcher Luftsäcke auf, die oft von beträchtlicher Größe sind. Das Schwimmgewebe besteht aus kugeligen, dichtgestellten Parenchymzellen. Auch einige *Carex*-Arten nehmen in bezug auf ihre Schwimmvorrichtung eine besondere Stellung ein, und zwar *C. approximata (paradoxa)* (Abb. 25,

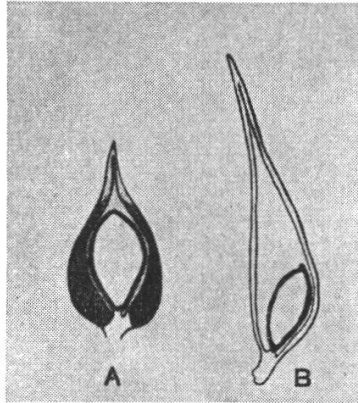


Abb. 25. Längsschnitte durch Frucht und Schlauch von *Carex*-Arten. A *Carex paradoxa*. Schlauch mit luftführendem Schwimmgewebe. B *C. pseudocyperus*. Schlauch mit eingeschlossenem Luftraum. (Nach Kolpin Ravn.)

A), *C. paniculata* und *C. diandra*. Bei diesen Pflanzen ist der die Frucht umschließende Fruchtschlauch nicht, wie bei der Mehrzahl der Arten, dünn, sondern durch ein im Innern auftretendes Schwimmgewebe verdickt. Dieses besteht nach Wilczek (1892) aus einem ziemlich derbwandigen, stark getüpfelten, festgefügtten Parenchym, dessen Mittellamellen verkorkt sind, während die übrigen Schichten Gerbsäure enthalten. Die Festigkeit des Schlauches wird durch zahlreiche Fibrovasalstränge und eine derbe, kutinisierte Epidermisaußenwand bewirkt. Ferner ist die Fruchtschale selbst sehr fest gebaut. Hier sind auch die Samen von *Nymphoides orbiculata* anzureihen, die verschiedene Schwimmeinrichtungen besitzen. Die eine besteht darin, daß die Schale des flachen Samens dem Kern nicht vollkommen anliegt und dadurch einen größeren Hohlraum einschließt, eine andere, daß rings um den scharfen Rand der Samen die Epidermiszellen zu langen, luftgefüllten Schläuchen auswachsen. Diese Luftschläuche sind in regelmäßiger Anordnung dicht von kreisrunden Tüpfeln durchsetzt, und am freien Ende treten Papillen auf. Die Tüpfel sind auch in den Außenwänden der restlichen Epidermiszellen vorhanden. Ihre Bedeutung ist unbekannt, doch dürfte es sich wieder um die Schaffung von Festigkeit unter möglichst geringer Materialaufwendung handeln. Die Haare bilden eine deutliche Schwebeeinrichtung, denn wenn sie entfernt werden, sinken die Samen unter. Nach Fauth (1903) trägt zudem die schwere Benetz-

barkeit der Samen noch dazu bei, daß die Oberflächenspannung des Wassers nicht durch das höhere spezifische Gewicht überwunden wird.

Mit besonders mächtig ausgebildetem Schwimmgewebe sind die Früchte vieler Meeresstrandpflanzen ausgestattet. Schimper (1891, S. 168/169) nennt folgende Beispiele: *Cerebra odollam*, *Laguncularia racemosa*, *Nipa fruticans*, *Cocos nucifera* (Abb. 26), *Barringtonia spe-*

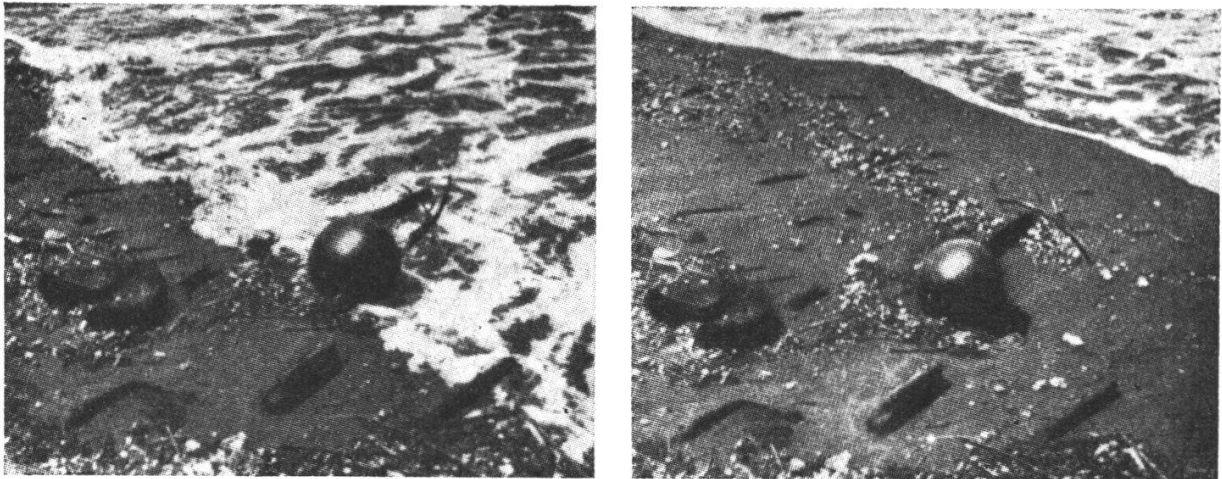


Abb. 26. Kokosnuß im Driftgut am Strande von Verlaten Eiland. 28. Febr. 1931.
(Aus A. Ernst, 1934.)

ciosa und *excelsa*, *Terminalia catappa*, *Conocarpus erecta*, *Scyphiophora hydrophyllacea*, *Guettarda speciosa*, *Tournefortia argentea*, *Wollastonia glabra*, *Scaevola Koengii*, *Clerodendron inerme*, *Cynometra cauliflora*, *Lumnitzera racemosa* und *coccinea*, *Cordia subcordata*, die Samen von *Carapa moluccensis*, *C. obovata*, *Sonneratia* und *Pemphis acidula*. Das Schwimmgewebe von *Cerebra odollam*, *Laguncularia racemosa* und *Nipa fruticans* weist große Interzellularräume auf; bei den Schwimmgeweben der übrigen Pflanzen schließen die Zellen dicht oder nur mit winzigen Interzellularen. Die Zellwände sind dünn, oder doch nur mäßig verdickt. Sie sind stets deutlich, meist sogar sehr dicht getüpfelt. Alle Schwimmgewebe sind für Wasser schwer, für Luft sehr leicht durchdringlich. Der Same der allgemein bekannten *Kokosnuß* ist von einem steinharten Endokarp, von einem grobfaserigen Mesokarp und einem glatten Exokarp umhüllt. Auch das Schwimmgewebe der *Barringtonia speciosa* enthält sehr zähe Faserstränge. Bei den kugeligen Samen von *Exoecaria agallocha* ist das innere Integument als Schwimmgewebe ausgebildet, das äußere als steinharte Schale. Ebenso befindet sich auch das Schwimmgewebe bei *Cycas circinalis* innerhalb einer harten Samenschale. *Calophyllum inophyllum* und *Ximenia americana* verbreiten sich durch schwimmende Steinfrüchte. Nur wenige

Arten, z. B. *Sophora tomentosa* besitzen einen schwammigen Samenkern.

Unter den Mangrovepflanzen gibt es viele, deren Keimlinge schwimmen. Obwohl sie keinen Schutz genießen, scheinen sie gelegentlich doch recht weit zu gelangen.

Auch völlig ausgewachsene Wasserpflanzen wie *Lemna*, *Spirodela*, *Wolffia* und manche *Utricularia*-Arten schwimmen frei im Wasser und werden durch die Wellen und die Strömungen transportiert. *Eichhornia crassipes*, die Wasserhyazinthe aus dem tropischen und subtropischen Amerika, die häufig freischwimmend anzutreffen ist, fällt durch stark aufgetriebene Blattstiele auf, die als Schwimmblasen dienen.

Das fließende Wasser verbreitet ferner namentlich die vegetativen Verbreitungseinheiten der Wasserpflanzen. Diese enthalten häufig auch Luftlücken in ihren Geweben. Im Bodensee wurden z. B. Laubspresse von *Deschampsia caespitosa* ssp. *litoralis* var. *rhenana* und Turionen von *Myriophyllum verticillatum* freischwimmend angetroffen.

Häufig schwimmen auch solche Verbreitungseinheiten, die infolge ihrer Leichtigkeit und großen Oberfläche normalerweise durch den Wind verbreitet werden, eine zeitlang im Wasser. Obwohl dasselbe meist rasch in sie eindringt, werden sie, wenn sie in ein Gewässer fallen, durch die Wellen an Land gespült. Zu ihnen gehören die Verbreitungseinheiten von *Acer pseudoplatanus*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior* und *Linaria alpina*. Die Samen des Alpenleinkrautes (*Linaria alpina*) werden durch die Bäche und Flüsse sogar weit ins Tal hinabgetragen. Man trifft diese Alpenpflanzen nach C. Schröter (1926, S. 704) auf dem Linthdelta am Walensee bei 424 m, am Bodensee bei 396 m und im Wallis bei 380 m. An der Etsch wurde sie bei Salurn, 220 m ü. M., und am Isonzo bei Görz, 88 m ü. M., noch festgestellt.

Selbst Verbreitungseinheiten, deren spezifisches Gewicht 1 übersteigt, werden durch die Wildbäche und Flüsse oft tief herabgetragen, stieß man doch am Rhein bei Zizers, 540 m ü. M., und am Linthkanal bei 423 m ü. M. noch auf Kolonien von *Astragalus alpinus*.

Die Schwimmfähigkeit der Verbreitungseinheiten kann mehrere Tage, bei vielen Arten sogar Wochen oder Monate lang erhalten bleiben. Schon Linné war das Vorkommen von Früchten und Samen amerikanischer Pflanzen wie *Cassia fistula*, *Anacardium occidentale*, *Cucurbita*, *Lagenaria*, *Entada scandens*, *Piscidia erythrina* und *Cocos nucifera* in der Drift des norwegischen Strandes bekannt.

Schimper (1891), Guppy (1906), Praeger (1913) und andere haben Verbreitungseinheiten vieler Arten auf ihre Schwimmfähigkeit im Süß- oder Salzwasser geprüft und auch festgestellt, daß selbst bei langem Aufenthalt im Wasser die Keimfähigkeit der Samen erhalten bleibt. Diese Untersuchungen sind sehr wertvoll, können uns aber leider

nicht genau über die wirkliche Schwimmdauer orientieren, weil im freien Gewässer eine Reihe von Faktoren, z. B. Tiere und Brandung, zerstörend auf die Schwimmvorrichtungen einwirken. Bei Verbreitungseinheiten von Süßwasserpflanzen wurden nach Guppy u. a. (1906) experimentell folgende Schwimmzeiten festgestellt:

Art	Schwimmdauer in Monaten	Art	Schwimmdauer in Monaten
<i>Sparganium erectum</i>	12	<i>Comarum palustre</i>	12
— <i>simplex</i>	6	<i>Scutellaria galericulata</i>	12
<i>Potamogeton natans</i>	12	<i>Mentha pubescens</i>	6—12
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	12	<i>Galium palustre</i>	6—12
<i>Iris pseudacorus</i>	12 und länger	<i>Convolvulus sepium</i>	33

Nach Praeger (1913) schwammen 15 Monate und länger:

<i>Alisma plantago aquatica</i>	<i>Carex panicea</i>
<i>Cladium Mariscus</i>	— <i>vulpina</i>
<i>Carex flava</i>	— <i>canescens</i>
— <i>acuta</i>	<i>Rumex conglomeratus</i>
— <i>dioeca</i>	— <i>crispus</i>

Die Verbreitungseinheiten von *Nuphar luteum* sollen nach Praeger nur $1\frac{3}{4}$ Wochen, und die Früchtchen von *Ranunculus flammula* (Praeger, 1913, S. 18) nur 5 Tage im Wasser schwimmen.

Auf einer 3,5prozentigen Kochsalzlösung schwammen nach Schimper (1891) Samen einer *Canavalia* aus Java nach 70 Tagen, von *Hibiscus tiliaceus* noch nach 121 Tagen, und von *Suriana maritima* sogar noch nach 143 Tagen. Achänien von *Wollastonia glabra* schwammen auf 3prozentiger Kochsalzlösung noch nach 20 Wochen, und die Steine von *Calophyllum inophyllum* noch nach 122 Tagen.

Guppy (1906) fand bei den Verbreitungseinheiten der Meeresstrandpflanze *Cakile maritima* eine Schwimmdauer von 1—4 Wochen, bei denjenigen von *Crithmum maritimum*, einer Pflanze also, die ebenfalls den Strand besiedelt, aber eine solche von 8 Monaten. Die Verbreitungseinheiten von *Crambe maritima* schwammen nach Guppy (1906), 1—4 Wochen, nach Sernander (1901, S. 165) nur 13 Tage lang.

Für Wasser- und Strandpflanzen ist die Verbreitung der Verbreitungseinheiten durch fließendes Wasser das Gegebene. Sie ermöglicht ihnen aber nur, sich innerhalb zusammenhängender Gewässer anzusiedeln. Diese Möglichkeiten sind in Meeren besonders groß und deshalb für die Erhaltung der Art auch ausreichend, für das Süßwasser jedoch oft eng beschränkt und allein nicht genügend. Die Nautohydrochorie versagt stromaufwärts. Die Aufwärtsverbreitung mancher Wasserpflanzen wie *Caltha palustris* und *Menyanthes trifoliata* mit verhältnismäßig großen Samen, gehört noch heute zu den ungelösten Problemen. Auch der Florenaustausch zwischen getrennten Gewässern kann niemals durch die Kraft fließenden Wassers erfolgen. Die Süßwasserpflanzen

sind daher auf ergänzende Verbreitungsmöglichkeiten angewiesen (siehe Seite 112).

b) Mit Hilfe der Regentropfen wandernde Pflanzen (Ombrohydrochoren)

a) Regenschwemmlinge

Wenn wir eine Flüssigkeit in einen Teller gießen, in dem sich lose, spezifisch leichtere Gegenstände befinden, so werden diese hinausgespült. Auf gleiche Weise können Verbreitungseinheiten aus flachgründigen Behältern, die bei Regenwetter nach oben offen sind, gespült werden. Die Tropfen, die auf den Behälterboden aufschlagen, breiten sich blitzschnell über denselben aus und fegen die Verbreitungseinheiten weg.

Eine napfförmige Verbreitungsvorrichtung treffen wir z. B. bei der verbreiteten Sumpfpflanze *Caltha palustris*. Am Ende eines Blütenstiels stehen 5—8 Balgkapseln sternförmig und leicht aufwärts gerichtet zusammen. Zur Reifezeit im Mai oder Juni öffnen sie sich an der nach oben gerichteten Bauchnaht. Das Öffnen wird durch die Austrocknung eingeleitet, erfolgt aber erst bei Befeuchtung vollständig. Die völlig geöffneten Früchtchen schmiegen sich eng aneinander und bilden, weil sie außen weiter sind als innen, eine verhältnismäßig große, napfförmige Auffangvorrichtung für Regentropfen. Sobald Tropfen auf dem Grunde des Gefäßes zerstioben, schwimmen sie die Samen mit Wucht aus den Kapseln.

Auch bei *Sedum acre* stehen die Balgkapseln, die stets in der Fünffzahl ausgebildet werden, sternförmig zusammen. Die Kapseln sind zudem auf der der Fruchtstandachse zugekehrten Hälfte breit geflügelt und schließen dort eng zusammen. Bei Benetzung weichen die Kapselränder an der nach oben gerichteten Bauchnaht auseinander. In der Mitte des Fruchtstandes bildet sich eine Vertiefung, von der aus fünf Rinnen, in denen die kleinen, feilspanförmigen Samen liegen, radiär ausstrahlen. Das Regenwasser, das in den offenen, tellerförmigen Behälter fällt, wird durch die Rinnen nach außen geleitet und spült dabei die Samen hinaus. Beim Trocknen schließen sich die Balgkapseln wieder und geben verbliebene Samen erst wieder bei der nächsten Benetzung frei. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Trigonella monspeliaca* und manchen *Astragalus*-Arten wie bei *Astragalus stella* im Mittelmeergebiet (P. Müller [- Schneider], 1936).

Bei der Wüstenpflanze *Asteriscus pygmaeus*, ihrer Verwandten *A. aquaticus* und anscheinend auch bei *Cichorium pumilum* und andern Kompositen (siehe Zohari, 1937) neigen die Hüllblätter bei Trockenheit dachartig über dem Körbchenboden zusammen und schließen die Früchte vollständig von der Außenwelt ab. Nach Benetzung legen sie

sich etwa innert 5 Minuten strahlenförmig in eine Ebene, so daß die Früchte darnach frei daliegen und der Regen sie wegschwemmen kann.

Die zweiklappig aufspringenden Früchte von *Veronica serpyllifolia*, *V. scutellata*, *V. beccabunga*, *V. anagallis aquatica*, *V. arvensis*, *V. chamaedrys* und *V. verna* sind ebenfalls hygrochas und breiten bei Benetzung ihre Kapselhälften so flach aus, daß die Samen durch die aufschlagenden Regentropfen leicht weggefeigt werden können.

β) Regenballisten

Am vollkommensten gelingt den Pflanzen die Ausnützung der lebenden Kraft der Regentropfen durch die von Kerner (1898) erstmals beschriebenen ballistischen Hebelmechanismen. So sitzen im Gegensatz zu *Caltha palustris* die ebenfalls sternförmig angeordneten Balgfrüchtchen von *Eranthis hiemalis* auf verholzten, hakenförmig gebogenen und äußerst elastischen Stielen. Sie öffnen sich außerdem nur am äußern Ende der Bauchnaht, das dadurch zu einer kleinen Schaufel wird. Einfallende Regentropfen drücken die Schaufel und den Fruchts蒂el nach unten. Sobald aber die Kraft der Regentropfen verbraucht ist, schnellen sie in ihre frühere Lage zurück und werfen durch ihre Bewegung die Samen aus. Bei einem heftigen Gewitter wurden sie nach P. Müller (-Schneider), (1936, S. 184) bis 40 cm weit ausgestreut und dann noch vom ablaufenden Regenwasser weggespült. Besonders zahlreich finden wir typische Regenballisten unter den Cruciferen und Labiaten. So haben *Iberis pinnata* (Abb. 27), *I. umbellata* und *I. ciliata* einen scheinoldigen Fruchtstand, bei dem im trockenen Zustande alle Fruchts tiele über dem Achsenende zusammenneigen und ein geschlossenes Köpfchen

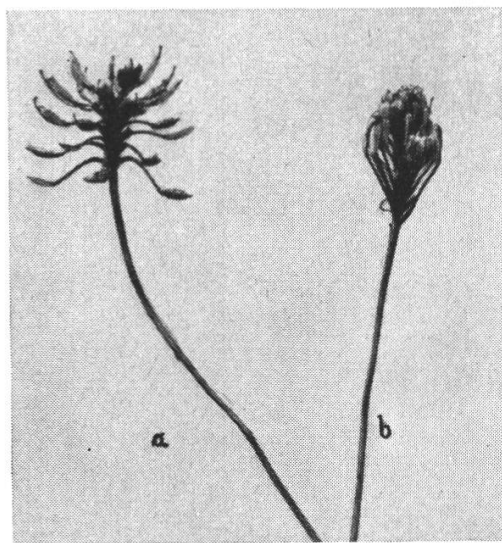


Abb. 27. Fruchtstand von *Iberis pinnata*; a) benetzt, b) trocken.
(Aus R. Molinier und P. Müller (-Schneider), 1938.)

bilden. Bei Benetzung senken sich die s-förmigen Fruchtsiele, bis die schauffelförmigen Früchte nahezu waagrecht stehen und ihre hohle Breitseite nach oben gerichtet ist. Schötchen und Stiel bilden jetzt formvollendete Turbinenschaufeln. Wenn Regentropfen auf sie fallen, biegen sie den elastischen Fruchtsiel nach unten, die Klappen lösen sich durch den Schock von der Scheidewand ab, und die Samen werden beim Zurückschnellen des Stiels in weitem Bogen weggeschleudert.

Bei dem im Mai reifenden Täschelkraut, *Thlaspi perfoliatum* (Abb. 28), stehen die geflügelten Schötchen in Trauben. Der Fruchtstand ist hier nicht hygroschas wie bei *Iberis umbellata*; doch verblüfft uns auch diese Pflanze durch die Ähnlichkeit ihrer Früchte mit den Schaufeln von Freistrahlturbinen, auf die das Wasser aus großen Höhen, aber in kleiner Menge fällt. Die einzelnen Schaufeln bestehen aus zwei Hohlräumen, die durch eine scharfe Scheide, auf die der Wasserstrahl auftrifft, getrennt sind. Der Nutzeffekt solcher Freistrahlturbinen übersteigt 90%. Es ist deshalb anzunehmen, daß ähnlich gebaute Früchte ebenfalls fast die ganze Kraft der fallenden Regentropfen aufzunehmen vermögen.

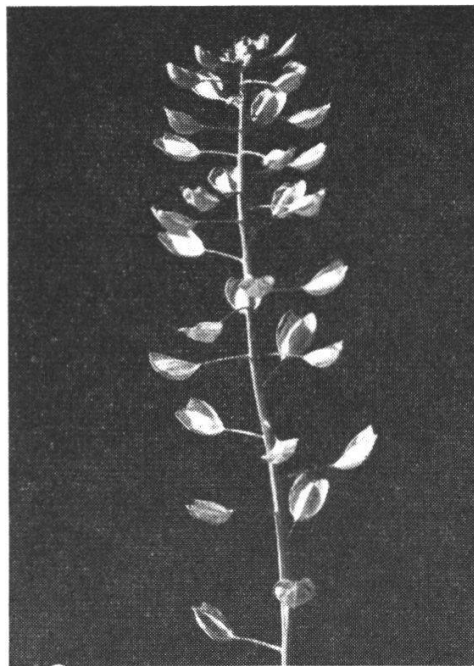


Abb. 28. Fruchtstand vom durchwachsenen Täschelkraut (*Thlaspi perfoliatum*). Früchte turbinenschaufelförmig. (Aufn. V o n o w.)

Bei dem im Sumpf wachsenden *Scutellaria galericulata* und auch bei *Sc. columnae* besteht der Fruchtstand aus meist paarig, einseitwendig angeordneten, zweigliedrigen Kapseln, die aus einem obern und einem untern, dicht anschließenden Teil bestehen. Der untere Teil ist

in der rückwärtigen Hälfte vertieft. Diese Vertiefung verläuft nach vorne zu in eine flache, quer abgeschnittene Rinne. Der obere Teil trägt einen hohlen Aufsatz und legt sich knapp an den untern an. In noch geschlossenem Zustande ist die Kapsel ein wenig nach aufwärts gerichtet. Beim fortschreitenden Eintrocknen erfolgt das Aufklaffen zuerst nur an dem vordern, schnabelartigen Rande, während rechts und links noch teilweise Kontakt besteht. Früchtchen für Früchtchen wird nun durch äußere Impulse, d. h. vor allem beim Aufschlagen von Regentropfen, herausgeschleudert, wobei die Röhre in einfachster Weise als Führung dient. Später fällt der obere Teil ganz ab, der untere senkt sich und sollte noch eines der rundlichen Früchtchen zurückgeblieben sein, so rollt es jetzt durch die schiefe Rinne zur Erde (M. Kronfeld, 1886).

Auch die Kelchoberlippe von *Ocimum basilicum* ist mit einem napfförmigen Auffangorgan für Regentropfen ausgestattet. Typische Regentropfenballisten sind ferner *Prunella vulgaris* und ihre Verwandten, ferner *Salvia viridis* und *Teucrium lamifolium*. *Prunella vulgaris*, die am weitesten verbreitete von ihnen, hat scheinährige Fruchtstände. Die Kelche, in denen die Früchtchen stecken, sind im trockenen Zustande aufwärts gerichtet und schmiegen sich dachziegelartig der Achse an. Auch die Lippen liegen aufeinander, so daß die Früchtchen vollständig eingeschlossen sind. Werden sie benetzt, so lösen sich die Kelche von der Achse ab, indem die Stiele sich nach unten bis in die Waagrechte bewegen. Gleichzeitig klaffen auch die Lippen auseinander. Beide Bewegungen sind in etwa 2 Minuten beendet. Die Oberlippen, welche wannenförmig vertieft sind, fangen die Regentropfen auf. Durch diese werden die kurzen Stiele nach unten gebogen und streuen, ähnlich wie bei den Balgkapseln von *Eranthis*, beim Zurückschnellen die Samen aus. Beim Trocknen bewegen sich die Kelche in ihre frühere Lage zurück.

γ) Wirksamkeit der Verbreitung durch die Regentropfen

Die Verbreitungseinheiten der Ombrohydrochoren werden durch die Regentropfen immer nur innerhalb der nächsten Umgebung der Mutterpflanze plazierte. Ein einziger Regenschauer bewirkt aber, daß sämtliche reifen Verbreitungseinheiten ausgestreut werden; denn die Dichtigkeit der fallenden Regentropfen ist dann groß genug, um alle Verbreitungsmechanismen einer Pflanze in Tätigkeit zu setzen. In Mitteleuropa sind im Sommer die Gewitterregen am wirksamsten, in Südeuropa die heftigen Herbstregen und in Nordafrika die Winterregen. Bekannt ist ferner die Heftigkeit der Monsun- und Tropenregen, und es ist anzunehmen, daß auch in den Gebieten, die ihrem Einfluß unterstehen, typische Vertreter der Ombrohydrochoren aufzufinden sind.

Im Gegensatz zu den Nautohydrochoren spielt bei den Ombrohydrochoren der Standort der Pflanze innerhalb einer Gegend auf die Wirksamkeit der Verbreitungsvorrichtungen nur eine geringe Rolle. Wasserpflanzen und Pflanzen trockener Standorte werden in gleicher Weise vom Regen erreicht. Das fließende Wasser kann jedoch, wie z. B. bei *Caltha palustris*, die Weiterverbreitung der Verbreitungseinheiten bewirken, während an trockenen Standorten infolge der gleichzeitigen Durchfeuchtung der Erde meist sofort die Keimung eingeleitet wird.

Die Verbreitungsdistanzen sind durchwegs kurz. Sie bleiben sogar hinter denjenigen der Selbststreuer zurück; doch liegen hierüber erst wenige Beobachtungen vor. Der Verfasser stellte fest, daß bei einem heftigen Regenschauer die Samen von *Eranthis hiemalis* bis 40 cm, diejenigen von *Thlapsi perfoliatum* bis zu 80 cm weit ausgestreut wurden (P. Müller [-Schneider], 1936).

5. Die Tierwanderer (Zoochoren)

Wir kennen die große Bedeutung der Tiere für die Bestäubung der Blüten. Sie werden durch leuchtende Farben, starke Düfte und kräftige Nahrung angelockt, oder finden Schutz zwischen den Blütenorganen. Gestalt und Anordnung der Blütenteile, oft sogar besondere Mechanismen, bedingen ihre Berührung mit dem Blütenstaub. Die Pollenkörner selbst sind von klebriger Masse überzogen oder von kleinen Warzen, Stacheln, Zäpfchen, Häkchen oder Leisten bedeckt, mittelst denen sie an den Tieren, insbesondere an den Insekten, haften können.

Durch die gleichen Mittel vermögen viele Pflanzen sich auch die Verbreitung der Samen, seltener der vegetativen Verbreitungseinheiten durch Tiere zu sichern. Sie bieten wiederum Nahrung, bringen Haftvorrichtungen hervor und sorgen durch geeignete Bereitstellung der Verbreitungseinheiten für Kontakt mit den Agentien. Weil die Samen und die Brutkörper aber kompliziertere und massigere Gebilde sind als die Pollenkörner, erfordern sie auch mehr Kraft für ihren Transport. Die Tiere, die an ihrer Verbreitung teilnehmen, sind daher größtenteils kräftigere Lebewesen als diejenigen, die die Bestäubung besorgen. Zu ihnen gehören namentlich viele Vögel und Säugetiere. Ferner wirken manche Reptilien, Fisch- und Schneckenarten bei der Verbreitung der Keime mit. Auch die am Boden lebenden Ameisen sind stark genug, um Verbreitungseinheiten von Pflanzen zu transportieren. Für die fliegenden Insekten jedoch sind sie meist zu schwer.

Die Vielgestaltigkeit, die verschiedenen Lebensgewohnheiten und die vorzügliche Eignung einer großen Zahl von Tieren für die Verbreitung der Pflanzen, führten zu einer entsprechenden Mannigfaltigkeit der Anpassungen für die zoochore Verbreitung. Daraus ergeben sich

naturgemäß auch Schwierigkeiten für das Erfassen, Beschreiben und Einteilen derselben nach bestimmten Prinzipien. Kein Wunder, wenn sich in der Literatur gerade bei der Einteilung der Zoochoren verschiedene Tendenzen erkennen lassen. Besonders Sernander (1901, 1906 und 1927) schuf und benannte seine Verbreitungstypen außer auf Grund des Verbreitungsvorganges und der Anpassungen der Pflanzen an die Verbreitungsagentien auch in Anlehnung an die systematischen Einheiten, aus denen sich die speziellen Verbreitungsagentien rekrutieren. Er spricht von Ornithochoren, Saurochoren, Glirochoren, Myrmekochoren usw., je nachdem Vögel, Reptilien, Nager oder Ameisen die Samen transportieren. Daneben kennt er Synzoochoren, wenn die Tiere die Samen zusammentragen und aufstapeln, Ripsozoochoren, wenn sie sie beim Bearbeiten der Fruchtstände ausstreuen, Endozoochoren, wenn sie unbeschädigt den Darmkanal eines Tieres durchwandern, und Epizoochoren, wenn sie an den Tieren haften können. Dieses Vorgehen führt aber leicht zu Verwirrungen, weil z. B. sowohl syn-, epi- und endozoochore Verbreitung durch Tiere erfolgen kann, die ganz verschiedenen Tierklassen oder Ordnungen angehören. Es erweist sich deshalb als notwendig, die beiden Einteilungsprinzipien scharf auseinander zu halten. Die Einteilung nach systematischen Einheiten der Tiere, die sich an der Verbreitung der Diasporen beteiligen, vermag leider nur einen schwachen Einblick in die besondere Organisation der Arten für die Verbreitung der Verbreitungseinheiten zu geben. Wir versuchen daher, die Zoochoren allein auf Grund der Verbreitungsmodi einzuteilen.

Die Sernanderschen Typen Endo-²⁰ und Epizoochoren²¹ sind auch für uns brauchbar, dagegen bezeichnen wir alle diejenigen Pflanzen, deren Verbreitungseinheiten durch ihre Agentien größtenteils zerstört werden, wie das bei den Ripso- und Synzoochoren Sernanders der Fall ist, als Dyszoochoren²² (P. Müller [-Schneider], 1933). Dazu führen wir neu die Bezeichnung Stomatozoochoren²³ ein für Pflanzen mit solchen Verbreitungseinheiten, welche die Tiere im Maul transportieren, von denen aber nur bestimmte Begleitorgane verzehrt werden, der Same selbst jedoch in unversehrtem Zustande zurückgelassen wird.

a) Pflanzen, deren Verbreitungseinheiten nur zufällig der Vernichtung durch die Agentien entgehen (Dyszoochoren)

Die Verbreitungseinheiten der Pflanzen, die dyszoochor verbreitet werden, enthalten reichlich Nährstoffe in Form von Fetten, Eiweiß oder Kohlehydraten und bilden deshalb eine wichtige Nahrungsquelle für die

²⁰ Von ἐνδον (endon) = drinnen.

²¹ Von ἐπί (epi) = obendrauf.

²² Von δυσ (dys) = miß.

²³ Von στόμα (stoma) = Mund.

Tierwelt. Weil die Tiere ihren Inhalt benötigen, zerstören sie sie zwar meist, wenn sie sich ihrer bemächtigen, doch geht ihnen besonderer Umstände wegen dabei oft auch ein Teil wieder verloren. Tiere, die mit Vorliebe ihre Nahrung auf den Fruchtständen selbst abholen, streuen bei ihrer Tätigkeit einen Teil der Samen in der Nähe der Mutterpflanze aus, indem sie sie umherschmeissen und die Fruchtstände erschüttern. Auf diese Weise können beispielsweise Birken- (*Betula*), Erlen- (*Alnus*) und Distel- (*Carduus*) Samen durch die Distelfinken (*Carduelis carduelis*), Breitwegerichsamens (*Plantago major*) und Grasfrüchte durch den Bluthänfling (*Carduelis cannabina*), Gänsefuß- (*Chenopodium album*) und Brennesselsamen (*Urtica dioeca*) durch den Feldsperling (*Passer montanus*) verbreitet werden. Auch manche Wasservögel, z. B. die Enten (*Anas*), verzehren viele Verbreitungseinheiten und verbreiten sie zum Teil dabei.

Viele Tiere, namentlich die Ernteameisen des Mittelmeergebietes (*Aphenogaster* und *Messor*), die Spechtmeise (*Sitta europaea*), die Häher (*Garrulus* und *Nucifraga*), gewisse Spechte (*Dryobates major*), das Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*), der Siebenschläfer (*Glis glis*), die Haselmaus (*Muscardinus avellanarius*), der Hamster (*Cricetus cricetus*) und die Taschenratte (*Geomys bursarius*) verzehren die Samen meist nicht am Ort, sondern tragen sie an einen sichern Platz, um sie in Ruhe bearbeiten und speisen zu können, oder für nahrungsarme Zeiten aufzustapeln. Der Wegtransport und die Aufstaplung der Samen führt dann öfters zu deren Verbreitung, weil sie in den Verstecken vergessen werden oder infolge von Störungen aufgegeben werden müssen. Namentlich die Häher transportieren viele Samen oder Früchte im erweiterungsfähigen Schlund und würgen sie dann wieder aus, um sie unter Wurzeln und Steinen zu verstecken. Die Spechtmeise steckt sie in Rindenspalten oder Mauerritzen (Abb. 29). Das Eichhörnchen benützt Höhlungen unter Baumwurzeln als Versteck. Der Hamster trägt seine Ernte wie die Ernteameisen in den Bau ein. Er verfügt sogar über besondere Backentaschen zur vorübergehenden Aufnahme der Nahrung. Bei drohender Gefahr entleert er sie, um das Gebiß zum Kampfe brauchen zu können. In den Tropen verhalten sich manche Affen, wie Makaken und Paviane, ähnlich und tragen dadurch auch zur Verbreitung der Samen bei.

Die Ernteameisen (*Messor*) wurden in der Garrigue von Montpellier und Umgebung beim Eintragen von Verbreitungseinheiten folgender Pflanzen beobachtet: *Aegylops ovata*, *Ae. triaristata*, *Avena bromoides*, *A. barbata*, *Scleropoa rigida*, *Stipa pennata*, *Muscari neglectum*, *Iris chamaeiris*, *Cerastium obscurum*, *Alyssum calycinum*, mehrerer *Medicago*- und *Trifolium*-Spezies, *Trigonella monspeliaca*, *Scorpiurus subvillosus*, *Ornithopus compressus*, *Hippocrepis unisiliquosa*, *Erodium ci-*

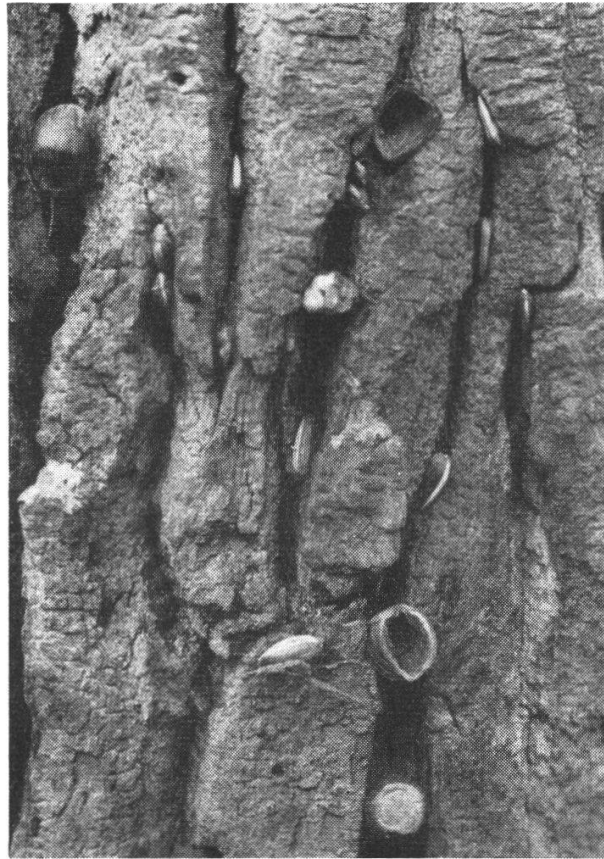


Abb. 29. Durch den Kleiber (*Sitta europaea*) in Baumrinde eingeklemmte Früchte der Hasel (*Corylus avellana*) und der Sonnenblume (*Helianthus annuus*).
(Aufn. Niestlé - Bavaria.)

cutarium, *Helianthemum salicifolium*, *Cistus monspeliensis*, *C. albidus*, *Fumana Spachii*, *F. viscida*, *Euphorbia segetalis*, *Sideritis romana*, *Thymus vulgaris*, *Rosmarinus officinalis*, *Bellis silvestris*, *Thyrimnus leucographus*, *Carduus pycnocephalus*, *Hedypnois cretica* und *Pterotheca sancta* (Müller [-Schneider], 1933). Weitere Samentransporte durch Ernteameisen beobachtete z. B. auch Sernander (1906). Die Samen komplizierterer Verbreitungseinheiten werden in der Regel erst im Nest von ihren Hüllen befreit und die Abfälle in Form regelrechter Müllhaufen außerhalb des Nestes deponiert. Wenn der Bau den Ameisen nicht mehr zusagt, ziehen sie mit ihrer ganzen Habe um, wobei wiederum Samen verloren gehen. Nach einem solchen Umzug wurden vom Verfasser (1933) auf einer 5 m langen Ameisenstraße 54 *Medicago*-Samen gefunden, die alle den Tieren verloren gegangen sein mußten, weil die Früchte dieser Pflanzen sich normalerweise nicht öffnen.

Es scheint, daß in Mitteleuropa die Rasenameise (*Tetramorium caespitum*) gelegentlich in ähnlicher Weise wie die Ernteameisen des Mittelmeergebietes bei der Verbreitung der Samen mitwirkt. In Altnau am Bodensee wurde sie an einer Moränenböschung während mehreren

Wochen beim Eintragen der Verbreitungseinheiten von *Setaria viridis*, *Poa trivialis*, *Hypericum perforatum*, *Linaria minor*, *Senecio vulgaris* und *Sonchus asper* beobachtet (P. Müller [-Schneider], 1932). K. Escherich und A. Ludwig (1898) stellten in ihren Nestern Verbreitungseinheiten von *Panicum sanguinale* und *Stellaria media* fest. Nach R. Stäger (1929) legt sie im Süden wie die *Messor*-Arten eigentliche Samendepots an. Er konnte aber auch am Ober-Aletschgletscher in fast 2000 m Höhe noch in zahlreichen Nestanlagen dieser Ameise bedeutende Ansammlungen von Samen der hochalpinen Kleeart *Trifolium Thalii* feststellen.

Eine ganze Anzahl europäischer Vögel und Säuger verschleppt und speichert mit großer Vorliebe die nährstoffreichen Samen bzw. Früchte der Arve (*Pinus cembra*), Walnuß (*Juglans regia*), Hasel (*Corylus avellana*), Buche (*Fagus silvatica*), Edelkastanie (*Castanea sativa*) und der Eichen- (*Quercus*) Arten (Abb. 30). Die speziellen verbreitungsökologischen Verhältnisse dieser Pflanzen sind die folgenden:

Pinus cembra. — Die Zapfen lösen sich mitsamt den Samen im Frühjahr von den Zweigen ab, werden aber zum Teil schon im Herbst von den Tieren auf den Bäumen abgeholt. Die Samen sind im Gegensatz zu denjenigen der andern *Pinus*-Arten groß und tragen nur einen kleinen Flügelrest. Der eigentliche, kurze Flügel bleibt mit der Fruchtschuppe verbunden und löst sich auch bei der Samenreife nicht ab. Das Gewicht der Samen beträgt 0,20 bis 0,25 g, dasjenige der Samen von *Pinus silvestris* dagegen samt Flügel nur 8 bis 9 mg. Die Schale ist bis 2 mm dick, holzig, hart und glattwandig, und der Same gleicht daher einer Nuß. Sein Keimling ist in eine dicke Schicht ölreichen Endosperms eingebettet. Ferner ist die Anwesenheit von Stärke, die den übrigen Nadelholzsamen fehlt, auffällig. Als Verbreiter wirken der Mensch, das Eichhörnchen, die Haselmaus, der große Buntspecht (*Dryobates major*) und namentlich der Nußhäher (*Nucifraga caryocatactes*). Der Nußhäher trägt bis 40 Samen in seinem Schlund fort, würgt sie wieder aus und legt im Herbst unter Steinen Vorräte davon an. Außerdem trifft man oft weggetragene Zapfen, die noch unversehrte Nüßchen enthalten.

Juglans regia. — Als Verbreitungseinheit löst sich die kugelige, glatte, einsamige, 6—7 g schwere Steinfrucht von der Mutterpflanze ab. Ihre Schale besteht aus einem unregelmäßig sich ablösenden, anfänglich grünen, später braunen, zähfleischigen Exokarp, und einem steinharten, runzeligen Endokarp von bis zu 2 mm Dicke. Das Endosperm ist ölreich und enthält auch Eiweiß. Die Reife erfolgt von Ende September bis Ende Oktober. Als Verbreiter wurden, abgesehen von Menschen, Eichhörnchen, Mäuse, Siebenschläfer und Rabenkrähen beobachtet.

Coryllus avellana. — Ende August bis Mitte Oktober fallen die Früchte aus dem Fruchtbeker aus. Sie sind eiförmige Nüsse mit glatter, holziger Schale. Ihr Gewicht beträgt durchschnittlich 0,72 g. Sie enthalten viel fettes Öl, aber auch Stärke und Eiweiß. Die Verbreitung erfolgt durch Menschen, Eichhörnchen, Mäuse, Siebenschläfer, Häher und Kleiber.

Fagus silvatica. — Die Verbreitungseinheit ist eine einsamige, dreikantige, rotbraune, reichlich ölhaltige Nuß von 0,25 g Gewicht. Ihre Fruchtwand ist eine zähe, lederartige Schale. Die Reife erfolgt im September und Oktober. Als Verbreiter wirken außer den Menschen Eichhörnchen, Wildschweine, Schlafmäuse, Waldmäuse, Ringeltauben, Buntspechte und Bergfinken.

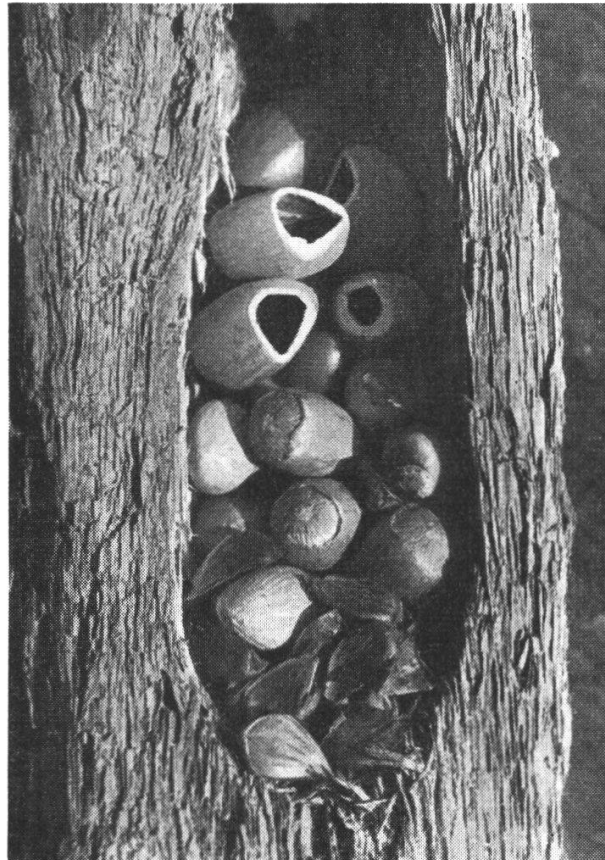


Abb. 30. Depot einer Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*) in einer Zwergspechthöhle. Inhalt: 28 Bucheckern, 6 Eicheln und 17 Haselnüsse. (Aufn. A. Niestlé - Bavaria.)

Castanea sativa. — Die glattwandigen, schweren, stärkereichen Trockenfrüchte fallen mit der Cupula von Ende September bis Mitte Oktober von den Bäumen ab. Diese öffnet sich im Oktober. Die Verbreitung erfolgt durch Menschen, Eichhörnchen, Siebenschläfer, Mäuse, Krähen, Raben und Häher, sowie gelegentlich auch durch Wildschweine.

Quercus robur. — Die Verbreitungseinheit ist eine eiförmige bis zylindrische Nuß mit glatter, lederartiger Fruchtwand und einem großen Embryo. Sie wiegt 1,5 bis 2,5 g und reift Ende September oder im Oktober. Eichhörnchen, Saatkrähen, Spechte, Eichelhäher und Ringeltauben holen die Früchte auf den Bäumen ab. Der Eichelhäher trägt dabei auf einmal bis 8 Stück in seinem Schlunde fort. Was nicht abgeholt wird, fällt auf den Boden und wird gelegentlich noch von Mäusen, Wildschweinen und Enten verschleppt.

Die starken Schalen, die die Samenkerne all dieser Pflanzen schützend umgeben, leisten den Tieren, die sie verzehren wollen, erheblichen Widerstand und zwingen sie, sie wegzutragen, um sie in Ruhe bearbeiten zu können. Was beim Transport und beim Aufbrechen entwischt, ist für sie meist schwer wieder auffindbar und wird aufgegeben, besonders, wenn der Anfall an Nahrung auf einmal so groß ist, daß es sich nicht lohnt, einzelne Samen aufzusuchen. Tiere wie das Wildschwein und das Rotwild sind als Verbreitungsagentinien wenig wirksam. Ja, es scheint fast, als wollten ihnen die Pflanzen die Samen verbergen, indem sie diese durch das fallende Laub bald tarnen und zudecken.

Die Spechtmeise wirkt auch als gute Verbreiterin von Sonnenblumen, *Helianthus annuus*. Sie versteckt die pappuslosen, mit einem faserreichen, spröden Perikarp ausgestatteten Früchte dieser Kulturpflanze in Mauerritzen und Rindenspalten, wo sie oft aufgehen.

Auch Samen, deren Verbreitung hauptsächlich durch den Wind erfolgt, können gelegentlich auf dyszoochorem Wege verbreitet werden. So tragen der Fichtenkreuzschnabel (*Loxia curvirostra*), der große Buntspecht (*Dryobates major*) und das Eichhörnchen samenhaltige Zapfen der Fichte (*Picea abies*), und der Föhrenkreuzschnabel (*Loxia pityopsittacus*) solche von *Pinus* fort und lassen sie oft fallen, bevor sie sie aller Samen beraubt haben. 34 Fichtenzapfen, die ein großer Buntspecht während der Monate Januar, Februar und März im Jahre 1952 in Chur zu einem etwa 60 m entfernten Birnbaum getragen hatte, konnten noch 1545 Samen entnommen werden.

Eine andere Möglichkeit zur Verbreitung von als Nahrung dienenden Samen ist die, daß sie ab und zu den Darmkanal ihres Verzehrers in noch keimungsfähigen Zustande wieder verlassen können, wie beispielsweise Untersuchungen von Kemp ski (1906) zeigen. Er machte bei Fütterungsversuchen folgende Feststellungen:

1. *Lithospermum arvense*.

Abgang beim Huhn 4%, davon Keimung bei 25‰;

Abgang bei der Wachtel 4‰, davon Keimung bei 27‰.

2. *Rumex acetosella*.

Abgang bei einer Taube 4%, davon Keimung bei 22‰.

Im Kot von zwei Haussperlingen, denen er verschiedene Sämereien verfüttert hatte, fand er keimfähige Samen von *Rumex acetosella* und *Chenopodium album*. Ähnliche Untersuchungsergebnisse verdanken wir auch W. E. Collinge (siehe Ridley, 1930, S. 440). Im allgemeinen pressen die Kegelschnäbler aber die Körner im Schnabel, bis die Schale springt und der Samenkern frei wird. Durch den Darmkanal kann wohl nur unverdaut hindurch, was zufällig ohne diese Vorbehandlung im Schnabel in den Magen gelangt. Auch die Verbreitung der Samen durch Tauben und Hühnervögel mit dem Kot erfolgt in der Regel nur zufällig. Sie schlucken zwar die Samen ganz, zertrümmern sie aber normalerweise im hierfür speziell ausgebildeten Kaumagen. Von eigentlicher endozoochorer Verbreitung (siehe Seite 87) darf hier noch kaum gesprochen werden.

Wir erwähnen ferner noch, daß z. B. Vögel, die noch unversehrte Samen oder Brutkörper im Schlunde oder Kropfe haben, auf ihrer Wanderung Raubtieren zum Opfer fallen können. So fand Ridley (1930, S. 497) eine tote Taube mit keimenden Eicheln im Kropf. Von den vegetativen Verbreitungseinheiten sind insbesondere die Bulbillen von *Polygonum viviparum* häufig in Kröpfen von Schneehühnern (*Lagopus*) festgestellt worden.

Bei der dysozoochoren Verbreitung handelt es sich wohl um einen allein durch die Umstände gegebenen Verbreitungsmodus. Spezielle Verbreitungsmittel scheinen dafür nicht ausgebildet zu werden. Immerhin fallen manche Verbreitungseinheiten durch die starken Schutzhüllen auf, die den Keimling und die Reservestoffe einschließen.

In bezug auf die Wirksamkeit der dyszoochoren Verbreitung hat sich ergeben, daß sie wenigstens bei vielen großsamigen Arten vollkommen genügt, um ihnen ihr Areal zu sichern und sofern die Verhältnisse es gestatten, auch zu vergrößern. Besonders eindrucklich zeigt uns dies die Besiedlung des Gebietes an der obern Waldgrenze in den Alpen. Der Förster hat größte Mühe, die Arve daselbst anzusiedeln; wo aber der Nußhäher (*Nucifraga caryocatactes*) sich ihrer Samen in Menge bemächtigen kann, breitet sie sich ohne Zutun des Menschen schnell und sicher aus. Von der Unmenge der Samen, die die Arvenbäume in einem Samenjahr hervorbringen, kann ohnehin nur ein kleiner Teil aufkommen, deshalb spielt es wie bei den Pollenkörnern der windblütigen Pflanzen keine Rolle, wenn ein großer Teil im Dienste der Verbreitung der Art geopfert werden muß. Der Schaden, der durch die Vorliebe des Vogels für die Arvennüßchen entsteht, erweist sich im Artenleben nur als ein scheinbarer und wird durch die Sicherung der Verbreitung mehr als aufgewogen.

Während durch die Ernteameisen, die körnerfressenden Kleinvögel, die Spechtameisen und die kleinen Säuger im allgemeinen nur eine Ver-

breitung der Samen in der nähern Umgebung der Mutterpflanzen erfolgt, tragen die größeren Vögel und Säugetiere sie oft mehrere hundert Meter, ja sogar Kilometer weit fort. Die besten direkten Beobachtungen hierüber verdanken wir bis heute L. Schuster (1950). Im Herbst 1949 hatte er am Vogelsberg in Deutschland Gelegenheit, das Sammeln der Eicheln durch die Eichelhäher genau zu verfolgen. Sie entfalteten vom 20. September bis zum 25. Oktober daselbst eine äußerst rege Sammeltätigkeit. Vom frühen Morgen bis zum späten Abend flogen sie in einem etwa 37 ha großen Eichenwald ununterbrochen zu und ab, um Eicheln zu holen, wegzutragen und wiederzukommen. Sie begannen am Morgen bereits zwischen 6.30 und 7 Uhr damit und sammelten bis etwa 18 Uhr abends, also während zirka 11 Stunden pro Tag. In der Stunde fanden durchschnittlich 180, bei Spitzenleistungen bis zu 260 Abflüge statt. Daran waren etwa 65 Vögel beteiligt. Ein einzelner Vogel trug mindestens 5—6 Eicheln auf einmal im Schlunde fort. Rechnet man mit einer Sammelzeit von 30 Tagen, so wurden in diesem Zeitraum aus dem erwähnten Eichenbestand mindestens 300 000 Eicheln weggetragen. Die Durchschnittsleistung des einzelnen Vogels betrug somit rund 4600 Eicheln. Der weitaus größere Teil der Vögel erhob sich hoch in die Luft und steuerte Wäldern zu, die in der Luftlinie bis zu 4 km entfernt waren. Bei Flugstrecken von 4 km benötigten die Vögel für zwei Hin- und Rückflüge einschließlich des Aufenthaltes am Sammel- und Versteckplatz nicht ganz eine Stunde, so daß selbst auf diese verhältnismäßig große Distanz noch ein ausgiebiger Transport festgestellt werden konnte. Voraussetzung für eine so weite Verbreitung scheint allerdings das Vorkommen anderer Waldgesellschaften in der entsprechenden Entfernung zu sein.

b) Mundwanderer (*Stomatozoochoren*)

δ) Verbreitungseinheiten mit Ölkörper

Schon Moggridge, O. Kuntze, Lundström und Chr. Robertson (siehe Sernander, 1906, S. 4) haben beobachtet, daß gewisse Ameisenarten wie *Lasius niger*, *L. uliginosus* und *Myrmica rubra*, Samen mit großen Nabelschwielen eintragen. Lagerheim (1900) stellte dann als erster Öl in den Anhängseln von *Viola*-Samen fest und vermutete, daß dasselbe auf die Ameisen anlockend wirke. In der Folge hat besonders Sernander (1901 und 1906) durch zahlreiche Experimente die große Bedeutung der ölhaltigen Anhängsel für die Verbreitung der Samen durch Ameisen bewiesen. Für die ölhaltigen Anhangsgebilde führte er die Bezeichnung Ölkörper oder Elaiosom ein. Um ihre Wirkung als Verbreitungsmittel zu prüfen, legte er von vielen Pflanzen Verbreitungseinheiten mit und ohne Elaiosom auf Ameisen-

straßen und beobachtete, wie aus den folgenden Beispielen hervorgeht, den Abtransport derselben.

1. Experiment mit Samen von *Chelidonium majus* und *Helleborus foetidus*, ausgeführt am 5. 9. 1900 im Botanischen Garten von Upsala mit *Formica rufa* (1901, S. 264 und 265).

19 5/9 00	1,47 em.	1,48	Übriggeblieben:					
			1,50	1,52	1,53	1,55	1,58	
<i>Chelidonium majus</i> , Samen mit Ölkörper	10	6	4	4	4	2	2	
<i>Chelidonium majus</i> , Samen ohne Ölkörper	10	10	10	10	9	7	7	
<i>Helleborus foetidus</i> , Samen mit Ölkörper	10	7	5	4	1	1	0	
<i>Helleborus foetidus</i> , Samen ohne Ölkörper	10	8	6	5	1	0	0	
<i>Helleborus foetidus</i> , Ölkörper allein	10	10	6	4	0	0	0	
19 5/4 00	1,59 em.	2,0	2,2	2,3	2,10	2,35	2,55	3,31
<i>Chelidonium majus</i> , Samen mit Ölkörper	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Chelidonium majus</i> , Samen ohne Ölkörper	6	5	4	4	3	1	1	0
<i>Helleborus foetidus</i> , Samen mit Ölkörper	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Helleborus foetidus</i> , Samen ohne Ölkörper	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Helleborus foetidus</i> , Ölkörper allein	0	0	0	0	0	0	0	0

2. Experiment mit Samen von *Moehringia (Arenaria) muscosa* und *Helleborus purpurascens*, ausgeführt am 27. 5. 1903 bei Genua mit *Lasius cfr. niger*. Bewölkt, kühl, Boden vom Regen durchtränkt (1906, S. 43).

19 27/5 05	Übriggeblieben:											
	4,52 Nm.	4,53	4,54	4,55	4,58	4,59	5,0	5,1	5,4	5,5	6,20	
<i>Moehringia muscosa</i> , Samen mit Ölkörper	10	10	8	5	4	3	2	1	1	0	0	
<i>Moehringia muscosa</i> , Samen ohne Ölkörper	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	
<i>Helleborus purpurascens</i> , Samen	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	

Es wurden zwar bei den vielen Versuchen Sernanders vereinzelt auch Verbreitungseinheiten ohne Ölkörper noch weggetragen. Diejenigen ohne Ölkörper scheinen aber dem Ameisenvolk keinerlei Nutzen

mehr zu bieten, denn schon Sernander selbst (1906) stellte fest, daß Samen von *Corydalis nobilis*, *C. fabacea*, *Chelidonium majus*, *Viola suavis*, *V. pubescens*, *Rosmarinus officinalis*, *Veronica hederifolia* u. a., die kein Elaiosom mehr besaßen, durch *Lasius niger*-Arbeiterinnen wieder aus dem Nest entfernt wurden, und der Verfasser beobachtete, wie eine *Camponotus cruentatus*-Arbeiterin ein Früchtchen von *Rosmarinus officinalis* (1933), und Arbeiterinnen von *Myrmica rubra* Samen von *Chelidonium majus* wieder aus ihrem Nest entfernten, nachdem sie deren Elaiosome ausgebeutet hatten. In der nähern Umgebung von Ameisennestern konnten ferner oft und in großer Zahl Verbreitungseinheiten mit abgebissem Elaiosom gefunden werden. Als weitere Beispiele von Pflanzen, deren Verbreitungseinheiten mit einem Elaiosom ausgestattet sind (Abb. 31), seien noch genannt: *Melica nutans*, *M. uniflora*, *Carex digitata*, *C. ornithopoda*, *Luzula pilosa*, *L. Forsteri*, *Colchicum autumnale*, *Allium ursinum*, *Scilla bifolia*, *Ornithogalum umbellatum*, *Galanthus nivalis*, *Asarum europaeum*, *Moehringia muscosa*, *Helleborus foetidus*, *Hepatica triloba*, *Corydalis cava* (Abb. 31), *C. solida*, *Polygala vulgaris*, *P. monspeliaca*, *Euphorbia peplus*, *E. characias*, *Viola odorata*, *Primula vulgaris*, *Cyclamen europaeum*, *Borago officinalis*, *Nonnea lutea*, *Pulmonaria officinalis*, *Ajuga reptans*, *A. Iva*, *Lamium album*, *L. maculatum*, *Melampyrum arvense*, *M. sylvaticum*, *Veronica agrestis* und *Centaurea montana*.

In morphologischer Hinsicht sind die Elaiosome, wie insbesondere Sernander (1906) dargetan hat, bei den einzelnen Arten verschiedenen Ursprungs. Bei der nordischen *Puschkinia* fehlen eigentliche differenzierte Elaiosome; aber die Zellwände der dünnen Samenschalen sind mit Öl imprägniert. *Viola odorata*, *Chelidonium majus*, *Luzula pilosa*, *Primula vulgaris* und verschiedene Euphorbia-Arten besitzen ölhaltige Samenschwielen. Bei den Früchten von *Hepatica triloba* ist die Basalpartie, und bei *Parietaria lusitanica* die Basis des Perigons als Elaiosom ausgebildet. Bei *Ajuga reptans*, *Lamium album*, *Myosotis sparsiflora* bilden sich Teile der Blütenachse oder des Blütenstiels, und bei *Carex digitata* die Basis des Utriculus zum Elaiosom um. Das Elaiosom von *Melica nutans* geht vermutlich sogar aus einem Teil der Inflorescens hervor.

Als Verbreitungsagentien sind bei den mitteleuropäischen Pflanzen hauptsächlich *Lasius*-, *Formica*- und *Myrmica*-Arten tätig. Die Elaiosome von *Chelidonium majus*, *Corydalis*, *Melampyrum* und *Veronica agrestis* scheinen vollständig verzehrt zu werden. Bei *Carex* und *Theligonum* bleibt nach Sernander (1906, S. 386) ein mehr oder weniger durchbrochenes Häutchen zurück. Harte Elaiosome, wie diejenigen von *Melica*, scheinen unregelmäßig, aber immer tief und kräftig angegriffen zu werden.

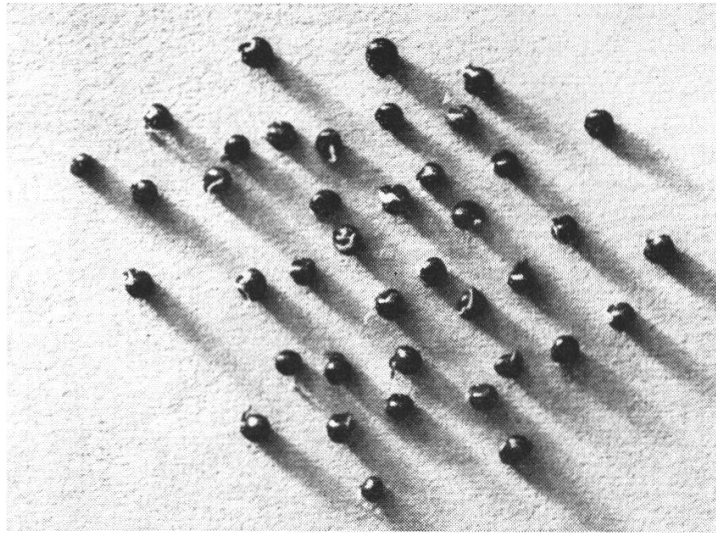


Abb. 31. Samen vom hohlknolligen Lerchensporn (*Corydalis cava*) mit weißem Elaiosom. (Aufn. Salzborn.)

Außer durch die Ausbildung eines Elaiosoms zeichnen sich die meisten der genannten Pflanzen noch durch weitere Eigentümlichkeiten aus. Sie blühen und fruchten frühzeitig im Jahr, also zu einer Zeit, da ihre Verbreitungsagentien die regste Tätigkeit entfalten. Viele sind primär autochor, so manche *Viola*-, *Euphorbia*- und *Mercurialis*-Arten, oder barochor wie *Scilla bifolia*, *Hepatica triloba*, *Primula vulgaris*, *Ornithogalum umbellatum* und andere. Die reifen Samen werden dadurch den Ameisen direkt auf den Boden gelegt und sind ihnen leicht zugänglich. Kaum haben sich die Kapseln geöffnet, so werden die Verbreitungseinheiten auch schon gewittert und abgeholt. Eine Pflanze, deren Früchtchen mit einem Elaiosom ausgestattet sind, aber nicht auf den Boden abgelegt oder ausgestreut werden, ist *Lamium album*. Trotzdem



Abb. 32. Verbreitungseinheiten von Mundwanderern mit Ölkörper. 1. Same von *Puschkinia scilloides* (nur Zellwände der Samenschale mit Öl imprägniert). 2. Same von *Luzula pilosa*. 3. Same von *Primula vulgaris*. 4. Frucht von *Hepatica triloba*. 5. Frucht mit anliegender Blütenhülle von *Polygonum capitatum*. 6. Frucht von *Myosotis sparsiflora*. 7. Teilfrucht von *Lamium maculatum*. 8. Frucht mit Perigon von *Thesium alpinum*. 9. Frucht mit Fruchtschlauch von *Carex montana*. 10. Frucht mit Spelzen und Rachis von *Melica nutans*. (Nach Ulbrich, 1928.)

werden auch ihre Früchtchen von den Ameisen gefunden. Sie klettern an den Stegeln hoch und ziehen dieselben mühsam aus den glockenförmigen, aufrecht stehenden Kelchen.

Die Verbreitung der Samen erfolgt dadurch, daß die des Elaiosoms beraubten Verbreitungseinheiten wieder aus dem Nest entfernt werden. Sie werden aber auch oft schon auf dem Transport zum Nest aufgegeben oder gehen zwischen Erdteilchen und Mauerritzen verloren, wo sie dann keimen können. R. Stäger (1924) hat zudem festgestellt, daß die Ölkörper mancher *Thesium*-Früchtchen von den Ameisen schon unterwegs verzehrt werden.

β) Verbreitungseinheiten mit Pulpa

Auf prinzipiell dieselbe Weise wie bei den Pflanzen, die Ölkörper bilden, erfolgt die Verbreitung der Samen bei einer kleinen Zahl von Arten mit fleischigen Verbreitungseinheiten. So gibt es innerhalb der Gattung *Thesium* sowohl Arten wie *Th. alpinum* und *Th. pyrenaicum*, deren Verbreitungseinheiten mit einem Ölkörper ausgestattet sind, als auch solche, wie *Th. rostratum* mit gelber, saftiger Steinfrucht. Auch auf die barochoren Verbreitungseinheiten von *Thesium rostratum* sind die Ameisen sehr erpicht und besorgen ihre Verbreitung.

Nach E. Ule (Ulbrich, 1928, S. 112) besitzen die Ameisenepiphyten des Amazonasgebietes ebenfalls kleine beerenartige Früchte. Ihre Samen werden von den Ameisen gesammelt und in sogenannten Ameisengärten kunstgerecht ausgesät und hochgezogen. Ule konnte feststellen, daß die Zusammensetzung der Gärten je nach Ameisenart verschieden ist. Die Ameise *Camponotus femoratus* (Fabr.) baut Gärten, welche die Größe eines Kürbis erreichen können und aus folgenden Pflanzen bestehen: den Araceen *Philodendron myrmecophilum*, *Anthurium scolopendrinum* var. *Poiteauanum*, den Bromeliaceen *Streptocalyx angustifolius* und *Aechmea spicata*, dem Pfeffergewächs *Peperomia nematostachya*, der Gesneriacee *Codonanthe Uleana* und der Kaktacee *Phyllocactus phyllanthus*. Kleinere, aber eleganter gebaute Gärten stellen die *Azteca*-Arten (*A. traili* Emery, *A. Ulei* Forel und *A. olitrix* Forel), die meist auf niederen Bäumen und Sträuchern leben, her. Ihre Gärten enthalten folgende Pflanzen: *Philodendron myrmecophilum*, die Bromeliacee *Nidularium myrmecophilum*, die Feige *Ficus paraënsis*, die Solonaceen *Markea formicarum* und *Ectozoma Ulei* und die Gesneriacee *Codonanthe formicarum*.

In diesen Ameisengärten sind 14 Pflanzenarten festgestellt worden, von denen nach Ulbrich (1928) nur zwei, nämlich die Kaktacee *Phyllocactus phyllanthus* und die Piperacee *Peperomia nematostachya* wohl auch an andern Stellen vorkommen, während die übrigen 12 Arten ausschließlich nur in den Ameisengärten zu finden sind. Auch O. Kuntze

(1877) erwähnt schon, daß in Südamerika die Ameisen die Samen von *Carica papaya* verschleppen. R. H. Lock gibt 1904 (Ulbrich, 1928, S. 114) einen kurzen Bericht über die Verbreitung der Samen von *Turnera ulmifolia*, woraus hervorgeht, daß die Ameisen durch den Arillus der Samen angelockt werden, und H. Winkler (Ulbrich, 1928, S. 115) beobachtete, wie die fleischigen Arillargebilde an den Samen der *Blighia*-Arten und anderer Sapindaceen stets von Ameisen abgenagt waren.

Außer durch die Ameisen kommt aber auch stomatozoochore Verbreitung von Samen durch Vögel und Säugetiere vor. Einige fleischige Verbreitungseinheiten z. B. diejenigen von *Prunus insitia*, *P. domestica*, *P. armenica* und *P. persica* enthalten so große Steinkerne, daß dieselben selbst von größeren Tieren und vom Menschen nicht geschluckt, sondern nach Ablösung des Fruchtfleisches ausgespien werden. Ihre den Samenkern einschließenden, auffallend starken Schalen schützen selbst vor mechanisch außerordentlich wirksamen Gebissen. Ähnlich wirken die Kerngehäuse von *Pyrus*, *Cydonia* und *Mespilus* (siehe auch Ulbrich, 1928), die bei den Wildformen viel stärker ausgebildet sind als bei den Kulturrassen.

γ) Wirksamkeit

Die stomatozoochore Verbreitung bewirkt nur einen Samentransport auf verhältnismäßig kurze Distanz, ist aber, weil die Samen dabei unversehrt bleiben, sehr ergiebig. Sernander (1906, S. 203) beobachtete Samentransporte durch *Lasius niger*-Arbeiterinnen aus einer Entfernung von 15 m und durch *Formica rufa* aus Entfernungen bis zu 70 m. Er errechnete ferner die Zahl der von einem mittleren Waldameisenstaat (*Formica rufa*) während eines Sommers transportierten Verbreitungseinheiten auf mindestens 36 480.

c) Darmwanderer (Endozoochoren)

Der hervorragende Pflanzengeograph A. de Candolle vertrat in seinem bekannten Werk «Géographie botanique raisonnée» (1855) noch die Ansicht, daß Samen, die in den Darmkanal eines Tieres gelangen, in der Regel zugrunde gehen. Nach ihm haben aber, insbesondere Kerner (1898), Dorph-Petersen (1904), Heintze (1916), Salzmann und Schenker (1946) und der Verfasser (1934, 1945 und 1948) von sehr vielen Pflanzen keimfähige Samen im Kot von Tieren nachgewiesen. Neben unscheinbaren Verbreitungseinheiten, denen besondere Anlockungsmittel fehlen, werden solche, die saftiges Fruchtfleisch bieten und durch grelle Farben und intensive Gerüche auffallen, in den Darmkanal aufgenommen und transportiert. Wir können daher Darmwanderer ohne und Darmwanderer mit speziellen Anlockungsmitteln unterscheiden.

a) Verbreitungseinheiten ohne besondere Anlockungsmittel

Herbivore Haustiere, wie Schafe, Ziegen, Rinder, Dromedare, Pferde, Rentiere u. a., sowie das weidende Wild, nehmen zur Zeit der Samenreife mit dem Futter unabsichtlich große Samenmengen in ihren Darmkanal auf und scheiden sie zum Teil nach vielen Stunden in keimungsfähigem Zustande mit dem Kote wieder aus. Weil sie keinerlei augenfällige Verbreitungsmittel besitzen, sind sie schwer feststellbar. Man kann sie nur durch Analyse des Kotes und nachfolgende Keimfähigkeitsprüfung ausfindig machen. Dazu wird am besten frisch abgesetzter Kot geschlämmt und der Rückstand nach Verbreitungseinheiten durchsucht. Soll speziell für eine bestimmte Pflanze festgestellt werden, ob sie endozoochor verbreitet wird, so kann man einem Tiere eine große Zahl von ihren Verbreitungseinheiten verfüttern und sie aus dem Kot wieder zu gewinnen suchen.

Dorph-Petersen (1904, S. 51—53) verfütterte einer Kuh 100 000 Samen von *Plantago lanceolata* und 600 000 Früchtchen von *Chrysanthemum*-Früchtchen 72%. Davon keimten 58, bzw. 72% gegen 89, bzw. 94% bei den Kontrollsaaten.

Kempski (1906, S. 147) experimentierte in gleicher Weise mit Rindern und Schafen, indem er ihnen Unkrautsamen verfütterte, und erhielt folgende Ergebnisse:

Namen der Unkräuter	S c h a f			R i n d	
	Keimfähigkeit vorher	Durchschnittlicher Abgang	Keimfähigkeit nachher	Durchschnittlicher Abgang	Keimfähigkeit nachher
	%	%	%	%	%
<i>Agrostemma githago</i>	68	47	22	55	6
<i>Anthemis arvensis</i>	8	36	—	46	—
<i>Atriplex hortensis</i>	95	25	54	47	36
<i>Bromus secalinus</i>	—	26	—	26	—
<i>Centaurea cyanus</i>	46	12	—	8	—
<i>Chenopodium album</i>	32	19	26	24	22
<i>Delphinium consolida</i>	—	44	—	49	—
<i>Fumaria officinalis</i>	10	20	7	19	5
<i>Galium aparine</i>	23	14	—	25	—
<i>Geranium pusillum</i>	97	74	11	78	7
<i>Lithospermum arvense</i>	26	49	24	—	—
<i>Myosotis arvensis (intermedia)</i>	72	59	13	43	5
<i>Papaver somniferum</i>	98	55	7	44	3
<i>Plantago lanceolata</i>	56	48	41	57	38
<i>Polygonum aviculare</i>	11	44	3	66	2
<i>Polygonum lapathifolium</i>	39	57	28	61	26
<i>Raphanus raphanistrum</i>	17	27	19	32	18
<i>Rumex acetosa</i>	86	23	17	37	12
<i>Rumex acetosella</i>	76	80	54	73	25
<i>Sinapis arvensis</i>	72	62	29	75	23
<i>Vicia hirsuta</i>	40	48	11	64	8

Weißklee- (*Trifolium repens*) Samen, die einen Pferdedarm durchwandert hatten, keimten nach P. Müller (-Schneider), 1938, S. 87, unter Einschluß aller defekten Samen zu 71%, solche aus Rinderkot zu 38%.

Über den wirklichen Umfang und die Bedeutung der endozoochoren Samenverbreitung durch Weidetiere geben aber hauptsächlich Untersuchungen von Kot freilebender Tiere Aufschluß. Die im abgesetzten Kot vorhandenen Samenmengen sind innerhalb Mitteleuropas und wohl auch anderer Gebiete gleicher Breite besonders im Herbst recht beträchtlich. Der Verfasser erhielt z. B. folgende Untersuchungsergebnisse:

I. Rind. Kot von der Mittenbergweide bei Chur vom 1. Oktober 1944.
Untersuchte Menge: 500 g (P. Müller-Schneider 1945, S. 257)

	Anzahl der Samen (intakt)	Keimlinge bis 1. VI. 1945	Nicht gekeimte, bis 1. VI. 1945 gesund gebliebene S.
<i>Agrostis capillaris (tenuis)</i>	29	18	7
<i>Cynosurus cristatus</i>	16	6	—
<i>Poa annua</i>	12	2	—
<i>Festuca rubra</i>	9	7	1
<i>Lolium perenne</i>	3	3	—
<i>Carex spec.</i>	4	1	3
<i>Urtica dioeca</i>	219	143	58
<i>Rumex obtusifolius</i>	2	1	—
<i>Polygonum viviparum</i>	2 (Bulb.)	—	—
<i>Chenopodium bonus Henricus</i>	1	1	—
<i>Cerastium caespitosum</i>	5	5	—
<i>Ranunculus montanus</i>	4	3	—
<i>Trifolium pratense</i>	15	15 (hart)	—
— <i>montanum</i>	1	1 »	—
— <i>repens</i>	42	40 »	—
<i>Lathyrus pratensis</i>	1	1	—
<i>Linum catharticum</i>	13	1	9
<i>Helianthemum nummularium</i>	29	22 (geritzt)	—
<i>Carum carvi</i>	3	3	—
<i>Prunella vulgaris</i>	7	3	4
<i>Veronica officinalis</i>	11	9	—
<i>Plantago lanceolata</i>	14	3	6
— <i>major</i>	61	53	—
<i>Centaurea jacea</i>	2	—	—
Unbekannte Samen	2	1	—
Total	507	342	88

II. Hirsch. 330 am 24. September 1940 auf der Alp Grimels im Schweizerischen Nationalpark gesammelte Gagel¹ enthielten (Müller-Schneider 1948, S. 8):

<i>Gramineae</i>	2 Verbreitungseinheiten
<i>Cerastium caespitosum</i>	4 Samen
<i>Potentilla cf. aurea</i>	1 Früchtchen
<i>Trifolium repens</i>	24 Samen
— <i>badium</i>	1 Same
<i>Gentiana campestris</i>	48 Samen
— <i>cruciata</i>	4 Samen
<i>Veronica spec.</i>	3 Samen
<i>Myosotis alpestris</i>	1 Früchtchen
<i>Galium pumilum</i>	3 Früchtchen
Nicht bestimmt	7 Verbreitungseinheiten
<hr/> Total	<hr/> 98

Außer von *Gentiana campestris*, dessen Samen sehr schwer keimen, konnten von allen Arten Keimlinge erhalten werden.

Heinzte, A. (1915, S. 254,) fand im Rentierkot keimfähige Samen von *Poa pratensis*, *Phleum alpinum*, *Carex (irrigua, lagopina u. a.)*, *Rumex acetosa*, *Ranunculus repens*, *Sibbaldia procumbens*, *Alchemilla alpina*, *Potentilla erecta*, *Rubus chamaemorus*, *Astragalus alpinus*, *Menyanthes trifoliata*, *Viola biflora* und *Empetrum nigrum*.

In Rinderkot von schweizerischen Voralpenweiden wurden von R. Salzmänn (1939), R. Salzmänn und P. Schenker (1946), und P. Müller-Schneider (1945 und 1948) hauptsächlich Samen von folgenden Pflanzen in noch keimungsfähigem Zustande vorgefunden: *Phleum alpinum*, *Poa annua*, *P. pratensis*, *P. trivialis*, *P. alpina*, *Lolium perenne*, *Carex verna*, *Luzula campestris*, *Colchicum autumnale*, *Rumex obtusifolius*, *Chenopodium bonus Henricus*, *Melandrium diurnum*, *Cerastium caespitosum*, *Ranunculus montanus*, *R. acer*, *Medicago lupulina*, *Trifolium pratense*, *T. repens*, *T. badium*, *T. montanum*, *Anthyllis vulneraria*, *Linum catharticum*, *Helianthemum nummularium*, *H. alpestre*, *Carum carvi*, *Prunella vulgaris*, *Veronica officinalis*, *V. arvensis*, *V. serpyllifolia*, *Plantago major*, *P. lanceolata*, *Galium pumilum*. Ferner wurden vielfach Samen von *Gentiana campestris* festgestellt, die einen absolut gesunden Eindruck machten, aber nicht zur Keimung gebracht werden konnten.

Auch Schmarotzerpflanzen, wie *Cuscuta epithymum* werden durch weidendes Vieh verbreitet (Kühn und Hohfleiß in Hegi, V/3).

In den Alpen ziehen die Ziegen- und oft auch die Schafherden vom Frühjahr bis zum Winterbeginn, also auch zur Zeit, da am meisten Samen reifen, jeden Tag von der Talsohle aus über die steilen Weiden und Gräte und zerstreuen dabei ihren samenhaltigen Kot über weite

¹ Einzelne, kugelförmige Losung.

Flächen. Im Mediterrangebiet finden Schafherdenwanderungen zwischen den Winterweiden im Tiefland und den Sommerweiden im Gebirge — Transhumance — statt, die die endozoochore Samenverbreitung stark fördern. Aber auch die Dromedare, die Trampeltiere, die Lamas, die Pferde, die Esel, die Elefanten usw. dürften in ihren Weidegebieten an der endozoochoren Samenverbreitung großen Anteil haben.

Über die Bedeutung der weidenden Wildtiere als endozoochore Samenverbreiter vermögen uns (wie schon aus der oben mitgeteilten Hirschkotanalyse hervorgeht) Untersuchungen des Verfassers (1948), die im Schweizerischen Nationalpark durchgeführt wurden, einigen Aufschluß zu geben. Die Hirsche verbreiten daselbst die Samen von *Luzula multiflora*, *Chenopodium album*, *Ranunculus montanus*, *Cerastium caespitosum*, *Silene cucubalus*, *Potentilla aurea*, *Trifolium*, *Medicago lupulina*, *Anthyllis vulneraria*, *Veronica*, *Helianthemum*, *Gentiana cruciata*, *Plantago alpina* und *Galium pumilum*, die Gamsen diejenigen von *Chenopodium album*, *Silene cucubalus*, *Sagina saginoides*, *Ranunculus montanus*, *Sibbaldia procumbens*, *Hippocrepis comosa*, *Trifolium div.*, *Anthyllis vulneraria*, *Helianthemum*- und *Veronica*-Arten. Im Murmeltierkot wurden keimfähige Früchtchen von *Ranunculus montanus*, und im Schneehasenkot Verbreitungseinheiten von *Luzula spadicæa*, *Cerastium pedunculatum*, *Sibbaldia procumbens*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* und *Veronica bellidioides* festgestellt. Je mehr Futter eine Wildart für ihre Ernährung bedarf, um so umfangreicher dürfte auch die Zahl der Pflanzen sein, die durch sie auf endozoochorem Wege verbreitet werden. Eine im fruchtenden Zustand besonders beliebte Pflanze scheint *Chenopodium album* zu sein. Ihre Samen wurden in Menge im Schaf-, Ziegen-, Hirsch- und Gamskot gefunden.

Weil die Wildtiere vielfach schnelle Tiere sind, sich z. T. innerhalb eines großen Gebietes bewegen und die Samen lange im Darmkanal behalten, können sie sie auf großen Distanzen verschleppen.

Näher geprüft zu werden verdient auch die endozoochore Verbreitung von Samen der Wasser- und Sumpfpflanzen, und sogar von Ackerunkräutern durch Vögel. V. de Vries (1940) hat nämlich in Entenexkrementen keimfähige Samen von *Carex flava* ssp. *Oederi*, *C. arenaria*, *Trifolium spec.*, *Glaux maritima*, *Eleocharis palustris* und *Empetrum nigrum* angetroffen, während Kerner (1891) berichtet, daß im Darmkanal der Ente normalerweise alle Samen zerstört werden und nur bei zwangsweiser Überfüllung des Magens einige Samen abgehen.

Schon Darwin schreibt in seinem Werke «Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl», daß auch Süßwasserfische Samen und Früchte von Land- und Süßwasserpflanzen verschlingen. Hochreutner (1899) verfütterte daher Verbreitungseinheiten von *Potamogeton oblongus* (*polygonifolius*), *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagitti-*

folia, *Menyanthes trifoliata* und andern Pflanzen an Fische wie *Cyprius auratus*, *Leuciscus rutilus* und *Perca fluviatilis*, und konnte deren Ausscheidungen keimfähige Samen entnehmen. Ebenso scheint es, daß Meerespflanzen wie *Zostera marina* und *Posidonia oceanica* durch gewisse Meerfische endozoochor verbreitet werden. Dadurch ist vielen Wasserpflanzen die Möglichkeit gegeben, sich auch gegen Strömungen auszubreiten, was durch Schwimmvorrichtungen allein nicht möglich ist.

Die Frage nach den besondern Eigenschaften, die Samen und einsamigen Trockenfrüchten ermöglichen, den Darmkanal eines Tieres unbeschadet zu passieren, kann noch nicht befriedigend beantwortet werden. Diejenigen von vielen Chenopodiaceen, Leguminosen, Geraniaceen, Malvaceen, Cuscutaceen und Cistaceen z. B. sind hartschalig. Ihre Schalen schließen so dicht, daß sie erst nach Beschädigung derselben rasch quellen und keimen können. Die Quellung ist aber vielfach sowohl in Vogel-, als auch Säugetierdärmen eine Vorstufe der Verdauung. Bei Verbreitungseinheiten wie den Früchten von *Ranunculus* bildet jedenfalls die Fruchtwand einen starken Widerstand gegen das Eindringen der Verdauungssäfte. Vielleicht sind es einfach die Hüllen, die allgemein dem Schutz des Keimes und der Reservestoffe dienen, die diese Verbreitung ermöglichen. Festgehalten zu werden verdient ferner die Eigentümlichkeit, daß bei vielen dieser Darmwanderer die Verbreitungseinheiten im reifen Zustande noch fest an der Mutterpflanze fixiert sind. Die *Trifolium-repens*-Samen gelangen dadurch massenhaft ins Emdfutter oder bleiben lange auf der Weide stehen und können während langer Zeit von den Weidetieren mit dem Futter in den Darmkanal aufgenommen werden. Auch *Helianthemum alpestre* und *Sibbaldia procumbens*, die von Gamsen und Rentieren verbreitet werden, geben ihre Verbreitungseinheiten nach der Reife nicht frei. Von *Sibbaldia procumbens* kann man im Frühjahr neben blühenden Trieben meist noch Fruchtstände mit den Früchten vom Vorjahre finden. Bemerkenswert ist ferner, daß auch Arten wie *Urtica dioeca* und *Ranunculus montanus*, die die Weidetiere im saftiggrünen Zustande meiden, in Menge mit dem Kot verbreitet werden. Beide frißt das Vieh im wasserarmen Zustande viel lieber als frisch. Zudem sind infolge starker Übernutzung der Weiden die Tiere im Spätherbst gezwungen, auch weniger zusagendes Futter anzunehmen. Durch diese Umstände ist gesorgt, daß von den erwähnten Pflanzen besonders viele reife Samen in den Darmkanal von Weidetieren gelangen und sie ausgiebig verbreitet werden.

β) Verbreitungseinheiten mit Anlockungsmitteln

Während den Samen der krautigen Steppen-, Weiden- und Wiesenpflanzen die Möglichkeit, in den Darmkanal eines Tieres zu gelangen,

allein schon durch die Beschaffenheit ihrer Sproßteile in hohem Maße gegeben ist, benötigen diejenigen der Sträucher und Bäume und der Stauden des Waldes hierfür eines besonderen Mittels. Dieses besteht in der Ausbildung von fleischigen Geweben, die die Samen ganz oder teilweise einhüllen und namentlich von gewissen Säugetieren und Vögeln begehrt werden. Mit den fleischigen Geweben gelangen gleichzeitig auch die Samen in den Darmkanal. Der Verdauungsprozeß löst das Fruchtfleisch auf und legt den Inhalt frei. Die Auflösung desselben ist für die Fortentwicklung der Samen sogar förderlich, weil es keinerlei Funktionen mehr hat. Es erfüllt eine ähnliche Aufgabe wie der Nektar bei den auf Tierbestäubung eingestellten Blüten. Die Verbreitungseinheiten gleichen sich als Folge der fleischigen Beschaffenheit, auch wenn sie große morphologische Unterschiede aufweisen, sehr stark. Die einfachste Form finden wir z. B. bei den Magnolien. Diese Pflanzen erzeugen Samen, deren äußere Haut fleischig ist. Die Samenschale von *Ginkgo* und *Cephalothaxus* differenziert sich in einen fleischigen, gefärbten Außenmantel (Exotesta), in eine innere, stark verholzte Steinschicht (Mesotesta) und eine zarte innerste Schicht (Endotesta). Bei *Taxus* und *Evonymus* sind die Samen teilweise oder ganz von einem aus der Mikropyle hervorgegangenen Samenmantel (Arillus) umhüllt. Die häufigsten Formen fleischiger Verbreitungseinheiten sind aber die Beere und die Steinfrucht. Die Beere ist eine Frucht, deren Wand vollkommen fleischig ist und meist eine größere Zahl Samen enthält, wie das bei der Tomate (*Solanum lycoperscium*) und der Tollkirsche (*Atropa belladonna*) der Fall ist. Bei den in der Regel einsamigen Steinfrüchten besteht die Fruchtwand aus einem häutigen Exokarp, einem fleischigen Mesokarp und einem harten Endokarp. Manchmal sind auch noch Teile der Achse und der Blütenhülle an der Bildung des Fruchtfleisches beteiligt. Dadurch entstehen Scheinfrüchte wie der Apfel. Zudem können zwei oder mehrere fleischige Früchte zu einer Sammelfrucht zusammenwachsen. Als Beispiel nennen wir die Hagebutten der Rosen, die aus einer Anzahl Steinfrüchtchen bestehen, die im fleischig gewordenen Achsenbecher eingeschlossen sind. Eine Brombeere vereinigt sämtliche Steinfrüchtchen eines Fruchtstandes, und bei der Erdbeere stecken eine Menge Nüßchen im fleischig gewordenen Blütenboden. Die Feigen wiederum sind nichts anderes als fleischige Fruchtstände. Außer dem Fruchtfleisch werden noch besonders harte Schalen zum Schutze der Samenkerne gegen mechanische und chemische Einwirkungen ausgebildet. Sehr starke Schalen besitzen vor allem die großen Samen, die Gefahr laufen, mechanisch zerkleinert zu werden. Zu ihnen gehören diejenigen von *Ginkgo*, *Vitis*, *Citrus*, *Crataegus* u. a. Die Steinfrüchte verdanken ihren Namen dem harten Endokarp, das den Samen schützt.

Bis zum Eintreten der Reife sind die Verbreitungseinheiten unauffällig und das Fruchtfleisch ungenießbar, so daß die Samen geschont bleiben. Sobald dieselbe eintritt, erfolgt die Anlockung der Tiere wie bei den zoophilen Blüten durch leuchtende Farben und zum Teil auch durch starke Düfte. Von den Lockfarben wiegt aber nicht wie bei den Blüten Weiß und Gelb, sondern im allgemeinen Rot vor, das nach Buddenbrock (1952) für die meisten Insekten nur einen geringen, für den Menschen, viele Säugetiere und Vögel hingegen einen hohen Reizwert besitzt. Außer Teilen des Samens und der Frucht können auch andere Teile des Fruchtstandes leuchtend gefärbt sein. Bei *Evonymus europaeus* und *E. latifolius* sind Kapsel und Stiel karmin- oder purpurrot, der Arillus des heraushängenden Samens orangerot gefärbt, bei *Physalis alkekengi* schließt der aufgeblasene Kelch die orangefarbige Beere völlig ein und ist ebenfalls orange oder mennigrot gefärbt. C. Schröter (1926, S. 229) macht speziell auf die Erhöhung der Auffälligkeit von fleischigen Früchten durch Kontrastfarben aufmerksam. Die Stiele der blaubereiften *Parthenocissus quinquefolia*-Beeren sind karminrot gefärbt, und auch die Blätter nehmen im Spätherbst diese Farbe an. Ebenso kontrastieren die schwarzen Früchte der Alpenbärentraube (*Arctostaphylos alpina*) und der blauen Heidelbeeren (*Vaccinium myrtillus*) mit den im Herbst leuchtendrot sich verfärbenden Blättern. Bei der grün bleibenden *Arctostaphylos uva ursi* und der Preiselbeere (*V. vitis idaea*) dagegen sind die reifen Früchte rot. Manche mit reifen, saftigen Früchten behangenen Sträucher und Bäume, wie z. B. *Sorbus aucuparia* (Abb. 33) und *Ilex aquifolium*, sind nicht weniger prächtig als zur Blütezeit.

Der Mensch verzehrt die Wildfrüchte von *Fragaria vesca*, *Sorbus aria*, *Amelanchier*, *Rubus*-, *Prunus*- und *Vaccinium*-Arten, und trägt dadurch gelegentlich zu deren Verbreitung bei. Von 70 Walderdbeeren (*Fragaria vesca*) Nüßchen, die nach 38 Stunden aus einem menschlichen Darm ausgeschieden wurden, keimten 45, und von Heidelbeersamen, die einen 36stündigen Darmaufenthalt hinter sich hatten, 84% (P. Müller [-Schneider], 1934, S. 247 und 248).

Groß ist die Zahl der Säugetiere, die fleischige Verbreitungseinheiten verzehren und dadurch Samen auf endozoochorem Wege verbreiten. Eigentliche Fruchtfresser gibt es allerdings nur in den Tropen und Subtropen. Im übrigen sind es Allesfresser, aber auch Weide- und Raubtiere, die fleischige Früchte in ihren Darmkanal aufnehmen. Zu den Fruchtspezialisten gehören viele Affen, Halbaffen, fliegende Hunde, Beuteltiere und Baumstachelschweine. Von vielen dieser Tiere werden die Früchte weniger mit dem Gebiß, als vielmehr mit den Lippen oder mit der Zunge ergriffen und oft nicht gekaut, sondern ganz geschluckt, so daß die Samen unverletzt in den Magen gelangen. Das weiche Frucht-

mus macht ein eigentliches Kauen unnötig. Der Flughund *Hypsignathus monstrosus*, der sich speziell von Feigen ernährt, hält dieselben mit seinen breiten, wulstigen Lippen luftdicht fest, schneidet sie mit den Vorderzähnen an und holt den Inhalt durch sehr kräftige Saugbewegungen heraus. Dieses Saugen wird nach G. E. Dobson und P. Matschie (Böcker, 1937, S. 111) durch eine ganz eigenartige Vergrößerung des Kehlkopfes ermöglicht, der aus dem Halsgebiet durch den Brustkorb bis an das Zwerchfell heranreicht. Der Dachs (*Meles meles*), ein Allesfresser, verbreitet *Prunus avium* und *Vitis vinifera*; Bären (*Ursus arctos alpinus*) wurden ehemals in der Schweiz beim Verzehren der Früchte von *Vitis vinifera* und *Sorbus aucuparia* beobachtet. Der Schneehase (*Lepus borealis*) frißt nach Birger (1907, S. 13) die Früchte von *Rubus chamaemorus* und von *Vaccinium myrtillus* (siehe auch S. 91). Das Eichhörnchen wurde beim Aussaugen von Stachelbeeren (*Ribes uva-crispa*) (P. Müller [-Schneider], 1938, S. 85) beobachtet. Es ernährt sich nach S. Birger (1907, S. 13) auch von *Empetrum nigrum*-Beeren. Der Siebenschläfer und die Haselmaus lieben ebenfalls Beeren als Ergänzung ihrer Nahrung. In den Bergtälern naschen die Ziegen die fleischigen Verbreitungseinheiten von *Rosa*, *Crataegus*, *Berberis vulgaris*, *Cornus sanguinea*, *Ligustrum vulgare* und *Sambucus nigra*. Der Liguster hat so mit Recht auch den Namen «Geißbeeri» erhalten. Im Rentierkot hat A. Heintze *Rubus*- und *Vaccinium*-Früchtchen bzw. Samen vorgefunden. Auch der Elch frißt fleischige Früchte. Die Füchse befriedigen ihr erhöhtes Nahrungsbedürfnis im Herbst, wenn ihnen der Winterpelz wächst, durch massenhaften Genuß von Vogelbeeren, Trauben, Preisel- und Heidelbeeren (*Sorbus aucuparia*, *Vitis vinifera* und *Vaccinien*). Sie lieben auch die Kirschen (*Prunus avium*). Weil ihr Kieferapparat für das Zerdrücken der Beeren aber nicht geeignet ist, verlassen diese oft sogar in völlig unversehrtem Zustande den Darmkanal wieder. Auch Marderarten und die Zibethkatzen Afrikas verzehren gerne fleischige Verbreitungseinheiten.

Die wichtigsten Verbreiter der Pflanzen mit fleischigen Verbreitungseinheiten sind aber wohl überall die Vögel. In den Tropen sind nach Böcker (1937) die Fruchttauben (*Duculinae*), die indoaustralischen Mistelfresser (*Dicaeidae*), die afrikanischen Helmvögel (*Turacus*), die Bananenfresser (*Musophagidae*), sowie einige Tanagriden und Tyranniden Südamerikas eigentliche Fruchtspezialisten. Innerhalb Europas wirken namentlich die Drosseln, Stare, Dohlen, Krähen, Rotkehlchen und Seidenschwänze als endozoochore Samenverbreiter.

Als zahnlose Tiere schlucken die Vögel die pillenförmigen Verbreitungseinheiten ganz. Verhältnismäßig große Samen werden wieder ausgewürgt, kleinere passieren den ganzen Darmkanal und werden oft

schon nach 20 bis 30 Minuten wieder ausgeschieden. Untersuchungen von H. Desselberger und G. Steinacher (Böcker, 1937, S. 176) haben ergeben, daß bei den fruchtfressenden Dicaeiden der Muskelmagen, der für den Durchgang der Samen eine große Gefahr bedeuten würde, aus dem Verdauungsweg ausgeschaltet ist und nur noch als Anhängsel erscheint. Bei den fruchtfressenden Tanagriden, wie *Euphonia violacea* sind der Muskelmagen und die Reibplatten zurückgebildet und infolgedessen dünnwandig und erweiterungsfähig, so daß selbst große Samen und Steinkerne durchwandern können. Den Darmkanal der Drosseln, der Stare und des Rotkehlchens passieren die Samen meist ohne Schaden zu nehmen; auch im Darmkanal der Krähenvögel gehen nach Kerner (1898, S. 617) nur weichschalige Samen zugrunde. Kirschkerne von 15 mm Durchmesser passieren unbeschädigt.

Ch. Darwin berichtet in seinem Werke «Reise eines Naturforschers», daß auf den Galapagosinseln die Schildkröte *Testudo nigra* und die Eidechse *Amblyrhynchus Demarlii* in den höheren Lagen die herben und sauren Beeren des Guayanitabaumes fressen. Ferner wurden Beeren in den Därmen von amerikanischen Leguanen gefunden. Auch Becari (Ridley, 1930) berichtet, daß auf Borneo Schildkröten die Früchte des Baumes *Durio testitudinarum* verzehren, und nach A. Borzi (1894) sollen Eidechsen die Früchte der Opuntien verspeisen. Alle die genannten Reptilien dürften somit an der endozoochoren Samenverbreitung beteiligt sein.

Endozoochore Verbreitung durch Schnecken erfolgt bei *Fragaria vesca*, *Rubus idaeus* und *Vaccinium myrtillus*. Bei Fütterungsversuchen mit *Arion empiricorum* und *Helix pomatia* (P. Müller[-Schneider], 1934) wurden auch Samen von *Paris quadrifolia*, *Streptopus amplexifolius*, *Rubus caesius*, *Atropa belladonna*, *Solanum dulcamara*, *S. nigrum* und *S. lycopersicum* in den Darmkanal aufgenommen und nach 10—12 Stunden mit dem Kote wieder ausgeschieden. Von diesen Pflanzen besitzt *Paris quadrifolia* die größten Samen, sie messen 2 mm : 4 mm. Die Erdbeeren locken die Schnecken zweifellos durch ihren starken Duft an. Zudem ist ihre Oberfläche rauh und erleichtert das Abrapseln des Fruchtfleisches und der Nüßchen diesen Tieren wesentlich.

Die Unterschiede in der Größe der harten Samen und Steinkerne, in der Beschaffenheit, im Geschmack und im Geruch des Fleisches haben zur Folge, daß die fleischigen Verbreitungseinheiten ungleich begehrt werden. Größere Samen oder Steinkerne können von Kleintieren überhaupt nicht in den Darmkanal aufgenommen werden. Jede Pflanzenart hat daher innerhalb einer Gegend einen bestimmten Verzehrerkreis. Umfassende Beobachtungen hierüber fehlen uns allerdings noch. Wertvolle Angaben findet man bei A. Heinze (1916) und L. Schuster (1930) und noch bei anderen Autoren.

Von vielen Tieren sehr begehrt sind beispielsweise die Heidelbeeren (*Vaccinium myrtillus*). Sie reifen in mittleren Lagen im August, sind blau bereift, saftig-fleischig und von süß-säuerlichem Geschmack. Ihre Samen messen in der größten Ausdehnung nur 1—1,5 mm. Außerdem sind sie sowohl vom Boden her, als auch aus der Luft leicht erreichbar. Als Verzehrer wurden festgestellt: Schnecken, Schneehuhn, Steinhuhn, Birkhuhn, Ringamsel, Kohlamsel, Wacholderdrossel, Singdrossel, Misteldrossel, Elster, Nebel- und Rabenkrähe, Kolkrabe, Alpendohle, Tannen- und Eichelhäher, Rotkehlchen, Rotschwanz, Mönchsgrasmücke, Seidenschwanz, Brachvogel, Heidepieper, Rohrhuhn, Ziege, Schneehase, Fuchs, Bär und Marder. Von diesen kommen allerdings einige Vögel vielleicht nur als dyszoochore Verbreitungsagentien in Frage. Ein weiteres Verbreitungsgagens, dessen Darmkanal die Heidelbeersamen in keimfähigem Zustande passieren, ist aber auch der Mensch.

Ähnlich wie bei *Vaccinium myrtillus* liegen die Verhältnisse bei der Walderdbeere (*Fragaria vesca*) und ihren Verwandten, sowie bei manchen *Rubus*- und *Ficus*-Arten. Beliebt sind ferner die Früchte von *Sambucus nigra*, *Sorbus aucuparia* und von *Prunus avium*. Der holzige Kirschkern mißt im Durchmesser 8—12 mm und wird vom Star, von der Amsel, vom Dachs, Fuchs und Menschen meist geschluckt, nicht aber von Kleintieren. In den Tropen sind z. B. die fleischigen Früchte des Zibetbaumes (*Durio zibethinus*) sehr begehrt.

Wie weit zwischen manchen Früchten und Tieren engere Beziehungen bestehen, ist noch wenig erforscht. Eigentliche Vogelfrüchte sind wohl die Beeren von *Viscum*. Die Samen des Pfaffenhütchens (*Evonymus europaeus*) werden mit großer Vorliebe vom Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) gefressen und nach Ablösung des Samenmantels als Gewölle wieder ausgewürgt. Die Stare sind besonders begierig auf die Kirschen, und die Amsel ist nebst ihnen das Hauptverbreitungsgagens des Holunders (*Sambucus nigra*). Von der Vorliebe für die Wacholderbeeren (*Juniperus*) hat die Wacholderdrossel ihren Namen. Der Seidenschwanz (*Bombycilla garrulus*) stellt sich dort ein, wo die Vogelbeeren reichlich reifen.

Die Säugetiere bevorzugen im allgemeinen große, stark riechende Früchte, wie das Kernobst, die Feigen, die Ananas und die Durione. Sie sind Nasentiere, und besonders die Fruchtfresser unter ihnen, die fliegenden Hunde, gehen ihrer Nahrung nachts nach und müssen sich fast ganz vom Geruchssinn leiten lassen. Ulbrich (1928, S. 83) weist auf die vielen Kaulikarpen unter den tropischen Bäumen und Sträuchern, die endozoochor verbreitet werden, hin. Weil ihre Früchte direkt am Stamm oder an ältern Ästen hängen, können sie selbst von schweren, kletternden Säugetieren, wie den Affen, leicht erreicht werden. Nach J. Mildbraed (siehe Ulbrich, 1928, S. 82) finden wir besonders

unter den Aristolochiaceen, Moraceen, Menispermaceen, Anonaceen, Sapindaceen, Euphorbiaceen, Sterculiaceen, Sapotaceen, Elenaceen, viele kaulikarpe Arten.

Den fleischigen Verbreitungseinheiten, die hauptsächlich von Vögeln verzehrt werden, fehlen markante Gerüche, was damit übereinstimmt, daß bei diesen Tieren das Geruchsempfinden schwach entwickelt ist.

Im Sommer reifen in Mitteleuropa nur auffällig süße oder süß-säuerliche fleischige Verbreitungseinheiten, z. B. Erdbeeren (*Fragaria*), Kirschen (*Prunus*), Johannisbeeren (*Ribes*), Brombeeren und Himbeeren (*Rubus*). Wenn dann im Herbst und Spätherbst die Fröste den größten Teil der Kerbtierwelt töten oder in schützende Winkel verscheuchen, werden die fleischigen Früchte und Scheinfrüchte für die Vögel zu einer immer wichtigeren Nahrungsquelle. Dann haben die sogenannten Wintersteher die besten Aussichten für die Samenverbreitung. Zu ihnen gehören innerhalb Mitteleuropas nebst andern folgende Pflanzen mit fleischigen Verbreitungseinheiten: *Juniperus communis*, *J. sabina*, *Mayanthemum bifolium*, *Viscum album*, *Cotoneaster integerrima*, *C. tomentosa*, *Sorbus aucuparia*, *S. aria*, *Crataegus* und *Rosa*, *Prunus spinosa*, *Ilex aquifolium*, *Hippophaë rhamnoides*, *Cornus sanguinea*, *Ligustrum*



Abb. 33. Vogelbeerbaum (*Sorbus aucuparia*) als Wintersteher.
(Nach einer käuflichen Photo.)

vulgare, *Solanum dulcamara* und *Viburnum opulus*. Die hängenden Vogelbeeren (*Sorbus aucuparia*) sind selbst nach starken Schneefällen noch erreichbar (Abb. 33), weil sie vom Schnee nur bedeckt, aber niemals zugedeckt werden können. Bei den meisten Winterstehern ist das Fruchtfleisch von mehligem, schwammiger oder lederartiger Beschaffenheit und oft von herbem Geschmack. Die Genießbarkeit wird bei einigen durch Frosteinwirkung verbessert. So sollen die Hagebutten erst, nachdem Frost auf sie eingewirkt hat, von den Vögeln angenommen werden. Wir Menschen finden die Mehlbeeren (*Sorbus aria*) und die Holzbirnen (*Pirus achras*) im Geschmack ebenfalls besser, wenn sie dem Frost ausgesetzt waren.

Es gibt auch Pflanzen, deren saftige Verbreitungseinheiten von den Tieren verschmäht, oder doch nur selten verzehrt werden. Zu ihnen gehört in Graubünden beispielsweise *Hippophaë rhamnoides*. Dieser Strauch bleibt meist bis zur nächsten Vegetationsperiode mit seinen orangefarbenen Beeren beladen. Man konnte ferner in Mitteleuropa bis heute keine freilebenden Verzehrer der Früchte von *Arum maculatum*, *Majanthemum bifolium*, *Polygnum*, *Actaea spicata* und *Adoxa moschatellina* ausfindig machen, und es muß deshalb angenommen werden, daß auch sie nicht beliebt sind. Vielleicht handelt es sich hier auch um Fälle, wo die Verzehrer selten geworden oder gar ausgestorben sind. Wir wissen ja, daß in den Alpen einst auch der Bär ein wirksamer Verbreiter verschiedener Beerenpflanzen war. Mit seinem Verschwinden haben diese ein wichtiges Verbreitungssagens verloren.

Der Mensch und die Säugetiere, die die Samen viele Stunden, ja sogar ein bis mehrere Tage im Darmkanal behalten, können sie viele Kilometer weit verschleppen. Selbst die Vögel, die sie meist nur kurze Zeit im Darmkanal behalten, tragen sie oft kilometerweit fort; denn sie legen in kurzer Zeit große Strecken zurück. Gebirgsvögel wie die Alpendohlen (*Pyrrhocorax graculus*) sind für die Überwindung der Höhen besonders wichtig. So stießen wir Ende August 1952 auf dem Calandagipfel, 2808 m ü. M., auf Exkremente von Alpendohlen, die reichlich Früchtchen von Himbeeren (*Rubus idaeus*) enthielten. Da die Früchte dieser Pflanzen über 1900 m nicht mehr reifen, mußten sie mindestens 900 m emporgeflogen worden sein. Ganz besonders günstig für die Verbreitung von Samen auf große Distanz sind natürlich Tierwanderungen, wie sie z. B. die Rentiere ausführen und wie sie durch den Vogelzug gegeben sind. Normalerweise bewegen sich die Tiere aber innerhalb eines bestimmten Wohnbezirks, ihrem sogenannten Territorium. So entfernten sich die Dachse im Beobachtungsgebiet von E. Neal (1948) im Cinigre Wood (England) gewöhnlich nicht weiter als etwa 2 km von ihrem Bau. Als Territoriumsgröße gibt P. Rieder 1940 für das Reh in Baselland 535 a an, und für den Elefanten im Albert-Natio-

nalpark (Kongo) soll sie nach Hubert (zit. nach Hediger, 1949) 8 km² betragen. Die Ziegenherden der Bündner Gemeinden entfernen sich nicht selten bis zu 5 km von ihren Dörfern und überwinden Höhenunterschiede von 1500 und mehr Meter. Die Reptilien und die Schnecken, die die Samen ebenfalls lange im Darmkanal behalten, können ihrer Langsamkeit wegen aber nur für deren Verbreitung in der nächsten Umgebung der Mutterpflanzen in Betracht.

d) Anhafter (Epizoochoren)

Wasser- und Sumpfpflanzen, aber auch Steppen- und Ackerpflanzen, werden häufig verbreitet, indem Wasser, besonders aber feuchter Schlamm, durch ihre Adhäsionskraft die Verbreitungseinheiten an Tiere anheften, die an solchen Orten sich aufhalten, und oft auch zwischen weit entfernt liegenden Sümpfen und Gewässern die Verbindung herstellen. Die folgende Liste enthält Pflanzen, deren Verbreitungseinheiten Kerner (1898, S. 621) im Schlamm, den er von den Schnäbeln, den Füßen und dem Gefieder von Schwalben, Schnepfen, Bachstelzen und Dohlen ablöste, häufig vorfand:

<i>Glyceria fluitans</i>	<i>Elatine hydropiper</i>
<i>Cyperus flavescens</i>	<i>Lythrum salicaria</i>
<i>Cyperus fuscus</i>	<i>Samolus Valerandi</i>
<i>Eleocharis acicularis</i>	<i>Centunculus minimus</i>
<i>Isolepis setacea</i>	<i>Glaux maritima</i>
<i>Scirpus maritimus</i>	<i>Centaureum pulchellum</i>
<i>Juncus bufonius</i>	<i>Limosella aquatica</i>
<i>Juncus compressus</i>	<i>Lindernia pyxidaria</i>
<i>Juncus articulatus</i>	<i>Veronica anagallis-aquatica</i>
<i>Roripa amphibia</i>	
<i>Roripa islandica</i>	
<i>Roripa silvestris</i>	

Es sind hauptsächlich Pflanzen mit winzigen Samen, die auf diese Weise verbreitet werden. Je kleiner die Verbreitungseinheit, um so eher wird sie jedenfalls von wandernden Tieren, namentlich Vögeln, unbeachtet mitgetragen.

Größere Verbreitungseinheiten können im allgemeinen nur an Tieren haften und durch sie verbreitet werden, wenn sie mit speziellen Haftvorrichtungen ausgestattet sind. Außerdem kommen für sie in der Regel nur Pelztiere als Verbreitungsagentien in Frage.

Als Haftvorrichtungen wirken Drüsenhaare, die Klebstoffe absondern, Schleim der aus der Samenhaut oder der Fruchtwand austritt, haken- oder gar widerhakenförmige Haarbildungen und Emergenzen, sowie spitze Dornen. So sind die einjährigen Hornkräuter *Cerastium pumilum* und *C. semidecandrum* und der einjährige Steinbrech *Saxifraga tridactylites* über und über mit klebrigen Haaren besetzt und können von vorbeistreifenden Tieren ganz mitgeschleppt werden, wobei die Samen unterwegs dann aus den Kapseln fallen, zum Teil aber auch an

den klebrigen Sproßteilen hängen bleiben. Mit Hilfe von Drüsenhaaren haften ferner die Früchte der zierlichen Waldpflanze *Linnaea borealis* und des Tropenunkrautes *Siegesbeckia orientalis*. Bei *Salvia glutinosa* ist der mit den Früchtchen sich ablösende Kelch mit klebrigen Drüsenhaaren besetzt. Mittelst klebrigen Schleimes, der bei Benetzung aus der Samenhaut austritt, heften sich z. B. die Samen von *Juncus macer* an vorbeistreifenden Tieren an. Bei Benetzung quellen sie aus den Fruchtkapseln heraus, so daß sie mit den Tieren auch wirklich in Berührung kommen können.

Mit spitzigen Dornen sind die Früchte von *Tribulus terrestris*, *Zygochylum cornutum* und des nordamerikanischen Steppengrases *Cenchrus tribuloides* ausgestattet. Sie haften damit sogar an den Hufen der Weidetiere, und man nennt sie deshalb auch Trampelkletten.

Recht häufig sind Pflanzen, deren Verbreitungseinheiten mit hakenförmigen Kletterorganen ausgestattet sind. So bildet sich namentlich bei manchen Ranunculaceen und Rosaceen der Griffel nach dem Verblühen zu einem Haken um und erhält dadurch eine neue wichtige Aufgabe. Dies ist z. B. bei *Ranunculus lanuginosus*, *Geum urbanum* und *G. rivale* der Fall. Sehr gut haften die Früchte mancher *Medicago*-Arten (Abb. 34). Sie sind sogar mit vielen, meist reihenweise angeordneten

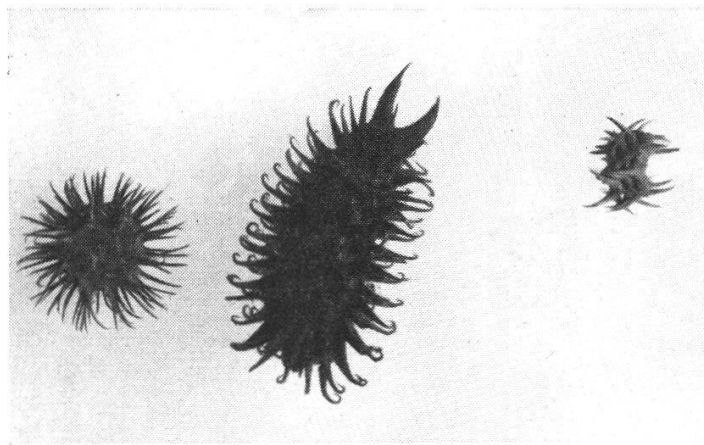


Abb. 34. Verbreitungseinheiten mit Klettvorrichtungen von *Medicago disciformis* (links), *Xanthium strumarium* (Mitte) und *Medicago tribuloides* (rechts).
(Aufn. C a s p a r.)

Haken besetzt, die aus der Fruchtwand hervorgegangen sind. Dank hornartig gekrümmter Auswüchse, die aus dem Griffel und dem Endokarp hervorgehen, und den großen Kämmen auf dem Rücken kommen die Früchte des «Gemsenhorns», *Ibicella lutea* (*Proboscidea*) mit argentinischen und brasilianischer Wolle bis in die Schweiz (Abb. 35). Die Verbreitungseinheiten von *Agrimonia eupatoria* besitzen Hüllblätter, die zur Reifezeit der Früchte zu hakenförmigen Kletterorganen umgeformt sind, und bei *Rumex bucephalophorus* (Abb. 37) tragen die innern

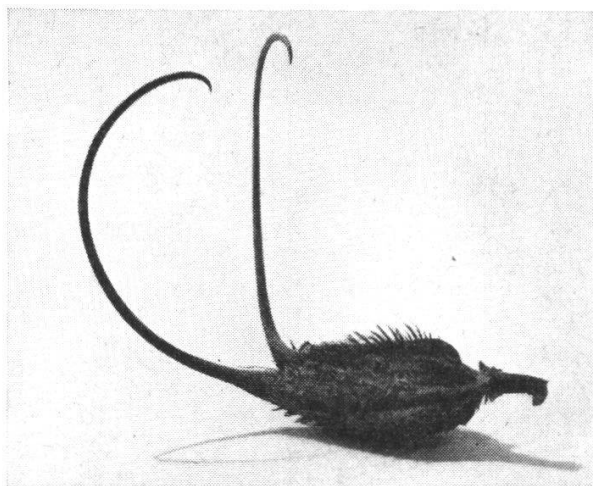


Abb. 35. Frucht von *Ibicella lutea*, eine sogenannte Trampelklette (Aufn. C a s p a r.)

Perianthblätter, die mit der Frucht abfallen, an ihren Rändern Haken. Auch bei der Kompositen-Gattung *Xanthium* (Abb. 34) funktionieren hakenförmige Hüllblätter als Verbreitungsmittel. Die Früchte von *Asperula odorata*, *Galium aparine* und *Circaea*, sowie die Samen von *Limnanthemum nymphaeoides* wiederum sind mit hakenförmigen Haargebilden ausgestattet.

Widerhakenförmige Verbreitungsmittel besitzen beispielsweise die Früchte der *Bidens*-Arten sowie von *Cynoglossum officinale*, *Lappula* (Abb. 36) und von der tropischen *Pavonia Schimperiana*.

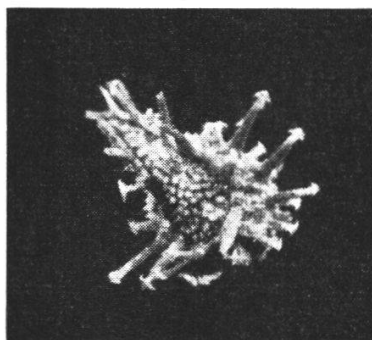


Abb. 36. Frucht vom stacheligen Igelsamen (*Lappula echinata*) mit Widerhaken. (Aufn. H. A. T r a b e r, stark vergrößert.)

Einen besonderen Untertypus der Epizoochoren bilden ferner die sogenannten Schüttelkletten. Bei ihnen sind nicht die Verbreitungseinheiten mit Haftvorrichtungen versehen, sondern die Fruchtstände und oft noch andere Sproßteile. Ihre Stengel sind wie diejenigen der Windstreuer elastisch. Die Haftorgane bewirken, daß der Sproß sich an vorbeistreifenden Tieren verankert, und wenn diese sich losreißen, die verbogenen Stengel heftig zurückschnellen. Dabei werden die reifen Verbreitungseinheiten in weitem Bogen ausgestreut. Typische Vertreter

der Schüttelkletten sind *Dipsacus silvester* und *Leonurus cardiaca*, Pflanzen, die hauptsächlich an Wegen und auf Lagerplätzen wachsen. Ihre Verbreitungseinheiten selbst entbehren besonderer Haftvorrichtungen.

Unvollkommen und eigenartig erscheint uns die Epizoochorie bei *Daucus carota*. Die Früchtchen dieser Pflanze tragen zwar mehrere Reihen widerhakenförmiger Stacheln, die bei Gelegenheit anhäkelnd wirken; aber die Art und Weise, wie sie den Verbreitungsagentien ausgesetzt werden, erinnert an die Windstreuer unter den Anemochoren. Ihr Stengel versteift sich nämlich während der Fruchtreife und wird sehr elastisch, und die Doldenstrahlen führen hygroskopische Öffnungs- und Schließbewegungen aus. Sie neigen bei feuchtem Wetter einwärts, so daß ein vogelnestartiger Behälter entsteht, der die Verbreitungseinheiten völlig einschließt. Wenn die Dolden sich infolge Austrocknung erneut öffnen, bleiben die Früchte der Randdöldchen an denjenigen der innern Döldchen hängen. Alle Früchte haben sich nun in der Mitte der Dolde zusammengeballt und kommen daher nur noch schwer mit vor-



Abb. 37. Vergleich der Anordnung der Verbreitungseinheiten beim meteoranemochoren *Rumex intermedius* (links) und beim epizoochoren *Rumex bucephalophorus* (rechts). (Nach der Natur.)

beistreifenden Tieren in Berührung. Es sind nun meist Windstöße, die sie von der Mutterpflanze entfernen.

Als besondere Eigentümlichkeit ist bei den Epizoochoren noch zu erwähnen, daß bei fast allen die Verbreitungseinheiten auf den ganzen oder doch den größten Teil des Sprosses verteilt sind (Abb. 37) und so lange auf der Mutterpflanze sitzen, bis ein Agens sie abstreift. Sie gehören daher fast ausnahmslos zu den Winterstehern. Im schweizerischen Mittelland kann man denn auch den ganzen Winter über Früchte von *Rumex obtusifolius*, *Geum urbanum*, *G. rivale*, *Agrimonia eupatoria*, *Sanicula europaea*, *Cynoglossum officinale*, *Lappula*- und *Lappa*-Arten auf den Mutterpflanzen antreffen.

Die Distanzen, die die epizoochoren Verbreitungseinheiten zurücklegen können, sind sehr groß. Sie erstrecken sich über die ganzen Bewegungsräume der Tiere, die als Verbreitungsagentien in Frage kommen. Weil sie dieselben nicht wie die Endozoochoren automatisch wieder verlassen, profitieren sie noch mehr von den Wanderungen, wie sie durch die Transhumance und das Nomadenleben gegeben sind. Dazu kommt, daß sie auch von den großen Raubtieren unter den Säugern transportiert werden, die nach Hediger (1949) viel größere Gebiete durchstreifen als die Pflanzenfresser.

6. Mit Hilfe des Menschen wandernde Pflanzen (Anthropochoren)

Die Vorrichtungen der Pflanzen für die Verbreitung durch Tiere bewirken oft ohne weiteres auch deren Verbreitung durch die Menschen. Die Anbautätigkeit, der Handel und der Verkehr, ja sogar gewisse Liebhabereien, ergeben aber hierfür noch ganz besondere Möglichkeiten. So wird samen-, zwiebel-, knollen- oder rhizomhaltige Erde fortgeschafft, Heu, Getreide, Gemüse, Gewürze und Obst über weite Gebiete verschickt und mancherlei Saatgut verschiedenster Herkunft auf die Felder ausgestreut. Speziell mit dem Saatgut gelangen stets auch viele Unkräuter, welche die Kulturpflanzen begleiten, auf die Kunstwiesen und Äcker. Die Samen des gefürchteten Kleewürgers *Cuscuta epithymum* gehören beispielsweise zu den häufigsten Verunreinigungen des Rotkleesaatgutes und finden sich oft auch unter den Samen anderer Futterpflanzen. Nach Stebler und Schröter (1902) gehören ferner die Verbreitungseinheiten von *Setaria glauca*, *Chenopodium album*, *Rumex obtusifolius*, *R. crispus*, *R. acetosella*, *Coronilla varia*, *Daucus carota*, *Prunella vulgaris*, *Plantago lanceolata*, *Cirsium arvense* und *Cichorium intybus* zu den gewöhnlichsten Verunreinigungen der für die Aussaat gewonnenen Rotkleesamen. Der Beschaffenheit der Saat der Kulturpflanzen entsprechend wechseln auch die Verunreinigungen. Im mitteleuropäischen Weißkleesaatgut trifft man hauptsächlich Verbreitungseinheiten von *Geranium pusillum*, *Barbarea vul-*

garis, *Lepidium campestre*, *Alyssum alyssoides*, *Rumex acetosella*, *Spergula arvensis*, *Cerastium caespitosum*, *Stellaria graminea*, *Prunella vulgaris*, *Plantago major*, *P. lanceolata* und *Anthemis arvensis*. *Avena fatua*, *Bromus sterilis*, *B. commutatus*, *Ranunculus arvensis*, *Sanguisorba*, *Medicago lupulina*, *Lithospermum arvense*, *Melamyrum arvense* und *Galium aparine* wiederum sind häufige Verunreinigungen der Esparsette. Europäisches Saatgut von Wiesenschwingel enthält insbesondere Verbreitungseinheiten von *Dactylis glomerata*, *Alopecurus pratensis*, *A. geniculatus*, *Poa trivialis*, *Bromus hordeaceus*, *Deschampsia caespitosa*, *Chrysanthemum leucanthemum* (*Leucanthemum vulgare*), *Crepis vesicaria* ssp. *taraxacifolia*, *C. biennis* usf.

Außerdem wechseln die Verunreinigungen auch mit der Herkunft des Saatgutes und ermöglichen, diese zu bestimmen. So erwähnen Stebler und Schröter (1902) als Verunreinigungen des amerikanischen Rotklees *Ambrosia artemisiifolia*, *Plantago aristata*, *Panicum capillare*, *Plantago Rugelii*, *Potentilla norvegica*, *Panicum lineare*, *Hedera pulegioides*, *Euphorbia Preslii*, *Amaranthus retroflexus*, *Sida spinosa*, *Paspalum ciliatifolium*, *Physalis lanceolata*, *Cuphea viscosissima*, *Rumex obtusifolius*, *R. crispus*, *Polygonum persicaria*, *Panicum crus galli*, *Setaria glauca*, *S. germanica*, *S. italica*, *Phleum pratense* und *Trifolium repens*.

Amaranthus retroflexus ist heute ein auch in Europa weit verbreitetes Unkraut.

Das chilenische Rotkleesaatgut enthält als Verunreinigungen *Cuscuta racemosa*, *Ammi visnaga*, *Medicago denticulata* und *Melilotus parviflorus*.

Im italienischen und südfranzösischen Saatgut finden sich als spezifische Verunreinigungen *Centaurea solstitialis*, *Helminthia echinoides*, *Arthrolobium scorpioides*, *Torilis nodosa*. Dazu im französischen Rotklee noch *Silene venosa*, *Silene inflata*, *S. gallica*, *Tunica prolifera*, *Xeranthemum cylindraceum*, *Lactuca saligna*, *Linaria elatine* und *Verbena officinalis*.

Rotkleesaatgut aus Österreich und Ungarn enthält: *Anthemis austriaca*, *Centaurea maculosa*, *Bupleurum tenuissimum*, *Nigella arvensis*, *Delphinium consolida*, *Lythrum hyssopifolium*, *Lepidium campestre*, *Hibiscus trionum*, *Glaucium corniculatum*, *Plantago arenaria*, *Prunella alba*, *Sideritis montana*, *Ballota nigra*, *Salvia verticillata*, *Stachys germanica* und *Coronilla varia*.

Selbst Fälschungen des Saatgutes werden vorgenommen und können zur Verbreitung von Samen führen. So wurden die Luzernensamen schon öfters mit Samen von *Medicago lupulina* und andern *Medicago*-Arten verfälscht.

Schon beim Transport von Gütern werden vielfach Samen ausgestreut. Schnyder A. (1924, S. 34) schreibt: «Übervolle Getreidesäcke

platzen auf, oder freche Spatzen picken Löcher in sie. Das Getreide rieselt samt Beimengungen durch die Wasserrinnen der Wagen auf den Bahnkörper und wird so fast kunstgerecht ausgesät. Die sich ergebenden Abfälle in den Wagen oder Schuppen werden über die Rampen hinuntergewischt oder zur Abraumstelle verbracht. Getreidelagerhäuser und Mühlen sammeln die «Wischeten» und verkaufen sie als Hühnerfutter. Wo die fremden Samen günstige Keimbedingungen finden, gehen sie auf und bilden eine Adventivflora. Auch mit der Wolle werden viele Samen transportiert und außerhalb ihres eigentlichen Verbreitungsareals angesiedelt. Davon zeugt z. B. R. Probsts Wolladventivflora Mitteleuropas (1949).

Dem Spezialisten fällt es nicht schwer, aus den Adventivpflanzen eines Bahnhofs oder Fabrikareals auf den Hauptverkehr desselben zu schließen. Einem Wechsel des Hauptverkehrs folgt bald eine entsprechend veränderte Vegetation. Schnyder (1924) erwähnt über 140 Adventivpflanzen, die vor 1915 mit Getreide und Sämereien aus dem Osten in den Bahnhof Buchs kamen. Die häufigsten waren *Panicum crus galli*, *Tragus racemosus*, *Phalaris canariensis*, *Bromus arvensis*, *Chenopodium glaucum*, *Ch. vulvaria*, *Atriplex oblongifolium*, *Ranunculus arvensis*, *R. sardous*, *Lepidium* spec. div., *Erysimum repandum*, *Berteroa incana*, *Bunias orientalis*, *Vicia villosa*, *V. dasycarpa*, *Euphorbia virgata*, *Asperugo procumbens*, *Anchusa officinalis*, *Salvia verticillata*, *Inula britannica*, *Anthemis* spec. div., *Matricaria (suaveolens) matricarioides*, *Chrysanthemum maritimum*, *Centaurea* spec. div., *Lapsana communis*, *L. intermedia* und *Crepis foetida*. Während des ersten Weltkrieges kamen dann aber mit den Zitronentransporten und der Gefangenepost aus Italien hauptsächlich mediterrane Pflanzen an, z. B. *Cynosurus echinatus*, *Scleropoa rigida*, *Bromus madritensis*, *Brachypodium distachyum*, *Rumex bucephalophorus*, *Medicago scutellata*, *Trifolium angustifolium*, *Coronilla scorpioides*, *Calendula arvensis*, *Hedypnois cretica*, *Centaurea algeriensis* und *Lactuca serriola*.

Viele Pflanzen haben unter dem Einfluß des Menschen spezielle Umwandlungen erfahren, die ganz besonders auch die Frucht- und Samenbildung und damit die Verbreitung der Samen betreffen. Bei den gezüchteten Obstarten z. B. erscheinen größere, saftigere und wohl-schmeckendere Früchte als bei den Wildlingen. Ferner werden nutzbare Samen wie der Leindotter (*Camelina*) vergrößert und in reicherer Menge hervorgebracht. Daneben ist die Verkümmernng der natürlichen Aus-streu- und Verbreitungsvorrichtungen der Samen und Früchte eine häufige Kulturpflanzeneigentümlichkeit. So öffnen sich nach Thellung (1930, S. 21) die vielsamigen trockenen Kapsel Früchte des Leins (*Linum usitatissimum*) bei der Wildform (ssp. *angustifolium*) und einer nicht sehr hochgezüchteten Kulturform (var. *humile* = *crepitans*,

Springlein) spontan. Ebenso bei der Wildform (ssp. *setigerum*) und einer Kulturform (ssp. *nigrum*) des Schlafmohns (*Papaver somniferum*), bei denen die Frucht mit Poren aufspringt. Bei den hochgezüchteten Formen dieser Kulturpflanzen (*L. usitatissimum* var. *vulgare* = Dreschlein) und (*P. somniferum* ssp. *hortense* = Schließmohn) bleibt jedoch die Kapselfrucht bei der Reife geschlossen, so daß kein Samenverlust durch spontanes Ausfallen entsteht; die Früchte müssen vielmehr zur Erlangung der Samen durch Anwendung von Gewalt wie Dreschen, künstlich geöffnet werden.

Ferner ist bei fast allen Kulturformen der Getreidearten die Gliederung der Fruchtstandachsen zurückgebildet oder gänzlich verschwunden. Die Früchte fallen erst im Stadium der Voll- oder Überreife oder gar nicht spontan ab, was dem Menschen ermöglicht, bei rechtzeitiger Ernte mit den Garben den vollen Körnerertrag einzuheimen. Erst beim Dreschen wird durch Anwendung mechanischer Gewalt der Zerfall des Fruchtstandes und die Isolierung der einzelnen Körner bewirkt. Auf dieser Stufe stehen gewisse, nicht sehr hoch gezüchtete Kulturformen aus den Gattungen *Avena*, *Triticum* und *Hordeum* wie *Avena byzantina*, der Mittelmeerhafer, *A. strigosa*, der Rauh- oder Sandhafer, *Triticum monococcum*, das Einkorn, *T. dicoccum* oder Emmer, *T. spelta*, genannt Spelz oder Korn, *Hordeum distichon*, *H. vulgare* und *H. hexastichion*. Oft geht schließlich die Entwicklung noch weiter in dem Sinne, daß auch die Blütenspelzen auf der Ährenachse fest sitzen bleiben, und statt die Körner fest einzuhüllen, bei der Reife auseinanderweichen und die Körner wenigstens beim Dreschen nackt ausfallen lassen. Alle die genannten Kulturpflanzen werden mehr oder weniger ausschließlich nur durch den Menschen verbreitet.

Besonders bemerkenswert ist jedoch, daß auch bei manchen Unkräutern ähnliche Erscheinungen wie bei den Kulturpflanzen, die sie begleiten, festgestellt werden können. Durch besondere Anpassungen nutzen auch sie vielfach die Verbreitungsmöglichkeiten, die durch die Betreuung der Kulturpflanzen durch den Menschen gegeben sind. Schöne Beispiele sind aus phylogenetischen Gründen hauptsächlich unter denjenigen Arten zu finden, die alte Kulturpflanzen, wie den Lein oder Flachs, begleiten. Auffallend ist vor allem, wie eine gleichzeitige Aussaat der Unkrautsamen mit den Samen der Kulturpflanzen erreicht wird.

Cinger (Thellung, 1930, S. 49) stellte bei *Camelina sativa* (sens. lat.), dem Leindotter, fest, daß die Unterarten dieser Pflanze sich nach Lebensdauer, Behaarung, Härte und Öffnungsenergie der Fruchtklappen und der Größe der Früchte und Samen in folgende Reihen bringen lassen:

Kleinarten	<i>microcarpa</i>	<i>pilosa</i>	<i>sativa</i> s. str.	<i>alyssum</i> (<i>linicola</i>)
Härte der Fruchtklappen	hart		>	weich
Öffnungsenergie der Frucht	groß	do.	>	kleiner fast 0
Fruchtgröße	klein		<	groß
Samengröße	klein		<	groß

C. microcarpa ist eine wildwachsende Steppenpflanze und geht auch als Unkraut in die Wintersaaten über. *C. pilosa* ist ein typisches Unkraut der letztern und wird in Südrußland zuweilen auch als «Winterdotter» kultiviert. *C. sativa* (sens. str.) ist Kulturpflanze und Unkraut in Sommersaaten. *C. alyssum* schließlich ist ausschließlich Flachsunkraut. Hier trat somit im Laufe der Entwicklung der Unterarten durch Vergrößerung der Samen bei der ssp. *alyssum* eine weitgehende Angleichung derselben an diejenigen der Kulturpflanze *C. sativa* (sens. str.) ein. Je ähnlicher die Unkrautsamen denjenigen der Kulturpflanzen sind, die sie begleiten, um so größer ist ihre Chance, mit diesen wieder ausgesät zu werden. Auch bei dem mit dem Flachs wachsenden *Spergula maxima* liegen ähnliche Verhältnisse vor. Ferner verdient hier die Gartenkresse (*Lepidium sativum*) erwähnt zu werden. Sie verwildert leicht aus der Kultur und findet sich außerdem in Ägypten und manchen Gebieten Europas als Flachsunkraut. Flachsunkraut und Kulturpflanze (*L. sativum* var. *vulgare*) zeichnen sich von den Wildformen durch größere Früchte und Samen aus, die sich denjenigen des Flachses nähern. Vergrößerte Samen gegenüber den wildwachsenden Verwandten besitzt auch noch die Kornrade (*Agrostemma githago*). Die Bedeutung dieses Merkmals der Kornrade dürfte jedoch nicht in einer Angleichung der Samen etwa an Getreidekörner zu suchen sein, sondern in dem Umstande, daß die Samen zufolge ihrer Größe schwer aus der unvollkommen sich öffnenden Kapsel Frucht ausfallen. Eine Angleichung der Verbreitungseinheiten durch Verkleinerung liegt bei *Lolium remotum*, einer ausschließlich als Flachsunkraut auftretenden Pflanze vor. Während bei dem Getreideunkraut *Lolium temulentum* die abfallenden Verbreitungseinheiten 5,5—6 mm lang und oft begrannt sind, messen diejenigen von *L. remotum* nur 3—4 mm und sind stets unbegrannt. Sie stimmen daher in ihren Dimensionen recht gut mit den 3—4 mm langen Leinsamen überein.

Bromus secalinus und die verwandte *Bromus grossus* (*multiflorus*), zwei Getreideunkräuter, besitzen eine verhältnismäßig zähe Ährchen-
spindel, die sich erst spät und unvollkommen zergliedert und die frucht-
reifen Blüten ausfallen läßt, während bei den verwandten, wiesenbe-
wohnenden Arten *B. racemosus* und *B. commutatus* die Ährchen in

reifem Zustande leicht in die einzelnen Blüten zerfallen. Es werden also in der Regel die Fruchtstände der Ackerbewohner unversehrt mit dem Getreide eingeheimst und erst durch den Drusch gewaltsam zum Zerfall gebracht, wodurch sie auch wieder ins Saatgut gelangen. Es ist gewiß kein Zufall, daß gerade bei *Bromus secalinus* als alleiniger Art des näheren Verwandtschaftskreises die Grannen oft verkürzt und selbst vollständig verkümmert sind; denn die Pflanze wächst sehr oft unter unbegrenzten Getreidevarietäten, wie dem Spelzweizen. Zähe Ährenspindeln wurden auch bei den als Unkräuter auftretenden Roggen- und Haferformen beobachtet. *Polygonum lapathifolium* besitzt als Unkrautpflanze der Flachsfelder eine besondere Unterart ssp. *leptocladum*, deren Hauptmerkmal darin besteht, daß die Gliederung unter der Blütenhülle rückgebildet ist und die Scheinähren deshalb bis zur Reifezeit ganz unversehrt bleiben, während sie bei den übrigen Unterarten frühzeitig zufolge der erwähnten Gliederung des Fruchtstiels an der Spitze zerfallen. Auch das Klettenlabkraut (*Galium aparine*) bildet in den Flachsfeldern eine besondere Rasse (ssp. *spurium* var. *leiospermon*) aus, die sich durch den Verlust der natürlichen Ausstreu- und Verbreitungsmittel auszeichnet. Während bei den übrigen Rassen die Frucht frühzeitig in zwei Teilfrüchtchen zerfällt und in der Regel mit Hakenborsten versehen ist, bleibt sie nach Thellung (1930, S. 57) bei dem Flachsunkraut bis zur Reife ganz und ist kahl.

Ein weiteres Beispiel für die Angleichung von Unkrautsamen an diejenigen der Kulturpflanze finden wir nach Thellung (1930, S. 58) auch innerhalb der Gattung *Rhinanthus*. Die Samen bei den ursprünglichen, wiesenbewohnenden Sippen sind von einem der Windverbreitung dienenden, häutigen Flügelrand umzogen, der bezeichnenderweise den ackerbewohnenden Sippen *Rhinanthus alectorolophus* ssp. *buccalis*, und *R. major* ssp. *apterus* fehlt. Auch hier ist leicht ersichtlich, daß die flügellosen Samen als Angleichung an die Getreidekörner aufgefaßt werden müssen, da sie von den Reinigungsmaßnahmen viel weniger leicht erfaßt werden können als die geflügelten. Dazu kommt noch, daß auch die Ausstreuvorrichtungen der ackerbewohnenden *Rhinanthi* eine Rückbildung erfahren haben, indem bei dem Winterrogen-Unkraut *Rh. apterus* die Fruchtklappen sich weniger weit öffnen als bei den Wiesen-sippen und der Kelch am Rücken nicht zerreißt, so daß die Samen zurückgehalten werden.

Noch anderer Art ist die Anthropochorie bei *Sonchus asper* und *S. oleraceus* (Abb. 38 und 39). Ihre Früchte tragen wie diejenigen der meisten Kompositen einen gut ausgebildeten Pappus, der ihnen die Verbreitung durch den Wind ermöglicht. Die Pappusstrahlen bestehen wie diejenigen von *Taraxacum* aus langgestreckten Zellen. Diese sind jedoch am Fuße der stärkeren Strahlen so stark nach außen umgebogen,

daß sie in Form eines rückwärts gebogenen Dornes aus der Oberfläche heraustreten und anhäkelnd wirken. Feuchtigkeit, namentlich Regen, drückt vielfach die Pappusstrahlen auf den Körbchenboden. Bei Berührung verankern und verfilzen sich nun alle Pappusstrahlen innerhalb eines Körbchens zu einem ringförmigen Gebilde, das, wenn die Früchtchen sich vom Boden abgelöst haben, an den Zweigen der Mutterpflanze hängen bleibt. Erfolgt bei andauernd trockenem Wetter eine Verbreitung der Früchte durch den Wind, so heften sie sich mittelst den anhäkelnd wirkenden Pappusstrahlen an die ersten Hindernisse, auf die sie stoßen. Solche Hindernisse sind zur Hauptsache die sie begleitenden Kulturpflanzen mit ihren übrigen Unkräutern. Es ist daher leicht, auf einem von *Sonchus oleraceus* und *S. asper* besiedelten Brachland oder Acker an fast allen Pflanzen verankerte Früchte der genannten Arten zu finden. Diese werden durch die Menschen beim Bearbeiten des Ackers weiter verbreitet. Sie gelangen durch sie in den Kompost, in die Scheunen, in die Ställe und ins Saatgut, und schließlich wieder aufs Kulturland. *Sonchus oleraceus* ist nach H. Christ (1923, S. 145) eine aufgegebene Kulturpflanze, *S. asper* das sie begleitende Unkraut. Beide sind vermutlich von der ursprünglich reinen Anemochorie zur Anthropochorie übergegangen.

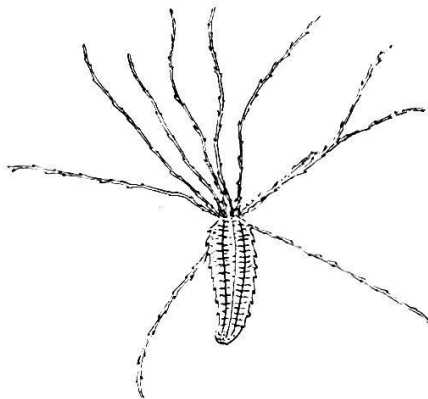


Abb. 38. Frucht der Gänsedistel (*Sonchus oleraceus*) mit einigen Pappushaaren.
(Nach der Natur, stark vergrößert.)

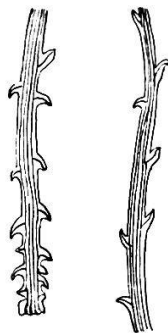


Abb. 39. Teile eines Pappushaares von *Sonchus oleraceus*. Im untersten Teilstück (links) die Auswüchse hakenartig abwärtsgebogen. (Nach der Natur, stark vergrößert.)

Die Roßkastanie (*Aesculus hippocastanum*) wird in Mitteleuropa anthropochor verbreitet, indem Kinder ihre Samen dank ihrer Größe und ihrem Aussehen als Spielzeug benutzen.

Die eigentliche Anthropochorie ist erst durch die menschliche Kultur möglich geworden. Die speziellen Verbreitungsvorrichtungen ihrer Vertreter gehören daher zu den phylogenetisch jüngsten.

Dank des großen Verkehrs zwischen den Menschen aller Kontinente bestehen für die Anthropochoren die besten Aussichten für die Erreichung aller für sie günstigen Siedlungsgebiete. Natürliche Verbreitungsschranken wie Gebirge, Meere und Wüsten bestehen für sie sozusagen nicht. Die in der Landwirtschaft als Saatgutunkräuter auftretenden Pflanzen werden heute allerdings durch die ständig sich verbessernde Technik der Saatgutreinigung wieder mehr und mehr an ihrer Verbreitung gehindert.

IV. Verbreitung durch zwei oder mehrere wesensverschiedene Agentien (Polychorie)

Nicht nur von Art zu Art, sondern sogar bei ein- und derselben Pflanze kann eine Verbreitung der Samen durch in ihrem Wesen völlig verschiedene Agentien erfolgen. Seit Ulbrich (1928) bezeichnet man diese Erscheinung als Polychorie. Dabei können sich die Agentien in ihrem Wirken gegenseitig ergänzen, oder aber völlig unabhängig voneinander den Transport der Samen besorgen. Die Einwirkung von zwei oder mehreren Verbreitungsagentien auf eine Verbreitungseinheit führt häufig zu einer wesentlichen Verlängerung der Transportdistanz oder zu einem günstigeren Keimplatz. So haben die Verbreitungseinheiten der meisten anemochoren Pflanzen ein geringes spezifisches Gewicht und vermögen dadurch auch kürzere oder längere Zeit zu schwimmen. Wenn sie nach der Luftreise in ein Gewässer niedersinken, tragen daher die Wellen und Strömungen sie noch fort. Namentlich die Samen der an Ufern wachsenden Weiden und Erlen, oder die Früchte von Eschen- und Ahornbäumen fallen oft zu einem großen Teil ins Wasser. Durch die Wellen werden sie dann ans Ufer gespült, wo sie vielfach ein günstiges Keimbett finden.

Auch unter den ombrohydrochoren Pflanzen sind viele, deren Verbreitungseinheiten schwimmen können. Zu ihnen gehören z. B. *Scutellaria galericulata* und *Caltha palustris*. Wenn der Regen ihre Samen ausgestreut hat, trägt das abfließende Wasser sie dank ihres geringen spezifischen Gewichtes noch ein Stück weit fort. Ähnlich verhält es sich auch bei den Barochoren der Mangrove-Vegetation. Die Keimlinge, die während der Flut ins Wasser fallen werden, wenn sie nicht sinken, von der Strömung fortgetragen und irgendwo wieder an Land gespült.

Recht groß ist namentlich die Zahl der barochoren und autochoren Arten, deren Verbreitungseinheiten, sobald sie auf den Boden gelangt sind, durch Ameisen weiter transportiert werden, weil sie auch mit einem Ölkörper ausgestattet sind, Barochorie und Autochorie sind geradezu notwendige Voraussetzungen für die stomatozoochore Verbreitung durch Ameisen. Die Kombination Barochorie-Stomatozoochorie treffen wir bei *Ornithogalum umbellatum*, *Scilla bifolia*, *Borago officinalis* usw., autochor und stomatozoochor sind vor allem viele *Euphorbia*- und *Viola*-Arten.

Die Früchtchen von *Prunella vulgaris*, die vielfach durch fallende Regentropfen ausgestreut werden, sondern bei Benetzung Schleim ab, der sie auf ihrer Unterlage festklebt. Im geschlossenen Vegetations-teppich der Wiesen und Weiden bleiben sie daher nach ihrer Ausstreuung durch die Regentropfen oft an Blättern von Kräutern kleben und werden mit ihnen, vielfach aber auch schon mitsamt den Frucht-

ständen, von Weidetieren in den Darmkanal aufgenommen. Keimversuche mit *Prunella*-Früchtchen aus Tierkot haben ergeben, daß sie tatsächlich auch endozoochor verbreitet werden können.

Bei einigen *Trifolium*-Arten wiederum kommt häufig endozoochore und anthropochore Verbreitung vor. Speziell die Verbreitungseinheiten von *Trifolium repens* bleiben auch nach der Reife noch auf der Mutterpflanze fixiert und gelangen dadurch massenhaft ins Emdfutter. Wenn der Bauer dann den Mist und die Jauche aufs Feld führt, sät er damit eine Menge Kleesamen aus, weil diese dank ihrer Hartschaligkeit den Durchgang durch die Därme der Tiere und den Aufenthalt im Dünger überstanden haben.

Die mit zwei klebrigen Haaren ausgestatteten Früchtchen von *Geranium Robertianum* bleiben nach dem Ausschleudern vielfach an Blättern und Zweigen der Begleitpflanzen hängen. Fallen deren Blätter ab, so trägt manchmal der Wind sie fort; oft jedoch transportiert der Mensch die Früchtchen wie diejenigen von *Sonchus oleraceus* und *S. asper* (siehe S. 110) mit Unkräutern und Kehrlicht weiter.

Die Fälle von polychorer Verbreitung, bei denen die Verbreitungsagentien völlig unabhängig voneinander wirken, sind ebenfalls nicht selten. Zahlreiche Gramineen, *Rumex*-Arten und Leguminosen werden bald anemochor, bald endozoochor verbreitet. Ferner wurden keimfähige Samen von *Lotus*- und *Geranium*-Arten, die alle Selbststreuer sind, vereinzelt aus dem Kote von Weidetieren ausgelesen. Die Samen dieser autochoren Pflanzen können freilich nur unter ganz besonders günstigen Umständen endozoochor verbreitet werden; denn auf ihre Reife erfolgt bald die Ausstreuerung, die sie den Weidetieren entzieht. Gelangen sie aber vor der völligen Reife in den Darmkanal eines Tieres, so quellen sie und gehen zugrunde. Immerhin kann durch diese kleine Möglichkeit zur endozoochoren Verbreitung ab und zu ein Samentransport auf große Distanz zustandekommen.

Die Samen, die in saftiges Fleisch eingebettet sind, werden normalerweise endozoochor verbreitet. Namentlich bei den großen unter ihnen kommt aber auch dyszoochore Verbreitung vor. Während z. B. Amseln von den Verbreitungseinheiten der Eibe (*Taxus baccata*) nur den Arillus nützen und den Samen in keimungsfähigem Zustande wieder von sich geben, stellt die Spechtmeise nach R. Stäger (1910) nur den Samen nach und verschmäht den Arillus.

Bei einer kleinen Gruppe von Pflanzen kommt Polychorie sogar durch die Ausbildung verschiedener Verbreitungseinheiten, sogenannte Polydiasporie (siehe S. 16) zustande. Das bekannteste Beispiel liefert die heterokarpe *Calendula arvensis*. Ihre bestachelten Randfrüchte werden epizoochor durch Pelztier, die kahnförmigen Früchte aus der Mitte des Körbchens durch den Wind, und die innersten, wurmförmigen

Früchte barochor verbreitet. Dazu kommt, daß auch die Ernteameisen, z. B. *Messor barbarus*, die schmalen Innen- und Außenfrüchte mit Vorliebe sammeln.

Ganz eigener Art ist die Polychorie des Sanddorns (*Hippophaë rhamnoides*). Er reift im Herbst saftige, orangerote Beeren. Einige Forscher (siehe Ludwig, 1895, und Heintze, 1916) beobachteten auch, daß dieselben von Drosseln, Krähen und anderen Vögeln verzehrt wurden. Im bündnerischen Rheintal (siehe auch Hager, 1916) und auch andernorts werden aber diese Beeren von den Vögeln in der Regel verschmäht. Wir treffen sie im Frühjahr immer noch auf den Sträuchern. Sie sind dann meist ganz ausgebleicht. Der Saft der fleischigen Fruchtwand ist ausgeflossen, die zähe, äußere Fruchthaut ist zwar noch vorhanden, doch zwischen Samen und Haut befinden sich jetzt Lufträume. Der bald eintretende Föhnwind trocknet die Früchte vollends und bringt sie zu Fall. Auf dem Kies- und Sandboden der offenen Uferzone geraten die leichtgewordenen, schülferigen Früchte beim Winde in rollende Bewegung und werden nicht selten dem Flußufer zugeführt, wo sie ins Wasser gelangen, schwimmen und irgendwo wieder ans Ufer gespült werden. Es scheint, daß bei *Hippophaë rhamnoides*, wie übrigens auch bei *Physalis alkekengi*, deren Beeren die Tiere in der Schweiz ebenfalls verschmähen, die Verbreitung in Umstellung begriffen ist, indem an Stelle der Tiere der Wind diese Funktion übernimmt.

Vergessen wir ferner auch nicht, daß bei fast allen Pflanzen, die sowohl vegetative als auch generative Verbreitungseinheiten ausbilden, die Verbreitung derselben auf verschiedene Weise erfolgt.

Die Polychorie ist entgegen früheren Annahmen bei sehr vielen Arten festzustellen. Sie ist von großer Bedeutung, denn je mehr Möglichkeiten einer Pflanze für die Verbreitung ihrer Keime offen stehen, um so sicherer dürfte es ihr gelingen, den Raum zu besiedeln, in dem sie konkurrenzfähig ist. Ferner werden polychore Arten leicht in Gebiete mit verschiedenen Lebensbedingungen geführt, wodurch die Bildung neuer Formen und Varietäten gefördert wird.

V. Hemmung und Beendigung der Verbreitung

Eine eigentliche Hemmung der Keimverbreitung bedingt die von S v. Murbeck (1920) näher untersuchte Synaptospermie. Sie besteht darin, daß normalerweise zwei oder mehrere Samen bis zur Keimung zusammengehalten bleiben, während die meisten Pflanzen primär oder doch sekundär einsamige Verbreitungseinheiten bilden. Die Verkopplung der Samen kann durch Indehiszenz mehrsamiger Früchte oder Teilfrüchte bedingt sein. Namentlich die Früchte der meisten *Medicago*-Arten, wie *M. disciformis*, *M. minima*, *M. orbicularis*, *M. scutellata*, ferner diejenigen von *Scorpiurus sulcatus*, *Hippocrepis multisiliquosa*, *H. unisiliquosa*, *Onobrychis caput galli*, *Biserrula pelecinus*, *Cerinthe major*, sowie die mehrsamigen Teilfrüchte von *Tribulus terrestris*, fallen als Ganzes ab und öffnen sich nicht. Wir treffen oft Früchte dieser Pflanzen, aus denen gleichzeitig 2—3 Keimlinge herauswachsen. Die Verbreitungseinheiten der Wüstenpflanze *Neurada procumbens* bestehen sogar aus 10 einsamigen Früchten, die miteinander und mit dem Hypanthium verwachsen sind. Die 2—4 gegen den Grund des Stieles gerichteten Karpide haben viel kürzere Griffel als die andern und enthalten unvollkommen entwickelte Samen; die 6 übrigen, langgriffligen Karpide aber enthalten vollkommene Samen. Obgleich sich die Karpide schließlich in ihrem obersten, freien Teil der Bauchnaht entlang öffnen, bleiben die Samen in der Frucht eingeschlossen. Von *Trifolium Cherleri* fallen die ganzen Fruchtköpfe zusammen mit 2 bis 3 dicht gestellten Involucralblättern gleich nach der Fruchtreife ab, und jeder Same bleibt von einer besondern, aus den Blütenteilen gebildeten Hülle umschlossen. Bei *Xanthium* sind die beiden, in den weiblichen Köpfchen befindlichen Früchte gemeinsam von miteinander verwachsenen und verholzten Hüllblättern umgeben und bleiben deshalb ebenfalls bis zur Keimung beisammen. Die Verbreitungseinheiten von *Aegylops ovata* sind wiederum nichts anderes als der ganze fertile Teil der Ähre, der niemals in seine Teile zerfällt.

Als weitere Beispiele für synaptosperme Arten können vor allem auch noch *Avena sterilis*, *Echinaria capitata*, *Rumex vesicarius*, *Beta macrocarpa*, *Salsola kali*, *Paronychia argentea*, *Statice echioides*, *Tragus racemosus* und *Lygaeum spartum* angeführt werden.

Einige Pflanzen sind nur unvollkommen synaptosperm, so *Zygophyllum cornutum*. Die Frucht dieser nordafrikanischen Pflanze besteht aus fünf mehrsamigen Karpiden, die sich oben in bogig auswärts gekrümmte Hörner verlängern, welche die gleiche Länge wie der übrige Teil der Frucht erreichen können. Weil sich die Placenten bis in die Hörner hinauf fortsetzen, ist ein Teil der Samen in diesen eingeschlossen. Wenn die Frucht nach der Reife unter Zurücklassung einer zentralen Säule abfällt, lösen sich die Karpide bloß in ihrem

untersten Teil voneinander ab, weshalb nur die basal inserierten Samen herausfallen. Die Samen, welche sich in der obern Hälfte der Frucht und in den hörnerähnlichen Auswüchsen befinden, bleiben dagegen darin eingeschlossen. *Hedypnois cretica* öffnet die Fruchtkörbchen bei Eintritt der Reife und gibt die innern, mit einem Pappus ausgerüsteten Achänen frei. Die randständigen, pappuslosen Früchte aber werden von den Hüllblättern, die sie umschließen, festgehalten. Schließlich krümmen sich die Hüllblätter wieder einwärts, und das rundliche Körbchen, das noch die randständigen Früchte enthält, bricht unterhalb des aufgeblasenen Stengelstückes ab. Die so gebildete Verbreitungseinheit wird vom Wind fortgerollt und zerfällt normalerweise nicht weiter. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Crepis foetida*, nur daß bei dieser Pflanze die Randfrüchte, die festgehalten werden, auch einen Pappus tragen und das oberste Stengelstück nicht aufgeblasen ist.

Im weitem wird die Verbreitung der Samen bei manchen Pflanzen auch durch Basikarpie, Geokarpie oder Amphikarpie behindert. In den Randzonen von Sandwüsten, wo jede kleine Erhebung über den Boden den Sand staut, der vom Wind transportiert wird, werden basikarpe Früchte meist schon begraben, bevor sie völlig ausgereift sind und die Samen ausgestreut werden konnten. Bei der basikarpen Pflanze *Am-mochloa involucrata* springen die Früchte überhaupt nicht auf und lösen sich auch nicht ab. Amphikarpe Pflanzen entziehen einen Teil, geokarpe Pflanzen alle Samen den oberirdisch wirkenden Verbreitungsagentien, schützen sie aber dadurch vor dem Gefressenwerden und bewahren sie vor klimatischen Gefahren.

Wenn Samen oder Brutkörper keimen, haben sie Ruhe nötig. Lagestörungen führen dann leicht zum Verderben. Vom Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*), einem typischen Wintersteher der Montanstufe, vermischen sich z. B. infolge der Verbreitung im Winter alljährlich Tausende von Früchtchen mit dem Schnee. In hohen Lagen vermögen sie darin im Frühjahr zu einem großen Teil auch zu keimen und einige Zentimeter lange Keimwürzelchen durch ihn hindurch zu treiben. Schmilzt der Schnee weg, bevor die Würzelchen in die Erde eingedrungen sind, so verlieren die Keimlinge ihren Halt und kippen um. Dabei kommen sie, weil die Keimblätter noch von der geflügelten Fruchtschale zusammengehalten werden, vielfach so unglücklich zu liegen, daß ihre Wurzelspitze nach oben schaut und verdorren muß (P. Müller-Schneider, 1941).

In der Regel gelangen die Keime durch Unwirksamwerden oder Verlust der Verbreitungsmittel zur Ruhe. Bei den Selbststreuern, Selbstablegern und Windstreuern entweichen die Samen ihren Verbreitungsapparaten. Die Flügel und Haarschöpfe vieler Schweb- und Flügelflieger fallen leicht ab, so z. B. bei *Picea abies*, *Carpinus betulus* und

bei den *Cirsium*-Arten. Wenn die, einen fallschirmartigen Flugapparat tragenden Früchtchen von *Typha* ins Wasser fallen, sprengt der Same durch Wasseraufnahme innert zwei bis drei Tagen die Fruchtwand, fällt dann frei heraus und sinkt unter. Die Schwimmvorrichtungen der meisten Nautohydrochoren nehmen allmählich Wasser auf, oder werden durch die Reibung auf dem Strande abgenützt und unwirksam. Nach Schimper (1891, S. 161), sind die Verbreitungseinheiten der Strandpflanzen, die in der indomalayischen Drift aufgefunden werden, manchmal sogar bis zur Unkenntlichkeit abgerieben. Angespülte Kokosnüsse sind nicht selten nur noch von Resten ihrer Faserhülle bedeckt. Ferner werden die Verbreitungseinheiten der Drift oft auch von sich darauf ansiedelnden Tieren wie *Sepincola* oder *Cirrhipedien* zum Sinken gebracht. Bei der olivenartigen Schwimmfrucht von *Posidonia oceanica* zerreißt nach einiger Zeit das grüne Perikarp und löst sich auf, worauf die übrige Frucht ebenfalls untersinkt. Das Fruchtfleisch der saftigen Verbreitungseinheiten wird durch die Tiere verdaut oder verfault; ölhaltige Anhängsel werden abgenagt oder fallen beim Transport der Verbreitungseinheiten ab, und Klettorgane zerbrechen oder verankern schließlich die Samen im Keimbett.

Es gibt sogar Pflanzen, deren Samen mit eigentlichen Verankerungsmitteln ausgerüstet sind. So scheinen die Haken und Spieße mancher Wasserpflanzen, z. B. diejenigen von *Trapa natans* und *Ceratophyllum demersum* eher Anker- als Klettorgane zu sein; denn die Wassertiere eignen sich, wie auch Ulbrich (1928, S. 132) ausführt, infolge ihrer glatten Körperdecke nur schlecht für die epizoochore Verbreitung.

Recht wirksame Verankerungsmittel sind namentlich die Kriech- und Bohrapparate. Alle mit Kriechvorrichtungen und oft auch mit keilförmigem Grunde ausgestatteten Verbreitungseinheiten dringen leicht in Erdspalten ein, in denen sie dann festgehalten werden, weil ihre Haare oder Grannen spreizen, wenn man sie wieder herausziehen will. Hebt man die Zweige einer Pflanze vom Reiherschnabel, *Erodium cicutarium*, mit ausgereiften Früchtchen vom Boden ab, so findet man unter ihnen häufig einige Verbreitungseinheiten, die wie kleine Bohrer in der Erde stecken. Sie scheinen sich durch das Einbohren in die Erde der Weiterverbreitung entziehen zu wollen. Das unten stark zugespitzte Reiherschnabelfrüchtchen ist lang begrannt. Früchtchen und Granne tragen zudem Haare, die nach hinten gerichtet sind. Bei Feuchtigkeitsveränderungen führt die Granne Torsionsbewegungen aus. Stößt sie auf ein Hindernis, so zwingt sie das Früchtchen in die Erde. Nach Nobbe (1876, S. 486) kann ein «Korn» von *Erodium* in zwei bis drei Tagen vollständig eingegraben sein. Noch kräftigere, aber ähnlich gebaute Bohrapparate besitzen manche Steppengräser wie *Stipa* und *Aristida*.

Die nadelfeinen Spitzen ihrer Früchtchen ermöglichen, wie manche Forscher feststellten, zwar auch epizoochore Verbreitung. Sie kommen aber, wenigstens bei den anemochoren Arten unter ihnen, erst in zweiter Linie als Klettorgane in Betracht, weil sie bei diesen, solange sie auf der Mutterpflanze weilen, ganz in die Spelzen eingehüllt sind.

Außer durch Haken und Bohraparate werden sehr viele Samen durch Klebstoffe auf ihrem Keimbette befestigt. Unter ihnen sind die auf Bäumen parasitierenden *Viscum*- und *Loranthus*-Arten die bekanntesten. Aus ihren beerigen Verbreitungseinheiten wird der Vogelleim bereitet. Er umgibt die Samen auch dann noch, wenn sie aus dem Kropf oder Darmkanal der Tiere wieder ausgeschieden worden sind und klebt sie unverrückbar an Äste und Zweige der Bäume an. Die Samen von *Fumana ericoides*, *F. viscida*, *Helianthemum ellipticum*, *Linum angustifolium*, *L. grandiflorum*, *Aethionema saxatilis*, *Alyssum calycinum*, sowie mehrerer afrikanischer *Lythrum*- und der meisten *Plantago*-Arten, ferner die Früchtchen von *Rosmarinus officinalis* (Abb. 40),



Abb. 40. Durch Schleim in der Erde verankertes Früchtchen von *Rosmarinus officinalis*. (Aufn. H. M o h r.)

Salvia scalarea, *S. aegyptica*, *Dracocephalum thyrsoiflorum*, *Hyssopus officinalis*, *Lavandula stoechas*, *Prunella vulgaris*, *P. laciniata* und vieler anderer Labiaten, sowie mancher Kompositen aus den Grew *Anthemidae*, *Senecioniae* und *Inulae*, sondern bei Benetzung Schleim ab. M u r b e c k (1919), der die biologische Bedeutung dieser Schleimabsonderung näher untersuchte, kam zu der Überzeugung, daß der Schleim selten als Transportmittel wirke, dagegen die Verbreitungseinheiten meistens frühzeitig an der weiteren Verbreitung hindere, indem er sie

am Boden festklebe und dadurch zum günstigen Verlauf der Keimung wesentlich beitrage. Von der verankernden Wirkung des Schleimes kann man sich leicht überzeugen, indem man schleimabsondernde Verbreitungseinheiten neben solchen, die keinen Schleim ausscheiden, auf ein nasses Tuch legt und nach einiger Zeit mit einem Fell oder Tuch leicht darüber streicht. Während die schleimigen Verbreitungseinheiten fest auf ihrem Untergrunde haften bleiben, werden die andern weg- gewischt und haften infolge der adhärierenden Wirkung des Wassers lose am vorbeigestreiften Gegenstand. Man kann auch unschwer unter den Zweigen der genannten Pflanzen, Samen und Früchte finden, die durch ihren eingetrockneten Schleim nach allen Seiten mit der Erde verankert sind. Ferner sei noch bemerkt, daß die Verbreitungseinheiten dieser Pflanzen im Gegensatz zu denjenigen, die mittelst Schleim epizoochor verbreitet werden, nicht direkt mit den Tieren in Kontakt treten können, weil sie bei der Ausstreuung in einem Kelch, Fruchtkörbchen oder in einer Kapsel eingeschlossen bleiben und der Schleim daher, solange sie noch auf der Mutterpflanze weilen, nicht anheftend wirken kann.

VI. Die Verbreitungsschranken

Die Verbreitung der Keime kann durch Schranken behindert oder aufgehalten werden. Für Arten, die nur über wenig wirksame Verbreitungsmittel verfügen, bilden breite Flüsse, Seen und je nach ihrer Ökologie auch ausgedehnte Wälder schon ernsthafte Verbreitungshindernisse. Es gibt aber auch Verbreitungsschranken, über die selbst die besten Vorrichtungen zur Verbreitung durch das Wasser, den Wind und die Tiere nicht hinweghelfen. So sind die weiten Ozeane für sämtliche Landpflanzen ohne die Hilfe des Menschen unüberquerbar, denn kein Wind weht mit gleichmäßiger Stärke über sie, und kein Landtier vermag sie aus eigener Kraft zu überqueren. Nach Ridley (1930) tragen manche Inseln der Weltmeere während langer Zeit nur Pflanzen, die durch die See angesiedelt werden. Auf der viele Kilometer vom nächsten Land entfernten Insel Diego Garcia waren von 36 dort gesammelten Pflanzen 26 durch die See, 11 wahrscheinlich durch den Menschen und eine vielleicht durch Vögel angesiedelt worden. Auch Guppy (1891) fand auf der 700 Meilen vom nächsten Land entfernten Insel Kokos-Keeling 14 durch die See herantransportierte Pflanzen, und nur 4—5, die nach seiner Meinung durch Anhaften an Vögel hergetragen wurden. Samen des Süßwassers, die mit den Strömen ins Meer gelangen, gehen zugrunde, und die Meeresströmungen, die Verbreitungseinheiten von Tropenpflanzen mit sich führen, enden zuletzt in gemäßigten oder kalten Klimazonen. So sind die nicht selten an der norwegischen Küste angeschwemmten Früchte der im tropischen Amerika heimischen Leguminose *Entada scandens* zwar oft noch keimfähig, erliegen aber im Freien der Ungunst des dortigen Klimas. Gebirgswälle wie die Alpen oder der Himalaya, halten ebenfalls die Verbreitung vieler Pflanzen auf. In Europa bildeten beim Einbruch der Eiszeiten die westost gerichteten Bergketten jeweils eine fast unüberwindliche Verbreitungsschranke für das Ausweichen der arktotertiären Flora nach Süden. Diese Flora mußte daselbst daher größtenteils untergehen. Ganz im Gegensatz dazu konnte sie auf den ungefähr nordsüd verlaufenden Gebirgszügen Nordamerikas und Ostasiens ausweichen und sich nach Furrer, 1942, S. 106/107, bis heute erhalten. Auch große Wüsten sind für die Verbreitung von Pflanzenkeimen Hindernisse, weil Pflanzen gemäßigter oder tropischer Klimate darin zugrunde gehen und die Verbreitungsdistanzen, die sie von einer Vegetationsperiode bis zur andern zurücklegen können, nicht ausreichen, um sie zu überspringen.

Heute hat freilich der Mensch durch seinen alle Länder verbindenden Verkehr für viele Pflanzen die ursprünglichen Verbreitungsschranken durchbrochen und eine neue Epoche in der Florentwicklung eingeleitet. Die Verbreitungsschranken wirken aber zum mindesten in der Entwicklung der Floren noch nach.

VII. Die Wanderungen der Pflanzen

Wenn die Keime einer Art von einem neu gewonnenen Standort außerhalb des bisherigen Areals erneut vorrücken, kommen eigentliche Pflanzenwanderungen zustande, wie sie z. B. vor und nach den Eiszeiten stattfanden. Allein schon die Zugehörigkeit der einzelnen Arten zu verschiedenen Verbreitungstypen bedingt aber eine ungleich rasche Einwanderung in ein für sie besiedelbares Gebiet. Wir können zusammenfassend feststellen, daß die Keime der Autochoren, Barochoren, Ombrohydrochoren, z. T. auch der Dyszoochoren und Stomatozoochoren, nur langsam vorrücken; denn die Verbreitungsdistanzen betragen bei ihnen meist nur wenige Meter, selten 70 bis 80 oder gar 100 m. Bei dyszoochorer Verbreitung durch Vögel und Säugetiere werden die Keime oft einige hundert Meter, ab und zu sogar einige Kilometer weit transportiert. Dasselbe ist bei den Flügelfliegern und Bodenläufern der Fall. Eigentliche Fernverbreitung auf 5 bis 10 km und auf noch größere Distanzen ist bei den Ballon- und Schirmfliegern, Endozoochoren und den Nautohydrochoren an großen Gewässern möglich. Für die Anthropochoren aber scheint es heute überhaupt keine Begrenzung der Verbreitungsdistanzen mehr zu geben.

Die Zahl der nur auf Nahverbreitung eingestellten Pflanzen ist, wie aus der Häufigkeit der Polychorie hervorgeht, als gering anzunehmen.

Außer von der Verbreitungsdistanz ist die Wandergeschwindigkeit der Keime hauptsächlich auch noch vom Fruchtbarkeitsalter (Mannbarkeitsalter bei Bäumen) abhängig. Pflanzen, deren Nachkommen schon im ersten Jahr blühen und fruchten, also die Einjährigen, können jedes Jahr um ihre Verbreitungsdistanz vorrücken. Bei ephemeren Arten wie *Senecio vulgaris*, *Euphorbia peplus* und andern, die in einem Jahr 2 oder mehrere Generationen hervorbringen, beträgt die Wandergeschwindigkeit sogar das Zwei- oder Mehrfache der Verbreitungsdistanz. Die perennierenden Kräuter und Stauden bilden in der Regel schon nach wenigen Jahren Samen. Die Holzgewächse, speziell die Bäume, werden jedoch erst spät fruchtbar, wodurch ihre Wandergeschwindigkeit ganz wesentlich herabgesetzt wird. Sie können ihrem Mannbarkeitsalter entsprechend nur alle 10, 20, 30, eventuell alle 40—60 Jahre, wieder in größerer Zahl um ihre Verbreitungsdistanz vorrücken.

Wenn man die Verbreitungsschranken außer acht läßt, so kann man die Wandergeschwindigkeit einer Art theoretisch erfassen, indem man die Verbreitungsdistanz durch das Mannbarkeitsalter dividiert. Leider stößt aber die Ermittlung der Verbreitungsdistanzen nicht selten auf erhebliche Schwierigkeiten. Dazu kommt, daß auch das Fruchtbarkeitsalter infolge der wechselnden Lebensbedingungen, unter denen die Arten vielfach wachsen, Schwankungen unterworfen ist. Wenn es nun infolgedessen bei den meisten Arten noch nicht möglich ist, die wirk-

schon brauchbare Vergleichswerte erhalten werden, wie an den mitteleuropäischen Waldbäumen gezeigt werden soll. Diese sind vorwiegend anemochor oder zoochor. Für die Berechnung der Wandergeschwindigkeit der anemochoren Bäume leisten die von Schmidt (1918) berechneten mittleren Verbreitungsgrenzen (siehe S. 56), die von 1% der Samen erreicht werden, gute Dienste. Verdoppelt man sie, so werden sie nach Schmidt nur ganz ausnahmsweise überschritten.

	Verbreitungsgrenze in m	Mannbarkeitsalter (Jahre)	Wandergeschwindigkeit m pro Jahr	
			einfach	doppelt
<i>Salix caprea</i>	8400	10—15	560 — 840	1120 — 1680
<i>Betula</i>	1600	10—15	107 — 160	214 — 320
<i>Populus tremula</i>	2500	20—40	63 — 125	125 — 250
<i>Pinus silvestris</i>	370—550	10—20	19 — 55	37 — 110
<i>Picea abies</i>	310	30—50	6 — 10	12 — 20
<i>Acer pseudoplatanus</i>	90	40—50	1,8 — 2,25	3,6 — 4,5
<i>Ulmus scabra</i>	130	40—50	2,6 — 3,2	5,2 — 6,4
<i>Carpinus betulus</i>	70	20—30	2,3 — 3,5	4,6 — 7
<i>Abies alba</i>	90	30—70	1,3 — 3	2,6 — 6
<i>Fraxinus excelsior</i>	25	40—50	0,5 — 0,6	1 — 1,2

Die dyszoochoren Arten werden im wesentlichen durch dieselben oder durch gleich wirkende Verbreitungsagentien verbreitet. Ihre Wandergeschwindigkeiten stehen daher im umgekehrten Verhältnis zu ihren Mannbarkeitsaltern und ergeben folgende Reihenfolge:

	Mannbarkeitsalter in Jahren
<i>Corylus avellana</i>	10— 20
<i>Quercus robur</i>	30— 60
<i>Fagus silvatica</i>	40— 50
<i>Pinus cembra</i>	50—100

Um die wirkliche Wandergeschwindigkeit zu ermitteln, ist es notwendig, die vermehrte Beobachtung von Verbreitungsdistanzen im freien Felde anzustreben. Das Absuchen von Schneefeldern im Frühjahr, die Untersuchung von wandernden Tieren auf anhaftende oder im Darmkanal vorhandene Verbreitungseinheiten dürfte gelegentlich wertvolle Feststellungen in dieser Hinsicht ergeben. Auf Grund der Beobachtungen Schusters (siehe S. 82) können wir heute für die Eichen eine Wandergeschwindigkeit von bis zu 133 m pro Jahr annehmen. Ungefähr doppelt so rasch wandert infolge ihres viel kleineren Mannbarkeitsalters die Hasel, und noch schneller rücken die Weiden, Pappeln und Birken vor. Die Wandergeschwindigkeit der Föhre dürfte vermutlich diejenige der Eiche erreichen. Die übrigen oben genannten Bäume rücken langsamer vor.

Zweifellos spielt für die Wandergeschwindigkeit auch die Samenproduktion noch eine gewisse Rolle. Eine starke Birke produziert nach H. Leibundgut (1951, S. 149) jährlich nahezu 30 Millionen, eine Eiche in kühleren Lagen nur 15 000 Samen. Dementsprechend ist natürlich bei der Birke die Zahl der Samen, die überdurchschnittliche Verbreitungsdistanzen erreichen, viel größer als bei der Eiche.

Will man die Wanderzeiten von einem bestimmten Ort zu einem andern ermitteln, so muß ferner auch den Verbreitungsschranken und der Möglichkeit der Verbreitung gewisser Pflanzen durch den Menschen (siehe auch W. Lüdi, 1930, S. 719) große Aufmerksamkeit geschenkt werden.

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 längeren Zeitabschnitten gerechnet werden muß. Wenn z. B. die waldgeschichtlichen Untersuchungen in Mittelschweden (F i r b a s, 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 Stomatoochochoren, 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 Vogelexkrementen 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 Hygrochasia 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 Verbreitungseinheiten 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 Litoralfloora 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 entgegen treten. 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 beigelegt, 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 *Brachypodium-ramosii*-Initialstadium auf den Roterdeböden Südfrankreichs, und das *Petasitetum paradoxo* (Abb. 41) der alpinen Kalkschutthalden, bestehen bis zu $\frac{4}{5}$ 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 paradoxo* als Spezialität dieser Assoziation im Churer Rheintal und Domleschg noch eine große Zahl Alpenschwemmlinge wie *Anthyllis vulneraria*, *Erucastrum nasturtifolium*, *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 Felsbalmmläger, 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 $\frac{2}{3}$ 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

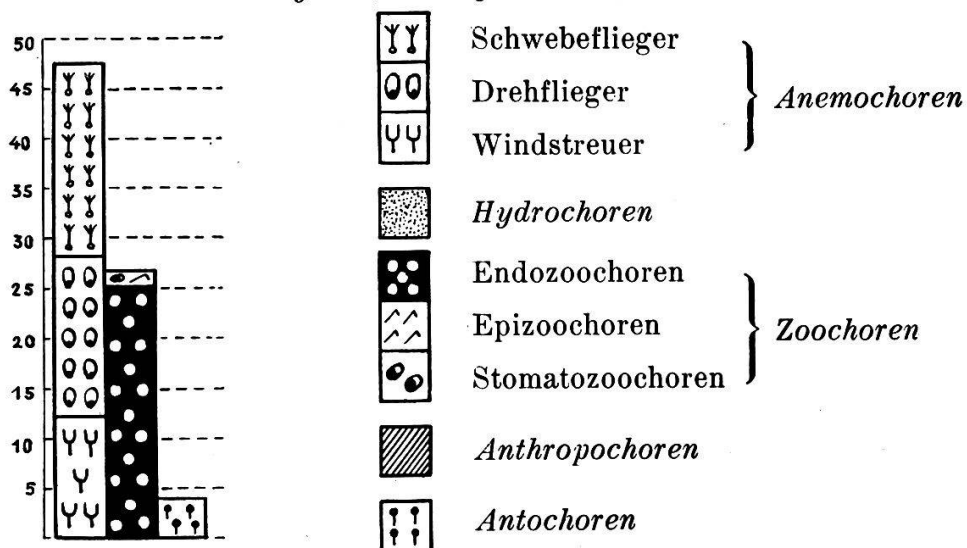


Abb. 41. *Petasitetum paradoxo*. 67 Arten.

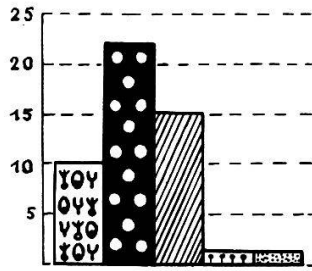


Abb. 42. *Matricarieto-Lolietum*.
35 Arten.

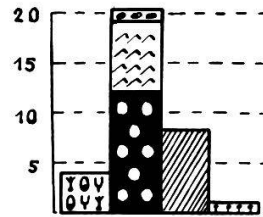


Abb. 43. *Lappuleto-Asperugetum*.
28 Arten.

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 Bohrrapparat 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 hydrochastischen 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 Eintrocknen des Landes auf dem Fuße nach, keimen hier und überziehen den Boden mit einer grünen, wohl-tätigen 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. Campbell (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 Abschluß 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 Salzm ann (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 *Chenopodium*-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.

Literatur

- Ascherson, P.: Hygrochasia und zwei neue Fälle dieser Erscheinung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Berlin 1892.
- Baker, C. A.: The problem of Krakatao as seen by botanist. Den Haag 1929.
- Beccari, O.: Malesia raccolta di osservazioni botaniche ecc. 1, Genova 1877.
— Malesia, raccolta di osservazioni botaniche intorno alle piante dell arcipelago Indo-Malese e Papuano 2, 1885.
- Beauverd, G.: Quelques cas de dissémination des graines par le vent. Bull. Herb. Boiss. 1901.
- Becherer, A.: Beiträge zur Pflanzengeographie der Nordschweiz mit besonderer Berücksichtigung der oberrheinischen Floreneinstrahlung. Colmar 1925. Diss. Basel.
— Neue Höhenrekorde für Blütenpflanzen in den Alpen. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. 1951, 61.
- Birger, S.: Über endozoische Samenverbreitung durch Vögel. Svensk Bot. Tidskr. 1907.
- Böcker, H.: Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. 2, Jena 1937.
- Borzi, A.: Contribuzioni alla biologia del frutto. Contrib. Fisiol. e Biol. veget. fasc. 1. Messina 1894.
- Bouget, J. et Davy de Virville, A.: La tempête du mois de décembre 1925 et l'aéronautique végétale. Rev. gén. de Bot. 38, Paris 1926.
- Braun-Blanquet, J.: Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepontischen Alpen. Neue Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges. 48, 1913.
— Premier aperçu phytosociologique du Sahara tunisien. Mém. h.—s. de la Soc. d'Hist. Nat. de l'Afrique du Nord, 2, 1949.
— Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätens. Vegetatio. 1 u. 2, 1948, 1949 u. 1950.
- Buchli, Math.: Ökologie der Ackerunkräuter der Nordostschweiz. Beitr. z. geobot. Landesaufn. d. Schweiz, 19. 1936.
- Buddenbrock, W.: Vom Farbensinn der Tiere. Kosmos 1952.
- Burgeff, H.: Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen. Jena 1936.
- Campbell, Ed.: Der Tannen- oder Nußhäher und die Arvenverbreitung. Bündnerwald 4. 1950.
- Camus, A.: Sur les caractères donnés par le mode de chute de l'inflorescence des épillets ou des fleurs dans les Graminées de la flore française. Ann. Soc. Linn. de Lyon 59, 1935.
- Candolle de, A.: Géographie botanique raisonnée. Paris 1855.
- Chermeson, H.: Sur la dissémination de quelques Cyperacées. Bull. Soc. Bot. de France, 1924.
- Christ, H.: Der alte Bauerngarten. Basel 1923.
- Dahlgren, K. V. O.: Nya meddelanden om Geranium bohemicum och Geranium lanuginosum. Botan. Not. 1945.
- Darwin, Ch.: Reise eines Naturforschers um die Welt. Deutsch von H. Schmidt. Leipzig 1909.
- Diels, L.: Pflanzengeographie. Sammlg. Göschen, Berlin und Leipzig 1918.
- Dingler, H.: Die Bewegung der pflanzlichen Flugorgane. München 1889.
- Dorph-Petersen, K.: Aarsberetning fra Dansk Frokontrol. Kopenhaagen 1904.

- Engler, A. und Prantl, K.: Natürliche Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Leipzig 1889—1912.
- Ernst, A.: Das biologische Krakatauprobem. Vierteljahresschr. d. Naturf. Ges. Zürich, 1934.
- Escherich, K. und Ludwig, A.: Beiträge zur Kenntnis der elsässischen Ameisenfauna. Mittlg. d. Philomatischen Gesellschaft in Elsaß-Lothringen 1 (S. 381—389). Straßburg 1898.
- Fauth, A.: Beitrag zur Anatomie und Biologie der Früchte und Samen einiger einheimischer Sumpfpflanzen. Diss. Jena 1903.
- Firbas, F.: Über die Wirksamkeit der natürlichen Verbreitungsmittel der Waldbäume. «Natur und Heimat» 6, 1935.
- Fleischer, E.: Zur Biologie feilspanförmiger Samen. Bot. Arch. 26, H. 1/2, 1929.
- Furrer, E.: Kleine Pflanzengeographie der Schweiz. 2. Aufl. Zürich 1942.
- Guppy, H. B.: Dispersal of plants as illustrated by the flora of Cocos-Keeling. Victoria Institut, 1891.
- Guttenberg v., H.: Die Bewegungsgewebe. In: Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie 1, 2, 5, Berlin 1926.
- Hager, K.: Verbreitung der wildwachsenden Holzarten im Vorderrheintal, Kt. Graubünden. Erheb. über die Verbreitung d. wildwachs. Holzarten in der Schweiz. 3. Lieferg., 1916.
- Hediger, H.: Säugetier-Territorien und ihre Markierung. Bijdragen tot de Dierkunde 28, 1949.
- Hegi, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München 1906—1931.
- Heinricher, E.: Beiträge zur Biologie der Zwergmistel, *Arceuthobium Oxycedri*, bes. zur Kenntnis des anatom. Baues u. d. Mechanik ihrer explosiven Beeren. Sitzgsb. Kais. Akad. d. Wiss. math. natw. Kl. Abt. I 124, Wien 1915.
- Heintze, Aug.: Om endozoisk fröspridning genom Skandinaviska dagjur. Bot. Notiz. 1915.
- Om endozoisk fröspridning genom trastar och andra sangfaglar. Svensk Bot. Tidskr. 10, 1916.
- Handbuch der Verbreitungsökologie der Pflanzen. Stockholm 1932—1935.
- Hildebrand, Fr.: Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873.
- Hirsch, A.: Über den Bewegungsmechanismus des Compositenpappus. Diss. Leipzig 1901.
- Hochreutiner, G.: Dissémination des graines par les poissons. Bull. lab. bot. de l'Université de Genève 1899.
- Huth, E.: Die Verbreitung der Pflanzen durch die Exkremente der Tiere. Berlin 1889.
- Jenny-Lips, H.: Vegetationsbedingungen und Pflanzengesellschaften auf Felschutt. Beih. Bot. Centralbl. 46, 1930.
- Kempski, E.: Über endozoische Samenverbreitung und speziell die Verbreitung durch Tiere auf dem Wege des Darmkanals. Diss. Rostock u. Bonn 1906.
- Kerner, A.: Pflanzenleben. 2. Aufl. Leipzig u. Wien 1898.
- Kirchner, O., Löw E. und Schröter, C.: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart 1906 u. f.
- Kolpin Ravn, F.: Om Flydeevn en hos Froene af vore Vand-og Supplanter. Bot. Tidskr. 19, 1894.
- Sur la faculté de flotter chez les graines de nos plantes aquatiques et marécageuses. Bot. Tidskr. 19, 1895.
- Korsmo, E.: Über die Fähigkeit der Samen, den Verdauungskanal der Haustiere zu passieren, ohne ihre Keimkraft zu verlieren. Det. Biol. Selskab, 1911.

- Kovacevic, J. und Danon, M.: Zelucani sadrzaji ptica. (Mageninhalte der Vögel gesammelt in der Periode der Jahre 1903—1950. Larus 1950—1951. Zagreb 1952.
- Kronfeld, M.: Über einige Verbreitungsmechanismen der Compositen-Früchte. Sitzungsber. d. k. k. Akad. Wien, math.-natw. Cl. 1. Abt. 91, 1885.
- Über die Ausstreuung der Früchtchen von *Scutellaria galericulata*. Verh. d. k. k. Zoologisch-botanischen Ges. Wien 1886.
- Studien über d. Verbreitungsmittel d. Pflanzen. I. Windfrüchtler. Leipzig 1900.
- Kuntze, O.: Die Schutzmittel der Pflanzen gegen Tiere und Wetterungunst. Beilage z. Bot. Zeitg. Leipzig 1877.
- Lagerheim, G.: Über *Lasius fuliginosus* (Latr.) und seine Pilzzucht. Entomolog. Tidskr. Stockholm 1900.
- Lüdi, W.: Die Methoden der Sukzessionsforschung in der Pflanzensoziologie. Handbuch der biolog. Arbeitsmethoden, herausgeb. v. E. Abderhalden, Abt. 11, Teil 5, 1930.
- Ludwig, F.: Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1895.
- Lundström, A.: Die Anpassungen der Pflanzen an die Verbreitung durch Tiere. In: Nova Acta Soc. scient. Ups., Ser. 3 13, Fasc. 2, 1887.
- Massart, J.: La dissémination des plantes alpines. Bull. Soc. Bot. R. Belgique 37, 1898.
- Medwecka-Kornas, A.: Biologie de la dissémination des associations végétales des rochers du Jura Cracoviens. Bull. de l'Acad. Polon. des Sciences Lettres. Cl. d. Sc. Mathém. et Nat. Sér. B. Sc. Nat. D. 1949.
- Molinier, R. et Müller (-Schneider), P.: La dissémination des espèces végétales. Rev. gén. de Bot. 50, 1938.
- Moor, M.: Verbreitungsbiologische Beobachtungen im Eichen-Hainbuchenwald. Verh. d. Natf. Ges. Basel 51, 1940.
- Mosebach, G.: Die Fruchtstielschwellung der Oxalidaceen und Geraniaceen. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 79, 1932.
- Müller (-Schneider), P.: Pflanzenverbreitung durch Tiere. Garbe, Basel 1932.
- Verbreitungsbiologie der Garigueflora. Beih. z. Bot. Centralbl. 50, Abt. II 1933.
- Beitrag zur Keimverbreitungsbiologie der Endozoochoren. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. 43, 1934.
- Nachtrag zur Verbreitungsbiologie der Garigueflora. Beih. z. Bot. Centralbl. 54, Abt. B 1935.
- Über Samenverbreitung durch den Regen. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. 45, 1936.
- Über endozoochore Samenverbreitung durch Säugetiere. Jahresber. d. Natf. Ges. Graub. 75, 1938.
- Beobachtungen über die Keimung des Bergahorns (*Acer pseudoplatanus* L.) im Schnee. Jahresb. d. Natf. Ges. Graub. 77, 1941.
- Müller-Schneider, P.: Untersuchungen über endozoochore Samenverbreitung durch das Rind auf der Mittenbergweide bei Chur. Verh. d. Natf. Ges. Basel 56, 1945.
- Untersuchungen über endozoochore Samenverbreitung durch Weidetiere im Schweizerischen Nationalpark. Ergebn. d. wissenschaftl. Unters. des Schweiz. Nationalparks 2, 1948.
- Unsere Vögel als Samenverbreiter. Der Ornith. Beob. 46, 1949.
- Über endozoochore Samenverbreitung durch weidende Haustiere. Vegetatio 1954 (Festband J. Braun-Blanquet).
- Murbeck, Sv.: Beiträge zur Biologie der Wüstenpflanzen. I. Vorkommen und Bedeutung der Schleimabsonderung aus Samenhüllen. II. Die Synaptospermie. Lunds. Univ. Arskr. NF. Adv. 2, 15, Nr. 10, 1919; 17, Nr. 1, 1920.

- Nägeli, O.: Über die Pflanzengeographie des Thurgaus. Mittlg. d. Thurg. Natf. Ges. 13 u. 14, 1898 u. 1900.
- Neal, E.: The Badger. London 1948.
- Nordhagen, R.: Verbreitungsbiologische Studien über einige Astragalus- und Oxytropis-Arten. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. 46, 1936.
- Ohlendorf, O.: Beiträge zur Anatomie der Früchte und Samen einheimischer Wasser- und Sumpfpflanzen. Diss. Erlangen 1907.
- Overbeck, F.: Über den Mechanismus der Samenabschleuderung von Cardamine impatiens L. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 43, 1925.
- Mit welchen Druckkräften arbeitet der Schleudermechanismus der Spritzgurke. Planta 10, 1930.
- Verbreitungsmittel der Pflanzen. Handwörterbuch d. Natw. 2. Aufl. 9, Jena 1934.
- Pascher, A. und Pohl, F. (Beck v. Mannagetta): Frucht und Same (Fortpflanzung der Gewächse). Handwörterb. d. Natw. 2. Aufl. 4, 1934.
- Pfeiffer, A.: Die Arillargebilde der Pflanzensamen. Diss. Berlin u. Leipzig 1891.
- Perttula, U.: Untersuchungen über die generative und vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen in der Wald-, Hainwiesen- u. Hainfelsenvegetation. Helsinki 1941 (388 S.).
- Porsild, M. A. E.: Sur le poids et les dimensions des graines arctiques. Rev. gén. de Bot. 32, 1920.
- Pottier-Alapetite, G.: Recherches phytosociologiques et historiques sur la végétation du Jura central et sur les origines de la flore jurassienne. Comm. S. I. G. M. A., Montpellier 81, 1943.
- Praeger, R. L.: Buoyancy of the seeds of some Britannic Plants. Scient. Proc. Roy. Dublin Soc. 14, 1913.
- Probst, R.: Wolladventivflora Mitteleuropas. Solothurn 1949.
- Quantin, A.: L'Evolution de la Végétation à l'Etage de la Chênaie dans le Jura Méridional. Comm. S. I. G. M. A. Montpellier 37, 1935.
- Rikli, M.: Die Anthropochoren und der Formenkreis des Nasturtium palustre (Leys) DC. Bot. Centralbl. 95, 1904.
- Ridley, H. N.: The dispersal of plants throughout the world. Ashford, Kent 1930.
- Rieder, P.: Unser Wild. Volksstimme von Basel-Land, Sonderdruck 1940.
- Rytz, W.: Systematische, ökologische und geographische Probleme bei den Brassiceen. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. 46, 1936.
- Rode, W. W.: Schutzeinrichtungen von Früchten und Samen gegen die Einwirkung fließenden Meerwassers. Diss. Göttingen 1913.
- Salzmann, R.: Die Verbreitung keimfähiger Samen durch den Hofdünger. Schweiz. Landw. Monatsh. 1939.
- und Schenker, P.: Der Gehalt des Kuhkotes an keimfähigen Samen auf einer Weide der Voralpen. Alpwirtschaftl. Monatsbl. 80, 1946.
- Schimper, A. F. W.: Die indo-malayische Strandflora. Jena 1891.
- Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
- Schneider, S.: Untersuchungen über Samenschleudermechanismen verschiedener Rhoeadales. Diss. Leipzig 1935. Jahrb. f. wiss. Botanik 81.
- Schnyder, A.: Beobachtungen über Pflanzenwanderungen im Alviergebiet. Jahrb. d. St. Gall. Natw. Ges. 60, 1924.
- Schönichen, W.: Mikroskopische Untersuchungen zur Biologie der Samen und Früchte. Biol. Arbeitsh. 17, Freiburg i. Br. 1923.
- Schröter, C.: Das Pflanzenleben der Alpen. 2. Aufl. Zürich 1926.

- Schuster, L.: Über die Beerennahrung der Vögel. Journ. f. Ornithologie 78, Juli 1930.
- Über den Sammeltrieb des Eichelhäfers (*Garrulus glandarius*). Die Vogelwelt 71, 1950.
- Sernander, R.: Den skandinaviska vegetationens Spridningsbiologie. Berlin u. Uppsala 1901.
- Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. Uppsala 1906.
- Zur Morphologie und Biologie der Diasporen. Nova Acta Reg. Soc. Sc. Uppsaliensis, Uppsala 1927.
- Simeon, U.: Samenbildung und Samenverbreitung bei den in der Schweiz unterhalb der Waldgrenze wachsenden Pflanzen. Diss. ETH Zürich, Luzern 1928.
- Soroceanu, E.: Recherches phytosociologiques sur les pelouses meso-xerophiles de la plaine languedocienne (*Brachypodium phoenicoides*). Comm. de la S. I. G. M. A. 41, Montpellier 1936.
- Stäger, R.: Zur Verbreitungsbiologie von *Taxus baccata* L. Mittlg. d. Natf. Ges. Bern, 1910.
- Samenverfrachtung durch Ameisen in der alpinen Stufe. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. 37, 1928 (S. 9—14).
- Stapf, O.: Über die Schleuderfrüchte von *Alstroemeria psittacina*. Verh. d. Zool.-botan. Ges. Wien 37, 1887.
- Stebler, F. G.: Samenfälschungen und Samenschutz. Bern 1878.
- und Schröter, C.: Die besten Futterpflanzen, I.—III. Teil. Bremen, Bern, Wien 1889.
- Steinbrink, C.: Über einige Fruchtgehäuse, welche ihre Samen infolge von Benetzung freilegen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1, 1883.
- Svedelius, N. E.: On the life — history of *Enalus acoroides*. Ann. of the R. Bot. Gardens. Peradeniya 2, 1904.
- Tchou Yen-Tcheng: Etudes écologiques et phytosociologiques sur les forêts riveraines du Bas-Languedoc. Vegetatio 1, 1948/49.
- Thellung, A.: Die Entstehung der Kulturpflanzen. Naturw. u. Landw. München 1930.
- Treub, M.: Notice sur la nouvelle flore de Krakatau. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, 1888.
- Ulbrich, E.: Deutsche Myrmekochoren, Beobachtungen über die Verbreitung heimischer Pflanzen durch Ameisen. Leipzig u. Berlin 1919.
- Biologie der Früchte und Samen (Karpobiologie). Berlin 1928.
- Ule, E.: Über Verlängerung der Achsengebilde des Blütenstandes zur Verbreitung der Samen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 14, 1896.
- Vogler, P.: Über die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen. Flora 89, Ergänzungsbd. 1901.
- Volk, O. H.: Soziologische und ökologische Untersuchungen an der Auenvegetation im Churer Rheintal und Domleschg. Jahresb. d. Natf. Ges. Graub. 74, 1940.
- Vries de, V.: Bijdrage tot de voedselbiologie van een 4-tal eendensoorten naar aanleiding van materiaal afkomstig van Vlieland en Terschelling. Limosa 12, 1939.
- Bijdrage tot de transportbiologie van plantenzaden, naar aanleiding van materiaal uit magen van eenden, afkomstig van Vlieland en Terschelling. Limosa 13, 1940.
- Warming, E. und Graebner, P.: Jahrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl., Berlin 1918.

- W e b e r b a u e r, A.: Beiträge zur Anatomie der Kapselfrüchte. Bot. Centralbl. 73, 1898.
- W i l c z e k, E.: Beiträge zur Kenntnis der Frucht der Cyperaceen. Diss. Zürich 1892.
- Z o h a r i, M.: Beiträge zur Kenntnis der hygrochastischen Pflanzen. Repert. spez. nov. regni veget., Beih. 59, 1930.
- Die verbreitungsökologischen Verhältnisse der Pflanzen Palästinas. Beih. z. Bot. Centralbl. 56, Abt. A, 1937.

Namenverzeichnis

Ein * nach der Seitenzahl bedeutet Abbildung.

- Abies* 55
— *alba* 56, 122
Acanthus mollis 37
Acer 13, 22, 54, 55
— *platanoides* 54, 56
— *pseudoplatanus* 10, 54, 55*, 56, 68, 116, 122
Actaea spicata 99
Adenostyles 48
Adoxa moschatellina 99
Aechmea spicata 86
Aegilops 38
— *ovata* 14, 39*, 76, 115
— *triaristata* 76
Aesculus hippocastanum 10, 40, 111
Aeschynanthes grandiflorus 47
Aethionema saxatile 118
Affen 94, 97
Agave 125
— *americana* 16
— *rigida* var. *sisalana* 16
Agrimonia eupatoria 22, 101, 104
— *odorata* 128
Agropyron repens 15
Agrostis capillaris 89
— *tenuis* 89
Agrostemma githago 88, 108, 134
Ahorne 54, 55, 112
Ailanthus altissima 53, 56
— *glandulosa* 53, 55*, 56
Aira 38
Ajuga reptans 84
— *pyramidalis* 127
— *reptans* 15, 29, 84
Alchemilla alpina 90
— *vulgaris* 127
Alisma plantago aquatica 64, 65, 69, 91
Allium 15
— *carinatum* 16, 18
— *oleraceum* 16
— *scordoprasum* 16
— *ursinum* 84
— *vineale* 16*
Alnus 76
— *glutinosa* 65
— *incana* 124
— *viridis* 52
Alopecurus geniculatus 105
— *pratensis* 105
Alpenbärentraube 94
Alpendohlen 97, 99
Alpenleinkraut 68
Alstroemeria psittacina 37
Alyssum alyssoides 105
— *calycinum* 76, 118
Amaranthus retroflexus 105
Amblyrhynchus Demarllii 96
Ambrosia artemisiaefolia 105
Ameisen 82—86, 127
Amelanchier 94
Ammi visnaga 105
Ammochloa involucrata 21, 116
Amsel 97
Anagallis arvensis 23, 28
Anacardium 14
— *occidentale* 68
Ananas 97
Anas 76
Anastatica hierochuntica 22, 58
Anchusa officinalis 106
Anemone 19
— *coronaria* 45
— *hortensis* 45
— *nemorosa* 9
Angraecum 46
Angulosa Ruckeri 46
Antennaria 48
Anthemidae 118
Anthemis 106
— *arvensis* 88, 105
— *austriaca* 105
Anthurium scolopendrium var. *Poitaeuanum* 86
Anthyllis vulneraria 14, 57, 90, 91, 130
Aphenogaster 76
Apodemus silvaticus 79*
Arachis hypogaea 23
Arctostaphylos alpina 25, 94
— *uva ursi* 94
Arceuthobium 72
— *oxycedri* 32
Arenaria 83
Arion empiricorum 96
Aristida 39, 48, 117
Arthrolobium scorpioides 105
Arum maculatum 99
Arundo donax 48
Arve 78, 81 133
Asarum europaeum 41, 84
Asclepia 48
Asperula odorata 102
Asperugo procumbens 106
Aspidosperma 56
Aster 125
Asteriscus pygmaeus 70
— *aquaticus* 70
Asterocephalus spec. 56
Astragalus 23, 57, 70
— *alpinus* 68, 90
— *stella* 70
Atriplex hortensis 88
— *oblongifolium* 106

Atropa belladonna 93, 96

Avena 107

— *barbata* 76

— *bromoides* 76

— *byzantina* 107

— *fatua* 105

— *pubescens* 38

— *sterilis* 39, 115

— *strigosa* 107

Avicennia officinalis 40

Azteca 86

Bachstelzen 100

Bär 95, 97, 99

Ballota nigra 105

Bananenfresser 95

Barbarea vulgaris 104

Barringtonia excelsa 67

— *speciosa* 67

Bauhinia purpurea 37

Baumstachelschweine 94

Baumwolle 45

Begonia semperflorens 61

Begonien 15, 61

Bellis perennis 59, 60*

— *silvestris* 77

Berberis vulgaris 95

Bergahorn 55*, 116

Bergfinken 79

Bergulme 55*

Berteroa incana 106

Beta macrocarpa 115

— *maritima* 128

Betula 55, 76, 122

— *odorata* 124

— *pendula* 52, 55*

— *pubescens* 52

— *verrucosa* 56, 124

Beutelnatten 94

Biarum angustatum 24

— *Pyrami* 24

Bidens 102, 125

Bignonia echinata 52, 56

— *unguis* 56

Biophytum 32

Birken 55, 76, 122, 123

Birkhuhn 97

Biscutella levigata 52

Biserrula pelecinus 115

Bligthia 87

Bluthänfling 76

Bombycilla garrulus 97

Borago officinalis 84, 112

Brachvogel 97

Brachypodium distachyum 106

Brachypodium ramosii 129, 131

Brennessel 76

Breitwegerich 76

Briza maxima 125

Brombeere 93, 98

Bromus arvensis 106

— *commutatus* 105, 108

— *grossus* 108

— *hordeaceus* 105

— *madritensis* 106

— *multiflorus* 108

— *racemosus* 108

— *secalinus* 88, 108, 109

— *sterilis* 105

Brugiera 13, 40

Buche 40, 78

Bupleurum tenuissimum 105

Bunias orientalis 106

Buntspecht 78, 79, 80

Buxus sempervirens 35

Caesalpinia bonducella 64

Cakile maritima 69

Calandrina Menziesi 35

Calendula 17, 57

— *arvensis* 17*, 106, 113

Calla palustris 64

Calophyllum inophyllum 67, 69

Calosanthus indica 56

Caltha palustris 64, 69, 70, 71, 74, 112

Camelina 106

— *sativa* 107, 108

— *alyssum* 108

— *microcarpa* 108

— *pilosa* 108

Campanula 23, 59, 60

Camponotus femoratus 86

Caragana arborescens 34

Carapa obovata 67

— *moluccensis* 67

Cardamine 30

— *alpina* 127

— *amara* 37

— *bulbifera* 16

— *chenopodiifolia* 37

— *impatiens* 30, 37

— *hirsuta* 37, 38

— *pratensis* 15, 37

— *resedifolia* 127

Carduelis cannabina 76

— *carduelis* 76

Carduus 48, 76

— *pycnocephalus* 77

Carex 63, 66, 84, 89, 126

— *acuta* 69

— *approximata* 66

— *arenaria* 91

— *canescens* 69

— *diandra* 66

— *digitata* 84

— *dioeca* 69

— *elata* 63

— *flava* 63, 69

— ssp. *Oederi* 91

— *irrigua* 90

- *lagopina* 90
- *montana* 85*
- *ornithopoda* 84
- *paniculata* 66
- *panicea* 69
- *paradoxa* 66*
- *pseudocyperus* 63, 66*
- *verna* 90
- *vesicaria* 63
- *vulpina* 69
- Carica papaya* 87
- Carlina acaulis* 21, 22, 50
- Carpinus* 54
 - *betulus* 55*, 56, 68, 116, 122
- Carum carvi* 89, 90
- Cassia fistula* 68
- Castanea sativa* 78, 79
- Catananche lutea* 24
- Cedrela brasiliensis* 56
- Ceiba pentandra* 45
- Cenchrus tribuloides* 101
- Centaurea* 106
 - *algeriensis* 106
 - *cyaneus* 38, 88
 - *diffusa* 58
 - *jacea* 89
 - *maculosa* 105
 - *melitensis* 21*
 - *montana* 84
 - *solstitialis* 105
- Centaurium pulchellum* 100
- Centunculus minimus* 100
- Cephalotaxus* 93
- Cerastium caespitosum* 89, 90, 91, 105, 127
 - *obscurum* 76
 - *pedunculatum* 91
 - *pumilum* 100
 - *semidecandrum* 100
- Ceratophyllum demersum* 117
- Cercis siliquastrum* 20*
- Cerebra odollam* 67
- Cerinth major* 115
- Chenopodium* 134
 - *album* 76, 81, 88, 91, 104
 - *bonus* Henricus 89, 90, 127
 - *glaucum* 106
 - *vulvaria* 106
- Chelidonium majus* 83, 84
- Chondrilla chondrilloides* 130
- Chrysanthemum* 88
 - *alpinum* 130
 - *leucanthemum* 105
 - *maritimum* 106
- Cichorium intybus* 104
 - *pumilum* 70
- Cicuta* 65
 - *virosa* 64
- Circaea* 102
 - *lutetiana* 128
- Cirrhopedien* 117
- Cirsium* 48, 50, 117
 - *arvense* 51, 104
 - *palustre* 63
 - *vulgare* 50*
- Cistus albidus* 77
 - *monspeliensis* 77
- Citrus* 93
- Cladium Mariscus* 64, 69
- Claytonia sibirica* 35
- Clematis vitalba* 26, 48
 - *alpina* 47
- Clerodendron inerme* 67
- Cnicus lanceolatus* 51
- Cochlospermum orehocense* 56
- Cocos nucifera* 63, 67*, 68
- Codonanthe formicarum* 86
 - *Uleana* 86
- Colchicum autumnale* 84, 90
- Colutea arborescens* 57
- Comarum palustre* 64, 65, 69
- Combretum spec.* 56
- Conocarpus erecta* 67
- Convolvulus sepium* 69
- Corallorrhiza innata* 46
- Cordia subcordata* 67
- Cornus sanguinea* 95, 98
- Coronilla varia* 13, 104, 105
 - *scorpioides* 106
- Coryanthes macrantha* 46
- Corydalis* 84
 - *cava* 84, 85*
 - *fabacea* 84
 - *nobilis* 84
 - *solida* 84
 - *sibirica* 37
- Corylus avellana* 77*, 78, 79, 122, 124
- Corynephorus* 38
- Cotoneaster integerrima* 98
 - *tomentosa* 98
- Crambe maritima* 69
- Crataegus* 93, 95, 98
- Crepis* 48
 - *biennis* 105
 - *foetida* 106, 116
 - *vesicaria* ssp. *taraxacifolia* 105
- Cricetus cricetus* 76
- Crithmum maritimum* 69
- Crocus albiflorus* 41
- Cucurbita* 68
- Cuphea viscosissima* 105
- Cuscuta epithymum* 90, 104, 134
 - *racemosa* 105
- Cycas circinalis* 67
- Cyclamen europaeum* 84
- Cyclanthera explodens* 31, 33*, 37
- Cyclotaxis* 17
- Cydonia* 87
- Cynara scolymus* 56
- Cynoglossum officinale* 102, 104
- Cynometra cauliflora* 67

- Cynosurus cristatus* 89
 — *echinatus* 106
Cyperus flavescens 100
 — *fuscus* 100
Cyprinus auratus 92
Cypripedium calceolus 23*, 46

Dachs 95, 97, 99
Dactylis glomerata 105
Datura stramonium 125
Daucus aureus 17
 — *carota* 103, 104
Delphinium consolida 88, 105
Derris 64
Deschampsia 38
 — *caespitosa* 105
 — *ssp. litoralis* var. *rhenana* 16, 42, 68
Dicaeidae 95, 96
Diplotaxis 23
Dipsacus silvester 103
Distel 76
Distelfinken 76
Dohlen 95, 100
Dorstenia contrayerva 32, 33*, 37
Dracocephalum thrysiflorum 118
Dreschlein 107
Dromedare 91
Drosera rotundifolia 47*
Drosseln 95, 96, 114
Dryas octopetala 48
Dryobates major 76, 78, 80
Duculinae 95
Durione 97
Durio testitudinarum 96
 — *zibethinum* 97

Ecballium 33
 — *elaterium* 32, 33*, 37
Eccremocarpus scaber 56
Echinaria capitata 115
Ectozoma Ulei 86
Edelkastanie 78
Eibe 113
Eichelhäher 80, 81, 97
Eichen 40, 78, 81, 122, 123
Eichhörnchen 76, 78, 79, 80, 95
Eichhornia crassipes 68
Eidechse 96
Einkorn 107
Elatine hydropiper 100
Elch 95
Eleocharis acicularis 100
 — *palustris* 91
Eleocharetum acicularis 100, 131
Elefanten 91, 99
Elodea canadensis 15
Elster 97
Elyna myosuroides 126
Emex spinosa 25

Empetrum nigrum 90, 91, 95
Enalus acoroides 13
Entada 56
 — *scandens* 68, 120
Enten 76, 80, 91
Enzian, stengelloser 61*
Epilobium alsinifolium 15
 — *Fleischeri* 130
 — *hirsutum* 51
 — *montanum* 51
 — *palustre* 51
Epipactis palustris 23, 46
Epipogon nutans 46
Eranthis hiemalis 9, 71, 73, 74
Erdbeere 93, 96, 98
Erigeron acer ssp. *Droebachiensis* 130
 — *alpinus* 47*
 — *annuus* 125
 — *canadensis* 125
Eriophorum 48
 — *angustifolium* 51
Erithacus rubecula 97
Erlen 55, 76, 112
Ernteamaisen 76, 114
Erodium 35, 36, 39, 48, 117
 — *cicutarium* 76, 117
Erophila verna 26
Erucastrum nasturtiifolium 130
Eryngium campestre 14, 18, 19, 58*
Erysimum repandum 106
Esche 54, 55, 112
Esel 91
Eupatorium 48
 — *cannabinum* 51
Euphonia violacea 96
Euphorbia 13, 85, 112
 — *characias* 84
 — *helioscopia* 37
 — *peplus* 84, 121
 — *Preslii* 105
 — *segetalis* 77
 — *virgata* 106
Euryale 63
Evonymus 18, 93
 — *europaeus* 94, 97
 — *latifolius* 94
Eroecaria agollocha 67

Fagus silvatica 10, 40, 78, 122
Faktorovskya Aschersoniana 24
Fedia cornucopiae 18, 57
Feigen 93, 95, 97
Feldmannsstreu 58
Feldsperling 76
Festuca rubra 89
Fichte 54, 55*
Fichtenkreuzschnabel 80
Ficus 97
 — *bengalensis* 10
 — *paraensis* 86

- Flachs 107
 Flughund 95
 Föhre 122
 Föhrenkreuzschnabel 80
Formica 84
 — *rufa* 83, 87
Fragaria vesca 18, 29, 94, 96, 97, 98
Fraxinus excelsior 22, 25, 54, 55, 56, 68, 122
Fritillaria 15
 Fruchttauben 15
 Füchse 95, 97
Fumana 23
 — *ericoides* 118
 — *Spachii* 77
 — *viscida* 77, 118
Fumaria officinalis 88

Gagea 15
 Gänseblümchen 59
 Gänsedistel 110*
 Gänsefuß 76
Galanthus nivalis 40, 84
Galium aparine 88, 102, 105
 — ssp. *spurium* var. *leiospermon* 109
 — *palustre* 69
 — *pumilum* 90, 91
Galinsoga parviflora 125
 — *quadriradiata* 125
Garrulus 76
 Gartenkresse 108
Gentiana asclepiadea 52, 55*
 — *bavarica* 60
 — *campestris* 90
 — *Clusii* 61*, 62
 — *cruciata* 90, 91
 — *Kochiana* 62
 — *nivalis* 25
 Genssen 91
 Gemshorn 101
Geomys bursarius 76
Geranium 35, 113
 — *bohemicum* 10, 34
 — *columbinum* 35, 37
 — *dissectum* 35
 — *molle* 36
 — *palustre* 37
 — *phaeum* 36
 — *pusillum* 36, 88, 104
 — *pyrenaicum* 36, 37
 — *Robertianum* 37, 113
 — *rotundifolium* 37
 — *sanguineum* 35
 — *sibiricum* 36
 — *silvaticum* 33*, 35, 37
Geum rivale 101, 104
 — *urbanum* 101, 104
Ginkgo 92

Glaucium corniculatum 105
Glaux maritima 91, 100
Glechoma hederacea 29
Glis glis 76
Glyceria fluitans 100
Goodyera repens 45
Gossypium 45, 47*
 Götterbaum 55*
 Gottesauge 61
Guettarda speciosa 67
 Guyanitabaum 96

 Hafer 109
 Hagebutten 93
 Häher 76, 79, 132
 Hainbuche 54, 55*
 Halbaffen 94
Halesia tetraptera 56
 Hamster 76
 Hängebirke 55*
Haplotrichium 47
 Hasel 78, 122
 Haselmaus 76, 78, 95
 Haussperlinge 81
Hedera helix 25
Hedera pulegioides 105
Hedypnois cretica 14, 57, 77, 106, 116
 Heidelbeere 94, 95, 97
 Heidepieper 97
Helianthemum 91
 — *alpestre* 90, 92
 — *ellipticum* 118
 — *nummularium* 89, 90
 — *salicifolium* 77
 — *vulgare* 23
Helianthus annuus 77*, 80
Heliocarpus americanus 48
Helix pomatia 96
Helleborus foetidus 83, 84
 — *purpurascens* 83
Helminthia echinoides 105
 Helmvögel 95
Hepatica triloba 41, 84, 85*
Heracleum sphondylium 52
Heritiera littoralis 64
Hibiscus tiliacus 69
 — *trionum* 105
Hieracium 48, 56
 — *pilosella* 15, 29
 — *piloselloides* 130
 Himbeeren 98, 99
Hippocrepis comosa 91
 — *multisiliquosa* 115
 — *unisiliquosa* 76, 115
Hippophae rhamnoides 98, 99, 114
 Hirsch 90, 91
Holosteum umbellatum 26
 Holunder 97
 Holzbirnen 99

- Hordeum* 38, 107
 — *distichon* 107
 — *hexastichon* 107
 — *murinum* 18
 — *vulgare* 107
 Hornklee 33
 Hornkräuter 100
 Huflattich 53*
 Huhn 80
 Hühnervogel 81
 Hunde, fliegende 94, 97
Hura crepitans 35, 37
Hyosciamus albus 61
 — *niger* 61
Hypericum perforatum 78
Hypochoeris radicata 51
Hypsignatus monstrosus 95
Hyssopus officinalis 118

Iberis 23
 — *ciliata* 71
 — *pinnata* 71*
 — *umbellata* 71, 72
Ibicella lutea 101, 102*
 Igelsamen, stacheliger 102*
Ilex 22
 — *aquifolium* 94, 98
Impatiens 30
 — *parviflora* 33*, 36, 37
 — *Roylei* 37
Inulae 118
Inula britannica 106
 — *salicina* 51
Ipomoea glandulifera 48
Iris chamaeiris 76
 — *pseudacorus* 65*, 69
Isolepis setacea 100

 Johannisbeeren 98
 Judasbaum 19, 20*
Juglans regia 78
Juncus articulatus 100
 — *bufonius* 100
 — *compressus* 100
 — *macer* 101
Juniperus 19, 22, 97
 — *communis* 98
 — *sabina* 98

 Kaffeesträucher 19, 20*
 Kakaobaum 19
Kandelia 40
 — *Rheedii* 13, 41
 Kapokbaum 45
 Kiefern 55
 Kirschkern 95, 96, 97, 98
 Kleiber 77, 79
 Klettenlabkraut 109
 Kohlamsel 97

 Kokosnuß 10, 67*, 117
 Kokospalme 63
 Kolkrabe 97
 Korn 107
 Kornrade 108
 Krähen 79, 95, 96, 104, 132
 Kratzdistel, gemeine 50*

Lactuca saligna 105
 — *serriola* 106
 — *virosa* 51
Lagenaria 68
Lagopus 81
Laguncularia racemosa 67
 Lamas 91
Lamium album 84, 85
 — *maculatum* 84, 85*
Lappa 104
Lappula 102, 104
 — *echinata* 102*
Lappuleto-Asperugetum 130, 131*
Lapsana communis 106
 — *intermedia* 106
Lasius 84
 — *niger* 82, 83, 84, 87
 — *uliginosus* 82
Lathraea clandestina 32, 37
Lathyrus 23, 34
 — *montanus* 127
 — *pratensis* 34, 89
Lavandula stoechas 118
 Leguane 96
 Lein 106, 107
 Leindotter 106, 107
Lemna 68
Leontodon hispidus 47*
Leontopodium 48
Leonurus cardiaca 103
Lepidium 23, 106
 — *campestre* 105
 — *sativum* 108
Lepus borealis 95
 Lerchensporn, hohlknolliger 85*
Leucanthemum vulgare 105
Leuciscus rutilus 92
Leucoium vernalis 41
 Liguster 95
Ligustrum vulgare 25, 95, 98
Lilium bulbiferum 16
Limnanthemum nymphaeoides 102
Limosella aquatica 100
Linaria alpina 68, 130
 — *cymbalaria* 28
 — *elatine* 105
 — *minor* 78
 — *spuria* 28
 Linden 54, 55
Lindernia pyxidaria 100
Linnaea borealis 14, 101

- Linum angustifolium* 118
 — *catharticum* 89
 — *grandiflorum* 118
 — *usitatissimum* 106, 107
Liparis Loeselii 46
Liriodendron tulipifera 54, 56
Lithospermum arvense 80, 88, 105
 — *purpureo-coeruleum* 29
Lodoicea seychellarum 10, 63
Lolium perenne 89, 90, 127
 — *remotum* 108
 — *temulentum* 108
Loranthus 118
Lotus 34, 113
 — *corniculatus* 33*, 127
Löwenzahn 49*
Loxia curvirostra 80
 — *pittypopsittacus* 80
Lumnitzera coccinea 67
 — *racemosa* 67
Lupinus digitatus 37
Luzula campestris 90
 — *Forsteri* 84
 — *multiflora* 91
 — *pilosa* 41, 84, 85*, 127
 — *spadicea* 91
Lycoperdon 56
Lycopodium 56
Lygaeum spartum 115
Lysimachia nemorum 29
 — *nummularia* 15
 — *thyrsiflora* 65
 — *vulgaris* 25
Lythrum 118
 — *hyssopifolium* 105
 — *salicaria* 100

Machaerium angustifolium 56
Macrozanonia macrocarpa 52
Magnolia 22, 93
Malaxis paludosa 15
Mangrove 13, 112, 128, 131
Mарсkea formicarum 86
Marder 95, 97
Maßliebchen 60*
Matricaria matricarioides 106, 130, 131*
 — *suaveolens* 106
Matricarieto-Lolietum 130, 131*
Mäuse 78, 79, 80
Mayanthemum bifolium 98, 99
Medicago 22, 76, 77, 101, 105, 115
 — *denticulata* 105
 — *disciformis* 101*, 115
 — *lupulina* 90, 91, 105
 — *marina* 22
 — *minima* 115, 128
 — *orbicularis* 57, 115
 — *scutellata* 57, 106, 115
 — *tribuloides* 101*

Melampyrum 84, 127
 — *arvense* 84, 105
 — *silvaticum* 84, 127
Melandrium diurnum 90
Meles meles 95
Melica 84
 — *nutans* 84, 85*
 — *uniflora* 84
Melilotus parviflorus 105
Mensch 78, 79, 94, 97, 99, 104—111, 120, 126
Mentha pubescens 69
Menyanthes trifoliata 64, 69, 90, 92
Mercurialis 85
 — *annua* 37
 — *perennis* 37
Mesembrianthemum 23
 — *acinaciformis* 133
 — *edule* 133
Mespilus 87
Messor 76, 78
 — *barbarus* 113
Mimulus luteus 125
Misteldrossel 97
Mistelfresser, indomalayischer 95
Mittelmeerhafer 107
Moehringia muscosa 83, 84
Mönchsgrasmücke 97
Montia 35
 — *fontana* 37
Morinda citrifolia 64
Mucuna 64
Murmeltier 91
Muscardinus avellanarius 76
Muscari neglectum 76
Musophagidae 95
Myosotis alpestris 90
 — *arvensis* 88
 — *intermedia* 88
 — *scorpioides* 63
 — *sparsiflora* 84, 85*
Myricaria-Chondrilla prenanthoides-Ass. 129
Myricaria germanica 48, 130
Myriophyllum 23
 — *verticillatum* 15, 16*, 68
Myrmica 84
 — *rubra* 82, 84

Nadelbinsen-Ass. 131
Najas 23
Narcissus poeticus 41
Nelkenpfefferbaum 133
Neurada procumbens 115
Nidularium myrmecophilum 86
Nigella arvensis 105
Nipa fruticans 67
Nonnea lutea 40, 84
Nucifraga 76
 — *caryocatactes* 78, 81, 133

- Nuphar* 63
 — *luteum* 69
Nußhäher 78, 81
Nymphaea 63
 — *alba* 13
Nymphoides peltata 23
 — *orbiculata* 66

Ocimum basilicum 73
Odontospermum 22
Oenanthe aquatica 64
Oenothera biennis 125
Onobrychis caput galli 115
Onopordetum acanthoides 131
Opuntia ficus indica 125
Opuntien 96
Orchis 23, 47*
 — *latifolia* 46
Origanum vulgare 14
Ornithogalum umbellatum 40, 84, 85, 112
Ornithopus compressus 76
Oxalis 31
 — *acetosella* 33*, 37, 38
 — *stricta* 37
Oxytropis 57

Paliurus 52
Pancratium maritimum 65*
Panicum crus galli 105, 106
 — *capillare* 105
 — *lineare* 105
 — *sanguinale* 78
Papaver 59
 — *somniferum* 56, 59, 60, 88, 107
Paphiopedilum Charlesworthi 46
Papilionanthe 46
Pappeln 122
Parietaria lusitanica 84
Paris quadrifolia 9, 96
Paronychia argentea 115
Parthenocissus quinquefolia 94
Paspalum ciliatifolium 105
Passer montanus 76
Pavonia Schimperiana 102
Pedicularis 127
Pelargonium 35, 36
Pemphis acidula 67
Peperomia nematostachya 86
Perca fluviatilis 92
Petasites 22, 51
Petasitetum paradoxi 129, 130*
Pfaffenhütchen 97
Pferde 88, 89, 91
Phajus flavus 46
Phalaris 14
 — *canariensis* 106
Philodendron myrmecophilum 86
Phleum alpinum 90
 — *pratense* 105

Phlomis herba venti 58
Phragmites communis 26, 29, 47*, 48
Phyllocactus phyllanthus 86
Phyllocladus 19
Physalis alkekengi 94, 114
 — *lanceolata* 105
Picea 54
 — *abies* 80, 116, 122
 — *excelsa* 55*, 56
Pilea sprucea 37
Pimenta vulgaris 133
Pinus 78
 — *cembra* 78, 122
 — *silvestris* 54, 55, 56, 122, 124
Pirus achras 99
Piscidia erythrina 68
Pisum fulvum var. *amphicarpum* 24
Pitcairnia flavesceus 56
 — *imbricata* 56
Plantago 23, 118
 — *alpina* 91
 — *arenaria* 105
 — *aristata* 105
 — *lanceolata* 88, 89, 90, 104, 105
 — *major* 23, 76, 89, 90, 105, 125, 127, 134
 — *Rugelii* 105
Poa alpina 90
 — *f. vivipara* 15, 16* 42
 — *annua* 89, 90
 — *bulbosa* 15, 16, 42
 — *pratensis* 15, 90, 127
 — *trivialis* 78, 90, 105
Polycarpon tetraphyllum 35
Polygala monspeliaca 84
 — *vulgaris* 84
Polygonatum 99
Polygonum aviculare 28, 88
 — *capitatum* 85*
 — *lapathifolium* 88
 — ssp. *leptocladum* 109
 — *persicaria* 105
 — *virginianum* 32
 — *viviparum* 15, 16, 81, 89
Polytrichum 56
Pongamia 64
Populus 10, 48
 — *tremula* 26, 51, 122
Posidonia oceanica 92, 117
Potamogeton 15
 — *natans* 64, 69
 — *oblongus* 91
 — *polygonifolius* 91
Potentilla anserina 29
 — *aurea* 90, 91
 — *erecta* 90
 — *norvegica* 105
 — *repens* 29
 — *reptans* 15, 18
Preißelbeere 94, 95

- Primula* 59
 — *elatior* 23, 60
 — *farinosa* 60, 62
 — *vulgaris* 23, 84, 85*
Proboscidea 101
Prunella 22, 23, 113
 — *alba* 105
 — *laciniata* 118
 — *vulgaris* 73, 89, 90, 104, 105, 112, 118
Prunus 94, 98
 — *armenica* 87
 — *avium* 95, 97
 — *domestica* 87
 — *insititia* 87
 — *persica* 87
 — *spinosa* 98
Ptelea trifoliata 56
Pteroneurum graecum 37
Pterotheca sancta 77
Pulicaria dysenterica 51
Pulmonaria officinalis 41, 84
Pulsatilla 22, 48, 51
 — *vulgaris* 38
Puschkinia 84
 — *scilloides* 85*
Pyrrhocorax graculus 99
Pyrus 10, 87

Quercus 78
 — *robur* 10, 80, 122

Raben 79
Rabenkrähen 78, 97
Ranunculus 92
 — *acer* 90, 127
 — *arvensis* 105, 106
 — *ficaria* 9, 15, 16
 — *flammula* 69
 — *lanuginosus* 101
 — *montanus* 89, 90, 91, 92
 — *repens* 90
 — *reptans* 15, 16*, 29, 63
 — *sardous* 106
 — *sceleratus* 65
Raphanus raphanistrum 88
Rapistrum perenne 58
Rasenameise 77
Rauhafer 107
Reh 99
Reiherschnabel 117
Rentier 90, 95, 99
Rhizophora 13, 40
 — *mangle* 40
Rhododendren 18
Ribes 98
 — *uva-crispa* 95
Rhinanthus 109
 — *alectorolophus* ssp. *buccalis* 109
 — *major* ssp. *apterus* 109

Rind 88, 89, 90
Ringamsel 97
Ringeltauben 79, 80
Roggen 109
Rohrhuhn 97
Roripa amphibia 100
 — *silvestris* 100
Rosa 95, 98
 — *canina* 25
Rosen 93
Rose von Jericho 22, 58
Rosmarinus officinalis 77, 84, 118*
Roßkastanien 10, 40, 111
Rotkehlchen 95, 96, 97
Rotschwanz 97
Rotwild 80
Rubus 14, 94, 95, 97, 98
 — *bifrons* 29
 — *caesius* 29, 96
 — *chamaemorus* 90, 95
 — *idaeus* 96, 99
 — *saxatilis* 29
Rumex 65, 113, 134
 — *acetosa* 54, 88, 90
 — *acetosella* 80, 81, 88, 104, 105
 — *arifolius* 127
 — *bucephalophorus* 22, 101, 103*, 106
 — *conglomeratus* 69
 — *crispus* 69, 104, 105
 — *hydrolapathum* 65
 — *intermedius* 54, 55*, 103*
 — *obtusifolius* 89, 90, 104, 105, 134
 — *vesicarius* 115

Saatkrähen 80
Saccolabium 46
Sagina saginoides 91
Sagittaria sagittifolia 64, 65, 69, 91
Salix 47*, 48
 — *aurita* 51
 — *caprea* 26, 122
 — *herbacea* 10
 — *lapponum* 7
 — *pentandra* 51
 — *repens* 51
Salsola kali 58, 115, 128
Salvia 23
 — *aegyptiaca* 118
 — *glutinosa* 101
 — *scalarea* 118
 — *verticillata* 105, 106
 — *viridis* 73
Sambucus nigra 95, 97
Samolus Valerandi 10, 100
Sandbüchsenbaum 35
Sanddorn 114
Sandhafer 107
Sanguisorba 105

- Sanicula europaea* 104
Sarothamnus 34
— *scoparius* 34
Sauerklee 33*
Saxifraga aizoon 29
— *cernua* 15
— *cuneifolia* 29
— *oppositifolia* ssp. *amphibia* 7
— *tridactylites* 100
Scabiosa columbaria 47*
Scaevola Koengii 67
Scandix 17
Schaf 88, 90, 91, 134
Scheuchzeria palustris 64, 65
Schildkröte 96
Schlafmohn 107
Schließmohn 107
Schnecken 96, 97
Schneehase 91, 95, 97
Schneehühner 81, 97
Schnepfen 100
Schwalben 100
Schwalbenwurz 55*
Scilla bifolia 41*, 84, 85, 112
Scirpus maritimus 64, 65, 100
Sciurus vulgaris 76
Scleropoa rigida 76, 106
Scorpiurus subvillosus 76
— *sulcatus* 115
Scutellaria columnae 72
— *galericulata* 69, 72, 112
Scyphiophora hydrophyllacea 67
Sedum acre 70
Seidenschwänze 95, 97
Senecio silvaticus 51
— *vulgaris* 51, 78, 121
Senecioniae 118
Sepincola 117
Serapias cordigera 46
Seseli tortuosum 14, 18, 58
Setaria glauca 105
— *germanica* 105
— *italica* 105
— *viridis* 78
Sibbaldia procumbens 25, 90, 91, 92, 126
Sida spinosa 105
Sideritis 23
— *montana* 105
— *romana* 77
Siebenschläfer 76, 78, 79, 95
Siegesbeckia orientalis 101
Sieversia 48
— *reptans* 29
Silene 23, 59
— *cucubalus* 22, 91
— *gallica* 105
— *inflata* 105
— *venosa* 105
Silybum Marianum 50
Sinapis arvensis 10, 88
Singdrossel 97
Sitta europaea 76, 77*
Sium 65
— *erectum* 64
Solanum dulcamara 96, 99
— *lycopersicum* 93, 96
— *nigrum* 96
— *tuberosum* 15
Solidago 125
Sommerlinde 55*
Sonchus asper 78, 109, 110, 113
— *oleraceus* 51, 109, 110*, 113
Sonnenblumen 80
Sonneratia 67
Sophora tomentosa 68
Sorbus 22
— *aria* 94, 98, 99
— *aucuparia* 94, 95, 97, 98*, 99
Sparganium 64
— *erectum* 65, 69
— *simplex* 69
Spechte 76, 80, 132
Spechtmeise 76, 80, 113
Spelzweizen 109
Spergula arvensis 105
— *maxima* 108
Spirodela 68
Springkraut, einblütiges 33, 36
Springlein 107
Stachelbeeren 95
Stachys germanica 105
Stanhopea oculata 45
Stare 95, 96, 97
Statice echinoides 115
Steinbrech 100
Steinhuhn 97
Stellaria graminea 105
— *media* 78
Stenhammaria maritima 28
Stiefmütterchen 33*
Stipa 39, 48, 117
— *pennata* 47* 76
Streptocalyx angustifolius 86
Streptopus amplexifolius 96
Surina maritima 69
Swertia perennis 7
Symphytum officinale 40
Syringa vulgaris 10

Tanagriden 95
Tannenhäher 97, 133
Taraxacum 22, 48, 51, 109
— *officinale* 47, 49*, 51, 56
Taschenratte 76
Täschelkraut, durchwachsenes 72*
Taube 80, 81, 132
Taxus 18, 93
— *baccata* 13, 113

Tecoma stans 56
Terminalia catappa 67
Testudo nigra 96
Tetramorium caespitum 77
Teucrium lamifolium 73
Theligonum 84
Thesium 86
 — *alpinum* 85, 86, 127
 — *pyrenaicum* 86
 — *rostratum* 86
Thlaspi perfoliatum 72*, 74
Thymus 23
 — *vulgaris* 77
Thyrimnus leucographus 77
Tilia 14, 54
 — *platyphyllos* 55*
Tollkirsche 93
Tomate 93
Torilis nodosa 17*, 105
Tournefortia argentea 67
Tragopogon pratensis 48*, 49
Tragus racemosus 106, 115
Trampeltiere 91
Trapa natans 117
Trauben 95
Tribulus terrestris 101, 115
Trichosporum 47
Trifolium 10, 76, 91, 113
 — *alpinum* 14
 — *angustifolium* 106
 — *badium* 14, 90
 — *Cherleri* 115
 — *montanum* 89, 90
 — *pratense* 89, 90
 — *repens* 89, 90, 92, 113, 127, 134
 — *stellatum* 38
 — *subterraneum* 24*, 28
 — *Thalii* 78, 127
Trigonella monspeliaca 70, 76
Triticum 38, 107
 — *dicoccum* 107
 — *monococcum* 107
 — *spelta* 107
Tulpenbaum 54
Tunica prolifera 105
Turacus 95
Turnera ulmifolia 87
Tussilago 22, 51
 — *farfara* 26, 53*
Typha 48, 117
 — *latifolia* 47*
Tyranniden 95

Ulmus 52
 — *montana* 124
 — *scabra* 53, 55, 122, 124
Ursus arctos alpinus 95
Urtica dioeca 76, 89, 92, 127, 134
Utricularia 15, 68

Vaccinium 94, 95, 127
 — *myrtillus* 91, 94, 95, 97
 — *uliginosum* 91
 — *vitis idaea* 94
Vanda 46
Verbena officinalis 105
Veronica 90, 91
 — *agrestis* 84
 — *arvensis* 71, 90
 — *anagallis aquatica* 71, 100
 — *beccabunga* 71
 — *bellidioides* 91
 — *chamaedrys* 71, 127
 — *hederifolia* 28, 84
 — *officinalis* 89, 90
 — *persica* 28, 125
 — *scutellata* 71
 — *serpyllifolia* 71, 90, 127
 — *verna* 71
Viburnum opulus 99
Vicia 23, 34
 — *amphicarpa* 24*, 29
 — *dasycarpa* 106
 — *hirsuta* 88
 — *sepium* 34
 — *villosa* 106
Victoria 63
Vigna lutea 64
Vinca major 29
Vincetoxicum 48
Viola 35, 82, 85, 112, 127
 — *biflora* 90, 127
 — *calcarata* 127
 — *canina* 35, 37
 — *elatior* 37
 — *hirsuta* 88
 — *odorata* 29, 84
 — *pubescens* 84
 — *riviniana* 37
 — *silvestris* 35, 37
 — *suavis* 84
 — *tricolor* 33*, 35, 37
 — — *ssp. arvensis* 36
Viscum 97, 118
 — *album* 98
Vitis 93
 — *vinifera* 95
Vogelbeeren 95, 97, 98, 99

Wacholderbeeren 97
Wacholderdrossel 97
Wachtel 80
Waldameise 87
Waldföhre 54
Walderdbeere 29, 97
Waldmaus 79*
Waldstorchschnabel 33
Walnuß 40, 78
Wasserhyazinthe 68

Weiden 10, 112, 122, 134

Weißklee 134

Wiesenbocksbart 48*

Wildschwein 79, 80

Wistaria sinensis 37

Wolffia 68

Wollastonia glabra 67, 69

Wulfschlaegelia Ulea 46

Xanthium 102, 115

— *strumarium* 101*

Xeranthemum cylindriacum 105

Xerobrometum 131

Ximenia americana 67

Zanonia javanica 52, 56

Zeuxine reflexa 46

Zibethbaum 97

Zibethkatzen 95

Ziege 88, 90, 91, 95, 97, 100

Zostera marina 92

Zygophyllum cornutum 115