

Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich
Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)
Band: 61 (1977)

Artikel: Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen
Autor: Müller-Schneider, P.
Kapitel: II: Vorkehrungen der Pflanzen fuer die Keimverbreitung
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-308500>

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: 01.02.2026

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

II. VORKEHRUNGEN DER PFLANZEN FÜR DIE KEIMVERBREITUNG

1. Verbreitungseinheiten (Diasporen*)

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 hochentwickelte 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 (MOLINIER und MÜLLER, 1938) mit geringen Änderungen übernommen wurde.

Wir unterscheiden folgende Grundformen:

a) Generative Verbreitungseinheiten

1. U n g e k e i m t e E m b r y o n e n u n d K e i m l i n - g e. 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 Keimpflanzen

* von diaspeiro = ich säe aus

lösen sich von ihr ab, um Neuland zu besiedeln. Die *Rhizophora*-Keimlinge lassen sogar die Keimblätter auf der Mutterpflanze zurück. Nach längerem Regenwetter erfolgt manchmal auch bei *Trifolium dubium*, *Melilotus albus* und andern Arten Keimung auf der Mutterpflanze. Mit POTONIE (1894) bezeichnen wir das Keimen von Samen auf der Mutterpflanze als **B i o - t e k n o s e**.

2. **S a m e n**. 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 (*Myristica fragrans*, *Taxus baccata*), bei andern ein fleischiges Integument bzw. eine Sarkotesta (*Ginkgo*) mit besondern Funktionen entwickelt.

3. **F r ü c h t e , T e i l - u n d S a m m e l f r ü c h t e**. 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 Umbelliferen, 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 Verkoppelung mehrerer Früchte entstehen, hieher.

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. **F r ü c h t e m i t B l ü t e n o r g a n e n**. Bei dieser Form der Verbreitungseinheit löst sich die Frucht zusammen mit andern, 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 Hül- sen 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 Be- standteil der Verbreitungseinheit eine wichtige Rolle.

5. F r u c h t s t ä n d e o d e r T e i l e v o n s o l - c h e n . Die Verbreitungseinheiten von *Phalaris*, Section *Homorphae* z. B. bestehen aus mehreren Aehrchen, und bei *Aegilops ovata* und Verwandten fällt die Aehre als Ganzes ab (Abb. 11).

6. Z w e i g e u n d g a n z e P f l a n z e n . Besonders un- ter 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 tortuosum*, *Eryngium cam- pestre* (Abb. 20) und *Hedypnois cretica*, die alle der Mittelmeerflora an- gehören.

Die Zusammensetzung der Verbreitungseinheiten ist nicht nur innerhalb der Familien, sondern sogar innerhalb mancher Gattungen recht verschieden. So werden z. B. bei *Geranium sanguineum*, *G. columbinum* und *G. silvaticum* die Samen weggeschleudert, bei *G. pusillum*, *G. molle* und *G. rotundifolium* aber lösen sich die Samen mit den sie einschliessenden Fruchtklappen von der Mittelsäule der Frucht ab, bei *G. phaeum* und *G. bohemicum* hingegen bleiben auch die vom Mittelsäulchen sich ablösenden Grannen in fester Verbindung mit den Teilfrüchten. Die Teilfrüchte von *G. robertianum* hin- gegen verlassen mit zwei langen Haarsträngen, die als Verbreitungsmittel eine wichtige Rolle spielen können (siehe S. 160), die Mutterpflanzen.

Grosse und schwere Verbreitungseinheiten wie diejenigen von *Solanum lycopersicum*, *Cucumis*, *Cucurbita* oder *Adansonia digitata* (Baobab) werden oft nicht als Ganzes transportiert, sondern von ihren Verzehrern in kleine Stücke zerlegt, die geschluckt werden können. Schnecken nehmen so- gar die verhältnismässig kleinen Scheinfrüchte von *Fragaria vesca* und Verwandten nur portionsweise auf.

Grosse Unterschiede bestehen besonders auch in bezug auf die Höchstzahlen der Samen, die ein Individuum einer Art während einer Vegetationsperiode hervorbringen kann. Nach PERTTULA (1941) sind es z. B. bei *Myosotis stricta* 56, *Geranium robertianum* 300, *G. bohemicum* 2175, *Hypericum maculatum* 10656 und bei *Orchis maculata* etwa 100'000. Eine starke Birke (*Betula*) kann nach LEIBUNDGUT (1951) in einem Jahr sogar nahezu 30'000'000 Samen reifen.

Manche Arten, so die Waldföhre (*Pinus silvestris*) und der Gemeine Wacholder (*Juniperus communis*) reifen ihre Verbreitungseinheiten erst im zweiten Jahr, die Palme *Lodoicea seychellarum* sogar erst im 10. Jahr.

Ferner fruchten viele Baumarten nur in bestimmten Zeitabschnitten, den sogenannten Samenjahren reichlich. Linden (*Tilia*) nur etwa alle 3 - 4 Jahre, Fichten (*Picea excelsa*) und Buchen (*Fagus silvatica*) meist nur alle 5 - 6 Jahre, Eichen (*Quercus robur*) in kühleren Lagen sogar nur alle 6 - 8 Jahre. Die Waldföhre (*Pinus silvestris*) fruchtet in günstigen Lagen oft 2 Jahre hintereinander reichlich, an der polaren Waldgrenze Finnlands jedoch nur alle 50 Jahre.

b) 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. B r u t k n o l l e n . Sie sind meist kurze, fleischig-angeschwollene Sprosssteile von rundlicher Form, in denen Reservestoffe gespeichert werden. Ihre Blattorgane sind stark reduziert und erscheinen oft als schuppenförmige, häutige, trockene Niederblätter, die leicht abfallen oder ganz unterdrückt bleiben. Ihre noch unterentwickelten Knospen bezeichnet 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 Brutknollen, welche aus

dem Spross hervorgehen, als Brutknöllchen.

2. B r u t z w i e b e l n . 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.

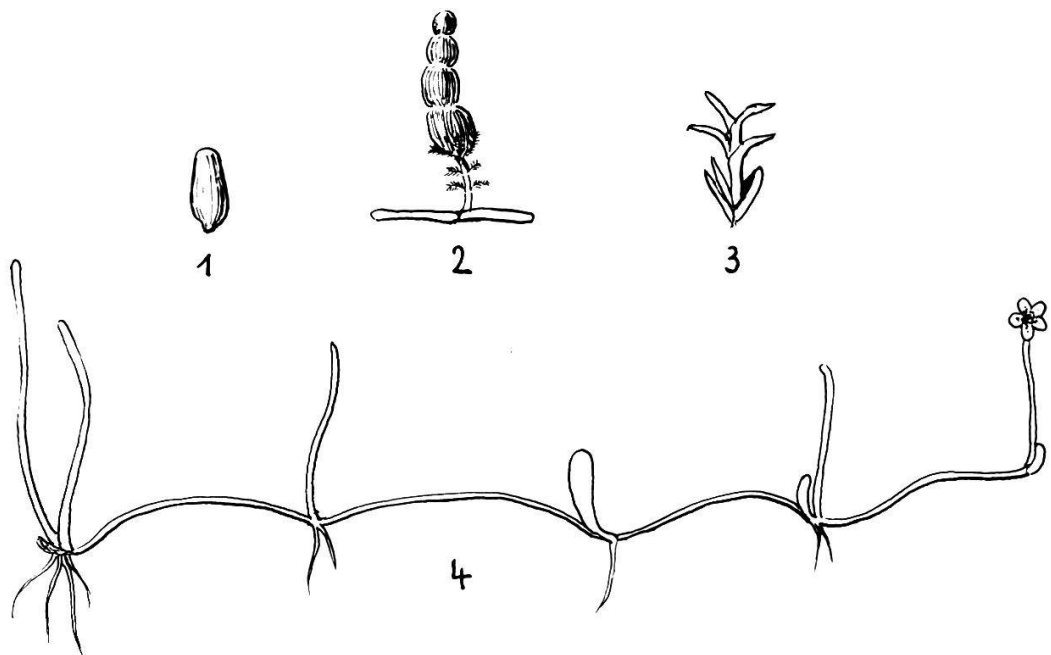


Abb. 1. Vegetative Verbreitungseinheiten. 1. Bulbille von *Allium vineale* (2x). 2. Turione von *Myriophyllum verticillatum*, (nat. Grösse). 3. Laubspross von *Poa alpina*, f. *vivipara*, (1/2 nat. Grösse). 4. Oberirdische Ausläufer von *Ranunculus reptans*, (1/2 nat. Grösse).

3. T u r i o n e n . Viele Wasserpflanzen, so *Spirodela polyrrhiza*, *Myriophyllum verticillatum* (Abb. 1, Fig. 2), *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. **L a u b s p r o s s e** . 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, sowie die auf der Insel Madagaskar wild wachsende *Kalanchoë dagremoniana* und auch *Cardamine pratensis* erzeugen an den Blättern solche Gebilde, die wir analog zu den Brutknöllchen Laubsprösschen nennen wollen.

5. **I n d i v i d u e n d e r A u s l ä u f e r (S t o l o - n e n)** . 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 *Acorus calamus*, *Saxifraga cernua*, *Lysimachia nummularia*, *Veronica filiformis* und ganz besonders bei manchen Wasserpflanzen, wie der als Wasserpest verpönten *Helodea canadensis*, *Lemna minor*, *Stratiotes aloides* der Fall. Auch die tropische *Eichhornia crassipes* ist eine "Wasserpest". Infolge der starken vegetativen Vermehrung ist Fremdbestäubung und deshalb Fruchtbildung bei den genannten, meist selbststerilen Arten, nahezu unmöglich.

B) Viviparie

Namentlich unter den Monokotyledonen treffen wir Pflanzen, die zwar blühen, aber selten 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*. Ebenfalls ausgeprägt ist die Erscheinung bei *Deschampsia litoralis* var. *rhenana*. Bei diesen Pflanzen wandeln sich die Aehrchen mit ihren Spelzen in kleine Tochterpflänzchen um, indem die Spelzen zu Laubblätter 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 Zwiebeln, sogenannte Bulbillen, trifft man auf den Blütenständen von *Allium scorodoprasum*, *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 meistens 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 um die Früchte, so bezeichnet man die Erscheinung als Heterokarpie. *Aethionema heterocarpum* z. B. erzeugt einsamige Früchte, die sich nicht öffnen und mehrsamige aus denen die Samen ausfallen. *Calendula arvensis* (Abb. 2) enthält im selben Körbchen sogar dreierlei Fruchtformen. Die äusseren Früchte 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 Mittel-

meergebiet heimischen *Daucus aureus* und bei andern Arten derselben Gattung

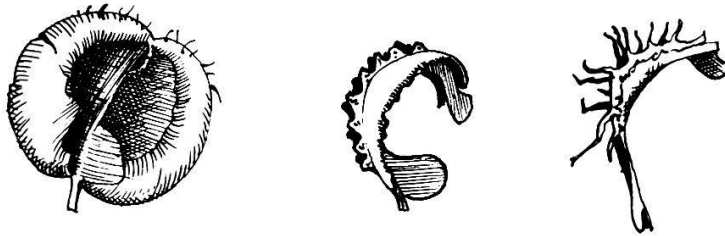


Abb. 2. Heterokarpie bei der Ackerringelblume (*Calendula arvensis*),
Kahnfrucht, Ringelfrucht (Larvenfrucht) und Hakenfrucht (ca. 3x).

sind nur die äusseren Früchte von gut ausgebildeten Stacheln besetzt, bei den innern sind sie verkümmert.

Heterokarp sind auch wie schon ZOHARI (1937) erwähnt die meisten amphikarpen Arten.

Auch die Ausbildung von verschiedenen Teilfrüchten, sogenannte Heteromerikarpie, kommt vor. Sie tritt bei *Torilis 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*. Aeussere Teilfrucht bestachelt, innere höckerig (4x).

Sogar Verbreitungseinheiten verschiedener organischer Zusammensetzung werden angetroffen. Die mediterrane *Hedypnois cretica* gibt zur Reifezeit nur die innern, pappustragenden Früchte des Körbchens frei, die äussern, pappuslosen Früchte werden von den Hüllblättern zurückgehalten und bilden mit dem Fruchtkorbchen und dem oberen aufgeblasenen Schaftstück desselben eine Verbreitungseinheit. Ebenso finden sich zuweilen bei *Scandix* und der verwandten *Cyclotaxis* in der Mitte jedes Döldchen ein bis mehrere Früchtchen, die auch zur Reifezeit nicht abfallen, sondern zusammen mit der ganzen fruchtbaren Pflanze vom Winde 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 oberen Region des Fruchtstandes kommen drei 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 Uebergänge.

Häufig entstehen die verschiedenen Verbreitungseinheiten nicht gleichzeitig, sondern die einfach organisierten folgen sekundär auf die komplizierten. So zerbricht die Aehre von *Hordeum murinum* zunächst in Teilstücke, die in ihrem oberen Teil drei Aehren tragen. Später fallen daraus Verbreitungseinheiten, die aus einer Karyopse, der Deck- und der Vorspelze bestehen, aus. Von den Wandersprossen von *Seseli tortuosum* und *Eryngium campestre* (Abb. 20) lösen sich während der Wanderung die Früchte 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 Verbreitungsein-

heiten auf erhebliche Schwierigkeiten und verlangt eingehende Untersuchungen. Eine wertvolle Studie über die Ausbildung von Verbreitungseinheiten lieferte z.B. CAMUS (1935) für die Gramineen.

2. 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 *Rhododendron*-Arten 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 Aenderung 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, Pulsatillen 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 nähere Umgebung der Mutterpflanze plaziert.

Ueber die Evolution von Verbreitungsmitteln ("dispersal organs") macht VAN DER PIJL (1972) wertvolle Angaben.

3. 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) Räumliche Bereitstellung

Die meisten Pflanzen sind aerokarp, 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 kaukarpier Pflanzen, wie die Kaffee-sträucher (Abb. 4) der Kakao- und der Judasbaum, deren Früchte wie bei dem bis in die Hochalpen vorstossenden *Daphne mezereum* (Abb. 5) am Stamm oder wie bei *Cercis siliquastrum* an älteren Ästen sitzen.

Eine interessante Erscheinung ist ferner die *Basikarpie* einiger Alpen-, Steppen- und Wüstenpflanzen, bei denen alle oder doch ein Teil

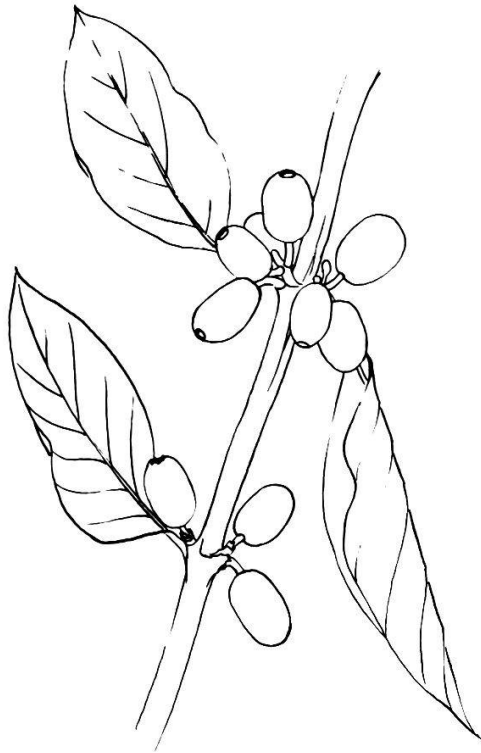


Abb. 4. *Kaulikarpie* beim Kaffeebaum (*Coffea*). ($\frac{1}{2}$ nat. Grösse)



Abb. 5. *Kaulikarpie* beim Seidelbast (*Daphne mezereum*). ($\frac{1}{2}$ nat. Grösse)

der Früchte direkt über der Erde oder in der Nähe der Hauptsprossachse sitzen. Vollkommen basikarp sind z. B. *Carlina acaulis*, *Cirsium acaule*, *Ammochloa involucrata*, viele *Protea*-Arten, nur partiell *Emex spinosus* und *Centaurea melitensis* (Abb. 6), die auch Früchte auf ihren verlängerten Sprossen hervorbringen.



Abb. 6. Basikarpie bei *Centaurea melitensis* (aus MÜLLER-SCHNEIDER 1933).
(1/4 nat. Grösse).

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 unterscheiden wir in Anlehnung an frühere Veröffentlichungen (MÜLLER-SCHNEIDER 1933, MOLINIER und MÜLLER-SCHNEIDER 1938) folgende Bereitstellungstypen:

I. G r u p p e : 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 oberen Ende des aufrechten Sprosses konzen-

triert. Häufig werden sie auch durch beträchtliche, postflorale Verlängerung des Fruchträgers über die Karutschicht hinausgehoben (*Petasites*, *Pulsatilla*, *Tussilago*) (Abb. 18).

3. *Sisymbrium*-Typus. Die Verbreitungseinheiten bleiben wenigstens z. T. nach dem Abfallen der Fruchtklappen noch auf der aufrecht bis waagrecht stehenden Scheidewand der Schoten oder Schötchen sitzen (*Lunaria*, *Lepidium*).

4. *Medicago*-Typus. Bei diesem Typus sind die Verbreitungseinheiten über den grössten Teil des aufrecht stehenden oder nieder liegenden Sprosses verteilt (*Rumex bucephalophorus* (Abb. 42), *Agrimonia eupatoria*, *Medicago marina*).

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

II. G r u p p e . 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 Oeffnen der Behälter ist meist von den Witterungsverhältnissen abhängig. Am häufigsten werden die Oeffnungsbewegungen 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 vulgaris* und *Carlina acaulis* der Fall ist, bezeichnet man die Erscheinung als Xerochasie* (ASCHERSON 1892). Gerade das Gegenteil der Xerochasie ist die Hygrochasie** (ASCHERSON 1892). Die hygrochastischen Behälter öffnen sich also bei Befeuchtung und schliessen sich

* xeros = trocken, chainein = klaffen

** hygros = feucht

beim Austrocknen wieder. Zunächst schien es, als ob die hygrochastischen Oeffnungsmechanismen nur seltene Ausnahmen wären. Je mehr sich aber die verbreitungsbiologischen Untersuchungen auf Steppen- und Wüstenpflanzen ausdehnen, um so mehr Pflanzen mit solchen Oeffnungsmechanismen werden bekannt (siehe ZOHARI 1930 und 1937, MÜLLER-SCHNEIDER 1936, BRAUN-BLANQUET 1949, STRAKA 1955, IHLENFELDT 1960). Zu den bekanntesten Vertretern gehören: die Rose von Jericho (*Anastatica hierochuntia*) *Odontospermum* und *Prunella*. Es gibt aber z. B. auch Vertreter der Hygrochastie unter den *Lepidium*-, *Iberis*-, *Astragalus*-, *Mesembryanthemum*-, *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 (*Vicia*, *Lathyrus*).

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

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 dioeca*, *Primula elatior*, *Campanula*).

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

6. *Salvia*-Typus. Die Entleerung der Behälter erfolgt durch grosse, seitliche Oeffnungen. 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 aerokarpen Arten stehen die hydrokarpen und geokarpen gegenüber,



Abb. 7. Durch seitliche Spalten sich öffnende Fruchtkapsel des Frauenschuh *Cypripedium calceolus*. (nat. Grösse).

die ihre Samen im Wasser bzw. in der Erde reifen. Sie sind nur in verhältnismässig geringer Zahl vertreten. Hydrokarp sind *Najas*, *Nymphoides peltata*, *Myriophyllum* usw. 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), *Morisia hypogaea* und *Faktorovskya ascher-soniana*. 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. Die Früchte der südafrikanischen *Cucumis humifructus* erreichen durch postflorale Verlängerung der Infloreszenzachse sogar Tiefen bis zu 30 cm (STOPP 1958).

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*.

Oft kommt es vor, dass die Bildung oberirdischer Blüten unterbleibt und scheinbare Geokarpie entsteht. Bei *Emex spinosus* (MURBECK 1901) werden durch Kontraktion der Wurzeln die Früchte der untern Sprosspartie unter

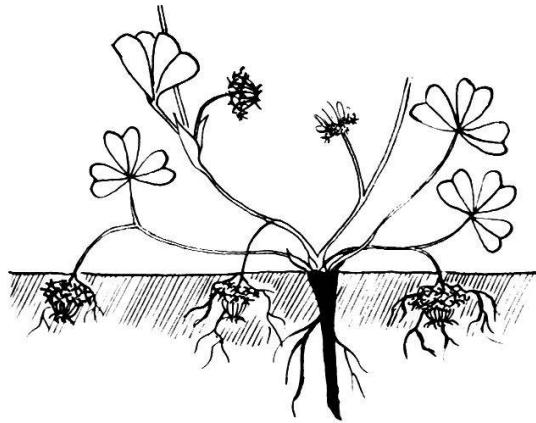


Abb. 8. Geokarpie bei *Trifolium subterraneum*. ($\frac{1}{3}$ nat. Grösse).

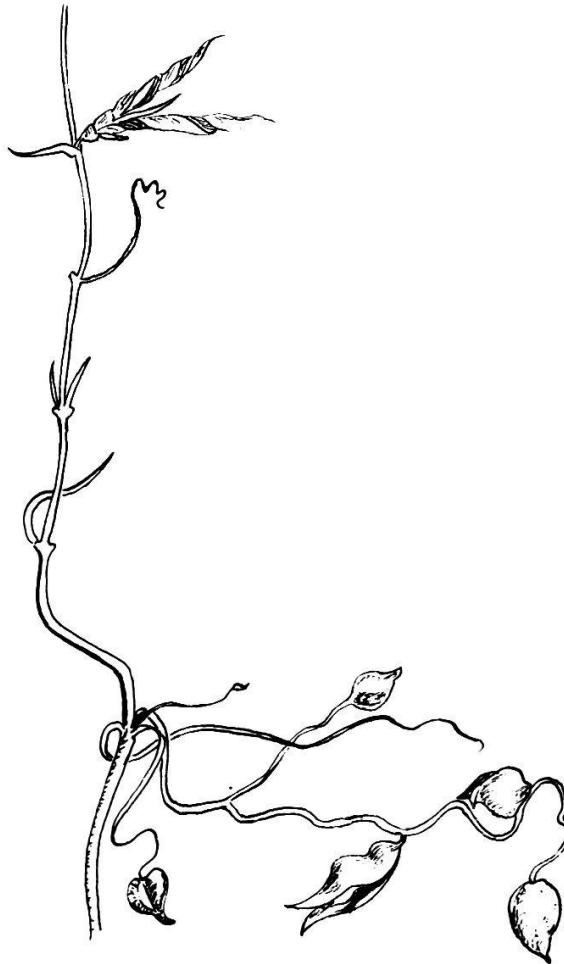


Abb. 9. Amphikarpie. *Vicia amphicarpa* mit ober- und unterirdischen Früchten. ($\frac{2}{3}$ nat. Grösse).

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) Zeitliche Bereitstellung

Während in den nördlichen und südlichen Gegenden der kalte Winter, in den subtropischen Steppen und Wüstengebieten die Trockenzeiten das Wachsen und Blühen verunmöglichen, 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 Kaltblüter 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 die 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 (*Turdus merula*) 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.