

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: III: Verbreitungstypen und ihre Wirksamkeit
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: 31.01.2026

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

III. VERBREITUNGSTYPEN UND IHRE WIRKSAMKEIT

Die Pflanzen nützen die Verbreitungsagentien auf prinzipiell verschiedene Weise. Während z. B. bei den einen die Verbreitungseinheiten sich mittels Haftvorrichtungen an Pelztiere 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. 1.) wirksam ist, zu einer Klasse zusammen. Den wenigen wesensverschiedenen Verbreitungsagentien entsprechend gibt es daher folgende Verbreitungstypen-Klassen:

Biotische Klassen

1. Selbstverbreiter - Autochoren⁴
2. Mensch- und Tierwanderer - Zoochoren (Anthropo-Zoochoren)⁵
3. Durch die Zivilisatorischen Betätigungen der Menschen wandernde Pflanzen - Hemerochoren⁶

Abiotische Klassen

4. Mittelst der Schwerkraft wandernde Pflanzen - Barochoren⁷
5. Windwanderer - Anemochoren⁸
6. Wasserwanderer - Hydrochoren⁹

4 autos = selbst, choreo = ich wandere

5 zoon = Tier, anthropos = Mensch

6 hemer = zahm (kultiviert)

7 baros = Schwere

8 anemos = Wind

9 hydor = Wasser

Den Selbstwanderern oder Autochoren werden oft alle andern Klassen als Fremdwanderer oder Allochoren¹ 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 Ausdrücke benannt, und zwar allgemein durch Bezeichnungen, die nach Möglichkeit auf die Eigenart des Verbreitungsmodus hinweisen. So bezeichnen wir Zoochoren, deren Verbreitungseinheiten sich an Tieren verankern können, als Epichoren, und diejenigen, deren Keime einen Darmkanal zu passieren imstande sind, als Endochoren.

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 endochorer Verbreitung, bzw. von Autochorie, Anemochorie, Epi- und Endochorie usw.

Eine von DANSEREAU und LEMS (1957) veröffentlichte Fassung der Verbreitungstypen bzw. Diasporentypen scheint uns zu einfach, um repräsentativ zu sein.

1. 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 wegschnippen, und Kriecher, deren Verbreitungseinheiten Kriechbewegungen auszuführen imstande sind.

¹ allos = ein anderer

A. Selbstableger (*Blastochoren*)¹

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 fruktifikativen oder vegetativ-fruktifikativen 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 SERNANDER (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 Fruchtsstiele hinzu. So verlängern sich die Fruchtsstiele 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 subterraneum* (Abb. 9), deren unterirdisch ausreifende Samen durch Wachstum der Sprosssteile, 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 Verbrei-

¹ blastano = ich wachse

tungseinheiten ebenfalls durch Verlängerung der Sprossachsen und durch Wachstumsbewegungen. Dass die Waldbeere (*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>Geum 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 hederaceum</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 (*Ballochoren*)¹

Die Verbreitungseinheiten der Selbststreuer, meist nackte Samen, liegen bis zum Moment der Ausstreue 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 blitzschnell aus und liefern Kräfte, die ein Fortschleudern, Fortschiessen, Fortschnippen oder Fortspritzen der Samen bewirken.

¹ ballo = ich werfe

a) Saftdruckstreuer

In lebenden Zellen kommen die Spannungen vorwiegend durch Turgor zustande. Dieser nimmt mit fortschreitender Reife der Samen immer zu, bis er die vorhandenen Widerstände zu überwinden 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, zwei Samen tragen. Sie buchten zur Reifezeit im oberen Teil, wo die Samen sitzen, aus und werden länglich keulenförmig. Der ausgebuchtete Teil der Fruchtwand bleibt dünn und unwirksam. Dagegen tritt im untern Teil, wo die Fruchtwand sich verdickt, eine sich allmählich steigende 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



Abb. 10. Selbststreuer. 1. Hornklee (*Lotus corniculatus*) (3/4 nat. Grösse). 2. Waldstorchschnabel (*Geranium silvaticum*) (3/4 nat. Grösse). 3. Stiefmütterchen (*Viola tricolor*) (3/4 nat. Grösse). 4. Sauerklee (*Oxalis acetosella*) (2x). 5. Spritzgurke (*Ecballium elaterium*) (2/3 nat. Grösse). 6. Kleinblütiges Springkraut (*Impatiens parviflora*) (2/3 nat. Grösse). 7. *Dorstenia contrayerva* (Einzelne Frucht, stark vergrössert). 8. *Cyclanthera explosiva*. 1. - 3. Austrocknungsstreuer. 4. - 8. Saftdruckstreuer. 4. - 8. nach ULBRICH 1928.

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 Klebrigkeit 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.

Cyclanthera explosans (Ab. 10, Fig. 8), eine Pflanze des tropischen und andinen Südamerika, 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 aufspringende 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 GUTTENBERG (1926, S. 134) zur Zeit der Reife ein osmotischer Druck von 17 bis 18 Atmosphären. Auf sie folgt eine Lage Zellen, die über den Rippen und Tälchen der Hartschicht verschieden ausgebildet ist. Ueber den ersteren sind nur die äusseren Tangentialwände dünn, über den letztern alle Wände dieser Zellen. Diese Schicht ist die Trennungsschicht und zer-

reisst 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 ausgedehnt. 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 Rissbildung 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 treten können. Die Rauheiten 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.

Aehnlich liegen die Verhältnisse bei *Biophytum*. Die Schwellsschicht besteht bei diesen Samen aber nur aus einer einzigen Zelllage.

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

Durch Rückstosswirkung werden nach GUTTENBERG (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 Rissstelle bildet. Die Gelenkzone besteht aus grossen Parenchymzellen, die sich in einer zum Fruchtsiel senkrechten Ebene in den Mittellamellen voneinander trennen und gegeneinander verwölben. 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 Längsstreifen an der Innenseite der Fruchtwand. Der Fruchts蒂el 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 Fruchts蒂els unter Druck gesetzt. Der Fruchts蒂el 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 mistelartige Schmarotzerpflanze des Mittelmeergebietes, hat beerenartige Früchte, die bei ihrer Reife vom Fruchts蒂el 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 (Endokarpien) kann deshalb auch an ihr noch beobachtet werden. In mancher Hinsicht besteht ferner eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Spritzmechanismus von *Ecballium*.

b) 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*, *Cytisus scoparius* und *Geranium bohemicum*.

Die trockenen Hülsen von *Cytisus*, *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 GUTTENBERG (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 gleichsinnig 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 Hart-

schicht, als auch die Epidermiszellen, kontrahieren sich beim Austrocknen am meisten in querer Richtung. Die 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 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 Früchte eintritt, ein Druck auf die von ihnen bis dahin eingeschlossenen Samen von unten her ausgeübt wird. Die Früchte (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. eliator*, *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 Kapsel Flügel 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 Rissstellen 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 Längsriss aufspringenden Kapseln von *Montia* rollen sich die Bänder 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 mittels wirksamen Schleudervorrichtungen. Die Früchte von *Geranium sanguineum*, *G. colombinum*, *G. dissectum*, *G. silvaticum* (Abb. 10, Fig. 2) u. a. spalten sich bei der Reife in fünf Teilfrüchte auf. Diese lösen sich dann von der Mittelachse der Frucht los, und zwar nur im unteren 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 Teilfrüchte 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.

Aehnlich verläuft der Schleudervorgang bei den *Geranium*-Arten, deren Verbreitungseinheiten aus den Samen und den Fruchtklappen bestehen, oder die Teilfrüchte mitsamt den Grannen abspringen (siehe S. 17), wie dies auch bei *Erodium*- und *Pelargonium*-Arten der Fall ist.

c) 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 GUTTENBERGS (1926, S. 139) überein, wonach die Gestalt und Orientierung der Zellen der aktiven Gewebe eine Gestaltsveränderung derselben ohne Wasser-

aufnahme ermöglicht, da das Gesamtvolumen sich nicht zu ändern braucht. Eine Pflanze, die ihre Samen bei Benetzung austreut ist von STOPP (1958) beschrieben worden. Es ist dies die südafrikanische *Acanthaceae Barleria lichtensteiniana*. Wenn ihre Fruchtstände nass werden, richten sich zunächst deren Hoch- und Tragblätter auf und spreizen auseinander. Gelangt nun auch noch Wasser auf die blossgelegten Kapseln, so wird dasselbe von den Mittellamellen des Trennungsgewebes gierig aufgesogen und das Zellgefüge an der Dehiscenzstelle immer mehr gelockert. Schliesslich reichen die Spannungskräfte der als Hebel wirkenden Kapselbasen aus, um die Kapsel zur Explosion zu bringen. Die Schleuderdistanzen sind jedoch gering. Möglicherweise dürfte *Cyclanthera explosans* ihre Samen auch 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 arvensis* streuten nach eigenen Beobachtungen im Monat August von morgens 9 Uhr bis abends 19 Uhr Samen aus, wenn sie in trockenem Zustand von Sonnenstrahlen getroffen wurden.

In Schattenlagen von Chur vermögen vielfach Früchte von *Euphorbia lathyris* ihre mit einem Elaiosom ausgestatteten Samen überhaupt nicht auszustreuen. Infolgedessen kann an solchen Orten auch kein Samentransport durch Ameisen (siehe S.107) erfolgen.

Für die Feststellung der S t r e u w e i t e n hat 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 Uebersicht über die Verteilung der Aufschläge zu erhalten, teilte er die gesamte Fläche in Kreise 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. S a f t d r u c k s t r e u e r

	m	! = eigene Beobachtungen
<i>Cardamine parviflora</i>	1,2	HEJNY (1960)
- <i>hirsuta</i>	1,4	SCHNEIDER (1935)
- <i>amara</i>	1,7	SCHNEIDER (1935)
- <i>impatiens</i>	2,0	SCHNEIDER (1935)
- <i>chenopodiifolia</i>	2,2	SCHNEIDER (1935)
- <i>pratensis</i>	2,4	SCHNEIDER (1935)
<i>Pilea spruceana</i>	1,7	MOSEBACH (1932)
<i>Pteroneurum graecum</i>	2,1	SCHNEIDER (1935)
<i>Oxalis europaea</i>	2,2	!
- <i>acetosella</i>	2,3	MOOR (1940)
<i>Corydalis sibirica</i>	2,2	SCHNEIDER (1935)
<i>Cyclanthera explodens</i>	3,0	ULBRICH (1928)
<i>Impatiens parviflora</i>	3,4	SCHNEIDER (1935)
- <i>roylei</i>	6,3	RIDLEY (1930)
<i>Lathraea clandestina</i>	4,0	GUTTENBERG (1926)
<i>Dorstenia contrayerva</i>	5,0	OVERBECK (1924)
<i>Ecballium elaterium</i>	12,7	OVERBECK (1930)

2. A u s t r o c k n u n g s s t r e u e r

<i>Geranium colombinum</i>	1,5	KERNER (1898)
- <i>rotundifolium</i>	1,8	MÜLLER-SCHNEIDER (1933)
- <i>pyrenaicum</i>	2,1	!
- <i>palustre</i>	2,5	KERNER (1898)
- <i>silvaticum</i>	2,7	!
- <i>robertianum</i>	6,0	RIDLEY (1930)
<i>Montia fontana</i>	2,0	ULBRICH (1928)
<i>Mercurialis annua</i>	2,9	!
- <i>perennis</i>	4,0	MURKERJE (Zit.nach
<i>Euphorbia helioscopia</i>	2,0	RIDLEY, 1930)
<i>Alstroemeria psittacina</i>	4,0	STAPF in ULBRICH (1928)
<i>Viola arvensis</i>	2,4	STAPF (1887)
- <i>silvestris</i>	4,1	!
- <i>riviniana</i>	4,6	ULBRICH (1928 und !)
- <i>elatior</i>	4,6	GROSS (1926) Zit. nach
- <i>canina</i>	4,7	ULBRICH (1928)
<i>Lupinus digitatus</i>	7,0	KERNER (1898)
<i>Wistaria sinensis</i>	9,0	GAMS in HEGI (IV. 3)
<i>Acanthus mollis</i>	9,5	KERNER (1898)
<i>Hura crepitans</i>	14,0	KERNER (1898)
<i>Bauhinia purpurea</i>	15,0	KERNER (1898)

KERNER (1881, S. 776) versuchte zu beweisen, dass die Entfernungen, auf welche die Samen ausgetreut 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 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 mögen. Um eine eingetopfte Pflanze wird in spiraler 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 Schirms 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 wurden von SCHNEIDER bei *Cardamine hirsuta* Ueberhöhungen über die Früchte von 50 cm gemessen.

Ueber die A b s c h u s s w i n k e l 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 Luftstromes ausgetreut werden.

Die mit Klebstreifen ausgestatteten Teilfrüchte von *Geranium robertianum* und *G. purpureum* haften nach dem Abschleudern manchmal an Blättern von in ihrer Nähe stehenden Sträuchern oder andern Gegenständen. Dadurch ist es oft möglich an Ort und Stelle festzustellen wie hoch sie emporgeschleudert werden können. *G. purpureum* erreicht in Montpellier Höhen von bis zu 2 m.

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 (Herpochoren)*¹

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

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

¹ herpo = ich krieche

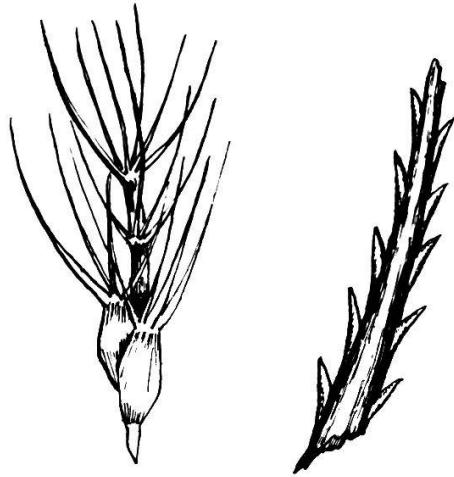


Abb. 11. Kriecher. Verbreitungseinheit von *Aegilops ovata* (nat. Grösse), daneben ein Stück einer Granne stark vergrössert.

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 Aehrchen 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 Aenderungen des Feuchtigkeitsgrades 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 Kriechbewegungen 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. Pflanzen, die durch die Schwerkraft wandern (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 dem 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*, *Bruquiera*, *Kandelia* (Abb. 12) usw. nehmen mit der Zeit ganz ungewohnte Ausmasse an. (siehe Seite 14 .) 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 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 von *Avicennia officinalis* (Verbenaceae), die auch zu den Pflanzen der Mangrove gehört. Ihr Hypokotyl und die Keimblätter sind aber mit steifen Haaren ausgestattet, die eine Verankerung im Schlamm ermöglichen und damit ebenfalls ungehindertes Weiterwachsen sichern.

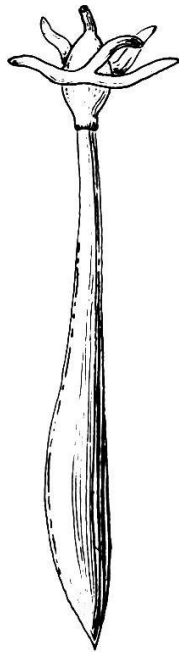


Abb. 12. Frucht von *Kandelia rhedii*. (Nach SCHIMPER 1898 2/3 nat. Grösse).

In Mitteleuropa treffen wir unter den Frühblühern viele barochore Arten an. *Nonnea lutea* und *Symphytum officinale* z. B. reifen ihre Früchte in hängenden Kelchen, aus denen sie direkt ausfallen. Bei *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 die Fruchtstiele nach dem Verblühen nicht, wie das sonst bei den meisten Kräutern und Stauden der Fall ist, verlängern sich aber postfloral 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 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.

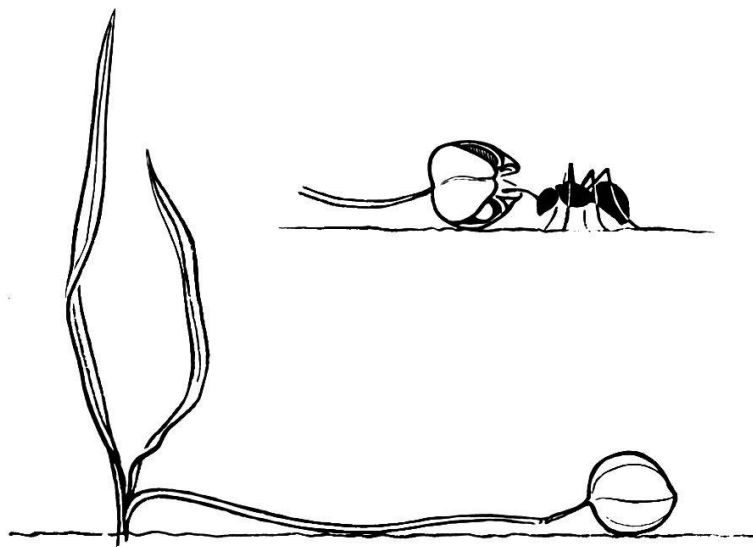


Abb. 13. *Scilla bifolia*. Der schlaffe Stengel und die reifende Frucht sind auf den Boden gesunken. Ameisen holen die mit einem Oelkörper ausgestatteten Samen aus der sich öffnenden Frucht ab. (nat.Grösse).

Die viviparen Gräser *Deschampsia 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 (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. 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 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 (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 Nordirlands verzeichnen 7,4 m/sek, ungefähr soviel wie die Alpengipfel: Säntis (2440 m) 7,7 m/sek, Sonnblick (3100 m) 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 betrug die Windgeschwindigkeit 46,1 m/sek. Ueber den Antillen erreichten Wirbelstürme sogar Geschwindigkeiten von über 55 m/sek. Derartige Windstärken sind imstande, ganze Baumstämme zu knicken oder zu entwurzeln, sowie 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 m^2 , bei 11 m/sek schon 15,2 kg und bei Höchstgeschwindigkeiten sogar bis 250 kg pro m^2 . 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. 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. Trockenere 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 geringe 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 austreuen. Diesen Feststellungen entsprechend gruppieren wir die anemochoren Arten in Flieger (Meteorochoren)¹, Bodenläufer (Chamaechoren)² und Windstreuer (Boleochoren)³.

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

A. *Flieger (Meteorochoren)*

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 Federball-, bald das Schirm- oder das Flügelprinzip zugrunde.

1 meteoros = in der Luft befindlich

2 chamai = am Boden

3 bol = werfen

a) *Ballonflieger (Cystometeorochoren)*¹

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 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 infolge ihrer 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.

Aehnliche, 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. Die Samen enthalten meist keine Reservestoffe und nur einen reduzierten Embryo. Sie sind deshalb auch sehr klein und ausserordentlich leicht. So wiegen diejenigen von

1 Cyste = Blase

Stanhopea oculata 0,003 mg, *Goodyera repens* 0,002 mg und von *Gymnadenia conopea* 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>Coralorrhiza trifida</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 charles-</i>	
<i>Epipactis palustris</i>	0,20	<i>worthi</i>	0,43

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 Uebergabe 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 ausschütten 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 ähnliche Bildungen in den Mooskapseln, ferner im Fruchtkörper mancher Myxomyceten und Gasteromyceten 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 den brasilianischen Orchideen *Wulfschlaegelia ulea*

hat ULE (1896, S. 256) festgestellt, dass die Blütenstiele nach der Befruchtung sich bis zu 10 cm verlängern. Viel stärker noch ist der postflorale Stengelzuwachs bei der Erdorchidee *Disa steirsii*.

b) *Haarschirmflieger (Trichometeorochoren)*¹

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 Luftklappen versehene Halbkugeln, sind sie ausgebreitete, einfache oder verzweigte Haare in meist pinsel-, feder- oder scheibenförmiger Anordnung und wirken deshalb aerodynamisch wohl etwas anders. Jedenfalls ist neben der Stauwirkung auch die Reibung mit den Luftteilchen an der Verzögerung ihrer Sinkgeschwindigkeit stark beteiligt.

Einige Vertreter der Gesneriaceen mit winzigen Samen besitzen Flugapparate, die nur aus wenigen, aber sehr langen Haaren bestehen. Doch genügt schon der leiseste Lufthauch, um sie wegzutragen. Sie sind nach ULBRICH (1928) die Samen von *Aeschynanthes grandiflorus (Trichosporum)*, einer epiphytisch lebenden Pflanze, aus dem tropischen Himalaya etwa 1 mm lang, linealisch und tragen 3 je 2 cm lange, weisse, seidig glänzende, einfache Haare, von denen 2 am Mikropylende und eines am Chalazalende 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.

Nach VAN DER PIJL (1972) sind auch die Bulbillen des tropischen

¹ trich = Haar

Gonanthus pumilus mit langen, als Flugapparat dienenden Haaren ausgestattet.

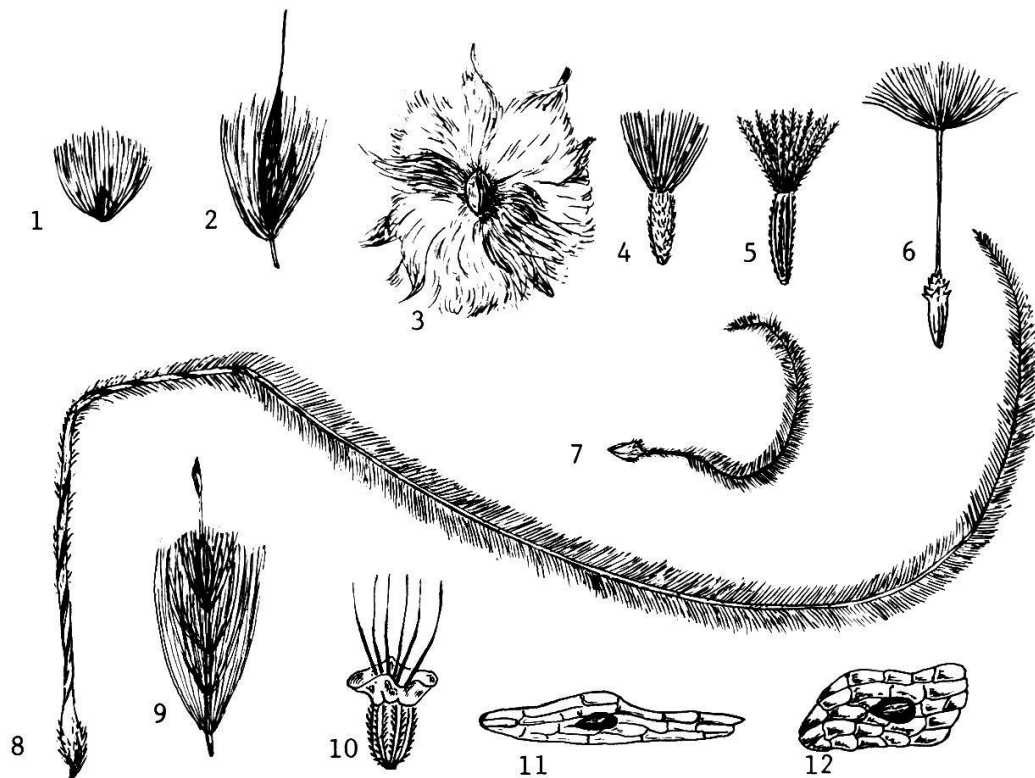


Abb. 14. Haar-Schirmflieger. 1. Same von *Salix*. (2x). 2. Frucht mit Spelzen und Teilstück der Ährenachse von *Phragmites communis*. (2x). 3. Same von *Gossypium*. (nat. Grösse). 4. Frucht mit Pappus von *Erigeron alpinus*. (2x). 5. Frucht mit Pappus von *Leontodon hispidus*. (2x). 6. Frucht mit Pappus von *Taraxacum officinale*. (2x). 7. Frucht von *Clematis alpina*. (2x). 8. Frucht mit Deckspelze von *Stipa joannis*. (1 1/2 x). 9. Frucht mit Haarschopf von *Typha latifolia*. (3x). 10. Frucht mit Kelchborsten und Aussenkelch von *Scabiosa columbaria*. (2x). 11. Same einer *Orchis*. (20x). 12. Same von *Drosera rotundifolia*. (20x).

(1. und 9. nach ULBRICH, 1928).

Manche *Stipa*-, *Aristida*- und *Pulsatilla*- Arten, *Clematis vitalba*, *Geum montanum*, *G. reptans*, *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 von *Ipomoea glandulifera* (Convulvulaceae) und die Früchte von *Heliocarpus americanus* (Tiliaceae) sind Beispiele für Verbreitungseinheiten, deren Flugapparate aus einem Haarkranz bestehen. Beim Fallen biegt sich derselbe 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

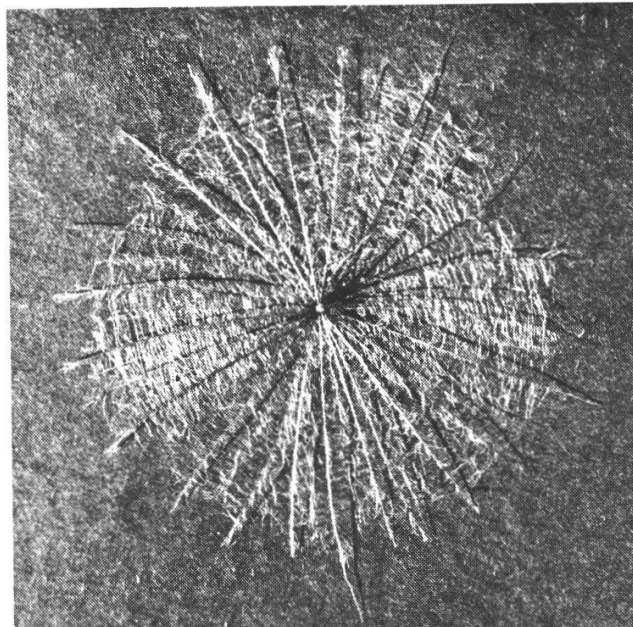


Abb. 15. Pappus vom Wiesenbocksbart (*Tragopogon pratensis*). (Aufn. CASPAR, 2x).

kommt der 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 ineinander gewebte 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 Haarstrahlen sich beim Befeuchten zusammenlegen, in den Zwischenräumen derselben gleitend aufeinander. HIRSCH (1901, S. 19) hat bei den Pappusstrahlen von *Tussilago* die grösste

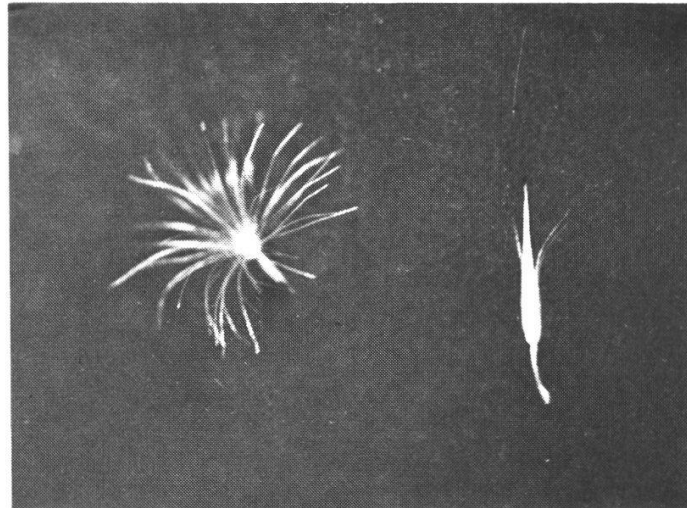


Abb. 16. Früchte von Huflattich (*Tussilago farfara*) mit bei Trockenheit entfaltetem, nach Benetzung geschlossenem Pappus. (Aufn. CASPAR, 2x).

Feuchtigkeitsempfindlichkeit gefunden. Das Zusammenlegen tritt bei der 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.

Bei *Carlina acaulis* und anderen Cynareen sind auch die Hüllblätter des Körbchens feuchtigkeitsempfindlich und schliessen die Verbreitungs-

einheiten 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. Gewöhnliche Kratzdistel (*Cirsium vulgare*). Bereitstellung und Start der Verbreitungseinheiten. (Aufn. W. HARSTRICK-Bavaria; nat. Grösse).

Bei *Silybum 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 nicht sehr gross beim Sinken.

Wie die Austrocknungstreuer, 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.



Abb. 18. Huflattich (*Tussilago farfara*) mit zur Zeit der Fruchtreife stark verlängertem Schaft. (Aufn. B.EICHENBERGER). ($\frac{1}{4}$ nat.Grösse).

Bemerkenswert ist ferner, dass die mit federschweif- oder 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 Schirmflieger 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 silvaticus</i>	0,21	<i>Pulicaria dysenterica</i>	0,36
<i>Lactuca virosa</i>	0,22		

c) Flügelflieger (*Pterometeorochoren*)¹

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 die Samen der meisten Coniferen, öffnen sich ihre Behälter durch xerostatische Klappen. Die Flugapparate kommen ausserdem 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*, *Rumex alpinus* und *Biscutella levigata* angeführt. Ihre

¹ pteron = Flügel

Fruchtstände ragen aber immerhin hoch aus der Krautschicht empor.

Viele Arten mit geflügelten Verbreitungseinheiten, so z. B. *Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *A. campestre*, *Fraxinus excelsior*, *Humulus lupulus*, *Betula*- und *Alnus*-Arten sind Wintersteher. Sie sind also auch nach dem Laubfall noch mit Verbreitungseinheiten behangen. Umgekehrt erfolgt bei *Ulmus scabra* die Verbreitung der geflügelten Früchte schon im Frühjahr, bevor das Laub sich voll entwickelt hat. In beiden Fällen wird durch die zeitliche Bereitstellung das Erfassen und damit auch der Transport der Verbreitungseinheiten durch die Winde wesentlich erleichtert.

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 Flugzeuges. An ihm sitzen symmetrisch zwei Flügel. Beim Fluge finden beständige Oszillationen um die Gleichgewichtslage statt. Als Vorbild für die Segelflugzeuge dienten jedoch die viel grösseren Samen der *Macrozanonia macrocarpa* (*Cucurbitaceae*), 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 Schwalbenwurzenzians, *Gentiana asclepiadea* (Abb. 19, Fig. 7). Ihr Schwerpunkt liegt fast in der Mitte. Die Fläche der Verbreitungseinheit beträgt bei *Paliurus spina-christi* 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* (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 Fruchtsstiels 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.

Die Verbreitungseinheiten der Esche (*Fraxinus excelsior*) sind länglich lanzettliche, flach bikonvexe Nüsse, die sich in ihrer oberen Hälfte in einen etwas verbreiterten, lanzettlichen Flügel fortsetzen. Die Nüsse messen 21 mm x 6,5 mm x 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 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.

Aehnlich verhalten sich beispielsweise noch die Früchte des aus Nordamerika 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 Uebergang zur Rotation. Innerhalb eines weitem Fallraumes 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 Ueberdruck entstehen. Die Schränkung des Flügels erhöht den aerodynamischen Nutzeffekt. In dieser Hinsicht ähnlich gebaut sind die Verbreitungseinheiten der Fichte (*Picea excelsa*), der Waldföhre (*Pinus silvestris*), der Hainbuche (*Carpinus betulus*) und der Linden (*Tilia*).

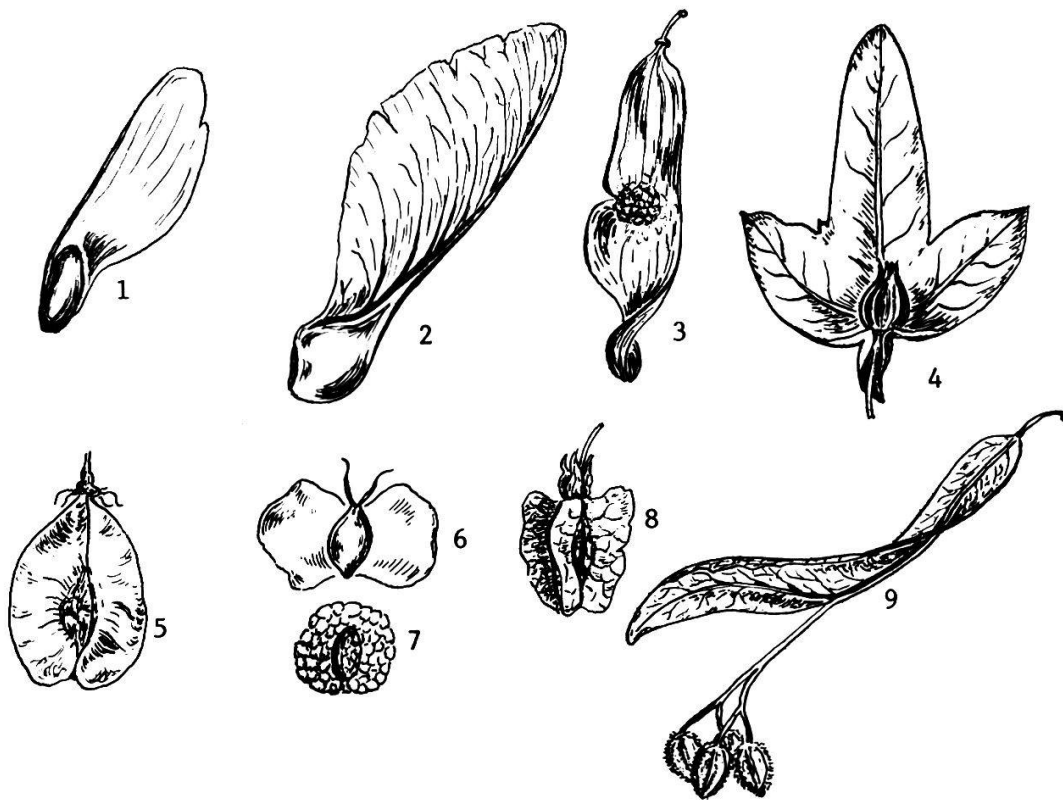


Abb. 19. Flügelflieger. Fig. 1, 2, 3, 4, 8 und 9 Drehflieger (Dynamikflieger), Fig. 5, 6 und 7 Gleitflieger. 1. Same der Fichte (*Picea excelsa*); 2x. 2. Teilfrüchtchen des Bergahorns (*Acer pseudoplatanus*); 1x. 3. Frucht des Götterbaumes (*Ailanthus glandulosa*); 1x. 4. Frucht mit Hüllblättern der Hainbuche (*Carpinus betulus*); 1x. 5. Frucht der Bergulme (*Ulmus scabra*); 3/4 nat. Grösse. 6. Frucht der Hängebirke (*Betula pendula*); 5x. 7. Same des Schwalbenwurzenzians (*Gentiana asclepiadea*); 5x. 8. Frucht mit Perianth von *Rumex intermedius*; 2x. 9. Früchte mit Hochblatt von der Sommerlinde (*Tilia platyphyllos*); 3/4 nat. Grösse.

Einen mehrflügligen Typus repräsentieren *Rumex acetosa*, *Rumex inter-
medius* (Abb. 19, Fig. 8) und Verwandte. Ihre Verbreitungseinheiten füh-
ren in der Luft ebenfalls rasche Drehungen aus.

d) *Flugweiten und Verbreitungsgrenzen*

Es ist schon oft versucht worden die Flugweiten fliegender Verbrei-
tungseinheiten 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 verfrucht, 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>	2,0 km	(BIRNER in FIRBAS 1935)
<i>Betula</i>	1,6 km	(SCHWEDHELM in FIRBAS 1935)
<i>Acer spec.</i>	4,0 km	bei 1000 m Höhendifferenz (BEAUVERD 1901)
<i>Acer pseudoplatanus</i>	5,0 km	bei 1000 m Höhendifferenz
<i>Fraxinus excelsior</i>	0,5 km	(FIRBAS 1935) (Braun-Blanquet 1913)

Theoretisch sind die Flugweiten der Verbreitungseinheiten nach
SCHMIDT(1918) um so grösser, je grösser die Windgeschwindigkeit ist. Sie
nehmen ferner umgekehrt proportional mit dem Quadrat der Sinkgeschwin-
digkeit 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 die-
jenigen mit ballon- oder schirmartigen Flugapparaten im Stadium der Ver-
breitungsbereitschaft 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. 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 pendula</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</i>	57	0,31
<i>Abies alba</i>	106	0,09
<i>Pinus silvestris</i> langfl.	43	0,55
<i>Pinus silvestris</i> breitfl.	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</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 selten überschritten. Unter Voraussetzung derselben Windgeschwindigkeit können weitere Verbreitungsgrenzen durch folgende Proportion berechnet werden:

$$X = \frac{V_g \cdot S_b^2}{S_x^2}$$

wobei V_g eine bekannte, X die gesuchte Verbreitungsgrenze bedeutet. Für S_x ist die Sinkgeschwindigkeit der Verbreitungseinheit, für die die Verbreitungsgrenze gesucht wird, und für S_b 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 SCHMIDT 1918, S. 325/26).

Beachtenswert ist ferner, dass die Verbreitungseinheiten der Wintersteher unter den meteorochoren Sträuchern und Bäumen vielfach gegen Tierfrass weitgehend geschützt sind. So bilden bei den Fichten (*Picea excelsa*) und manchen andern Coniferen die Zapfenschuppen ein gewisses Hindernis, um zu den Samen zu gelangen und bei der Waldrebe (*Clematis vitalba*) erschwert das lange, federschweifartige Flugorgan das Verzehren der Früchte durch Vögel. Auch die Früchte der Ahornarten (*Acer*) mit ihren grossen, steifen Flugorganen sind als Futter nicht beliebt. Die Eschenfrüchte (*Fraxinus*) wiederum scheinen durch unangenehme Stoffe vor Frass geschützt zu sein.

B. Bodenläufer (*Chamaechoren*)

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 Fruchtsständen 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 von der *Fedia cornucopiae* (*Valerianaceae*) 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 Sprosssteile 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 auf gleiche Weise wandern.

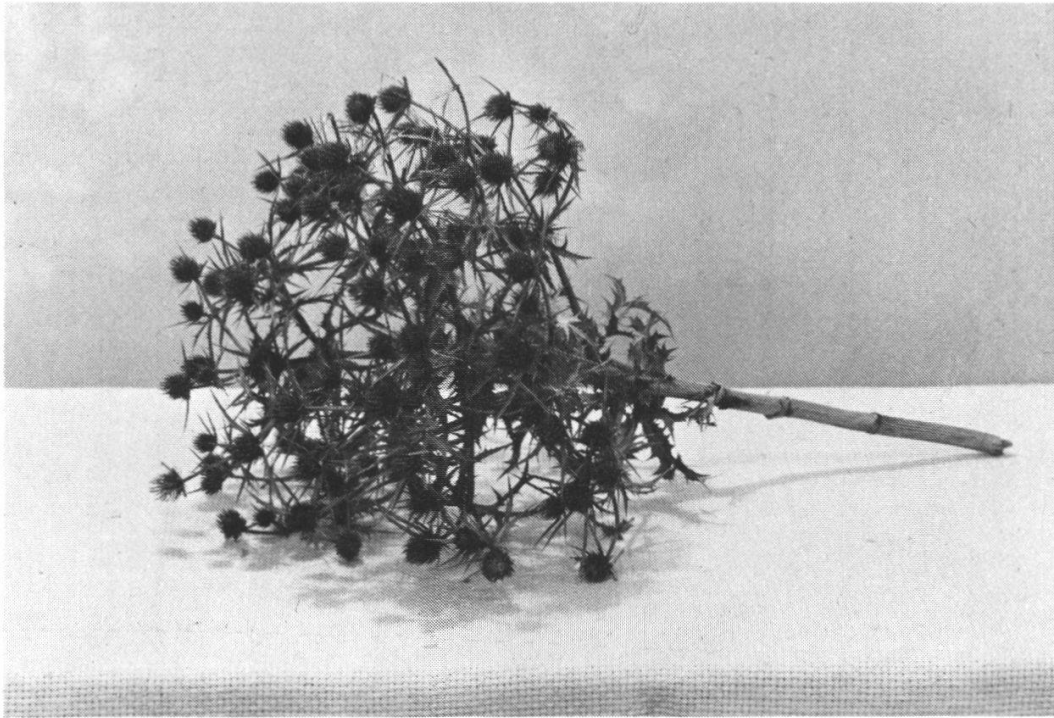


Abb. 20. *Bodenläufer*. Schirmförmiger, oberirdischer Spross des Feldmannstreu (*Eryngium campestre*), der als Ganzes vom Winde fortbewegt wird. (Aufn. CASPAR; 1/6 nat. Grösse).

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

Besonders eigenartig ist die Chamaechorie beim Sanddorn (*Hippochaë rhamnoides* ssp. *fluitans*). Er reift saftige, orangefarbige Beeren. 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 Frühling immer noch auf den Sträuchern. Sie sind dann meist ganz ausgebleicht. Der Saft der fleischigen Frucht 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* ssp. *fluitans* 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 und das fließende Wasser diese Funktion übernehmen.

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.

C. Windstreuer (*Boleochoren*)

Unter den Caryophyllaceen, Papaveraceen, Primulaceen, Scrophulariaceen, Orobanchaceen, Campanulaceen und beispielsweise auch unter den Compositen 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 schnellt er zurück und bewirkt, dass im Moment der Umkehr der Bewegung infolge des Behaarungsvermögens 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 auf-

fallenden Kleinheit ist das Gewicht der Verbreitungseinheiten im Verhältnis zu ihrer Oberfläche recht gross und bewirkt ein schnelles Sinken in der Luft.

Zu den Windstreuern sind auch manche Cruciferen wie *Draba aizoides* und *Arabis corymbiflora* zu stellen. Ihre Samen bleiben nach dem Abfallen der Fruchtklappen meist noch auf der Scheidewand sitzen und erhalten insbesondere durch Windstösse Impulse zur Fortbewegung.

DINGLER (1889, S. 64) stellte bei den 0,554 mg schweren, kegeligen, 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 *Bellis perennis* (Abb. 21), das zu den verhältnismässig wenigen Compositen gehört, deren Früchte keinen Pappus tragen. Seine Früchte sitzen vor der Verbreitung an der postfloral sich noch stark verlängernden, spitzkegelförmig endenden Blütenstandachse, die aus dem Körbchen emporragt. Das weite, flachgründige Körbchen verhindert ein direktes zu Bodenfallen der Früchte und stellt sich dem Luftstrom entgegen. Der Schaft ist nach der Blüte wesentlich erstarkt und elastisch geworden. Durch heftige Windstösse, seltener durch Tiere, die vorbeistreifen, wird er in Schwingung versetzt und streut die Früchte aus; zum Teil werden sie allerdings auch durch Luftströme 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 einen



Abb. 21. Windstreuer. Massliebchen (*Bellis perennis*). Fruchttragender Stengel versteift. (nat. Grösse).

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 Narben 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 Fruchtstiele 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 *Hyoscyamus niger* und *Hyoscyamus albus*, sowie die Kapseln mancher *Begonia*-Arten (Abb. 22). Die reifen Früchte der als "Gottesauge" bekannten Zimmerpflanze *Begonia semperflorens* z. B. hängen an langen, fadenförmigen, etwas starren Stielen von den Zweigen herab. Trotzdem sie

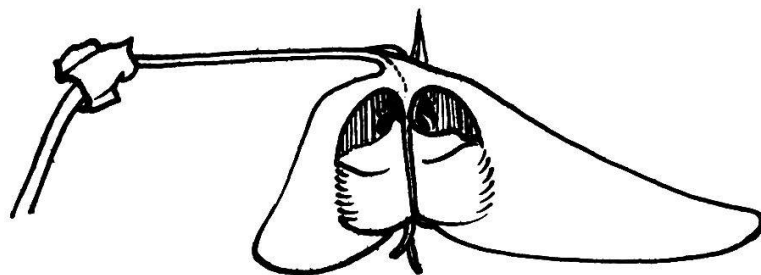


Abb. 22. Windstreuer. Geflügelte, aber sich von der Mutterpflanze nicht ablösende *Begonia*-Frucht. (nat. Grösse).

dreier 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



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. (3/4 nat. Grösse).

infolgedessen die Frucht in schaukelnde Bewegung und bewirkt, dass die winzigen, mit kleinen Stacheln besetzten Samen durch die 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. elusii* (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 heftigen Stürmen möglich. Doch liegen hierüber keine sichern Beobachtungen vor. Die zuerst von KENNGOTT (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 BÜEL).

4. Wasserwanderer (Hydrochoren)

Das Wasser wird von den Pflanzen hauptsächlich als fliessende oder strömende Masse, aber auch in 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 er 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 verschieden und fordern jede ihre besondern Anpassungen, wenn sie als Verbreitungsagentien wirken sollen. Daraus ergibt sich die Unterscheidung von nauto-¹ und ombrochoren² Pflanzen.

A. Schwimmer (*Nautochoren*)

Verbreitungseinheiten, die schwimmen, enthalten in der Regel Lufträume; viele besitzen zudem eine wasserundurchlässige Haut, oder sind unbenetzbar. Die Unbenetzbarkeit ist meistens 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 20 kg.

1 naus = Schiff

2 ombros = Regen

Allein dank ihrer U n b e n e t z b a r k e i t vermögen nach KOLPIN RAVN (1895) z. B. die Früchte von *Ranunculus reptans*, *Myosotis palustris* 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 b l a s e n f ö r m i g e S c h w i m m v o r r i c h - t u n g 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. Auch bei manchen *Carex*-Arten, so bei *C. flava*, *C. vesicaria*, *C. elata* und *C. pseudocyperus* (Abb. 24) schliesst der Fruchtschlauch grosse Luftblasen ein. 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 litoralis* und 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 *Morinda citrifolia* (Rubiaceae). Diese Pflanze besitzt eine saftige, einer Maulbeere vergleichbare, weisse Sammelfrucht, die von den Eingeborenen Indonesiens genossen wird. Die Frucht ist als Ganzes schwimm-

fähig. 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 die 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*, *Berula erecta*, *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 OHLENDORF (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 pseudocorus* (Abb. 24) sind ähnlich gebaut; letztere besitzen aber bastähnliche, prosenchymatische Epidermiszellen. Bei den Umbelliferen tritt das Schwimmgewebe als geschlossener Mantel (*Berula*) 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 erst-

genannten Pflanze fast allein die Wand aufbauen, während bei *Scirpus* eine Lage längsorientierter Bastzellen folgt, der sich eine ebenfalls bastartige quergestreckte Epidermis anschliesst. Die Frucht von *Alisma plantago-aquatica* besitzt ein äusseres Schwimmgewebe, darunter eine



Abb. 24. Samen der nautochoren *Iris pseudocorus* (links) und *Pancratium maritimum* (rechts). (Aufn. CASPAR; nat. Grösse).

prosenchymatische Steinschicht. Ähnlich sind z. B. auch die Früchte von *Sagittaria sagittifolia*, *Alnus glutinosa* und *Ranunculus sceleratus* gebaut. Bei *Sparganium ramosum* besitzt die Fruchtschale aussen eine Bastzelllage, 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 Pflanzen 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 *Carex*

paradoxa (Abb. 25, 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

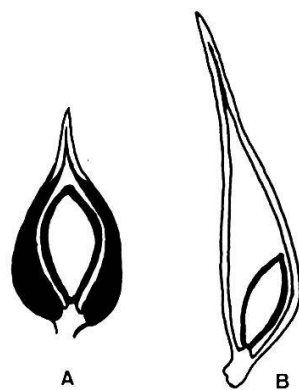


Abb. 25. Längsschnitte durch Frucht und Schlauch von *Carex*-Arten.
 A. *Carex paradoxa*. Schlauch mit luftführendem Schwimmgewebe.
 B. *C. pseudocyperus*. Schlauch mit eingeschlossenem Luftraum.
 (Nach KOLPIN RAVN; 8 x).

ist die Fruchtschale selbst sehr fest gebaut. Hier sind auch die Samen von *Nymphoides peltata* 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 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 Schwebevorrichtung, denn wenn sie entfernt werden, sinken die Samen unter. Nach FAUTH (1903) trägt zudem die schwere Benetzbarkeit der Samen noch dazu bei, dass die Oberflächenspannung des Wassers nicht durch das höhere spezifische Gewicht überwunden wird.

Mit besonders mächtig ausgebildeten 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 speciosa* und *B. excelsa*, *Terminalia catappa*, *Conocarpus erectus*, *Scyphiophora hydrolphyllacea*,

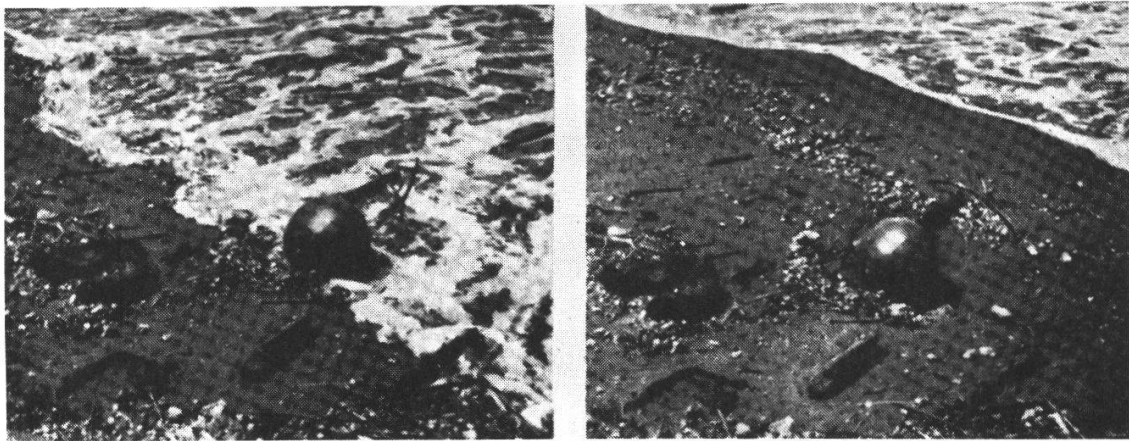


Abb. 26. Kokosnuss im Driftgut von Verlaten Eiland. 28.2.1931.
(Aus ERNST 1934).

Guettarda speciosa, *Tournefortia argentea*, *Wollastonia glabra*, *Scaevola koengii*, *Clerodendron inerme*, *Cynometra cauliflora*, *Lumnitzera racemosa* und *L. 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 *Excoecaria 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*, *Stratiotes aloides* 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 der *Deschampsia littoralis* 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 z. B. die Verbreitungseinheiten von *Acer pseudoplatanus*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior* und *Ulmus scabra*.

Die S c h w i m m f ä h i g k e i t der Verbreitungseinheiten kann mehrere Tage, bei vielen Arten sogar Wochen oder Monate lang erhalten bleiben. Schon LINNE war das Vorkommen von Früchten und Samen ameri-

kanischer 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 Schwimm-einrichtungen 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 ramosum</i>	12	<i>Comarum palustre</i>	12
<i>Sp. 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	<i>Convolvulus sepium</i>	33
	und länger		

Nach PRAEGER (1913) schwammen 15 Monate und länger:

<i>Alisma plantago-aquatica</i>	<i>Carex panicea</i>
<i>Cladium mariscus</i>	<i>C. vulpina</i>
<i>Carex flava</i>	<i>C. canescens</i>
<i>C. gracilis (acuta)</i>	<i>Rumex conglomeratus</i>
<i>C. dioeca</i>	<i>R. crispus</i>

Die Verbreitungseinheiten von *Nuphar luteum* sollen nach PRAEGER (1913, S. 18) nur 1 3/4 Wochen, und die Früchtchen von *Ranunculus flammula* 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* nach 121 Tagen, und von *Surina maritima* sogar nach 143 Tagen noch. Achänen 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 Nautochorie 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 S. 120).

B. Pflanzen, die mit Hilfe der Regentropfen wandern (Ombrochoren)

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 zu-

sammen. 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 zerstieben, schwemmen 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 Fruchtachse 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 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 (MÜLLER-SCHNEIDER, 1936), sowie bei der aus dem nordwestlichen Nordamerika nach Europa eingewanderten *Oenothera rosea*. Auch die Kapseln der südafrikanischen *Carpentaria pomeridiana* öffnen sich bei Benetzung zu prachtvollen Sterngebilden (R. GÖLDI schrift.).

Bei der Wüstenpflanze *Astericus 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 auf-

schlagenden Regentropfen leicht weggefegt werden können.

b) *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 äusseren Ende der Bauchnaht, das dadurch zu einer Schaufel wird. Einfallende Regentropfen drücken die Schaufel und den Fruchtsiel 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 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 scheindoldigen Fruchtstand, bei dem im trockenen Zustande alle Fruchtsiele über dem Achsenende

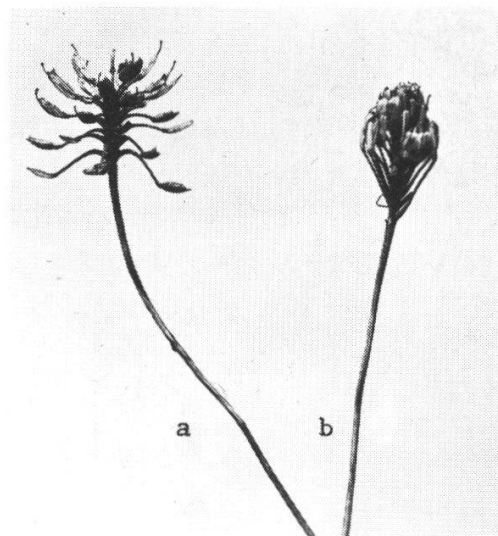


Abb. 27. Fruchtstand von *Iberis pinnata*; a) benetzt, b) trocken.
(Aus MOLINIER und MÜLLER-SCHNEIDER 1938). (1/2 nat. Grösse).

zusammenneigen und ein geschlossenes Köpfchen bilden. Bei Benetzung senken sich die s-förmigen Fruchtsiele, bis die schaufelförmigen Fruchtsiele nahezu waagerecht 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.

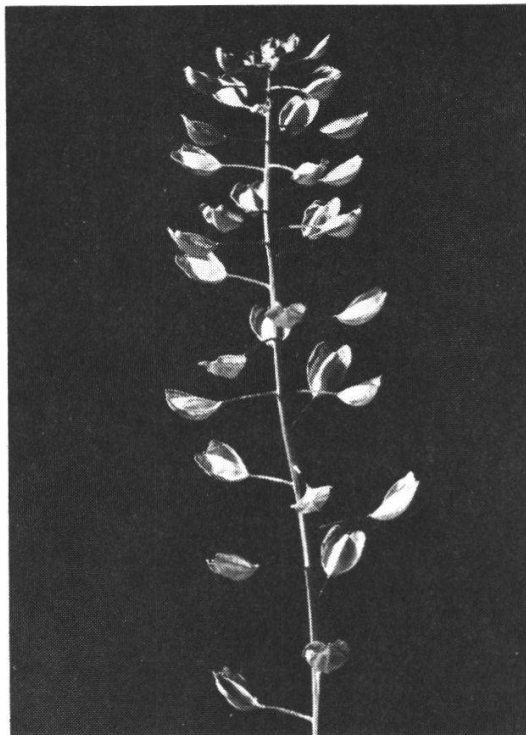


Abb. 28. Fruchtstand vom durchwachsenen Täschelkraut (*Thlaspi perfoliatum*). Früchte turbinenschaufelförmig. (Aufn. VONOW; 3/4 nat. Grösse).

Bei dem im Mai reifenden Täschelkraut, *Thlaspi perfoliatum* (Abb. 28), stehen die geflügelten Schötchen in Trauben. Der Fruchtstand ist hier nicht hygrochas wie bei *Iberis umbellata*; doch verblüfft uns auch diese Pflanze durch die Aehnlichkeit 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.

Bei dem im Sumpf wachsenden *Scutellaria galericulata* und auch bei *S. columnae* besteht der Fruchtstand aus meist paarig, einseitwendig angeordneten, zweigliedrigen Kapseln, die aus einem obern und aus 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 (KRONFELD 1886).

Auch die Kelchoberlippe von *Ocimum basilicum* ist mit einem napfförmigen Auffangorgan für Regentropfen ausgestattet. Typische Regenballisten sind ferner *Prunella vulgaris* und ihre Verwandten, ferner *Salvia viridis* und *Teucrium lamifolium*. *Prunella vulgaris*, die am weitesten verbreitete von ihnen, hat scheinnährige Fruchtstände. Die Kelche, in denen die Früchtchen stecken, sind im trockenen Zustand 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 zwei 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.

c) *Wirksamkeit der Verbreitung durch die Regentropfen*

Die Verbreitungseinheiten der Ombrochoren werden durch die Regentropfen immer nur innerhalb der nächsten Umgebung der Mutterpflanze plaziert. 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 Ombrochoren aufzufinden sind.

Im Gegensatz zu den Nautochoren spielt bei den Ombrochoren 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 (MÜLLER-SCHNEIDER 1936). Bei gewissen Mesembryanthemen aber werden die Samen schon bei einer Tropfengrösse, die einem mittleren europäischen Regenguss entspricht, 2 m und noch weiter verbreitet (IHLENFELDT 1959).

d) Strömungsschwemmlinge (Bythisochoren)¹

Von Bächen, Flüssen und Strömen werden insbesondere bei Hochwasser mehr oder weniger regelmässig Verbreitungseinheiten oft weit ins Tal hinabgetragen, wo sie dann innerhalb der Vegetationslücken der Ufer leicht Fuss fassen und während einer Vegetationsperiode oder auch länger gedeihen können. Das spezifische Gewicht spielt bei dieser Art des Transportes eine untergeordnete Rolle. Nach SCHRÖTER (1926) wächst z. B. das Alpenleinkraut (*Linaria alpina*) auf dem Linthdelta am Walensee bei 424 m, am Bodensee bei 396 m und im Wallis bei 380 m. An der Etsch wurde es bei Salurn, 220 m und am Isonzo bei Görz, 88 m ü. M., noch festgestellt. Im Churer Rheintal und Domleschg treten nach VOLK und BRAUN-BLANQUET (1938) im flussbegleitenden *Myricario-Chondrilletum* Braun-Blanquet 1938 *Erucastrium nasturtiifolium*, *Gypsophila repens*, *Linaria alpina*, *Campanula cochleariifolia*, *Poa alpina*, *Chrysanthemum halleri*, *Trifolium thalii*, *Astragalus alpinus* und gelegentlich noch andere Arten als sogenannte Alpen-schwemmlinge auf. *Impatiens glandulifera* ist nach LHOTSKA und KOPECKY (1966) an den tschechoslovakischen Flusssystemen der Svitava, Svatka und oberen Odra als Strömungsschwemmling zu betrachten. Aufgrund von eingehenden Untersuchungen des Driftgutes am Mittellauf des Kongo kam STOPP (1956) jedoch zum Schluss, dass der fluviatilen Hydrochorie (Bythisochorie) keine nennenswerte Bedeutung zukommt.

5. Tierwanderer (Zoochoren)

Wir kennen die grosse Bedeutung der Tiere für die Bestäubung der Blüten. Sie werden durch leuchtende Farbe, starke Düfte und kräftige Nahrung angelockt, oder finden Schutz zwischen den Blütenorganen. Gestalt und Anordnung der Blütenteile, oft sogar besondere Mechanismen, bedingen ihre

1 bythis = sinken

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. Nur grosse Arten wie z. B. die Wanderheuschrecken (*Pachytillus migratorius*) kommen für deren Transport in Frage. Auch die Regenwürmer sollten diesbezüglich noch näher untersucht werden.

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 bei den zoochoren Arten. Daraus ergeben sich naturgemäss auch Schwierigkeiten für das Erfassen, Beschreiben und Einteilen derselben aufgrund bestimmter Prinzipien.

Aufgrund der systematischen Zugehörigkeit der Agentien unterscheidet man Mammaliochoren (HEINTZE 1932), Ornithochoren (Spinner ex HEINTZE 1932), Saurochoren (BORZI 1911), Ichthyochoren (HEINTZE 1932), Myrmekochoren (SERNANDER 1906) und Gastropodochoren (MÜLLER-SCHNEIDER 1963) je nachdem Säugetiere, Vögel, Reptilien oder Schnecken den Transport der Samen bewirken. Weil unter den Säugetieren der Tropen die Flughunde eine wichtige Rolle als Samenverbreiter spielen, wurde von

VAN DER PIJL (1957) auch der Ausdruck der *Chiropterocho-
ren* geschaffen. SERNANDER (1927) fasst diejenigen Arten, deren Dias-
poren von Mäusen verschleppt werden, unter dem Begriff *Gliro-
cho-
ren* zusammen. Weil auch Lumbriciden Samen transportieren (siehe
S.132) können, müsste man der Vollständigkeit halber auch noch den Begriff
Lumbricidochoren einführen. Diese Einteilung der zoocho-
ren Arten gibt jedoch nur eine Uebersicht über die Agensgruppen, die an
der Verbreitung der Verbreitungseinheiten beteiligt sind. Ueber die Ver-
breitungsmodi und die Anpassungen der Pflanzenarten im Hinblick auf die
Verbreitung gibt sie keine Hinweise. Zudem ist es heute noch unsicher, ob
es Pflanzen gibt die z. B. nur durch Säugetiere, Vögel, Reptilien oder
Schnecken verbreitet werden. Einzig die mit einem Elaiosom ausgestatteten
Myrmekochoren werden anscheinend nur oder hauptsächlich durch Ameisen
transportiert.

Wir ziehen es deshalb vor, die Einteilung der Zoochoren aufgrund der
verbreitungsbiologischen Anpassungen sowie der Verbreitungsmodi vorzuneh-
men und unterscheiden:

A. *Pflanzen, deren Verbreitungseinheiten nur zufällig der Vernichtung
durch die Agentien entgehen (Dysochoren)*¹

Die Verbreitungseinheiten der Pflanzen, die dysochor verbreitet wer-
den, enthalten reichlich Nährstoffe in Form von Fetten, Eiweiss oder
Kohlehydraten und bilden deshalb wichtige Nahrungsquellen für die Tier-
welt. Weil die Tiere ihren Inhalt benötigen, zerstören sie dieselben zwar
meist, wenn sie sich ihrer bemächtigen, doch geht ihnen besonderer Umstän-
de wegen dabei oft auch ein Teil 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 um-
herschmeissen und die Fruchtstände erschüttern. Auf diese Weise können

1 dys = miss

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 dabei.

Viele Tiere, namentlich die Ernteameisen des Mittelmeergebietes (*Aphaenogaster* und *Messor*), die Spechtmeise (*Sitta europaea*), die Häher (*Garrulus* und *Nucifraga*), gewisse Spechte (*Dryobates major*), Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*), der Siebenschläfer (*Glis glis*), die Haselmaus (*Muscardinus avellanarius*), die Waldmaus (*Apodemus silvaticus*), 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). Eichhörnchen benützen vielfach Höhlungen unter Baumwurzeln als Versteck. Der Hamster trägt seine Ernte wie die Ernteameise 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: *Aegilops ovata*, *Ae. triaristata*, *Avena bromoides*, *A. barbata*, *Scleropoa rigida*, *Stipa gallica*, *Muscari neglectum*, *Iris chamaeiris*, *Cerastium pumilum*, *Alyssum calycinum*, mehrere *Medicago*- und *Trifolium*-Spezies, *Trigonella monspeliaca*, *Scorpiurus subvillosus*, *Ornithopus com-*

pressus, *Hippocrepis unisiliquosa*, *Erodium cicutarium*, *Helianthemum salicifolium*, *Cistus monspeliensis*, *C. albidus*, *Fumana ericoides*, *F. viscida*,



Abb. 29. Durch den Kleiber (*Sitta europaea*) in Baumrinde eingeklemmte Früchte der Hasel (*Coryllus avellana*) und der Sonnenblume (*Helianthus annuus*). (Aufn. NIESTLE-BAVARIA; 1/2 nat. Grösse).

Euphorbia segetalis, *Sideritis romana*, *Thymus vulgaris*, *Rosmarinus officinalis*, *Bellis silvestris*, *Tyrinnus leucographus*, *Carduus pycnocephalus*, *Hedypnois cretica* und *Crepis nemausensis* (MÜLLER-SCHNEIDER 1933). Weitere Samentransporte durch Ernteameisen beobachtete z. B. auch SERNANDER (1906). Die Samen komplizierter Verbreitungseinheiten werden in der Regel erst im Nest von ihren Hüllen befreit und die Abfälle in Form von regelrechten 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 Ver-

fasser (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 (MÜLLER-SCHNEIDER 1932). Am 22.8.1931 wurden daselbst bei sonnigem Wetter von 16.05 - 16.20 Uhr 32 Verbreitungseinheiten eingetragen.

ESCHERICH und LUDWIG (1898) stellten in ihren Nestern Verbreitungseinheiten von *Panicum sanguinale* und *Stellaria media* fest. Nach 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.

Ausser *Messor* und *Tetramorium* stapeln in den Mittelmeerländern und Teilen Asiens auch einige Arten der Gattung *Pheidole* Samen als Vorräte in ihren Nestern auf.

In Amerika (Texas) sind *Pogonomyrmex barbatus* und *Ephebomyrmex imberbicus* Ernteameisen. *Pogonomyrmex barbatus* sammelt nach COOK (zit. in SAYO 1922) mit Vorliebe die Verbreitungseinheiten der Nadelgräser *Aristida obliquantha* und *A. stricta*. Ferner auch diejenigen von *Buchloë dactyloides*, *Panicum*, *Croton*, *Paspalum*, *Polygonum*, *Eragrostis*, *Euphorbiaceae*, *Malvaceae* usw.

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 diese Pflanzen sind folgende:

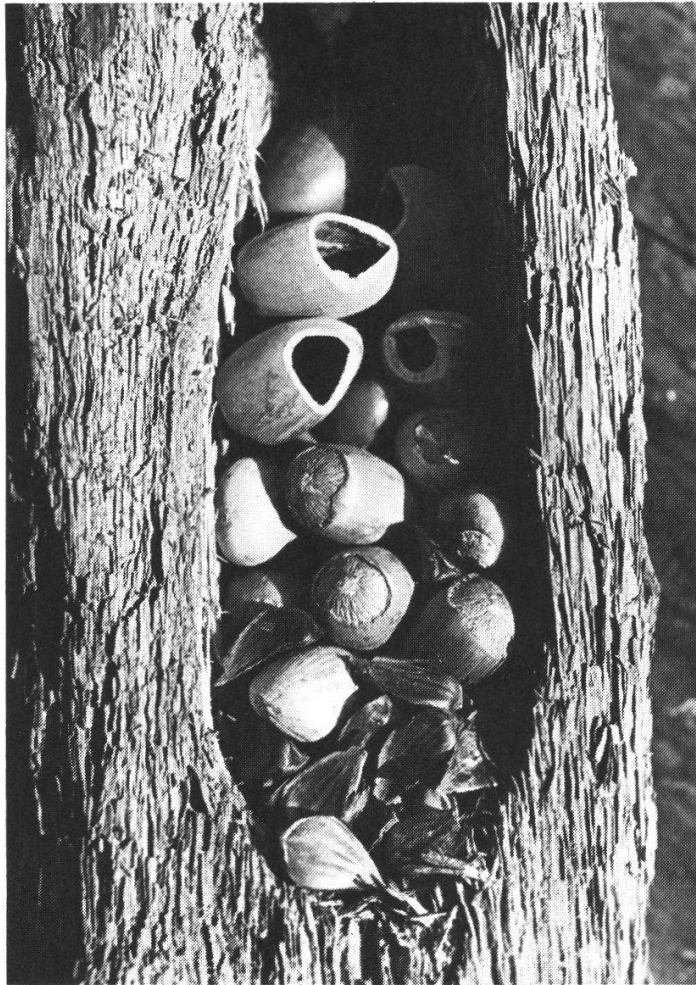


Abb. 30. Depot einer Waldmaus (*Apodemus silvaticus*) in einer Zwergspechthöhle. Inhalt: 28 Bucheckern, 6 Eicheln und 17 Haselnüsse.
(Aufn. NIESTLE-BAVARIA; 2/3 nat Grösse).

Pinus cembra. - Die Zapfen lösen sich mitsamt den Samen im Frühjahr von den Zweigen ab, werden zum Teil aber schon im Herbst von den Tieren auf den Bäumen abgeholt. Die Samen sind im Gegensatz zu denjenigen der europäischen *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 An-

wesenheit von Stärke, die den übrigen Nadelholzsamen fehlt auffällig. Als Verbreiter wirken hauptsächlich der Mensch, das Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*), die Haselmaus (*Muscardinus avellanarius*), der Grosse Buntspecht (*Dryobates major*) und der Nusshäher (*Nucifraga caryocatactes*). Der Nuss-
häher trägt bis 60 Samen in seinem Schlund fort, würgt sie wieder aus und legt im Herbst unter Steinen Vorräte davon an. Ausserdem trifft man oft weggeworfene Zapfen, die noch unversehrte Nüsschen enthalten. Im Norden sind sie die Hauptnahrung der Zobel (*Mustela zibellina*).

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 Endokarp ist ölreich und enthält auch Eiweiss. Die Reife erfolgt von Ende September bis Ende Oktober. Als Verbreiter wurden, abgesehen von Menschen, Eichhörnchen, Mäuse, Siebenschläfer, Raben- und Nebelkrähen (*Corvus*) beobachtet.

Die Rabenkrähen fliegen zuweilen mit einzelnen Nüssen im Schnabel weg, um sie über hartem Grund fallen zu lassen, auf dem dann die Schalen zerbrechen und die begehrten Nusskerne freigeben. Selbst beobachtete derartige Transporte erfolgten von einem Baum zum nächsten, rund 200 m entfernten, Bahnkörper.

Auch die zu den Juglandaceen gehörenden nordamerikanischen Hickory-Bäume produzieren harte Nüsse, deren Kerne bei den Menschen und manchen Tieren beliebt sind.

Corylus avellana. - Ende August bis Mitte Oktober fallen die Früchte aus dem Fruchtkelch 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. Wichtige Verbreitungsagentien sind die Menschen, Eichhörnchen, Mäuse, Siebenschläfer, Häher und Kleiber. Ein Nusshäher transportiert 8 - 15 Nüsse pro Flug und unter günstigen Umständen rund 4'000 Stück pro Tag.

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 z. B. Eichhörnchen, Wildschweine, Schlafmäuse, Waldmäuse, Ringeltauben, Buntspechte, Berg- und Buchfinken, Kernbeisser und Kleiber.

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 hauptsächlich durch Menschen, Eichhörnchen, Siebenschläfer, Mäuse, Krähen, Rabenkrähen 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, Spechtmeisen, Kleiber und Ringeltauben holen die Früchte auf den Bäumen ab. Der Eichelhäher trägt dabei auf einmal bis 8 Stück in seinem Schlund fort. Was nicht abgeholt wird, fällt auf den Boden und wird gelegentlich noch von Mäusen, Wildschweinen und Enten verschleppt.

In Amerika legt auch ein Teil der Sammel- und Bindspechte Vorräte an. Der Rotkopfspecht (*Melanerpes erythrocephalus*), dessen Nahrung zur Hälfte aus Eicheln und andern Früchten besteht, benützt natürliche Höhlungen als Verstecke und tarnt sie. Der Eichelspecht (*Melanerpes formicivorus*) hackt Löcher, sogenannte Eichelbecher, in die Rinde von Eichen und Nadelbäumen um die Vorräte unterzubringen.

Ferner sind viele Arten mit fleischigen Früchten nicht nur endo- (siehe S.122) sondern auch dysochor. So befinden sich in den Depots von Waldmäusen (*Apodemus silvaticus*) neben Nüssen und Getreidekörnern nicht selten auch Steinkerne von *Prunus*-Arten; in den afrikanischen Tropen bemächtigen sich die Menschen und Schimpansen z. B. der nährstoffreichen Samen der Brotfruchtbäume (*Treculia*).

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.

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 dysochorem Weg verbreitet werden. So tragen der Fichtenkreuzschnabel (*Loxia curvirostra*), der Grosse Buntspecht (*Dryobates major*) und das Eichhörnchen samenhaltige Zapfen der Fichte (*Picea excelsa*), und der Föhrenkreuzschnabel (*Loxia pityopsittacus*) solche von *Pinus* fort und lassen sie oft fallen, bevor sie dieselben 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 Verzehrsers in noch keimungsfähigem Zustande wieder verlassen können, wie beispielsweise Untersuchungen von KEMPSKI (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 gefüttert hatte, fand er keimfähige Samen von *Rumex acetosella* und *Chenopodium album*. Aehnliche 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 hiefür speziell ausgebildeten Kaugen. Von eigentlicher endochorer Verbreitung (siehe Seite 115) darf hier noch kaum gesprochen werden.

Wir erwähnen ferner noch, dass z. B. Vögel, die noch unversehrte Samen oder Brutkörper im Schlund oder Kropf 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 dysochoren 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 **W i r k s a m k e i t** der Dysochorie hat sich ergeben, dass sie wenigstens bei vielen grossamigen Arten vollkommen genügt, um ihnen ihr Areal zu sichern und sofern die Verhältnisse es gestatten, auch zu vergrössern. Besonders eindrücklich zeigt uns dies die Besiedlung des Gebietes an der obern Waldgrenze in den Alpen mit Arven (*Pinus cembra*). Der Förster hat grosse Mühe sie 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

Spechtmeisen und die kleinen Säuger im allgemeinen nur eine Verbreitung 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 über Samentransporte durch Vögel verdanken wir 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 benötigen 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.

SUTTER und AMMANN (1953) beobachteten Transporte von Arvennüsschen durch Nusshäher aus dem Oberengadin ins südliche Bergell über Distanzen von 10 - 12 km und SWANBERG (1951) konnte feststellen, dass die schwedischen Nusshäher nur in 86 von 100 Fällen auf der Suche nach versteckten Haselnüssen (*Corylus avellana*) erfolgreich waren. KRÄMER (1967), der ein Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*) beim Plündern der Verstecke in einem Fichtenwald des schweizerischen Mittellandes beobachten konnte, sah, dass nur 11 von 17 Grabungen erfolgreich waren und untersuchte darauf die 6

Stellen, an denen es nichts gefunden hatte. An zweien davon fand er nichts, an dreien stiess er etwas tiefer oder dicht daneben auf Bucheckern (*Fagus*-Früchte) und an der sechsten auf einen Kieferzapfen. Nach CAHALANE (1942) fanden amerikanische Eichhörnchen (*Sciurus niger rufiventer*) im Laufe eines Winters 99 % der selbst vergrabenen Nüsse wieder. Bei Waldmäusen (*Apodemus silvaticus*) konnten Transportdistanzen bis zu 50 m und bei Gelbhalsmäusen (*Apodemus flavicollis*) bis zu 80 m festgestellt werden (MOHR 1950). Ernteameisen sammeln im Umkreis von bis zu 100 m Verbreitungseinheiten ein.

Es scheint jedoch, dass nicht alle Tiere, die sich des nahrhaften Inhalts gewisser Samen bemächtigen, auch wesentlich zu deren Verbreitung beitragen. Der Palmendieb (*Birgus latro*), ein Einsiedlerkrebs, der auf die Kokospalmen klettert und mit seinen kräftigen Scheren Kokosnüsse abschneidet, öffnet dieselben am Ort wo sie hingefallen sind. Er kann sie höchstens etwas verschieben, niemals aber wegtragen. Auch Tiere wie das Wildschwein (*Sus scrofa*) und das Rotwild (*Cervidae*) sind vermutlich als Verbreitungsagentien der Dysochoren wenig wirksam. Ja, es scheint bei manchen Arten, als wollten sie ihnen ihre Samen verbergen, indem sie diese durch das fallende Laub bald tarnen und zudecken.

B. Mundwanderer (*Stomatochoren*)¹

a) Verbreitungseinheiten mit Oelkörper

Schon MOGGRIDGE, LAGERHEIM, KUNTZE, LUNDSTRÖM und ROBERTSON (SERNANDER 1906, S. 4) haben beobachtet, dass gewisse Ameisenarten wie *Lasius niger*, *L. fuliginosus* und *Myrmica rubra*, Samen mit grossen Nabelschwielen eintragen. LAGERHEIM stellte dann als erster Oel in den Anhängseln von *Viola*-Samen fest und vermutete, dass dasselbe auf die Ameisen anlockend wirke.

¹ stoma = Mund

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. Er führte für sie die Bezeichnung Oelkörper oder Elaiosomen ein.

Nach BRESINSKY (1963) enthalten sie mit wenigen Ausnahmen Fett, Zucker und Rizinolsäure. Ausserdem meist noch die Vitamine B₁ und C. Verhältnismässig selten ist auch etwas Stärke vorhanden. Kein Fett enthalten z. B. die Elaiosomen von *Melica nutans*, *Luzula campestris* und *Veronica hederifolia*, keinen Zucker diejenigen von *Carduus nutans*, *Polygala amarella*, *Viola elatior* und *V. lutea*. Die Rizinolsäure bewirkt die eigentliche Anlockung der Ameisen. Um die Wirkung der Elaiosomen als Verbreitungsmittel zu prüfen, legte SERNANDER von vielen Pflanzen Verbreitungseinheiten mit und ohne Elaiosomen auf Ameisenstrassen 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 Uppsala mit *Formica rufa* (1901, S. 264 und 265).

Uebriggeblieben:

nachmittags (Std.,Min.) 1,47 1,48 1,50 1,52 1,53 1,55 1,58

<i>Chelidonium majus</i> ,							
Samen mit Oelkörper	10	6	4	4	4	2	2
<i>Chelidonium majus</i> ,							
Samen ohne Oelkörper	10	10	10	10	9	7	7
<i>Helleborus foetidus</i> ,							
Samen mit Oelkörper	10	7	5	4	1	1	0
<i>Helleborus foetidus</i> ,							
Samen ohne Oelkörper	10	8	6	5	1	0	0
<i>Helleborus foetidus</i> ,							
Oelkörper allein	10	10	6	4	0	0	0

nachmittags (Std.,Min.) 1,59 2,0 2,2 2,3 2,10 2,35 2,55 3,31

<i>Chelidonium majus</i> ,								
Samen mit Oelkörper	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Chelidonium majus</i> ,								
Samen ohne Oelkörper	6	5	4	4	3	1	1	0
<i>Helleborus foetidus</i> ,								
Samen mit Oelkörper	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Helleborus foetidus</i> ,								
Samen ohne Oelkörper	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Helleborus foetidus</i> ,								
Oelkörper allein	0	0	0	0	0	0	0	0

2. Experiment mit Samen von *Moehringia muscosa* und *Helleborus purpurascens*, ausgeführt am 27.5.1903 bei Genua mit *Lasius cf. niger*.
Bewölkt, kühl, Boden vom Regen durchtränkt (1906, S. 43).

Uebriggeblieben:

nachmittags (Std., Min)	4,52	4,53	4,54	4,55	4,58	4,59	5,0	5,1	5,4	5,5	6,2
<i>Moehringia muscosa</i> , Samen mit Oelkörper	10	10	8	5	4	3	2	1	1	0	0
<i>Moehringia muscosa</i> , Samen ohne Oelkörper	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 noch weggetragen, von denen er die Elaiosomen entfernt hatte. Diejenigen ohne Oelkörper scheinen aber dem Ameisenvolk keinerlei Nutzen mehr zu bieten, denn schon SERNANDER selbst (1906) stellte fest, dass Samen von *Corydalis nobilis*, *C. intermedia*, *Chelidonium majus*, *Viola suavis*, *V. pubescens*, *Rosmarinus officinalis*, *Veronica hederifolia* die kein Elaiosom mehr besaßen, durch *Lasius niger*-Arbeiterinnen wieder aus dem Nest entfernt wurden.

Ferner konnte der Verfasser beobachten, wie eine *Camponotus cruentatus*-Arbeiterin eine Teilfrucht von *Rosmarinus officinalis* aus dem Nest beförderte (MÜLLER-SCHNEIDER 1933) sowie ausgebeutete Samen von *Chelidonium majus* durch *Myrmica rubra* und solche von *Scilla bifolia* und *Veronica hederifolia* in besonders grosser Zahl durch *Lasius emerginatus*-Arbeiterinnen aus dem Nest trugen, nachdem sie die Elaiosomen abgetrennt hatten. Vor einem Nesthaufen von *Formica rufa* in 3 - 9 m Entfernung, von *Lasius emerginatus* ausgebeutete Samen wurden bald ergriffen, vom Nest noch weiter weggetragen und auch seitlich der Ameisenstrassen fallen gelassen (MÜLLER-SCHNEIDER 1971).

Als Beispiele von Pflanzen, deren Verbreitungseinheiten mit einem Elaiosom ausgestattet sind (Abb. 31 und 32), seien noch genannt: *Melica nutans*, *M. uniflora*, *Carex digitata*, *C. ornithopoda*, *Luzula pilosa*, *L. forsteri*, *Colchicum autumnale*, *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*, *Symphytum bulbosum*, *Borago officinalis*, *Nonnea lutea*, *Pulmonaria maculosa*, *Ajuga reptans*, *A. iva*, *Lamium album*, *L. maculatum*, *Melampyrum arvense*, *M. silvaticum*, *Veronica agrestis*, *V. polita* und *Centaurea montana*.



Abb. 31. Same mit weissem, gekrümmten Elaiosom von *Corydalis cava*.
Noch auf einer der beiden Fruchtklappen sitzend. (Aufn. CASPAR, 2x).

In morphologischer Hinsicht sind die Elaiosomen, wie insbesondere SERNANDER (1906) dargetan hat, bei den einzelnen Arten verschiedenen Ursprungs. Bei der nordischen *Puschkinia* fehlen eigentlich differenzierte Elaiosomen; 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 aus einem Teil der Infloreszenz hervor. VAN LEEUWEN (1927) entdeckte sogar zwei tropische, epiphytisch lebende Orchideenarten, nämlich *Acriopsis javanica* und *Dendrochilum pallideflavescens*, die durch Ameisen verbreitet werden. Die Samen von *Dendrochilum* sind viel grösser als diejenigen von anderen epiphytischen Orchideen; an beiden Seiten sind sie lang ausgezogen, das eine Ende ist kolbenförmig angeschwollen, und die Zellen dieses Teiles sind mit sehr grossen Oeltropfen dicht gefüllt. In den übrigen Zellen befinden sich Oeltropfen, aber diese sind klein und nur gering an Zahl.

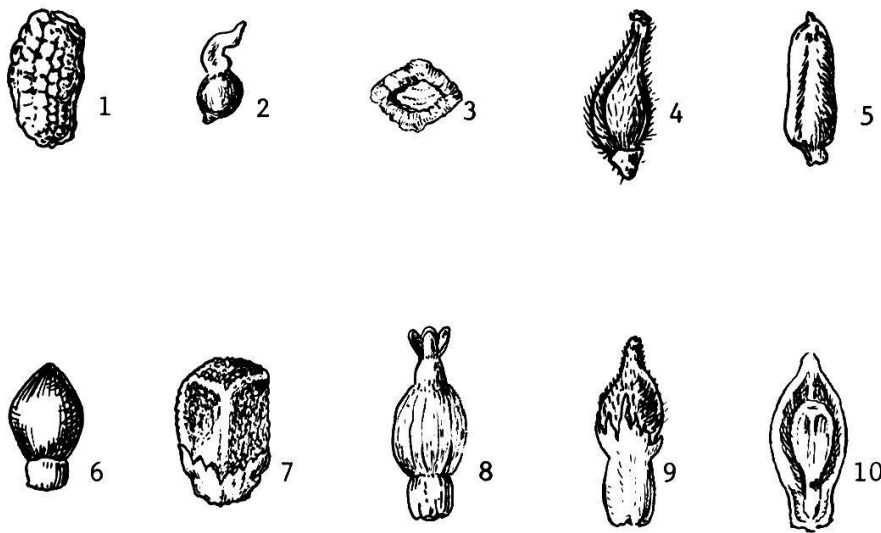


Abb. 32. Verbreitungseinheiten von Mundwanderern mit Oelkörper.

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

Ausser durch die Ausbildung von Elaiosomen zeichnen sich die stomatochoren Pflanzenarten noch durch weitere Eigentümlichkeiten aus. Die meisten blühen und fruchten frühzeitig im Jahr, also zu einer Zeit da ihre Verbreitungsagentien die regste Tätigkeit entfalten. Herbstblüher wie *Colchicum autumnale* und *Cyclamen europaeum* (s.S.113) reifen ihre Früchte erst im Sommer des folgenden Jahres und erreichen so den nötigen Kontakt mit den Ameisen. Ferner sind viele Arten primär autochor, so manche *Viola*-, *Euphorbia*- und *Mercurialis*-Arten, oder barochor wie *Scilla bifolia*, *Hepatica trilobea*, *Primula vulgaris*, *Ornithogalum umbellatum* und andere. Die reifen Verbreitungseinheiten werden somit den Ameisen direkt auf den Boden gelegt und sind ihnen dadurch leicht zugänglich. Kaum sind sie abgefallen oder haben sich die Kapseln geöffnet, so werden sie auch schon von den mit einem feinen Geruch-, Geschmack- und Tastsinn ausgestatteten Tierchen gewittert und abgeholt. Pflanzen deren Früchte mit einem Elaiosom ausgestattet sind, aber nicht auf den Boden abgelegt oder ausgestreut werden, sind z. B. *Lamium album* und *L. purpureum*. Trotzdem werden auch ihre Früchtchen von den Ameisen gefunden. Sie klettern an den Stengeln hoch und ziehen dieselben mühsam aus den glockenförmigen, aufrecht-waagrecht 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. STÄGER (1924) hat zudem festgestellt, dass die Oelkörper mancher *Thesium*-Früchte von den Ameisen schon unterwegs verzehrt werden.

b) Verbreitungseinheiten mit Pulpa

Auf prinzipiell dieselbe Weise wie bei den Pflanzen, die Oelkörper 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 Oelkörper ausgestattet sind, als auch solche,

wie *Th. rostratum* mit gelben, saftigen Steinfrüchten. Auf die Früchte von *Th. rostratum* sind die Ameisen ebenfalls erpicht. Dasselbe gilt auch für die gelben bis orangefarbenen Beeren von *Daphne striata*. In den Kapselfrüchten von *Cyclamen europaeum* hingegen sitzen die klebrigen, bei *Formica*-Arten beliebten Samen auf einer erbsengrossen, pulpaartigen, orangefarbenen Placenta (Abb. 33), die auch abgetragen wird (MÜLLER-SCHNEIDER 1963).

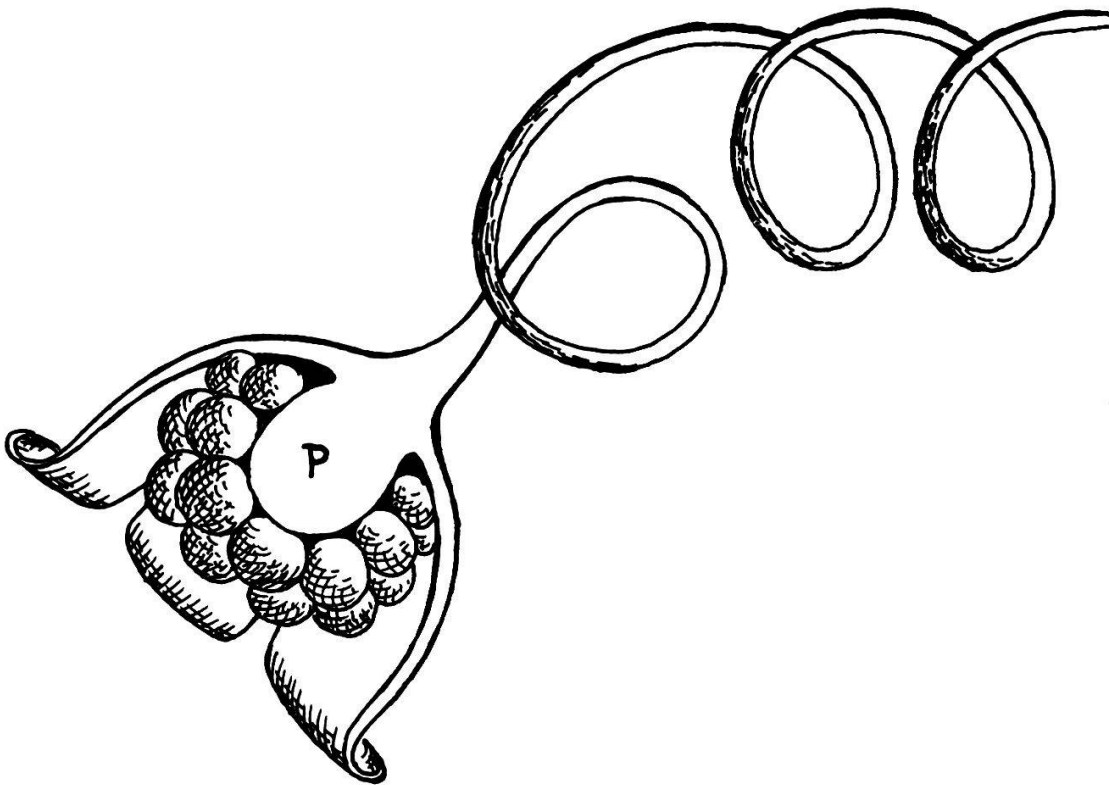


Abb. 33. Längsschnitt durch eine offene Frucht von *Cyclamen europaeum*.
P: Placenta = Elaiosom (4x).

Nach 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 kunstge-

recht ausgesät und hochgezogen. ULE konnte feststellen, dass die Zusammensetzung der Gärten je nach Ameisenart verschieden ist. Die Ameise *Camponotus femoratus* 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*, der Piperacee *Peperomia nematostachya*, der Gesneriacee *Codonanthe uleana* und von *Phyllocactus phyllanthus*. Kleinere, aber eleganter gebaute Gärten stellen die Azteca-Arten (*A. traili*, *A. ulei* und *A. olitrix*), 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 Solonacee *Marckea 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 *Phyllocactus phyllanthus* und *Peperomia nematostachya* wohl auch an andern Stellen vorkommen, während die übrigen 12 Arten ausschliesslich nur in den Ameisengärten zu finden sind. Auch KUNTZE (1877) erwähnt schon, dass in Südamerika die Ameisen die Samen von *Carica papaya* verschleppen. 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 WINKLER (ULBRICH 1928, S. 115) beobachtete, wie die fleischigen Arillargebilde an den Samen der *Blighia*-Arten und anderer Sapindaceen stets von Ameisen abgenagt waren. Von den javanischen Stomatochoren tragen die Rubiaceen *Myrmecodia echinata* und *Hydnophytum formicarum* Beerenfrüchte. Die Zellen ihrer Samenschalen und des weichen Fruchtfleisches enthalten nach VAN LEEUWEN (1929) ebenfalls reichlich Oeltropfen.

Im Gegensatz zu den farbenprächtigen, fleischigen Verbreitungseinheiten, die hauptsächlich durch Vögel und Säuger verbreitet werden (siehe S. 123), sind die Elaiosomen oder beerenartigen Früchte weiss, oder gelb bis orange gefärbt, was mit dem Fehlen des Farbsinnes bei den Ameisen im Zusammenhang stehen dürfte, indem für das Ergreifen derselben einzig Helligkeitsunterschiede von Bedeutung sind.

Als Verbreitungsagentien sind bei den mitteleuropäischen Pflanzen hauptsächlich *Lasius*-, *Formica*-, *Camponotus*- und *Myrmica*-Arten tätig. Das Elaiosom von *Chelidonium majus*, *Corydalis*, *Melampyrum* und *Veronica* scheint vollständig verzehrt zu werden. Bei *Carex* und *Thelygonum* bleibt nach SERNANDER (1906, S. 386) ein mehr oder weniger durchbrochenes Häutchen zurück. Harte Elaiosomen, wie diejenigen von *Melica*, scheinen unregelmässig, aber immer tief und kräftig angegriffen zu werden.

Die Stomatochorie 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 (Endochoren und Hemiendochoren)¹

Der hervorragende Pflanzengeograph 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, 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 z. T. auch durch intensive Gerüche auffallen, in den Darmkanal aufgenommen und transportiert. Wir können daher Darmwanderer ohne und Darmwanderer mit speziellen Anlockungsmitteln unterscheiden.

1 endon = drinnen

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 Zustand mit dem Kot 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 endochor 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 Früchte von *Chrysanthemum*. 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 Kräuter	S c h a f		R i n d		
	Keim- fähigkeit vorher	Abgang (Durch- schnitt)	Keim- fähigkeit nachher	Abgang (Durch- schnitt)	Keim- fähigkeit nachher
	%	%	%	%	%
<i>Agrostemma githago</i>	68	47	22	55	6
<i>Anthemis arvensis</i>	8	36	0	46	0
<i>Atriplex hortensis</i>	95	25	54	47	36
<i>Bromus secalinus</i>	0	26	0	26	0
<i>Centaurea cyanus</i>	46	12	0	8	0
<i>Chenopodium album</i>	32	19	26	24	22
<i>Delphinium consolida</i>	0	44	0	49	0
<i>Fumaria officinalis</i>	10	20	7	19	5
<i>Galium aparine</i>	23	14	0	25	0
<i>Geranium pusillum</i>	97	74	11	78	7
<i>Lithospermum arvense</i>	26	49	24	0	0
<i>Myosotis arvensis</i>	72	59	13	43	5
<i>Papaver somniferum</i>	98	55	7	44	3

Namen der Kräuter	Keim- fähigkeit vorher %	Abgang (Durch- schnitt) %	Keim- fähigkeit nachher %	Abgang (Durch- schnitt) %	Keim- fähigkeit nachher %
<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 MÜLLER-SCHNEIDER (1938, S. 87) unter Einschluss aller defekten Samen zu 71 %, solche aus Rinderkot zu 38 %.

Ueber den wirklichen Umfang und die Bedeutung der endochoren 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. H i r s c h . 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</i> cf. <i>aurea</i>	1 Frucht
<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 Frucht
<i>Galium pumilum</i>	3 Früchte
Nicht bekannt	7 Verbreitungseinheiten
Total	98

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

II. R i n d . Kot von der Mittenbergweide bei Chur vom 1. Oktober 1944.
 Untersuchte Menge: 500 g (MÜLLER-SCHNEIDER 1945, S. 257)

	Anzahl der Samen (intakt)	Keimlinge bis 1.VI.1945	Nicht gekeimte bis 1.VI.1945 gesund gebliebene Samen
<i>Agrostis tenuis</i>	29	18	7
<i>Cynosorus cristatus</i>	16	6	0
<i>Poa annua</i>	12	2	0
<i>Festuca rubra</i>	9	7	1
<i>Lolium perenne</i>	3	3	0
<i>Carex spec.</i>	4	1	3
<i>Urtica dioeca</i>	219	143	58
<i>Rumex obtusifolius</i>	2	1	0
<i>Polygonum viviparum</i>	2 (Bulb.)	0	0
<i>Chenopodium bonus-henricus</i>	1	1	0
<i>Cerastium caespitosum</i>	5	5	0
<i>Ranunculus montanus</i>	4	3	0
<i>Trifolium pratense</i>	15	15 (hart)	0
- <i>montanum</i>	1	1 "	0
- <i>repens</i>	42	40 "	0
<i>Lathyrus pratensis</i>	1	1	0
<i>Linum catharticum</i>	13	1	9
<i>Helianthemum nummularium</i>	29	22 (geritzt)	0
<i>Carum carvi</i>	3	3	0
<i>Prunella vulgaris</i>	7	3	4
<i>Veronica officinalis</i>	11	9	0
<i>Plantago lanceolata</i>	14	3	6
- <i>major</i>	61	53	0
<i>Centaurea jacea</i>	2	0	0
Unbekannte Samen	2	1	0
Total	507	342	88

In Rinderkot von schweizerischen Voralpenweiden wurden von SALZMANN (1939), SALZMANN und SCHENKER (1946), und 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*, *Silene dioeca*, *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.

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

Auch Schmarotzerpflanzen, wie *Cuscuta epithymum* werden durch weiden- des 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 Flächen. Im Mediterranengebiet finden Schafherdenwanderungen zwischen den Winterweiden im Tiefland und den Sommerweiden im Gebirge - Transhumance - statt, die die Endochorie stark fördern. Aber auch die Dromedare, die Trampeltiere, die Lamas, die Pferde, die Esel, die Elefanten usw. dürften in ihren Weidegebieten an der Endochorie grossen Anteil haben.

Ueber die Bedeutung der weidenden Wildtiere als endochore 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 vulgaris*, *Potentilla aurea*, *Trifolium*, *Medicago lupulina*, *Anthyllis vulneraria*, *Veronica*, *Helianthemum*, *Gentiana cruciata*, *Plantago alpina* und *Galium pumilum*, die Gemsen diejenigen von *Chenopodium album*, *Silene vulgaris*, *Sagina saginoides*, *Ranunculus montanus*, *Sibbaldia procumbens*, *Hippocrepis comosa*, *Trifolium div.*, *Anthyllis vulneraria*, *Helianthemum*- und *Veronica*-Arten. In Murmeltierkot wurden keimfähige Früchtchen von *Ranunculus montanus*, und im Schneehasenkot Verbreitungseinheiten von *Luzula spadicea*, *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 endochorem 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 Gemskot 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 diese auf grossen Distanzen verschleppen.

Näher geprüft zu werden verdient auch die endochore Verbreitung von Samen der Wasser- und Sumpfpflanzen, und sogar von Ackerunkräutern durch Vögel. DE VRIES (1940) hat nämlich in Entenexkrementen keimfähige Samen von *Carex oederi*, *C. arenaria*, *Trifolium spec.*, *Glaux maritima*, *Heleocharis palustris* und *Empetrum nigrum* angetroffen, während KERNER (1891) berichtet, dass im Darmkanal der Ente normalerweise alle Samen zerstört werden und nur bei zwangsweiser Ueberfüllung des Magens einige Samen abgingen.

Schon DARWIN schreibt in einem seiner Werke "Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl", dass auch Süsswasserfische Samen und Früchte von Land- und Süsswasserpflanzen verschlingen. HOCHREUTINER (1899) verfütterte daher Verbreitungseinheiten von *Potamogeton oblongus*, *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Menyanthes trifoliata* und andern Pflanzen an Fische, wie *Cyprinus auratus*, *Leuciscus rutilus* und *Perca fluviatilis*, und konnte deren Ausscheidungen keimfähige Samen entnehmen. Endochorie dürfte ferner durch die als Verzehrer höhere Wasserpflanzen bekannte Rotfeder (*Scardinius erythrophthalmus*) und den chinesischen Graskarpfen (*Ctenopharyngodon idella*) erfolgen. Ebenso scheint es, dass Meerespflanzen wie *Zostera marina* und *Posidonia oceanica* durch gewisse Meerfische endochor verbreitet werden. Durch die Endochorie ist wohl vielen Wasserpflanzen die Möglichkeit gegeben, sich auch gegen Strömungen auszubreiten, was durch Schwimmvorrichtungen nicht möglich ist.

Anmerkung: DARWIN erwähnt in seinem berühmten Werk "Die Entstehung der Arten", dass er aus Heuschreckenkot, der ihm aus Madeira zugestellt wurde, Samen gewinnen konnte, aus denen 7 Graspflanzen hervorgingen, die zu 2 Gattungen gehörten. Weitere Untersuchungen in dieser Hinsicht sind vermutlich seither nicht unternommen worden, obwohl Endochorie durch Heuschrecken, insbesondere Wanderheuschrecken, für die Ausbreitung gewisser Pflanzen von Bedeutung sein könnte.

Die Frage nach den besonderen 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 in Säugertierdärmen 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 (Abb. 34). Die *Trifolium repens*- und *T. montanum*-Samen

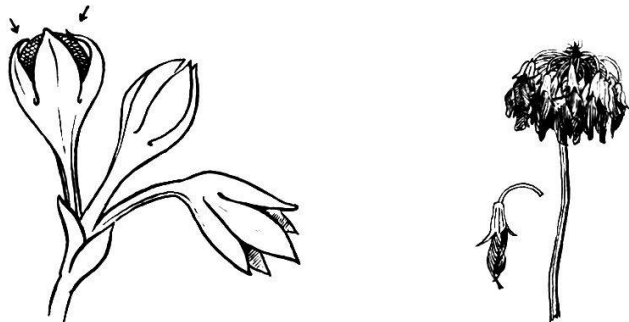


Abb. 34. *Sibbaldia procumbens* (3x) und *Trifolium repens* (3/4 nat. Grösse). Die Verbreitungseinheiten werden auch nach der Samenreife noch auf der Mutterpflanze festgehalten.

gelangen dadurch massenhaft ins Emdfutter oder bleiben lange auf der Weide stehen und können so 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 Vorjahr finden. Bemerkenswert ist ferner, dass auch Arten wie *Urtica dioeca* und *Ranunculus montanus*, die die Weidetiere im saftgrünen Zustand meiden, in Menge mit Kot verbreitet werden. Beide frisst das Vieh im wasserarmen Zustand viel lieber als frisch. Zudem sind infolge starker Uebernutzung der Weiden die Tiere im Spätherbst gezwungen, auch weniger zusagendes Futter zu nehmen. Durch diese Umstände ist gesorgt, dass von den erwähnten Pflanzen besonders viele reifen Samen in den Darmkanal von den Weidetieren gelangen und sie ausgiebig verbreitet werden.

b) 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 Sprosssteile in hohem Masse gegeben ist, benötigen diejenigen der Sträucher und Bäume und der Stauden des Waldes hierfür ein besonderes Mittel. Dieses besteht in der Ausbildung von fleischigen Geweben, die die Samen ganz oder teilweise einhüllen und vor allem gewissen Schnecken, Reptilien, Vögeln, Säugetieren und z.T. auch den Menschen zur Ernährung dienen. 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 des Fleisches ist für die Fortentwicklung der Samen sogar förderlich, weil es keine andere Funktion hat als den Transport der Samen zu vermitteln.

Es erfüllt somit 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 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 teil-

weise 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 lycopersicum*) 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 (*Rubus*) vereinigt sämtliche Steinfrüchte eines Fruchtstandes, und bei der Erdbeere (*Fragaria*) stecken eine Menge Nüsschen im fleischig gewordenen Blütenboden. Die Feigen (*Ficus carica*) 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*, *Mangifera indica* u. a. Die Früchte 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 z.T. 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 europaea* und *E. latifolia* 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. SCHRÖTER (1926, S. 229) macht speziell auf die Erhöhung der Auffälligkeit von fleischigen Früchten durch Kontrastfarben aufmerksam. Die Stiele der blaubereiften *Parthenocissus inserta*-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 (*Vaccinium vitis-idaea*) dagegen sind die reifen Früchte rot.

Rot leuchten nach BÜNNING (1956) auch die an den geöffneten Hülsen hängenbleibenden Samen des tropischen Korallenbaumes (*Adenanthera*). Manche Vogelarten sammeln und schlucken sie reichlich, können sie infolge der harten Schalen aber nicht verdauen. Die Geniessbarkeit wird in diesem Fall nur vorgetäuscht.

Viele Arten mit farbig leuchtenden Beerenfrüchten gibt es ferner bei den Kakteen. Wo sie sich wohlgeschützt in den Axillen bilden wie beim Korallenkaktus (*Mammillaria prolifera*) werden sie bei der Reife aus denselben hinaus an die Oberfläche geschoben. Ausserdem ist bemerkenswert, dass viele Arten, nicht aber diejenigen der Gattung *Opuntia*, die Stachelbüschel (Glochiden) zur Reifezeit abstossen.

Manche mit reifen, saftigen Früchten behangene Sträucher und Bäume, wie z. B. *Sorbus aucuparia* (Abb. 37), *Pyracantha coccinea* und *Ilex aquifolium* sind nicht weniger prächtig als zur Blütezeit.

Der Mensch verzehrt z. B. die Wildfrüchte von *Fragaria vesca*, *Sorbus aria*, *Rubus*-, *Prunus*- und *Vaccinium*-Arten und trägt dadurch gelegentlich zu deren Verbreitung bei. Von 70 Walderdbeer- (*Fragaria vesca*) Nüsschen, die nach 38 Stunden aus einem menschlichen Darm ausgeschieden wurden, keimten 45, und von Heidelbeersamen, die einen 36-stündigen Darmaufenthalt hinter sich hatten, 84 % (MÜLLER-SCHNEIDER 1934, S. 247 und S.248).

Gross ist die Zahl der Säugetiere, die saftig-fleischige Verbreitungseinheiten verzehren und dadurch Endochorie bzw. Hemiendochorie bewirken. Ausschliesslich nur Fruchtfresser sind aber einzig die Flughunde

(*Megachiroptera*) und gewisse Blattnasen (*Phyllostomatoidea*) des tropischen Amerika. Sie weisen diesbezüglich besondere Anpassungen im Schädel- und Zahnbau auf. Verhältnismässig lange und gut ausgebildete Eckzähne und kleine Schneidezähne dienen zum Ergreifen und Oeffnen der oft zähen Schalen der Früchte. Abgeplattete Backenzähne zerquetschen dann das Fruchtfleisch. Der Flughund (*Hypsignathus monstrosus*), der sich speziell von Feigen ernährt, hält dieselben mit seinen breiten Lippen luftdicht fest, schneidet sie mit den Vorderzähnen an und holt den Inhalt durch sehr kräftige Saugbewegungen heraus. Dieses Saugen wird nach DOBDON und MATSCHIE (aus BÖCKER 1937, S. 111) durch eine ganz eigenartige Vergrösserung des Kehlkopfes ermöglicht, der aus dem Halsgebiet durch den Brustkorb bis an das Zwerchfell heranreicht. Viele Arten, wie z. B. *Pteropus giganteus*, quetschen die Früchte nur aus um den Fruchtsaft aufzunehmen und spucken darnach das Fruchtfleisch mitsamt den Samen aus. VAN DER PIJL (1957) fand allein in Indonesien 180 Pflanzenarten deren Samen durch Chiropteren verbreitet werden. Er stellte ferner auch fest, dass die Früchte, die von Flughunden verzehrt werden, meist verhältnismässig gross sind, vielfach auch grosse Samen oder Steinkerne enthalten, zähe Schalen besitzen und starke Dufte aussenden. KULZER (1963) konnte denn auch nachweisen, dass die Nil-Flughunde (*Rousettus aegyptiacus*), die bis in den Mittelmeerraum und damit am weitesten nach Norden vorgedrungen sind, dank ihres ausgezeichneten Geruchsinnes die Nahrung selbst bei völliger Dunkelheit rasch auffinden. Sie fallen vor allem über die Verbreitungseinheiten der Maulbeerfeigenbäume (*Ficus sycomorus*) her.

Ausser den Flughunden und gewissen Fledermäusen spielen Affen, Halbaffen, manche Raubtiere, Wildschweine, Nabelschweine, Tapire, Elephanten und noch viele andere Tiere der Tropen und Subtropen als Verbreitungsagentien von endo- bzw. hemiendochoren Pflanzen eine wichtige Rolle. Die Affen verbreiten Samen ausser mit dem Kot besonders auch durch das Transportieren von Diasporen mit den Händen, im Maul oder in den Backentaschen (Makaken, Paviane) und anschliessendes Verlieren oder Ausspeien der harten Teile beim Verzehren.

Die Orang Utans lieben z. B. die stacheligen, kopfgrossen Früchte des Durian (*Durio zibethinus*) und die orangeartigen Früchte der Mango-

stane (*Garcinia mangostana*), die Schimpansen Wildfeigen (*Ficus*) und Papayas vom Melonenbaum (*Carica papaya*), die Gorillas ebenfalls Wildfeigen, ferner *Pygeum*-Kirschen. Die Gelada (*Theropithecus gelada*) der Semienberge Aethiopiens wurden beim Verzehren der Hagebutten von *Rosa abyssinicum* beobachtet. Die *Saimiri*-Aeffchen wiederum lieben wilde Kaffee- (*Coffea*), Lysiloma- (*Nephelium litchi*) und Guave- (*Psidium guajava*) Früchte.

EDDY (1961) fand im Kot von Nabelschweinen (*Pecari tajaca*), die im Süden Arizonas vorkommen, Samen von *Opuntia*, *Ferocactus wilizeni* und *Carne-gica gigantea*.

Ob die Samen oder Steinkerne mit dem Kot oder durch den Mund ausgeschieden werden, hängt von der Grösse ab, wobei hauptsächlich die zweitgrösste Ausdehnung entscheidend wirkt. Orangenkerne werden von den Schimpansen ausgespuckt oder zerkaut. Orang Utan und Gorilla schlucken im Zoo gelegentlich Zwetschgensteine (*Prunus domestica*). Bei den Elephanten, die z. B. Früchte der Dumpalme (*Hyphaene caryacea*) ganz schlucken, passieren feste Körper bis zu 5 cm Durchmesser. Zootiere schieden unzerkaute Äpfel ganz wieder aus (Wärter BEHRENS, Zoo Basel).

Die mit einem besonders guten Riechorgan ausgestatteten Erdferkel (*Orycteropus afer*) finden selbst die bis 30 cm unter der Erdoberfläche reifenden Früchte der Gurke (*Cucumis humofructus*) noch (siehe GALPIN in STOPP 1958).

Auch in den gemässigten und kalten Klimazonen spielt die Endo- bzw. Hemiendochorie durch Säugetiere eine wichtige Rolle bei der Verbreitung der Samen.

Der tschechische Biologe TURCEK (1964) fand in der Winterlosung von Feldhasen (*Lepus europaeus*) unbeschädigte, lebensfähige Samen von 8 verschiedenen Gehölzarten. Von über 4320 untersuchten Kotstücken enthielten rund 10 % 714 gesunde sowie 106 teilweise beschädigte Samen folgender Pflanzen:

Wacholder (<i>Juniperus</i>)	2
Holzapfel (<i>Pyrus malus</i> ssp. <i>silvestris</i>)	1
Gemeiner Weissdorn (<i>Crataegus oxyacantha</i>)	79
Eingrifflicher Weissdorn (<i>Crataegus monogyna</i>)	41
Heckenrose (<i>Rosa spec.</i>)	578

Schlehdorn (<i>Prunus spinosa</i>)	6
Vogelkirsche (<i>Prunus avium</i>)	3
Gelber Hartriegel (<i>Cornus mas</i>)	4

Die Hasen lesen die abgefallenen Früchte vom Schnee auf. Der Autor nimmt daher an, dass die Tiere diese Früchte nicht aus Hunger verzehren, sondern als Abführmittel benützen, um die im Winter verlangsamte Darmtätigkeit anzuregen. Der Schneehase (*Lepus borealis*) frisst nach BIRGER (1907, S. 13) die Früchte von *Rubus chamaemorus* und von *Vaccinium myrtillus* (siehe auch S. 119). Die 1 mm x 1,2 mm grossen Nüsschen der Walderdbeeren (*Fragaria vesca*) und die etwas kleineren Samen von *Vaccinium myrtillus* und *V. vitis-idaea* passieren selbst den Darmkanal von Waldmäusen (*Apodemus silvaticus*) zu einem grossen Teil in noch keimungsfähigem Zustand (MÜLLER-SCHNEIDER 1973).

Von frisch aus dem Kot eines gefangen gehaltenen Gartenschläfers (*Eliomys quercinus*) ausgelesenen Samen bzw. Früchten keimten:

<i>Ficus carica</i>	64 von 100
<i>Fragaria ananassa</i>	38 von 150
<i>Fragaria vesca</i>	96 von 100
<i>Rubus idaeus</i>	34 von 50
<i>Vaccinium myrtillus</i>	90 von 100
<i>Solanum dulcamara</i>	27 von 50
<i>Solanum lycopersicum</i>	24 von 24
	27 von 50

Die Früchte von *Rubus idaeus* keimten erst nachdem sie den Winter über dem Frost ausgesetzt waren. Die Ungekeimten machten den Eindruck, dass sie nach einer weiteren Frosteinwirkung auch noch gekeimt hätten. Von *Solanum dulcamara* schienen ebenfalls 7 Samen noch völlig gesund zu sein (MÜLLER-SCHNEIDER 1973) (Abb. 35). Der Siebenschläfer (*Glis glis*) und die Haselmaus (*Muscardinus avellanarius*) lieben ebenfalls saftig fleischige Diasporen als Ergänzung der Nahrung. Das Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*) wurde beim Aussaugen von Stachelbeeren (*Ribes uva-crispa*) beobachtet. Es ernährt sich nach BIRGER (1907) auch von Rauschbeeren (*Empetrum nigrum*), sowie nach STACHROWSKIJ in OGNEW (1959) von *Sorbus aucuparia*-, *Vaccinium vitis-idaea*- und *Symphoricarpos albus*- Diasporen. Die Zobel (*Mustella zibellina*) tragen ebenfalls zur Verbreitung von *Sorbus aucuparia* und *Vacci-*

nium vitis-idaea bei. Im Kot eines Steinmarders (*Martes foina*) befanden sich die Samen von Misteln (*Viscum album*). 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. Nach KROTT (1961) ernten diese ausserdem die Beeren von *Ribes*, *Rubus idaeus*, *Rubus spec.*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus* und *Lonicera*. In Fuchskot konnten Früchtchen von *Rubus idaeus*, *R. tomentosus* und Fruchtsteine von *Prunus domestica* und *P. avium* festgestellt werden.

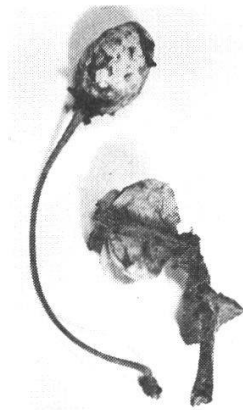


Abb. 35. Ueberreste von Kirsche (*Prunus avium*) und Apfel (*Pirus malus*) nach der Nutzung durch Garten- und Siebenschläfer (*Eliomys quercinus* und *Glis glis*). Die Samen sind unversehrt. (Aufn. BRAUN, nat. Grösse).

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 HEINTZE *Rubus*- und *Vaccinium*-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*, *Vaccinium vitis idaea* und *V. myrtillus*). 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 Zustand den Darmkanal wieder.

Zu den wichtigsten Verbreitungsagentien der Pflanzen mit fleischigen Verbreitungseinheiten gehören überall auch die Vögel. Sie sind im allgemeinen Agentiere mit nur schwach entwickeltem Geschmack- und Geruchssinn. Eine Ausnahme bilden die auf Neuseeland lebenden, flugunfähigen Kiwis (*Apteryx*), die eigentliche Nachttiere sind. Bei ihnen ist das Riechvermögen gut entwickelt. Sie dürften vermutlich ähnlich wie die Flughunde stark riechende "Früchte" leicht finden und verzehren. 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. Die Fruchttauben schlucken sogar Früchte mit verhältnismässig grossen Steinen und würgen dieselben nach dem Ablösen des Fruchtfleisches wieder aus. Nach STRESEMANN (1927 - 1934) gibt es auch einige Arten, die Steinkerne von Muskatnüssen (*Myristica fragrans*) bis zu einer Grösse von 12,5 mm x 25 mm unversehrt durch den After wieder abgeben. Beim Verschlucken der Früchte treten die Aeste ihrer Unterkiefer ähnlich wie bei den beuteverschlingenden Schlangen heraus. Die dünne Hülle der Muskatnuss wird durch die eigentümliche Beschaffenheit der Magenwand abgelöst, der Kern bleibt unversehrt. In Westafrika beteiligt sich nach MERTENS (1948) sogar der daselbst vorkommende Geierseeadler (*Gypsiheirax angolensis*), ein Raubvogel, als eifriger Verteilger der Oelpalmenfrüchte an der Samenverbreitung.

Innerhalb Europas wirken namentlich Drosseln, Stare, Dohlen, Krähen, Rotkehlchen und Seidenschwänze durch Endochorie als Samenverbreiter. Als zahnlose Tiere Schlucken die Vögel die pillenförmigen Verbreitungseinheiten ganz. Verhältnismässig grosse Samen werden wieder ausgewürgt, kleinere passieren den Darmkanal und werden oft schon nach 20 bis 30 Minuten wieder ausgeschieden. Untersuchungen von DESSELBERGER und 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. Auch den Darmkanal der Drosseln, Stare und Rotkehlchen passieren die Samen meist ohne Schaden zu nehmen und im Darmkanal der Krähenvögel gehen nach KERNER (1898, S. 617) nur weichschalige Samen zugrunde. Kirschkerne von 15 mm Durchmesser passieren unbeschädigt.

Von den Reptilien sind Krokodile, Schildkröten und Echsen an der Endochorie mancher Pflanzen beteiligt. Krokodile sollen z. B. wie viele andere Tiere vom Duft der *Durio*-Früchte (siehe S. 132) angelockt werden BECCARI (1885). RIDLEY (1930) berichtet, dass auf Borneo Schildkröten die Früchte des Baumes *Durio testitudinarum* verzehren und nach DARWIN (1909) verspeist auf den Galapagos-Inseln *Testudo nigra* die sauren Beeren des *Guayanita*-Baumes. RICK und BOWMAN (1961) fütterten Riesenschildkröten (*Testudo elephantopus porteri*) mit Galapagos-Tomaten (*Lycopersicum esculentum* var. *minor*) und erhielten mit den nach 11 - 12 Tagen mit dem Kot ausgeschiedenen Samen ausgezeichnete Keimungsergebnisse. Sogar Steinchen von über 1 cm Durchmesser passierten den Darm der Versuchstiere. Die in Europa oft als Haustiere gehaltenen Griechischen und Maurischen Schildkröten (*Testudo graeca* und *T. hermanni*) verzehren Süsskirschen (*Prunus avium*) sowie die Früchte des Moschuskrautes (*Adoxa moschatellina*) und schlucken dabei auch deren Steinkerne. Ferner wurden Beeren in den Därmen von amerikanischen Leguanen gefunden. Die Eidechse (*Amblyrhynchus demarllii*) verbreitet nach DARWIN ebenfalls die Samen des *Guayanita*-Baumes. Ferner verspeisen nach BORZI (1894) Eidechsen auch Früchte von *Opuntia*-Arten.

Endochorie durch Schnecken erfolgt bei *Fragaria vesca*, *Rubus idaeus* und *Vaccinium myrtillus*. Bei Fütterungsversuchen mit *Arion empiricorum* und *Helix pomatia* (MÜLLER-SCHNEIDER 1934) wurden auch Samen von *Paris quadrifolia*, *Rubus caesius*, *Atropa belladonna*, *Solanum dulcamara*, *S. nigrum* und *S. lycopersicum* in den Darmkanal aufgenommen und nach 10 - 12 Stunden mit dem Kot wieder ausgeschieden. Von diesen Pflanzen besitzt *Paris quadrifolia* die grössten Samen, sie messen 2 mm x 4 mm. Die Erdbeeren locken die Schnecken zweifellos durch ihren starken Duft. Zudem ist ihre Oberfläche rauh und erleichtert das Abrapseln des Fruchtfleisches und der Nüsschen diesen Tieren wesentlich.

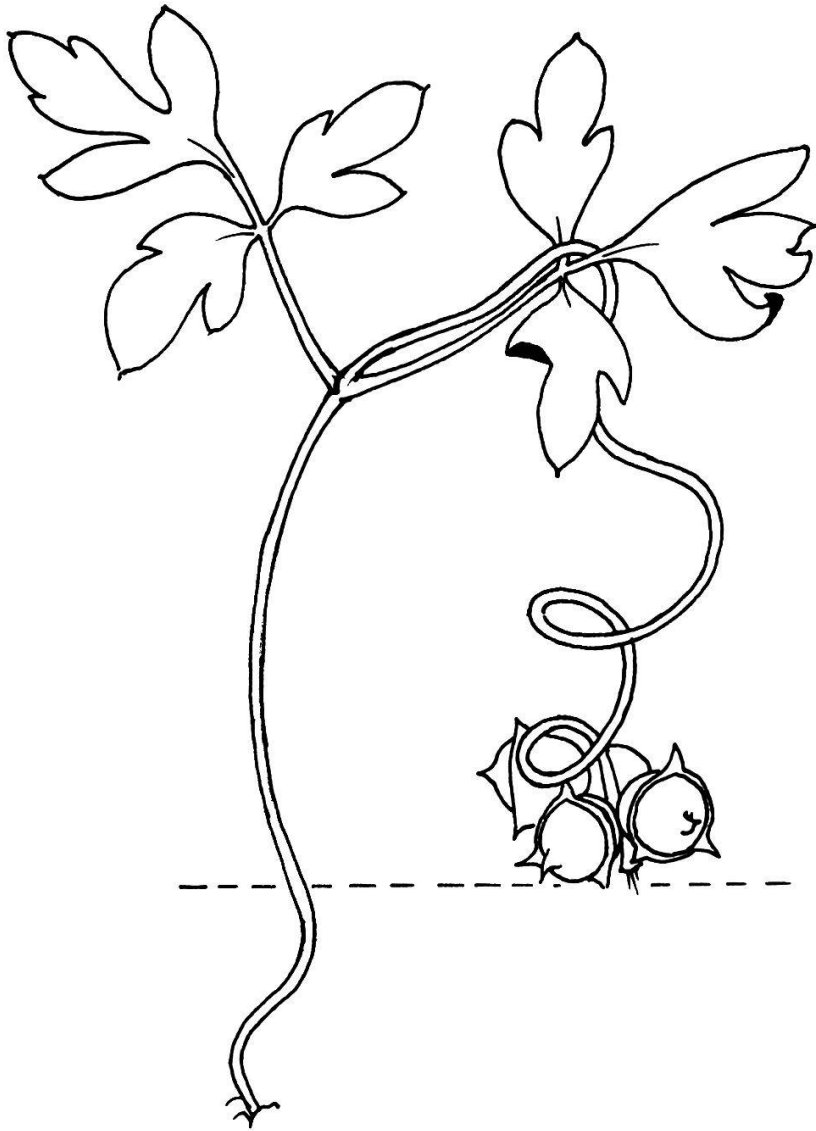


Abb. 36. Moschuskraut (*Adoxa moschatellina*) mit reifen Früchten.
(nat. Grösse).

Die gelblichgrünen, steinfruchtartigen, säuerlich schmeckenden Früchte des Moschuskrautes (*Adoxa moschatellina*) (Abb. 36) duften in reifem Zustand ebenfalls nach Erdbeeren. Während der Fruchtbildung biegt sich der saftiggrüne Köpfchenteil allmählich um, bis die Früchte nahezu oder ganz der Erde aufliegen. Oft rollt er sich sogar spiralig ein. Als Verbreitungsagentien wurden ebenfalls Schneckenarten, nämlich *Arianta arbustorum*, *Cepaea nemoralis* und *C. hortensis* festgestellt. Von 28 Samen, die deren Darm passiert hatten, keimten in ersten Frühjahr 21, im zweiten 3 und im dritten noch einer (MÜLLER-SCHNEIDER 1967 und 1971).

Auch die Regenwürmer (*Lumbricidae*) verbreiten Samen auf endochorem Weg. Schon BECCARI (1890) stellte fest, dass Samen deren Darm passieren. Neuerdings haben nun RILL und SAGAR (1973) den Nachweis erbracht, dass viele Samen von *Poa trivialis*, *Trifolium repens* und *Bellis perennis* nach dem Passieren eines Darmes von *Lumbricus terrestris* noch keimen.

Durch die Bewegung der Regenwürmer in der Erde dürften insbesondere viele Samen in eine günstige Lage für die Keimung gelangen. Ferner besteht die Möglichkeit, dass Samen enthaltende Regenwürmer in den Darm eines Vogels, Maulwurfs, Igels oder eines andern Tieres geraten und infolgedessen auch über grosse Strecken transportiert werden.

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 bereits bei HEINTZE (1916), SCHUSTER (1930) und noch anderen Autoren.

Von den tropischen Früchten sind diejenigen des Zibetbaumes (*Durio zibethinus*) bei vielen Tieren besonders beliebt. Dank ihres penetranten Geruchs werden sie von denselben schon aus grossen Entfernungen wahrgenommen. Noch fehlen aber eingehendere Aufzählungen tierischer Agentien von endo- und hemiendochoren Tropenpflanzen.

In Mittel- und Nordeuropa sind beispielsweise die Heidelbeeren

(*Vaccinium myrtillus*) bei vielen Tieren sehr begehrt. Sie reifen in mittleren Lagen im August, sind blau bereift, saftig-fleischig und von süß-säuerlichem Geschmack. Ihre Samen messen in der grössten Ausdehnung 1 - 1,5 mm. Ausserdem sind sie sowohl vom Boden her, als auch aus der Luft leicht erreichbar. Als Verzehrter wurden festgestellt: Schnecken (*Arion ampuricorum*, *Helix pomatia*), Stockente (*Anas platyrhynchos*), Brachvogel (*Numenius aquata*), Waldschnecke (*Scolopax rusticola*), Bekassine (*Capella gallinago*), Hühnervogel (*Lyrurus tetrix*, *Tetrao urogallus*, *Alectoris graeca*, *Lagopus mutus*), Tauben (*Columba livia*, *C. palumbus*), Rabenvogel (*Corvus corax*, *C. cornix*, *Pica pica*, *Garrulus glandarius*, *Nucifraga caryocatactes*), Star (*Sturnus vulgaris*), Drosseln (*Turdus merula*, *T. pilaris*, *T. viscivorus*, *T. ericetorum*, *T. torquatus*), Heidelerche (*Lulula arborea*), Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*), Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*), Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*), Schneehase (*Lepus timidus*), Waldmaus (*Apodemus silvaticus*), Rötelmaus (*A. flavicollis*), Gartenschläfer (*Eliomys quercinus*), Fuchs (*Vulpes vulpes*), Brauner Bär (*Ursus arctos*), Marder (*Martes*), Hausziege (*Capra hircus*) und Mensch (*Homo sapiens*). Von diesen kommen allerdings einige Vogelarten als Agenten, die eventuell nur Dysochorie bewirken, in Frage.

Aehnlich 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 von Star, Dachs, Fuchs und Menschen meist geschluckt, nicht aber von Kleintieren.

Im allgemeinen haben die Pflanzen mit kleinen Samen und Steinkernen die grössten Chancen von vielen Tierarten auf dem Weg über den Darmkanal transportiert zu werden.

Wie weit zwischen manchen Früchten und Tieren gegenseitige Beziehungen bestehen, ist noch wenig erforscht. Eigentliche Vogelfrüchte sind wohl die Beeren von *Viscum*. Die Samen des Pfaffenhütchens (*Evonymus europaea*) 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 Hauptverbreitungsagens 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 (*Sorbus aucuparia*) reichlich reifen. Ferner haben nach BANNERMANN in GRZIMEK (1969) manche Grüntauben (*Treror*) ihre Verbreitungsgrenze dort, wo es keine wilden Feigen mehr gibt. Ganz speziell aufeinander angewiesen sind wohl die afrikanische Gurke (*Cucumis homofructus*) und das Erdferkel (siehe S.126 und MEEUSE 1958). Die Pflanzen liefern Nahrung und Wasser, die Tiere anderseits sorgen für die Verbreitung der Samen und erleichtern durch den Dung deren Aufkommen. ULBRICH (1928, S. 83) weist auf die vielen Kaulikarpen unter den tropischen Bäumen und Sträuchern hin. Weil ihre Früchte direkt am Stamm oder an älteren Aesten hängen, können sie selbst von schweren Säugetieren, wie den Affen, leicht erreicht werden. Nach MILDBRAED (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, mit wenigen Ausnahmen, schwach entwickelt ist.

Von Bedeutung sind ferner die Zeiten der Reife und der Verbreitung der Verbreitungseinheiten. Während in den Tropen viele Bäume und Sträucher fast das ganze Jahr reife Früchte tragen, reifen sie in den gemäßigten Zonen hauptsächlich im Sommer und Herbst. Die Reife der harzigen Efeu- (*Hedera helix*) Beeren beginnt in Mitteleuropa jedoch schon im März. Im Sommer folgen auffällig viele süsse oder süss-säuerliche Verbreitungseinheiten, z. B. diejenigen der Erdbeeren (*Fragaria*), Kirschen (*Prunus*), Johannisbeeren (*Ribes*), Brombeeren, Himbeeren (*Rubus*) und Felsenmispel (*Amelanchier ovalis*) nach. 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. Schliesslich bekommen die

sogenannten Wintersteher die besten Aussichten für die Samenverbreitung. Zu ihnen gehören innerhalb Mitteleuropas nebst andern Pflanzen *Juniperus communis*, *J. sabina*, *Maianthemum bifolium*, *Viscum album*, *Cotoneaster integerrima*, *C. tomentosa*, *Sorbus aucuparia*, *S. aria*, *Crataegus*, *Rosa*, *Prunus spinosa*, *Ilex aquifolium*, *Cornus sanguinea*, *Ligustrum vulgare*, *Solanum dulcamara* und *Viburnum opulus*. Die hängenden Vogelbeeren (*Sorbus aucuparia*) sind selbst nach starken Schneefällen noch erreichbar (Abb. 37), weil sie vom Schnee nur bedeckt, aber niemals zugedeckt werden können. Bei den meisten Winterstehern ist das Fruchtfleisch von mehligem,



Abb. 37. Vogelbeerbaum (*Sorbus aucuparia*) als Wintersteher.
(Nach einer käuflichen Photo).

schwammiger oder lederartiger Beschaffenheit und oft von herbem Geschmack. Die Geniessbarkeit wird bei einigen durch Frosteinwirkung verbessert. So werden die Hagebutten meist erst, nachdem der Frost sie weich gemacht hat, von den Vögeln angenommen. Wir Menschen finden die Mehlbeeren (*Sorbus aria*), die Holzbirnen (*Pirus piraster*), die Preiselbeeren (*Vaccinium vitis-idaea*) und die Früchte der wilden Dattelpalmen (*Diospyros virginiana*) schmackhafter, nachdem diese dem Frost ausgesetzt waren. Die Mispeln (*Mespilus germanica*) sind sogar erst geniessbar, wenn sie in Gärung übergegangen sind.

Die Amseln in Chur verzehrten nach MÜLLER-SCHNEIDER und LENGGENHAGER (1959) während der Jahre 1955 - 1958 die Verbreitungseinheiten der Erdbeeren und der wichtigsten Sträucher und Bäume in der aus Abbildung 38 ersichtlichen Reihenfolge und Häufigkeit.

Nur während Notzeiten, z. B. bei kaltem Winterwetter und starken Schneefällen wurden auch die Früchte von *Ribes sanguineum*, *Prunus spinosa*, *Cornus sanguinea*, *Ligustrum vulgare*, *Viburnum opulus* und *Symphoricarpos albus* verzehrt und deren Samen verbreitet.

Der Mensch und die Säugetiere behalten die Samen meist viele Stunden, ja sogar tagelang im Darmkanal und können sie somit viele Kilometer weit verschleppen. Flughunde und Braunbären z. B. legen in einer Nacht 40 - 50 km zurück, um zu saftig-fleischigen Früchten zu gelangen. Auch Wasser- und Küstenvögel können die Samen gewisser Pflanzen mehrere Tage im Darm mit sich tragen, und eventuell erst viele Kilometer von ihrem Ursprungsort mit dem Kot in noch keimungsfähigem Zustand wieder ausscheiden. Dies gilt nach DE VLAMING und PROCTOR (1968) für *Cyperaceae*-, *Potamogeton*- und *Sagittaria*-Arten sowie nach PROCTOR (1968) auch für *Convolvulus arvensis*, *Malva parviflora*, *Prunella vulgaris*, *Lepidium virginicum*, *Chenopodium album*, die nach vielen Stunden dauerndem Aufenthalt im Darm eines Regenpfeifers (*Chardarius vociferus*) noch in grosser Zahl zu keimen vermochten. *Rhus glabra* und *Malva parviflora* keimten auch nach dem Passieren des Darmes eines amerikanischen Zwergstrandläufers (*Erolia minuta*). Selbst Vögel wie die Drosseln (*Turdus*), die Samen und Steinkerne oft in weniger als einer Stunde wieder ausscheiden, tragen dieselben oft weit fort, wenn sie grosse Strecken zurücklegen müssen, um genügend Nahrung

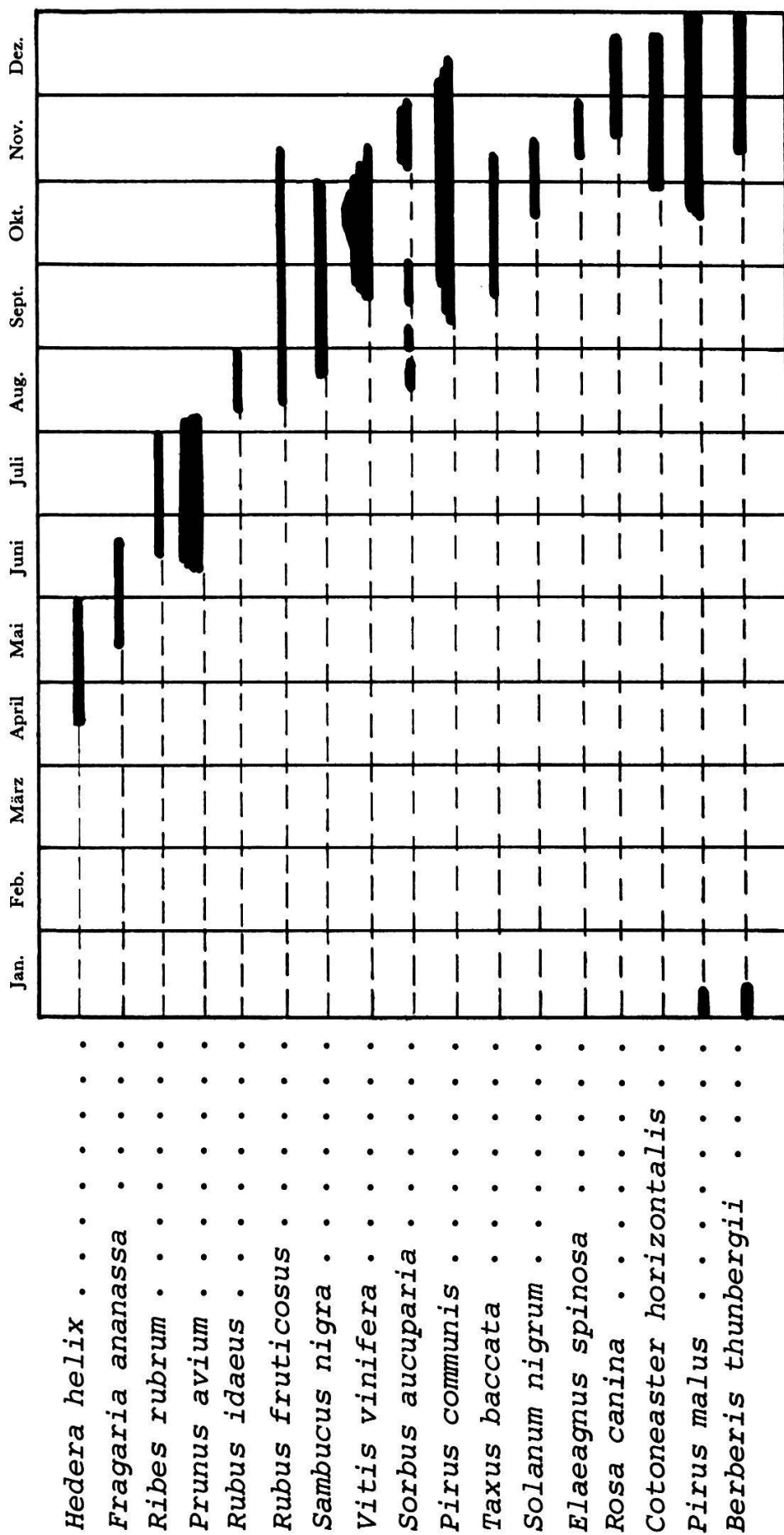


Abb. 38. Schema der zeitlichen Verbreitung der Samen der wichtigsten Sträucher und Bäume durch Amseln in Chur.

zu finden. Die Zugvögel entleeren aber meistens ihren Darmkanal bevor sie zu grossen Dauerflügen starten. Gebirgsvögel wie die Alpendohlen (*Pyrrhonorax graculus*) sind für die Ueberwindung der Höhen besonders wichtig. So stiessen wir Ende August 1952 auf dem Calandagipfel, 2808 m ü. M., auf Exkreme 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 NEAL (1948) im Cinigre Wood (England) gewöhnlich nicht weiter als etwa 2 km von ihrem Bau. Als Territoriumsgrösse gibt RIEDER (1940) für das Reh in Baselland 535 a an, und für den Elefanten im Albert-Nationalpark (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, kommen aber ihrer Langsamkeit wegen meist nur für die Verbreitung in der nächsten Umgebung der Mutterpflanze in Betracht.

Es gibt auch Pflanzen, deren saftige Verbreitungseinheiten von den Tieren verschmäht, oder nur selten verzehrt werden. Zu ihnen gehört in Graubünden beispielsweise *Hippophaë rhamnoides* ssp. *fluviatilis*. Dieser Strauch bleibt in der Regel bis zur nächsten Vegetationsperiode mit seinen orangefarbenen, zuletzt ausgebleichten Beeren beladen. Die etwas grösseren Früchte der an den Meeresküsten wachsenden Unterart *rhamnoides* dagegen, sollen bei den Staren (*Sturnus vulgaris*) und noch andern Vogelarten sehr beliebt sein. Man konnte ferner in Mitteleuropa bis heute keine freilebenden Verzehrer der Früchte von *Majanthemum bifolium*, *Actaea spicata* und der aus China eingeführten *Berberis wilsoniae* ausfindig machen, und es muss angenommen werden, dass auch sie nicht beliebt sind. Vielleicht handelt es sich bei den einheimischen Arten um Fälle, wo die Verzehrer selten geworden oder gar ausgestorben sind. Wir wissen ja, dass

in den Alpen einst auch der Braunbär ein wichtiger Verbreiter verschiedener Beerenpflanzen war. Mit seinem Verschwinden haben diese ein wichtiges Verbreitungsagens verloren. Die dornige *Berberis wilsoniae* hingegen ist durch die Menschen auch ausserhalb des Bereiches ihrer tierischen Verbreitungsagentien angesiedelt worden.

D. Anhafter (*Epichoren*)¹

Wasser- und Sumpfpflanzen, aber auch Steppen- oder Ackerpflanzen, werden häufig verbreitet, indem Wasser, besonders aber feuchter Schlamm, durch ihre Adhäsionskraft die Verbreitungseinheiten an Tiere anheften, die sich an solchen Orten 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>Roripa silvestris</i>
<i>Cyperus flavescens</i>	<i>Elatine hydropiper</i>
<i>Cyperus fuscus</i>	<i>Lythrum salicaria</i>
<i>Heleocharis acicularis</i>	<i>Samolus valerandi</i>
<i>Isolepis setacea</i>	<i>Anagallis minima</i>
<i>Scirpus maritimus</i>	<i>Glaux maritima</i>
<i>Juncus bufonius</i>	<i>Centaurium pulchellum</i>
<i>Juncus compressus</i>	<i>Limosella aquatica</i>
<i>Juncus articulatus</i>	<i>Lindernia pyxidaria</i>
<i>Roripa amphibia</i>	<i>Veronica anagallis-aquatica</i>
<i>Roripa islandica</i>	

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

Grössere Verbreitungseinheiten können im allgemeinen nur an Tieren

¹ epi = obendrauf

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 spitzige 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 Sprosssteilen 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 der Benetzung aus der Samenhaut austritt, heften sich z. B. die Samen von *Juncus tenuis* 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 terrester*, *Zygophyllum cornutum* und des nordamerikanischen Steppengrases *Cenchrus tribuloides* ausgestattet. Sie haften damit sogar an den Hufen der Weidetiere, und man nennt sie deshalb auch **T r a m p e l k l e t t e n**.

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. 39). Sie sind sogar mit vielen, meist reihenweise angeordneten 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 argentinischer und brasilianischer Wolle bis in die Schweiz

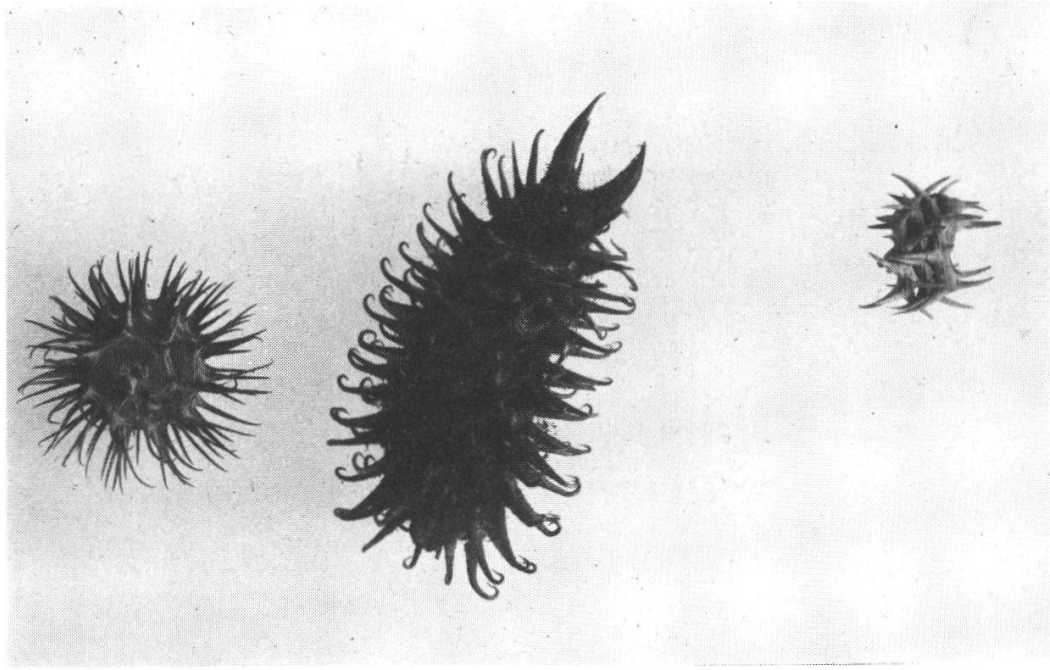


Abb. 39. Verbreitungseinheiten mit Klettvorrichtungen von *Medicago disciformis* (links), *Xanthium strumarium* (Mitte) und *Medicago tribuloides* (rechts). (Aufn. CASPAR; 3x).

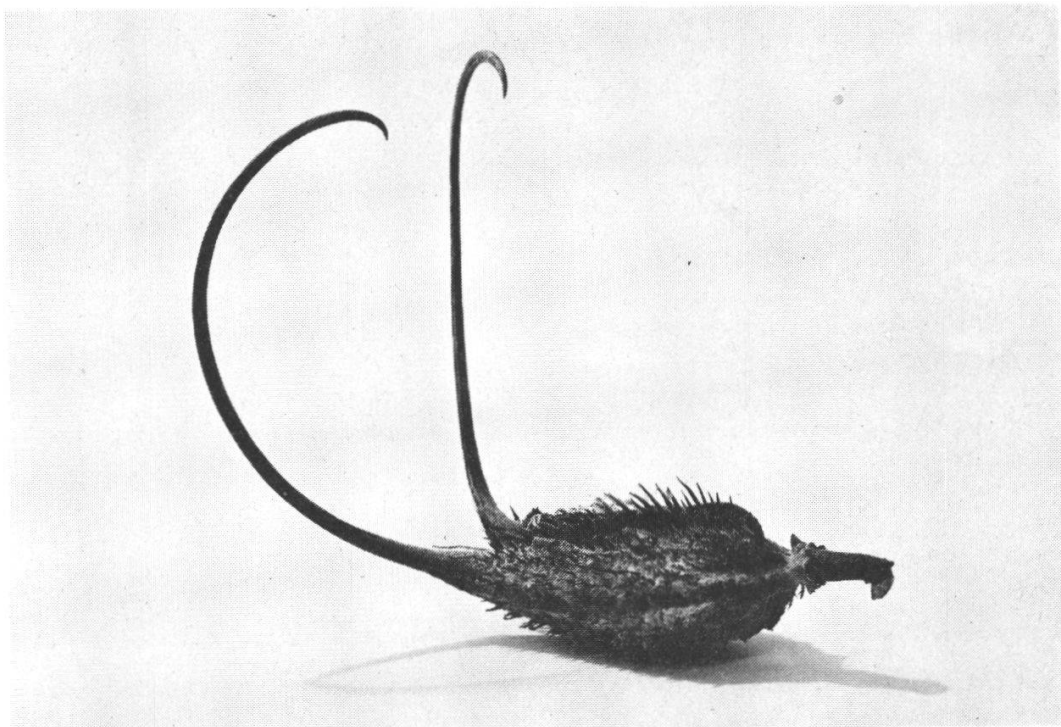


Abb. 40. Frucht von *Ibicella lutea*, eine sogenannte Trampelklette. (Aufn. CASPAR, 3/4 nat. Grösse).

(Abb. 40). Die Verbreitungseinheiten von *Agrimonia eupatoria* besitzen Hüllblätter, die zur Reifezeit der Früchte zu hakenförmigen Kletterorganen umgeformt sind, und bei *Rumex bucephalophorus* (Abb. 42) tragen die Perianthblätter, die mit der Frucht abfallen, an ihren Rändern Haken. Auch bei den Kompositen-Gattungen *Xanthium* (Abb. 39) und *Arctium* funktionieren hakenförmige Hüllblätter als Verbreitungsmittel. Die Früchte von *Galium odoratum*, *G. aparine* und *Circaea*, sowie die Samen von *Nymphoides peltata* wiederum sind mit hakenförmigen Haargebilden ausgestattet.

Widerhakenförmige Verbreitungsmittel besitzen beispielsweise die Früchte der *Bidens*-Arten sowie von *Cynoglossum officinale*, *Lappula* (Abb. 41) und von der tropischen *Pavonia schimperiana*.

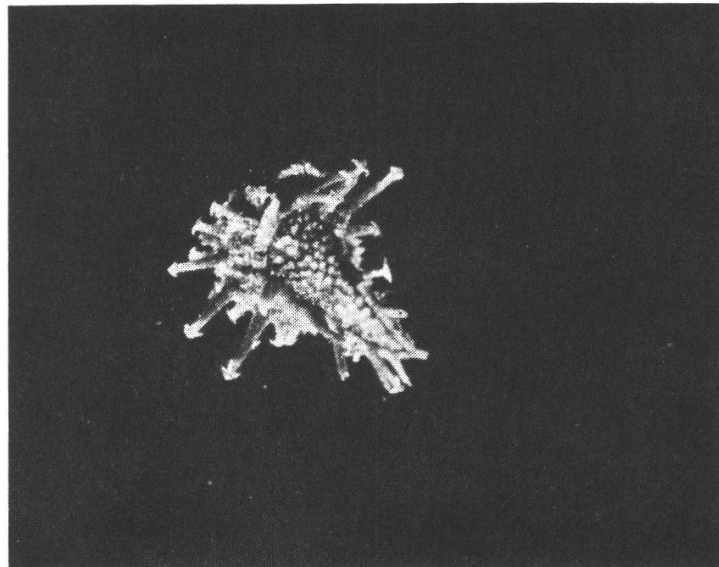


Abb. 41. Frucht vom stacheligen Igelsamen (*Lappula myosotis*) mit Widerhaken. (Aufn. TRABER; 5x).

Einen besonderen Untertypus der Epichoren bilden ferner die sogenannten Schüttelkletten. Bei ihnen sind nicht die Verbreitungseinheiten mit Haftvorrichtungen versehen, sondern die Fruchtstände und oft auch noch andere Sprosssteile. 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 Epichorie 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 dargeboten 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 Oeffnungs- 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 vorbeistreifenden Tieren in Berührung. Es sind nun meist Windstösse, die sie von der Mutterpflanze entfernen.

Die vegetativen Verbreitungseinheiten sind bei einigen mexikanischen Walzenkakteen der Gattung *Mammillaria* und bei *Remusatia vivipara*, einem tropischen Arongewächs epichor. Bei *Mammillaria* sitzen die stacheligen Ableger lose auf dem Scheitel der Pflanzen und *Remusatia* trägt die mit Haken ausgestatteten Bulbillen auf dem oberen Teil des Stengels.

Als besondere Eigentümlichkeit ist bei den Epichoren noch zu erwähnen, dass bei fast allen die Verbreitungseinheiten auf den ganzen oder doch den grössten Teil des Sprosses verteilt sind (Abb. 42) 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 *Arctium*-Arten auf den Mutterpflanzen antreffen.

Der Transport der Diasporen kann vereinzelt, aber auch in grossen Mengen erfolgen. Bei Hunden und Katzen konnte beobachtet werden, dass sie in ländlichen Gegenden manchmal reichlich mit Früchten von *Galium aparine* behangen nach Hause kommen. Die Tiere einer im Hinterrheintal wandernden



Abb. 42. Vergleich der Anordnung der Verbreitungseinheiten beim meteorochoren *Rumex intermedius* (links) ($\frac{1}{3}$ nat. Grösse, Frucht 2x); und beim epichoren *Rumex bucephalochorus* (rechts) ($\frac{3}{4}$ nat. Grösse, Frucht 4x).

Schafherde führten massenhaft *Arctium*-Diasporen mit sich. AGNEW und FLUX (1969) die in Kenya die Pelze von 369 Hasen (*Lepus capensis*) auf anhaftende Verbreitungseinheiten untersuchten, fanden auf 160 derselben insgesamt deren 810. Sie gehörten 17 Arten an. Die häufigsten waren *Tragus berteronianus*, *Achyranthes aspera*, *Papalia lappacea*, *Boerhavia repens*, *Harpachne schimperii* und *Themeda triandra*.

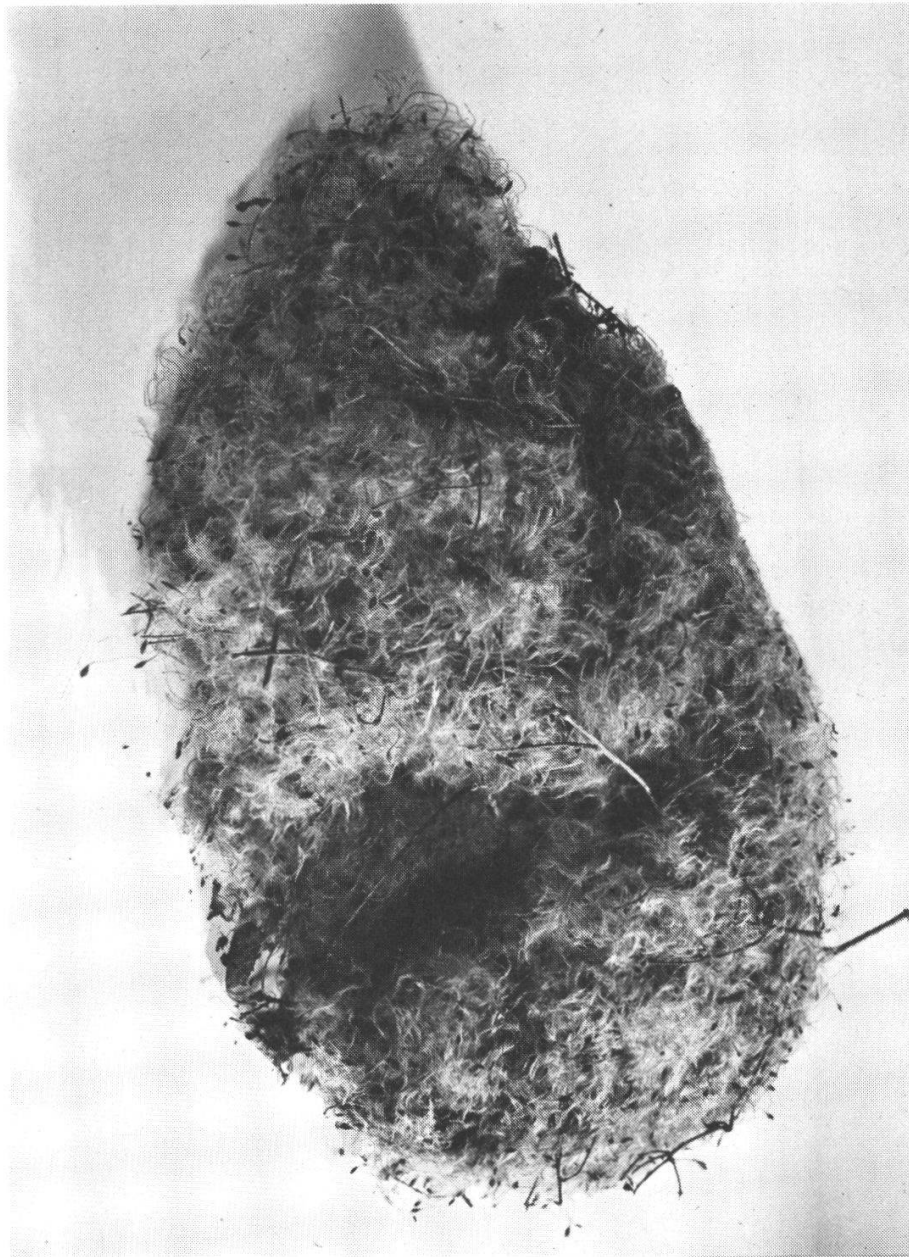
Die Distanzen, die die epichoren Verbreitungseinheiten zurücklegen können, sind sehr gross. Sie erstrecken sich über die ganzen Bewegungsräume der Tiere, die als Verbreitungsagentien in Frage kommen. Weil sie dieselben nicht wie die Endochoren automatisch wieder verlassen, profitieren sie am meisten 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.

In den Bündneralpen erreichen auf Dungstellen und Gembalmen *Lappula deflexa* und *Myosotis silvatica* gelegentlich Höhen von rund 2400 m ü. M., in den Semienbergen Aethiopiens, wo die struppigen Gelada-Affen herdenweise bis auf die höchsten Gipfel steigen, traf der Verfasser noch das epichore *Galium* cf. *aparine* auf ca. 4100 m ü. M. an.

E. Aussergewöhnliche Zoochorie

Einige seltene Fälle von Zoochorie lassen sich unter keinem der geschilderten Verbreitungstypen unterbringen. Die Pflanzen, die es betrifft, zeigen denn auch keine spezifische Anpassungen in bezug auf den Verbreitungsmodus. Ihre Diasporen werden transportiert, weil sie oder andere Teile der Pflanze sich zufällig noch für bestimmte Zwecke eignen, die bei der Ausbildung ihrer Verbreitungsmittel kaum mitgewirkt haben. So tragen die Murmeltiere (*Marmota marmota*) dürre Halme mitsamt den Fruchtständen der Gräser *Deschampsia caespitosa* und *Phleum alpinum* in ihren Bau ein. Türkentauben (*Streptopelia decacto*) konnten beim Transport von mit Fruchtzäpfchen behangenen Birkenzweigen (*Betula pendula*) beobachtet wer-

den. Ferner kleiden Birkenzeisige (*Carduelis flammea*) ihre Nester oft mit Samen von Weiden (*Salix*) bzw. deren Haaren aus. Zwei grosse Nester von Schwanzmeisen (*Aegithalos caudatus*), die der Verfasser von Dr. H. Jungen, Zürich, aus Baden AG erhielt, sind aus fast lauter Früchtchen und Früchtchenständen von Waldreben (*Clematis vitalba*) gebaut (Abb. 43). Beim



Aufn. 43. Hauptsächlich aus Früchten der Waldrebe (*Clematis vitalba*) gebautes Nest von Schwanzmeisen (*Aegithalos caudatus*). (Aufn. RHEINHARDT; 1/3 nat. Grösse).

Transport der vielen hundert Früchtchen, die mit einem behaarten, verlängerten Griffel ausgestattet sind, ist den Vögeln zweifellos auch die eine oder andere Einheit verloren gegangen. Ausserdem wurde beobachtet, dass *Formica*-Arten Verbreitungseinheiten von *Larix decidua*, *Rhinanthus* und *Taraxacum* in grosser Zahl als Nestmaterial eintrugen.

Zur Verbreitung von Samen führen regelmässig auch die eigenartigen Sitten der Laubenvögel (*Ptilonorhynchinae*). Die Männchen der Rotlaubengärtner (*Amblyornis subalaris*) in Neuguinea z. B. bestreuen den Hof ihrer Laube, der Paarungsstätte, mit Blüten und roten Beeren und der Seidenlaubvogel (*Ptilonorhynchus violaceus*), ein Malervogel, sammelt Beeren, um ihre farbigen Säfte als Malerfarbe zu gebrauchen.

6. Pflanzen, die dank der zivilisatorischen Betätigungen der Menschen wandern (Hemerochoren)¹

Die Verbreitungsmittel vieler zoochorer Arten bewirken auch die Verbreitung ihrer Samen durch den Menschen. Es werden z. B. viele Wildfrüchte gegessen und an den Kleidern Verbreitungseinheiten von Epichoren mitgeführt. Der Transport der Verbreitungseinheiten erfolgt dabei ebenso wie durch die Tiere. Wir werden daher in solchen Fällen den Menschen ohne weiteres zusammen mit den tierischen Agentien aufzählen, oder, wo erwünscht, die Pflanzen, die es betrifft, als Anthrozoochoren bezeichnen können.

Der Mensch beteiligt sich aber noch durch seine zivilisatorischen Tätigkeiten, wie den Anbau von Kultur- und Zierpflanzen, den Handel und Verkehr mit Gütern, Altmaterial und Erde in besonderer Weise an der Verbreitung von Samen und vegetativen Verbreitungseinheiten. Wir unter-

¹ hemeros = zahm (kultiviert)

Nach JALAS (1955), an Stelle der "Anthropochoren" in der 1. Auflage.

scheiden:

A. Pflanzen, deren Verbreitungseinheiten absichtlich gesteckt oder gesät werden (*Ethelochoren*)¹

Zu ihnen gehören Pflanzen, die besonderen Nutzen bringen wie die Getreidearten, der Lein und der Flachs, Obstbäume, Kokos-, Dattel- und Oelpalme, Oliven-, Kaffee-, Kakao- und Baumwollbaum, sowie die Gemüse- und Zierpflanzen.

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 wohlschmeckendere Früchte als bei den Wildlingen. Ferner werden nutzbare Samen wie der Leindotter (*Camelina*) vergrößert und in reichlicher Menge hervorgebracht. Daneben ist die Verkümmernng der natürlichen Ausstreu- und Verbreitungsvorrichtungen der Samen und Früchte eine häufige Kulturpflanzeigentümlichkeit. So öffnen sich nach THELLUNG (1930, S. 21) die vielsamigen trockenen Kapsel- fruchte des Leins (*Linum usitatissimum*) bei der Wildform (*L. angustifolium*) und einer nicht sehr hoch gezüchteten 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 Kapsel- frucht 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 allen Kulturformen der Getreidearten die Gliederung

¹ ethelo = ich will

der Fruchtstandachsen zurückgebildet oder gänzlich verschwunden. Die Früchte fallen erst im Stadium der Voll- oder Ueberreife oder gar nicht spontan ab, was dem Menschen ermöglicht, bei rechtzeitiger Ernte mit den Garben den vollen Körnerertrag einzuheimsen. 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*, Mittelmeerhafer, *A. strigosa*, Rauh- oder Sandhafer, *Triticum monococcum*, Einkorn, *T. dicoccum*, Emmer, *T. spelta*, Spelz oder Korn, *Hordeum distichon*, *H. vulgare* und *H. hexastichon*. (Einkorn und Emmer werden heute kaum mehr angebaut.) Oft geht schliesslich die Entwicklung noch weiter in dem Sinn, dass auch die Blütenspelzen auf der Aehrenachse 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.

Im Bestreben die Käufer immer besser zu bedienen, gelang es sogar kernlose Bananen-, Apfel-, Weinreben (Korinthen)- und Gurkensorten zu züchten. Ihre Leerfrüchtigkeit (Kenokarpie) hat aber zur Folge, dass sie nur noch vegetativ künstlich durch Okulieren oder Pfropfen erhalten und vermehrt werden können. Es gibt sogar kaum veränderte Pflanzen, die auch nur noch dort aufkommen wo der Mensch sie hinbringt, wie der Ginkgobaum (*Ginkgo biloba*) und der Alexandriner Klee (*Trifolium alexandrinum*), die anscheinend nirgends mehr wild vorkommen.

B. Pflanzen, die als artfremder Bestandteil von Saatgut wandern
(Speirochoren)¹

Ihre Verbreitungseinheiten gelangen infolge besonderer Anpassung oder Uebereinstimmung in bezug auf Form, Grösse, Reife oder Dehiscenz der Früchte in das Saatgut von Kulturpflanzen und werden deshalb mit demselben ausgesät.

Die Samen des gefürchteten Kleewürgers *Cuscuta epithymum* gehören beispielsweise zu den häufigsten Verunreinigungen des Rotkleesaatgutes (*Trifolium pratense*) 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 (*Trifolium repens*) trifft man hauptsächlich Verbreitungseinheiten von *Geranium pusillum*, *Barbarea vulgaris*, *Lepidium campestre*, *Alyssum calycinum*, *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*, *Melampyrum arvense* und *Galium aparine* wiederum sind häufige Verunreinigungen der Esparsette (*Onobrychis sativa*). Europäisches Saatgut von Wiesenschwingel (*Festuca pratensis*) enthält insbesondere Verbreitungseinheiten von *Dactylis glomerata*, *Alopecurus pratensis*, *A. geniculatus*, *Poa trivialis*, *Bromus mollis*, *Deschampsia caespitosa*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Crepis taraxacifolia*, *C. biennis* usw.

1 speiro = ich säe

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 Rotklee *Ambrosia elatior*, *Plantago aristata*, *Panicum capillare*, *Plantago rugelii*, *Potentilla norvegica*, *Digitaria ischaemum*, *Hedera pulegioides*, *Euphorbia preslii*, *Amaranthus retroflexus*, *Sida spinosa*, *Paspalum ciliatifolium*, *Physalis lanceolata*, *Cuphea viscosissima*, *Rumex obtusifolius*, *R. crispus*, *Polygonum persicaria*, *Echinochloa crus-galli*, *Setaria glauca*, *S. germanica*, *S. italica* und *Phleum pratense*.

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

Das chilenische Rotklee Saatgut enthält als Verunreinigung *Cuscuta racemosa*, *Ammi visnaga*, *Medicago denticulata* und *Melilotus indicus*.

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

Rotklee Saat aus Oesterreich und Ungarn enthält: *Anthemis austriaca*, *Centaurea maculosa*, *Bupleurum tenuissimum*, *Nigella arvensis*, *Delphinium consolida*, *Lythrum hyssopifolia*, *Lepidium campestre*, *Hibiscus trionum*, *Glaucium corniculatum*, *Plantago arenaria*, *Prunella laciniata*, *Sideritis montana*, *Ballota nigra*, *Salvia verticillata*, *Stachys germanica* und *Coronilla varia*. (Siehe auch HEINISCH 1955).

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

Schon beim Transport von Gütern werden vielfach Samen ausgestreut. SCHNYDER (1924) schreibt: "Uebervolle Getreidesäcke platzen auf oder freie Spatzen picken Löcher in sie. Das Getreide rieselt samt Beimengen 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 Südfrüchten, ganz besonders aber mit Wolle, werden viele Samen transportiert und ausserhalb ihres eigentlichen Verbreitungsareals angesiedelt. Davon zeugt z. B. PROBSTs Wolladventivflora Mitteleuropas (1949).

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 (aus THELLUNG 1930, S. 49) stellte bei *Camelina sativa* (sens. lat.), dem Leindotter, fest, dass die Unterarten dieser Pflanzen sich nach Lebensdauer, Behaarung, Härte und Oeffnungsenergie 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
Oeffnungsenergie 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 letzteren und wird in Südrussland zuweilen als "Winterdotter" kulti-

viert. *C. sativa* (sens. str.) ist Kulturpflanze und Unkraut in Sommersaaten. *C. alyssum* schliesslich ist ausschliesslich Flachsunkraut. Hier trat somit im Lauf 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 Aegypten 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 Umstand, dass die Samen zufolge ihrer Grösse schwer aus der unvollkommen sich öffnenden Kapselfrucht 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 unbegrant. 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 Aehrchenspinde, die sich erst spät und unvollkommen zergliedert und die fruchtreifen Blüten ausfallen lässt, während bei den verwandten, wiesenbewohnenden Arten *B. racemosus* und *B. commutatus* die Aehrchen in reifem Zustand 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 alleinige Art des näheren Verwandtschaftskreises die Grannen oft verkürzt und selbst vollständig verkümmert sind; denn die Pflanze wächst sehr oft unter unbegrannten Getreidevarietäten, wie dem Spelzweizen. Zähe Aehrenspindeln 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 zurückgebildet ist und die Scheinähren deshalb bis zur Reifezeit ganz unversehrt bleiben, während sie bei den übrigen Unterarten frühzeitig zufolge der erwähnten Gliederung des Fruchtsstiels an der Spitze zerfallen. Auch das Klettenlabkraut (*Galium spurium*) bildet in den Flachsfeldern eine besondere Rasse (var. *leiospermon*) aus, die sich durch den Verlust der natürlichen Ausstreu- und Verbreitungsmittel auszeichnet. Während bei den übrigen Rassen die Frucht frühzeitig in zwei Teilfrüchte 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.

Weitere Beispiele für die Angleichung der 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 *Rh. 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 Winterroggenunkraut *Rh. apterus* die Fruchtklappen sich weniger weit öffnen als bei den Wiesensippen und der Kelch am Rücken nicht zerreisst. WIDDER (1939) stellte ferner fest, dass bei *Rhinanthus buccalis* die Samen sich nicht von der Placenta ablösen.

Die in der Landwirtschaft auftretenden Saatgutunkräuter werden allerdings in der Gegenwart durch die ständig sich verbessernde Technik der

Saatgutreinigung an der Verbreitung mehr und mehr gehindert.

C. Pflanzen, deren Verbreitungseinheiten mit andern Gütern transportiert werden (Agochoren)¹

Mit Mist und Jauche gelangen oft Samen von *Trifolium repens* und *Rumex obtusifolius*, die den Darm eines Haustieres passierten, wieder ins Feld. Ferner werden mit Wolltransporten vielfach epichore Verbreitungseinheiten wie z. B. manche *Medicago*-Früchte weithin verfrachtet (siehe PROBST 1949). Von besonderer Art ist ausserdem die Agochorie von *Sonchus asper* und *S. oleraceus* (Abb. 44 und 45). Die 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 Fuss 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 innerhalb eines Körbchens zu einem ringförmigen Gebilde, das, wenn die Früchte 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

¹ ago = ich führe mit

die Scheunen, in die Ställe und schliesslich oft wieder auf Kulturland. *Sonchus oleraceus* ist nach CHRIST (1923, S. 145) eine aufgegebene Kulturpflanze, *S. asper*, das sie begleitende Unkraut. Beide sind vermutlich von der ursprünglich reinen Anemochorie zur Hemerochorie übergegangen.

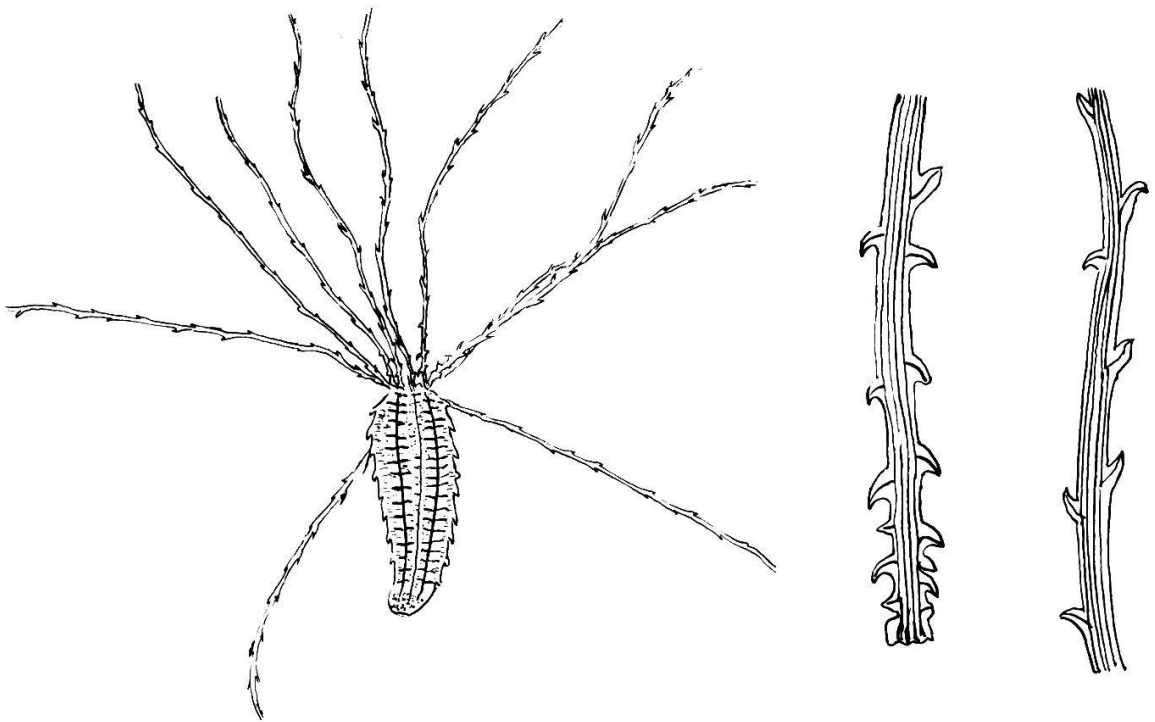


Abb. 44 und 45. Gänsedistel (*Sonchus oleraceus*).

Abb. 44. Frucht mit einigen Pappushaaren (7x).

Abb. 45. Teile eines Pappushaares (ca. 30x). Im untersten Teilstück des Haares links sind die Auswüchse hakenartig abwärts gebogen.

Die Rosskastanie (*Aesculus hippocastanum*) und die Eichen (*Quercus*) sind agochor indem Kinder ihre Samen bzw. Früchte dank ihrer Grösse und Beschaffenheit als Spielzeug benützen. Ferner werden Fichtenäste mit Zapfen zum Schmuck der Häuser, sowie Schneeball- und Stechpalmenzweige (*Viburnum opulus* und *Ilex aquifolium*) ihrer rotleuchtenden Beeren wegen als

winterlichen Grabschmuck verwendet.

* * *

Hemerochorie ist erst durch die menschliche Kultur möglich geworden. Die spezifischen Verbreitungsanpassungen, wie sie namentlich bei den Speirochoren unter ihnen vorkommen, gehören daher zu den phylogenetisch jüngsten.

Dank des grossen Verkehrs und mannigfaltigen Güteraustausches zwischen den Menschen aller Kontinente bestehen für die Hemerochoren die besten Aussichten für die Erreichung der für sie günstigen Siedlungsbiete. Natürliche Verbreitungsschranken wie Gebirge, Meere und Wüsten bestehen für sie nicht mehr. Ihretwegen gibt es um Wohnstätten, Verkehrszentren und auf Lagerplätzen die Adventivflora, wie sie SCHNYDER (1924), PROBST (1949) und andere Autoren schildern.

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 *Echinochloa crus-galli*, *Tragus racemosus*, *Phalaris canariensis*, *Bromus arvensis*, *Chenopodium glaucum*, *Ch. vulvaria*, *Atriplex oblongifolia*, *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*, *Chrysanthemum maritimum*, *Centaurea spec. div.*, *Lapsana communis*, *L. intermedia* und *Crepis foetida*. Während des ersten Weltkrieges kamen aber dann mit den Zitronentransporten und der Gefangenepost aus Italien hauptsächlich mediterrane Pflanzen an, z. B. *Cynosorus echinatus*, *Scleropoa rigida*, *Bromus madritensis*, *Brachypodium distachyon*, *Rumex bucephalophorus*, *Medicago scutellata*, *Trifolium angustifolium*, *Coronilla scorpioides*, *Calendula arvensis*, *Hedypnois cretica*, *Centaurea algeriensis* und *Lactuca serriola*.