

Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Bern
Band: - (1908)
Heft: 1665-1700

Artikel: Beitrag zur schweizerischen "Epiphytenflora"
Autor: Stäger, R.
Kapitel: III: Verbreitung der von uns beobachteten Epiphyten
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-319183>

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: 02.05.2026

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

«Unterlande» kaum verstehen, die von immerwährendem trockenem und heiterem Wetter sprachen.

Ganz anders als im Kiental sah es im gleichen Jahr im Justistal aus. Bei einer Excursion dorthin im August erklärten uns die Sennen, dass sie nächstens «ab der Alp fahren» müssten, falls nicht anderes Wetter eintrete. Seit vielen Wochen habe es bei ihnen nicht mehr geregnet. In der Tat sah der Rasen auch darnach aus: gelb, unter dem Fusstritt knirschend.

Stellen wir noch für das Hügelland und die Alpen die vier am meisten vorkommenden Epiphyten dem Häufigkeits-Grade nach zusammen, so ergibt sich folgende Uebersicht:

Schweizerische Hochebene: 1. Sambucus nigra.
2. Ulmus montana.
3. Sorbus aucuparia.
4. Chelidonium majus.

Alpengebiet: 1. Oxalis acetosella.
2. Geranium Robertianum
3. Sorbus aucuparia.
4. Viola biflora.

III. Verbreitung der von uns beobachteten Epiphyten.

Um genauen Aufschluss zu erhalten, wie die Pflanzen überhaupt und die gelegentlich epiphytisch lebenden Pflanzen insbesondere verbreitet werden, gibt es nur zwei Wege: die direkte Beobachtung und das Experiment. Rutger Sernander, wie schon in der Einleitung bemerkt, ist der erste gewesen, der diese beiden Wege einschlug und er hat gezeigt, dass weit mehr Verbreitungsmöglichkeiten existieren, als man bisher annahm, da man nur nach morphologisch-anatomischen Gesichtspunkten die Verbreitungsorgane studierte und danach einteilte. Die wirkliche Verbreitung geschieht oft ganz anders, als der Bau der Früchte oder Samen vermuten lässt. Mitunter kann dieselbe Verbreitungseinheit auf mehrere ganz verschiedene Arten verbreitet werden, wie Sernander in seiner «Spridningsbiologi» nachweist. Eine bedeutende Rolle bei der Verbreitung der

Pflanzen überhaupt spielen nach demselben Forscher¹⁾ auch die Ameisen. Wir werden hierauf später noch zurückkommen müssen.

Leider sind die direkten Beobachtungen und Experimente über den Samen- und Fruchttransport noch lange nicht vollständig genug, um hierauf eine Einteilung unserer Gelegenheitsepiphyten auch nur annähernd versuchen zu dürfen. Wir sind daher gezwungen, uns vorderhand an das alte Einteilungsprinzip, d. h. die morphologisch-anatomische Beschaffenheit der Verbreitungseinheiten zu halten, und folgen in der untenstehenden Uebersicht und Gruppierung hauptsächlich Hildebrand²⁾ und P. Vogler³⁾. Wir erhalten durch diese Zusammenstellung Einsicht, wie unsere schweizerischen Ueberpflanzen verbreitet werden können vermöge der Einrichtungen ihrer Verbreitungseinheiten (Samen oder Früchte, Brutzwiebeln etc.), nicht aber, wie ihr Transport faktisch und praktisch im einzelnen Fall von der Natur bewerkstelligt wird. Immerhin wird unsere Einteilung nach der morphologisch-anatomischen Beschaffenheit der Verbreitungseinheiten eine Basis abgeben zum weiteren, speziellen Studium der Verbreitungsbiologie unserer Gelegenheitsepiphyten.

Wir werden im folgenden dieses Schema innehalten:

- a) *Aktive Verbreitung der Ueberpflanzen.*
- b) *Passive Verbreitung der Ueberpflanzen.*
- α) Verbreitung durch den Wind.
- β) Verbreitung durch Tiere.
 - *) durch grössere Tiere.
 - ***) durch Ameisen.
- γ) Verbreitung unbekannt oder unsicher (ohne Verbreitungsmittel).

¹⁾ Rutger Sernander, Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. Upsala und Stockholm 1906.

²⁾ Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873.

³⁾ Ueber die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen. Inaug.-Diss. von Paul Vogler. München 1901.

1. Verbreitung der Epiphyten der schweizerischen Hochebene.

a) Aktive Verbreitung.

- | | |
|---------------------------|------------------|
| 1. Geranium Robertianum | Schleuderfrüchte |
| 2. Oxalis acetosella | Schleuderfrüchte |
| 3. Impatiens noli-tangere | Schleuderfrüchte |

b) Passive Verbreitung.

α. Windverbreitung:

- | | |
|----------------------------|--|
| 1. Picea excelsa | geflügelte Samen |
| 2. Ulmus montana | " " |
| 3. Humulus lupulus | Flügel aus dem Deckblatt |
| 4. Urtica dioeca | Frucht sehr klein, von zwei als Flügel dienenden Perigonblättern eingeschlossen. |
| 5. Acer pseudoplatanus | geflügelte Teilfrucht |
| 6. Acer platanoides | " " |
| 7. Acer campestre | " " |
| 8. Epilobium angustifolium | pappusartiger Haarschopf |
| 9. Angelica silvestris | geflügelte Rippen |
| 10. Fraxinus excelsior | Flügelfrucht |
| 11. Valeriana officinalis | pappusartige Federkrone |
| 12. Campanula rotundifolia | Kleine, flache Samen |
| 13. Bellis perennis | Kleinheit der Samen |
| 14. Taraxacum officinale | Pappus |
| 15. Lactuca muralis | " |
| 16. Hieracium pilosella | " |
| 17. Hieracium spec. | " |

β. Tierverbreitung.

*) Durch grössere Tiere (Vögel, Pelztiere etc.)

- | | |
|----------------------|--------------|
| 1. Poa annua | klettend |
| 2. Poa trivialis | klettend |
| 3. Corylus avellana | Nagetiere |
| 4. Fagus silvatica | " |
| 5. Quercus spec. | " |
| 6. Berberis vulgaris | Beere, Vögel |
| 7. Ribes rubrum | Beere, Vögel |

8. <i>Sorbus aucuparia</i>	Apfel Frucht, Vögel
9. <i>Rubus caesius</i>	saftige Sammelfrucht, Vögel
10. <i>Rubus idaeus</i>	" " "
11. <i>Fragaria vesca</i>	Scheinbeere, Vögel
12. <i>Geum urbanum</i>	häckelnd, Tiere
13. <i>Prunus padus</i>	Steinfrucht, Vögel
14. <i>Prunus avium</i>	" "
15. <i>Euonymus europaeus</i>	Rotkelchen Arillus. farbig.
16. <i>Hedera helix</i>	Beere, Amseln
17. <i>Galeopsis tetrahit</i>	häckelnd, Kelchzähne
18. <i>Galeopsis ladanum</i>	" "
19. <i>Solanum dulcamara</i>	Beere, Vögel
20. <i>Galium aparine</i>	häckelnd
21. <i>Symphoricarpus racemosus</i>	Beere, Vögel
22. <i>Sambucus nigra</i>	" "
23. <i>Viburnum opulus</i>	" "
24. <i>Lonicera periclymenum</i>	" "
25. <i>Lonicera xylosteum.</i>	" "

**) durch Ameisen.

1. *Chelidonium majus* (nach Kerner)

γ) Ohne Verbreitungsmittel (Unbekannte Verbreitung).

1. *Saponaria officinalis*
2. *Stellaria media*
3. *Alliaria officinalis*
4. *Trifolium repens*
5. *Aegopodium podagraria*
6. *Lysimachia nummularia*
7. *Ajuga reptans*
8. *Lamium maculatum*
9. *Stachys silvaticus*
10. *Plantago major*
11. *Plantago lanceolata*
12. *Galium mollugo*
13. *Galium verum*
14. *Matricaria chamomilla*
15. *Lampsana communis.*

Hiernach finden sich unter den 61 auf 162 Einzelbäumen der schweizerischen Hochebene wurzelnden Ueberpflanzen :

- a) aktiv verbreitete Arten: 3 oder 4,91%
- b) passiv verbreitete Arten:
 - α) durch den Wind: 17 oder 27,86%
 - β) durch Tiere: 26 oder 42,62%
 - γ) durch unbekannte Faktoren 15 oder 24,59%

2. Verbreitung der Epiphyten der Alpen.

a) Active Verbreitung.

- | | |
|---------------------------|---|
| 1. Cardamine impatiens | Schleuderfrüchte |
| 2. Geranium Robertianum | Schleuderfrüchte |
| 3. Oxalis acetosella | Schleuderfrüchte |
| 4. Mercurialis perennis | Schleuderfrüchte |
| 5. Impatiens noli-tangere | Schleuderfrüchte |
| 6. Viola biflora | Schleuderfrüchte, soll nach Kerner auch von Ameisen verschleppt werden. Samenstrang als Ameisen-Nahrung angesprochen. |

b. Passive Verbreitung.

α) Windverbreitung.

- | | |
|-----------------------------|--|
| 1. Aspidium spinulosum | Sporen |
| 2. Polypodium vulgare | „ |
| 3. Lycopodium clavatum | „ |
| 4. Picea excelsa | geflügelte Samen |
| 5. Urtica dioeca | Perigonblätter als Flügel |
| 6. Rumex arifolius | Flügel |
| 7. Sedum album | sehr kleine flache Samen |
| 8. Saxifraga rotundifolia | kleine Samen; Vergrößerung des Angriffspunkts durch kleine Würzchen. |
| 9. Saxifraga aizoon | Wie bei No. 8 |
| 10. Acer pseudoplatanus | geflügelte Teilfrucht |
| 11. Epilobium montanum | pappusartiger Haarschopf |
| 12. Epilobium angustifolium | „ „ |

13. <i>Veronica urticifolia</i>	kleine Samen, 0,5 mm.
14. <i>Valeriana officinalis</i>	pappusartige Federkrone
15. <i>Valeriana tripteris</i>	„ „
16. <i>Campanula cochleariifolia</i>	kleine Samen
17. <i>Campanula rotundifolia</i>	kleine, flache Samen
18. <i>Solidago virga aurea</i>	Pappus
19. <i>Taraxacum officinale</i>	„
20. <i>Lactuca muralis</i>	„
21. <i>Hieracium silvaticum</i>	„

β) Tierverbreitung:

*) durch grössere Tiere (Vögel, Pelztiere etc.)

1. <i>Poa nemoralis</i>	klettend
2. <i>Ribes grossularia</i>	Beerenfrucht, Vögel
3. <i>Ribes alpinum</i>	„ „
4. <i>Sorbus aucuparia</i>	kleine Apfelfrucht, Vögel
5. <i>Rubus saxatilis</i>	saftige Sammelfrucht, „
6. <i>Rosa spec.</i>	fleischige Cupula, „
7. <i>Fragaria vesca</i>	Scheinbeere, „
8. <i>Galeopsis tetrahit</i>	häckelnd, Kelchzähne
9. <i>Galium aparine</i>	häckelnd
10. <i>Sambucus racemosa</i>	Beeren, Vögel
11. <i>Lonicera xylosteum</i>	„ „
12. <i>Lonicera alpigena</i>	„ „

***) durch Ameisen:

1. <i>Moehringia trinervia</i>	Nabelschwiele
--------------------------------	---------------

γ) Ohne Verbreitungsmittel (Unbekannte Verbreitung.)

1. *Sesleria coerulea*
2. *Stellaria media*
3. *Stellaria nemorum*
4. *Aegopodium podagraria*
5. *Glecoma hederacea*
6. *Stachys spec.*
7. *Galium mollugo*

Es finden sich somit unter den 47, auf 55 Ahornen wurzelnden Epiphyten des Kien- und Justistales

a) aktiv verbreitete Arten: 6 oder 12,76 %

b) passiv verbreitete Arten:

- α) durch den Wind 21 oder 44,68 ‰
- β) durch Tiere 13 oder 27,65 ‰
- γ) durch unbekannte Faktoren 7 oder 14,89 ‰

Stellen wir des bessern Vergleichs wegen die Ergebnisse der Epiphytenverbreitung in der schweizerischen Hochebene und in den beiden Alpentälern noch übersichtlicher zusammen wie folgt, so erhalten wir folgende Resultate:

	Schweiz. Hochebene	Alpen
Aktive Verbreitung =	4,91 ‰	12,76 ‰
Windverbreitung =	27,86 ‰	44,68 ‰
Tierverbreitung =	42,62 ‰	27,65 ‰
Unbekannte Verbreitung =	24,59 ‰	14,89 ‰

Dabei fällt uns sofort das umgekehrte Verhältnis der Wind- und Tierverbreitung in der schweizerischen Hochebene und in den Alpen auf. In der Hochebene dominiert die Tierverbreitung mit 42,62 ‰, während die durch den Wind verbreiteten Arten auf 27,86 ‰ herabsinken. In den beiden Alpentälern überwiegt die Verbreitung durch den Wind mit 44,68 ‰, während die Verbreitung durch Tiere weit zurücksteht (27,65 ‰). Wir erhalten damit ein ähnliches Resultat wie P. Vogler, der für die eigentliche alpine Region (über der Baumgrenze) ein starkes Ueberwiegen der anemochoren Arten gegenüber den zoochoren und hydrochoren nachwies.

Tier- und Windverbreitung spielen bei unsern Gelegenheitsepiphyten die Hauptrolle. Aber auch für die echten Epiphyten wies schon Schimper nach, dass sie Keime haben, die zum Transport auf Bäume geeignet sind; seien es saftige Früchte, die von Vögeln verbreitet, seien es kleine oder mit Flugapparaten versehene Samen, die vom Winde verweht werden. —

Wollen wir unsere Resultate hinsichtlich der Epiphytenverbreitung mit denjenigen anderer Autoren vergleichen, so dürfen wir nur die Ueberpflanzen der schweizerischen Hochebene in Betracht ziehen, weil keiner der fremden Beobachter seine Untersuchungen im Gebirge angestellt hatte. Folgende Zusammenstellung wird uns einen Ueberblick über die prozentischen Verhältnisse der Verbreitungsarten gewähren:

	Loew	Willis-Burkill	Sabidussi	Magnin	Stäger
Windverbreitung:	53,33%	53,75%	46%	56%	27,86%
Tierverbreitung:	23,33%	27,5%	28%	31%	42,62%
Unbekannte Faktoren:	23,33%	18,75%	26%	14%	24,59%

Es muss auffallen, dass wir für die schweizerische Hochebene einen so hohen Prozentsatz von Arten erhalten, die durch Tiere ihre Verbreitung finden, oder genauer ausgedrückt, deren Fruchteinrichtungen auf die Tierverbreitung hinweisen.

Auch wenn wir die Epiphyten der beiden Alpentäler mit zum Vergleich heranziehen, die doch zum grössern Teil durch den Wind verbreitet werden, und die Verbreitungsarten für unsere sämtlichen 89 schweizerischen Ueberpflanzen nach Prozenten ausrechnen, so überwiegt doch immer noch die Tierverbreitung mit 38,20 % über die Windverbreitung mit bloss 33,70 %. Die Verbreitung durch unbekannte Faktoren sinkt auf 21,34 % und die aktive Verbreitung nimmt 6,74 % für sich in Anspruch. —

Manche Autoren rechnen allerdings einige Epiphyten zu der Kategorie Windverbreitung, die wir nach P. Vogler's Uebersicht entweder zur Rubrik Tierverbreitung oder Verbreitung durch unbekannte Faktoren ziehen, wie z. B. *Moehringia trinervia* (Ameisen), *Stellaria*-Arten (unbekannte Verbreitungsart), *Plantago lanceolata* (unbekannte Verbreitungsart), *Poa nemoralis* (Tiere), *Ajuga reptans* (unbekannte Verbreitungsart) und einige andere. Diese kleine Verschiebung in der Auffassung und Einteilung der Verbreitungsmöglichkeiten kann aber durchaus nicht dieses gewaltige Ueberwiegen der Tierverbreitung über die Windverbreitung mit einer Differenz von nahezu 15 % in der schweizerischen Hochebene zur Folge haben.

Es ist auch nicht wohl möglich, dass uns der Zufall meistens nur solche Bäume in die Hände gespielt haben sollte, welche der Hauptsache nach mit Epiphyten besetzt gewesen wären, welche ihre Verbreitung den Tieren verdanken; denn unsere Beobachtungen stammen aus recht verschiedenen Gegenden der schweizerischen Hochebene.

Die Gelegenheitsepiphyten des Mittellandes müssen sich demnach wirklich aus Arten zusammensetzen, die in überwiegender Mehrzahl von Tieren verbreitet werden, insofern wir das

nicht unbeträchtliche Kontingent von Arten unbekannter Verbreitungsweise hier aus dem Spiel lassen.

Dass eine Klassifizierung der Ueberpflanzen nach dem morphologisch-anatomischen Einteilungsprinzip (ihrer Verbreitungseinheiten) kein ganz richtiges Bild von ihrer wirklichen Aussäung abgeben kann, darauf haben wir schon hingewiesen.

Sind einmal alle Faktoren bekannt, welche bei der Verbreitung der Ueberpflanzen tatsächlich und im einzelnen Fall in Betracht kommen, dann wird sich das prozentische Verhältnis zwischen Wind- und Tierverbreitung vielleicht noch ganz anders gestalten. Es mögen auch noch kombinierte Verbreitungsarten mit in Frage kommen, die man nicht kurzerhand vereinfachen und zu einer einzigen Verbreitungs-Kategorie ziehen kann.

Kommen wir hierauf einige derartige Verhältnisse zu sprechen! Eine grössere Rolle bei der Epiphyten-Verbreitung, als man bisher anzunehmen pflegte, spielen die Ameisen. Unter Rutger Senanders Myrmekochoren finden wir folgende Arten vertreten, die wir in unsern Listen als Gelegenheitsepiphyten aufführten:

- | | |
|--------------------------------|-----------------------------------|
| 1. <i>Chelidonium majus</i> | 10. <i>Alliaria officinalis</i> |
| 2. <i>Mercurialis perennis</i> | 11. <i>Trifolium spec.</i> |
| 3. <i>Veronica spec.</i> | 12. <i>Geranium spec.</i> |
| 4. <i>Ajuga reptans</i> | 13. <i>Aegopodium podagraria</i> |
| 5. <i>Lamium maculatum</i> | 14. <i>Plantago lanceolata</i> |
| 6. <i>Viola spec.</i> | 15. <i>Glecoma hederacea</i> |
| 7. <i>Poa trivialis</i> | 16. <i>Taraxacum officinale</i> |
| 8. <i>Urtica dioeca</i> | 17. <i>Impatiens noli-tangere</i> |
| 9. <i>Stellaria media</i> | |

Die Verbreitung dieser Arten durch Ameisen wurde von Sernander zum Teil experimentell, zum Teil empirisch nachgewiesen, indem er deren Samen direkt von Ameisen transportieren sah, oder bei Ameisenbauen fand, oder die betreffenden Pflanzen in Reihen längs der Ameisenstrassen beobachtete. Diese letztern Punkte sind allerdings nicht streng beweisend, aber im Verein mit andern Momenten machen sie doch die Myrmekochorie der betreffenden Pflanzen sehr wahrscheinlich. Sernander entdeckte nämlich an vielen dieser Pflanzensamen sog. Elaiosome, eigentümliche Oelkörper, welchen die Ameisen nachstellen, und

stellte ferner in der Organisation der Myrmekochoren auffallende Eigentümlichkeiten fest. So zeichnen sich unter anderem die meisten Ameisenpflanzen dadurch aus, dass sich ihre Infloreszenzen kurze Zeit nach Schluss der Anthese der letzten Blüte völlig leeren. Sie sind tachyspor. Hieher gehören auch einige Pflanzen mit explosiven Früchten.

Dafür, dass die Myrmekochoren in der Epiphytenflora vertreten sind, führt Sernander folgende Standsortsaufzeichnung aus Palermo an: Am 21. Mai 1903 beobachtete er in einem dortigen Garten eine *Phoenix dactylifera*-Palme, deren Stamm bis zu einer Höhe von 3 m hinauf in jeder Falte der übrig gebliebenen Blattfüsse reichlich mit folgenden myrmekochoren Phanerogamen bekleidet war: *Antirrhinum majus*, *Chelidonium majus*, *Parietaria officinalis*, *Sonchus tenerrimus*, *Stellaria media*, *Viola odorata*. Eine direkte Beobachtung über Ameisen, die Samen den Baum hinauf trugen, machte er am Mont Ventoux: *Aphaenogaster barbata* schleppte einen *Veronica hederaefolia*-Samen einen im Ackerland stehenden Wallnussbaum hinauf.

Wir selber möchten die Vermutung aussprechen, dass *Geranium Robertianum*, *Oxalis acetosella*, *Viola biflora* und eventuell auch *Sedum album* und *Saxifraga aizoon* mit zu den Myrmekochoren gehören dürften. Für eine ganze Reihe von *Viola*-Species wies Sernander die Myrmekochorie experimentell nach (*Viola biflora* verwandte er nicht) und *Geranium molle*-Samen sah er direkt von Ameisen transportiert werden. Schon aus diesem Grunde lässt sich die Zugehörigkeit von *Geranium Robertianum* und *Viola biflora* zu den Ameisenpflanzen vermuten. Aber die Wahrscheinlichkeit wird noch grösser durch folgende Beobachtungen unsererseits, die wir nicht nur an *Geranium Robertianum* und *Viola biflora*, sondern auch an *Oxalis acetosella*, *Sedum album* und *Saxifraga aizoon* machten.

1. Wir bemerkten diese Pflanzen meistens unmittelbar am Fusse des betreffenden Baumstammes oder ganz dicht in der Nähe auf Steinblöcken und dann oft erst wieder hoch oben (10—20 m über dem Boden) in den Astwinkeln und bemoosten Aesten des betreffenden Baumes. Ein ganz analoges Verhalten beobachtet man an dem sicher als myrmekochor nachgewiesenen *Chelidonium majus*.

2. Die in Frage stehenden Pflanzen kommen auf den Epiphytenträgern gern und oft im Verein mit sicher als Myrmekochoren erkannten Gewächsen vor.

3. An den Stämmen, auf denen die fraglichen Pflanzen wurzeln, erblickt man nicht selten Ameisenstrassen.

Belege.

Sedum album und *Saxifraga aizoon* (Nr. 13 und 14 des Epiphytenverzeichnisses vom Kiental) finden sich ganz unten am Fuss der bemoosten Stämme und dann wieder 20 m hoch oben am Stamme und auf den bemoosten Aesten. *Sedum album* wächst in Gesellschaft von *Geranium Robertianum* und an dem Stamm findet sich eine Ameisenstrasse. Ebenso laufen geschäftig Ameisen an dem Stamm auf und ab, an welchem *Saxifraga aizoon* zusammen mit *Viola biflora* gedeiht. Trotzdem können natürlich die Samen der beiden fraglichen Pflanzen durch den Wind auf die Bäume hinaufgebracht worden sein. Ganz entschieden wird die Frage nur durch das Experiment oder durch direkte Beobachtung.

Geranium Robertianum findet sich im Kiental zusammen mit *Mercurialis perennis* und *Moehringia trinervia* (Nr. 19 des Kientaler Epiphytenverzeichnisses); ebenso im Justistal mit *Moehringia trinervia* auf mehreren Bäumen (Nr. 4 und Nr. 10 des Epiphytenverzeichnisses des Justistals). *Mercurialis perennis* und *Moehringia trinervia* sind aber sicher als Ameisenpflanzen erkannt worden. *Geranium Robertianum* geht oft sehr hoch hinauf in die Krone und auf die dicht bemoosten Aeste. Seine Schleuderkraft reicht entschieden nicht so weit. An den Wind ist sein Same auch nicht angepasst. Was liegt näher, als an die Vermittlung der Ameisen zu denken, umso mehr, als wir an vielen Bäumen, auf denen *Geranium Robertianum* wurzelte, Ameisenstrassen wahrnahmen. — Das nämliche trifft zu für *Oxalis acetosella* und *Viola biflora*. Bald trifft man sie ganz unten am Stamm oder auf Blöcken in nächster Nähe und dann erst wieder hoch oben (bis 15 m, Nr. 23 des Kientaler Verzeichnisses) auf den Aesten der Krone. Die Kraft der Schleuderfrüchte reicht nicht so weit, das ist ganz sicher. Windanpassung scheint auch nicht vorhanden zu sein. Also ist wieder an Myr-

mekochorie zu denken, zumal bei *Viola biflora*, deren nächst Verwandte fast alle durch die Ameisen verbreitet werden.

An drei Bäumen, auf denen *Oxalis acetosella* epiphytisch lebt, beobachteten wir Ameisenzüge, ebenso an mehreren Bäumen, die *Geranium Robertianum*, *Saxifraga aizoon* und *Sedum album* trugen. Die beobachteten Ameisen erwiesen sich ¹⁾ als *Formica rufa* L. var. *rufopratensis* For. und *Camponotus herculeaneus* L.

Wir stellen uns nicht vor, dass alle Individuen z. B. eines *Geranium*-Bestandes, der epiphytisch vorkommt, von Ameisen ausgesät worden wären. Ein einziger von einer Ameise einmal auf das Moospolster eines Baumes heraufgebrachter Same kann genügen zur Heranzucht eines dichten Bestandes. Der neue Same keimt und bringt wieder Früchte und Samen hervor. Letzterer fällt aus, oder wird ausgeschleudert und haftet da und dort im Moos und Mulm desselben Baumes. So hat man sich überhaupt die Fortexistenz einer grossen Reihe von Gelegenheits-epiphyten zu denken.

Durch das Studium der Myrmekochorie sehen wir die Liste der durch unbekannte Faktoren verbreiteten Epiphyten stark zu Gunsten der Rubrik Tierverbreitung zusammenschmelzen. Von den 6 aktiv verbreiteten Epiphyten bleibt vermutlich nur noch *Cardamine impatiens* bestehen. Selbst die Kategorie Windverbreitung würde einen geringen Abzug erhalten oder mit andern Worten: eine streng durchzuführende Rubrizierung wird sich bei der fortschreitenden Erfahrung als unzulänglich erweisen und die Existenz einer Kombination verschiedener Verbreitungsarten wird sich bei den Gelegenheitsepiphyten und überhaupt im Pflanzenreich immer mehr in den Vordergrund drängen.

Eine mehr zufällige Verbreitungsweise von Ueberpflanzen kann zu Stande kommen, wenn verschiedene Baumarten, z. B. in einer Allee, sehr nahe bei einander stehen, so dass sich ihre Kronen verflechten; oder wenn eine Schlingpflanze sich hoch in die Kronen von Bäumen hinaufwindet. In beiden Fällen kann dann der Same, mag er für Wind- oder Tierverbreitung einge-

¹⁾ Nach der freundlichen Bestimmung von P. E. Wasmann in Luxemburg, dem wir an dieser Stelle den herzlichsten Dank aussprechen.

richtet sein, durch blosses Herabfallen auf das Moospolster, bez. Humusansammlung eines Astwinkels gelangen und dort bei günstiger Gelegenheit keimen.

Etwas derartiges beobachtete Sabidussi. Er fand zwei, etwa fünfjährige Exemplare von *Aesculus Hippocastanum* L. in der humusreichen Gabelung einer Sommerlinde, deren Samen von einer überhängenden Rosskastanie direkt herabgefallen sein mussten. Ebenso wuchs eine zweijährige *Robinia Pseudacacia* auf einem Baum derselben Art, deren Same sicher von einem überhängenden Robinienstamme herrührte. Berdrow machte auf ähnliche Erscheinungen aufmerksam.

Wir selber konnten eine derartige primitive Verbreitungsart für eine Anzahl (zum mindesten 8 Stück) *Ulmus montana* konstatieren. In der Enge-Allee bei Bern stehen abwechselnd Ulmen und Linden so dicht neben einander, dass die Aeste beider Baumarten in einander greifen. Wir beobachteten direkt, wie zur Zeit der Samenreife eine Menge Samen von höher gelegenen Aesten der Ulmen auf die Astgabelungen der benachbarten Linden herunterfielen und auf den Humusablagerungen liegen blieben. Merkwürdig ist der Umstand, dass nicht auch umgekehrt die auf die Ulmen herabgefallenen Lindensamen zur Keimung gelangen. Die Linde scheint eben nicht die für die epiphytische Lebensweise notwendigen Eigenschaften zu besitzen.

Ein anderes Beispiel für die eben geschilderte einfache Verbreitungsart liefert uns der Hopfen.

Im Auenwald an der Saane bei Gümnenen gibt es eine Menge geköpfter und ungeköpfter Weiden, welche bis zu oberst hinauf an den Aesten von *Humulus lupulus*, *Clematis vitalba* und *Convolvulus sepium* umschlungen werden. Bei der Samenreife ist nun gar nicht zu vermeiden, dass die Verbreitungseinheiten gelegentlich auch auf die tiefer unten sich befindlichen Astgabeln fallen. So ist das epiphytische Vorkommen einer Hopfenpflanze daselbst auf einer mulmreichen Kopfweide (No. 8 des Epiphytenverzeichnisses des schweizerischen Hügellandes!) leicht zu erklären. Schwerer zu begreifen ist es, dass trotz dieser massenhaften Verbreitung von Samen auf den dortigen Weiden die drei genannten Pflanzen nicht sehr häufig epiphytisch anzutreffen sind. Dies fast negative Verhalten hängt offenbar mit ihrer innern

Organisation eng zusammen. Auch andere Beobachter (Rud. Rietz, Magnin etc.) stellten diese 3 Schlingpflanzen nur selten als Gelegenheitsepiphyten fest.

Eine ganz gelegentliche und nicht häufige Art der Verbreitung mag auch auf der Stolonen-Bildung beruhen. So beobachtete R. Beyer¹⁾ 1894 bei Avigliana im Innern eines hohlen, an einer Seite bis zum Grund aufgerissenen Weidenstammes in $\frac{1}{2}$ m Höhe über dem Boden ein üppig entwickeltes, nicht blühendes Gras (*Poa spec.*), welches durch einen Ausläufer von unten her durch das morsche Holz hindurch da hinauf gelangt war.

Eine Epiphyten-Verbreitung durch das Wasser haben bisher nur Geisenheyner²⁾ und Béguinot-Traverso³⁾ beschrieben. Zur Zeit von Ueberflutungen bleiben nach ihren Beobachtungen Früchte und Samen, eventuell auch ganze lebende Pflanzen oder Pflanzenteile im überschwemmten Geäst besonders von Weidenbäumen hängen und finden nach dem Verlaufen des Wassers in dem zurückgelassenen Schlamm der Astgabeln gute Bedingungen zur Keimung.

Von Interesse ist auch das Verhältnis der Gelegenheits-epiphyten zur bodenständigen Flora ihrer Umgebung. Fast alle Beobachter betonen übereinstimmend, dass die überwiegende Mehrzahl der Ueberpflanzen in geringer Entfernung auch terrestrisch vorkommen. Besonders gilt dies für die meisten der durch den Wind, und fügen wir gleich hinzu, durch die Ameisen oder dann auch aktiv durch Schleuderfrüchte verbreiteten Arten. Die Vögel können die Verbreitungseinheiten auf grössere Distanzen vertragen. Nach Willis und Burkill beträgt die grösste Entfernung 180 m. Andere nehmen grössere Distanzen an. So muss nach Magnin der auf *Salix* auf dem Plateau de la Dombes gefundene *Cucubalus* von viel weiter her verschleppt worden sein. Jens Holmboe konstatierte am 11. Juli 1900 auf einer Linde in

¹⁾ Ergebnisse der bisherigen Arbeiten bezüglich der Ueberpflanzen ausserhalb der Tropen. In „Verhandl. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenb.“ 37. Jahrg. 1895.

²⁾ Zur epiphytischen Kopfweidenflora. In: Verhandl. d. bot. V. d. Pr. Brandenb. 36. Jahrg. 1894.

³⁾ Notizie preliminari sulle arboricole della flora italiana. In Bull. soc. bot. ital. 1904.

Vestre Aker, acht Meter über dem Boden ein Exemplar von *Chenopodium album*, das wenigstens $\frac{1}{2}$ —1 Kilometer weit her transportiert worden sein musste. Sabidussi fand bei Klagenfurt auf einer Weide ein *Epilobium angustifolium*, dessen nächster terrestrischer Standort einige Kilometer weit entfernt lag.

Nach A. Ernst¹⁾ übertragen Tauben, welche an irgend einem Küstenstriche im Gebiet der Sundastrasse Früchte genossen haben, nach weniger als einstündigem Fluge durch ihre Exkremeute auch die verschlungenen aber nicht verdauten Samen nach der 50 und mehr Kilometer entfernten Insel Krakatau. Nach demselben Forscher und übrigens schon nach Treub steht unumstösslich fest, dass auch der Wind eine Menge Samen der benachbarten Inseln auf das 40 bis 50 Kilometer entfernte Krakatau hinüberzuwehen im Stande ist.

Ebenso hat P. Vogler für das schweizerische Alpengebiet die Möglichkeit des Windtransportes über grosse Distanzen nachgewiesen und zwar auf Grund zahlreicher Angaben über den Transport von Blättern auf Gletscher und Schneefelder und Bestimmung des nächsten normalen Standortes der betreffenden Pflanzen. So kommt Vogler zum Schluss, dass bei Sturmwinden im Alpengebiet ein Transport von Samen über Distanzen von 20 Kilometern wohl möglich ist.

Im allgemeinen kommen für die Verbreitung unserer Gelegenheitsepiphyten solch grosse Distanzen kaum in Betracht. Auf jeden Fall wäre es meistens unmöglich, einen Ferntransport nachzuweisen, wenn er auch stattgefunden haben sollte, da vielleicht die weithergetragenen Ueberpflanzen auch in allernächster Nähe terrestrisch um den Epiphytenträger herum gedeihen. Wer will entscheiden, ob ein *Taraxacum*-Same ein paar Meter oder vielleicht einige Kilometer weit hergeweht worden sei? Einige wenige Fälle ausgenommen, trägt die Epiphytenvegetation eines Baumes fast immer den Charakter und das Gepräge der nächstgelegenen Pflanzengesellschaften, so zwar, dass ein Epiphytenträger im Wald Waldpflanzen, in heckenreichen Wiesen Büsche

¹⁾ Die neue Flora der Vulkaninsel Krakatau. Separatabdruck aus d. „Vierteljahrsschrift der naturf. Ges. i. Zürich“. Jahrg. LII. 1907. Heft 3. Zürich. Fäsi u. Beer.

und Wiesenpflanzen, in der Nähe von menschlichen Siedelungen (z. B. im Gebirge) Läger- und Ruderalpflanzen beherbergt u. s. w.

So trugen, um nur einige typische Beispiele hervorzuheben, die Ahornbäume auf dem Steinweidli im Kiental mit Vorliebe die Pflanzen, die auch auf den benachbarten Steinblöcken wuchsen, als: *Polypodium vulgare*, *Saxifraga aizoon*, *Viola biflora*, *Geranium Robertianum*, *Oxalis acetosella* etc.

Die geköpften Eschen bei der Gasanstalt in Bern, welche Gebüsche und Wiesen in ihrer nächsten Nähe haben, beherbergen: *Viburnum opulus*, *Plantago major* und *Plantago lanceolata*, *Taraxacum officinale*, *Poa trivialis*, *Bellis perennis*, *Trifolium repens* und *Prunus padus*.

Die Kopfweiden des Auenwaldes an der Saane bei Gümnenen sind geschmückt mit *Epilobium angustifolium*, *Rubus idaeus*, *Saponaria officinalis*, *Berberis vulgaris*, *Humulus lupulus*, *Galium*arten etc., alles Gewächse, die im Auenwald in nächster Nähe der Epiphytenträger massenhaft terrestrisch vorkommen.

IV. Lebensweise der Gelegenheitsepiphyten.

Auf welche Weise unsere höheren Ueberpflanzen auf ihren luftigen Standort hinauf gelangen können, haben wir im vorigen Kapitel gesehen. Es drängen sich uns nun die weitem Fragen auf: Woher nehmen die Ueberpflanzen die rohen Nahrungsstoffe, welche die chlorophyllhaltigen, terrestrisch lebenden Gewächse dem Erdboden entziehen? Wie decken die Ueberpflanzen ihren Wasserbedarf und wie schützen sie sich gegen die Austrocknung und deren Folgen?

Die typischen Epiphyten der Tropen haben bekanntlich eine ganze Reihe von Anpassungen erfahren, mit deren Hilfe sie ihre Existenz ebenso gut finden, wie irgend eine Bodenpflanze. Um sich ein Nährsubstrat zu schaffen, bilden die Wurzeln einiger tropischen Ueberpflanzen ¹⁾ ²⁾ vielverzweigte Geflechte schwamm-

¹⁾ A. F. W. Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena 1888.

²⁾ G. Haberlandt, Eine botan. Tropenreise. Leipzig 1893.