

Ueber europäische Myrmekochoren.

(Mit 6 Figuren.)

Von

E. Ulbrich.

Auf der diesjährigen Frühjahrs-Hauptversammlung des botanischen Vereins der Provinz Brandenburg berichtete ich über Sernanders Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren, die in den Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Band 41, No. 7 (1906) erschienen ist. Mehrfachen Bitten, die an mich gelangten, diesen meinen Vortrag in ausführlicher Form in unseren Verhandlungen zum Abdruck zu bringen, komme ich auf Anregung des Vorstandes nach, indem ich im folgenden über Sernanders klassisches Werk eingehend berichte.

In seiner in schwedischer Sprache erschienenen Abhandlung „Den skandinaviska vegetationes spridningsbiologi“ (Uppsala, 1901) teilt Sernander die Pflanzen, deren Samen und Früchte durch Tiere verbreitet werden, in drei Gruppen folgendermaßen ein:

1. Arten mit endozoischer Verbreitung oder Endozoën, Pflanzen, deren Samen und Früchte von Tieren verzehrt und mit den Fäkalien unbeschädigt wieder ausgeschieden werden. Hierhin gehören z. B. die große Zahl der mit beerenartigen Früchten (im biologischen Sinne) versehenen Pflanzen wie unsere Brombeeren, Himbeeren, Erdbeeren, Stachelbeeren, Taxus usw.

2. Arten mit synzoischer Verbreitung oder Synzoën, Pflanzen, deren Samen und Früchte aus irgendwelchen Gründen von den Tieren gesammelt, also absichtlich verschleppt werden. Zu dieser Gruppe gehören u. a. die im folgenden behandelten Pflanzen, deren „Verbreitungseinheiten“ durch Ameisen gesammelt und verschleppt und so verbreitet werden.

3. Arten mit epizoischer Verbreitung oder Epizoën, Pflanzen, deren Samen und Früchte von Tieren unabsichtlich verschleppt werden, indem sie im Gefieder der Vögel oder Fell der

Säugetiere oder sonst irgendwie (z. B. an den Füßen der Wasservögel) haften bleiben. Hierher gehören vor allem die Pflanzen mit Klettfrüchten wie *Cynoglossum*, *Circaea*, *Galium aparine* u. a. Rubiaceen, *Lappa* und viele andere.

Ueber die zur 1. Gruppe gehörigen Pflanzen mit endozoischer Verbreitung ist kürzlich eine kleine Abhandlung von Selim Birger im Botaniska Notiser 1907 erschienen;¹⁾ die Literatur über die Pflanzen der 3. Gruppe mit epizoischer Verbreitung ist recht umfangreich und kann hier nicht besprochen werden. Im folgenden soll uns nur die 2. Gruppe beschäftigen, die Pflanzen mit synzoischer Verbreitung und von diesen wieder nur diejenigen, deren Verbreitungseinheiten durch Ameisen, die wichtigsten Vermittler synzoischer Verbreitung, verschleppt werden. Als Verbreitungseinheit bezeichnet Sernander dasjenige Organ, welches sich von der Mutterpflanze löst und von den Tieren (Ameisen) gesammelt und verschleppt wird, ohne Unterschied ob dies ein Same oder eine Frucht oder eine Frucht mit anhaftenden Blütenteilen oder eine ganze Blüte oder Infloreszenz usw. ist.

Sernander (l. c., p. 5) nennt nun „diejenigen Pflanzen, deren Verbreitungseinheiten wegen besonderer Eigentümlichkeiten der Organisation von Ameisen aufgesucht und transportiert werden, myrmekochore Synzoen oder ganz einfach Myrmekochoren, die Verbreitungseinheiten selbst myrmekochor und die Eigenschaft einer Pflanze, eine solche Verbreitungseinheit zu besitzen, Myrmekochorie.“

Es gelang bei den meisten der als Myrmekochoren bezeichneten Pflanzen an den Verbreitungseinheiten eigentümliche Organe nachzuweisen, welche auf die Ameisen eine anlockende Wirkung ausüben. Da diese Anziehungskraft meist von fettem Oel ausgeht, das diese Körper enthalten, nennt Sernander sie Elaiosome (von ἔλαιον = Oel und σῶμα = Körper) d. i. Oelkörper. Daß es wirklich die Oelkörper sind, welche auf die Ameisen die anziehende Wirkung ausüben, ließ sich leicht durch Versuche nachweisen, bei welchen von den als myrmekochor bekannten Arten die Oelkörper der Verbreitungseinheiten entfernt wurden. So präparierte Verbreitungseinheiten übten auf die Ameisen gar keine oder nur eine ganz geringe Anziehungskraft aus. Legte man den Ameisen jedoch die abgetrennten Elaiosome oder nicht präparierten Verbreitungseinheiten vor, so stürzten sie sich begierig auf dieselben. Wichtige Aufschlüsse

¹⁾ Ein kurzes Referat über diese Arbeit findet sich in Englers botanischen Jahrbüchern Band XL (1907) Literaturbericht.

ergab die Untersuchung des sog. „Auswurfsgutes“¹⁾ der Ameisen aus ihren Bauten, worunter sich sehr häufig myrmekochore Verbreitungseinheiten befanden, deren Elaiosome in oft sehr charakterischer Weise angefressen oder sogar ganz abgefressen waren, ohne daß die Samen und Früchte selbst angegriffen waren; ihre Keimfähigkeit war nicht beeinträchtigt.

Die Methode der zahlreichen Versuche bestand nun darin, daß (aus praktischen Gründen immer) je 10 als myrmekochore bekannte und je 10 sicher nicht myrmekochore neben je 10 auf ihre Myrmekochorie zu untersuchende Verbreitungseinheiten auf die zum Bau führenden Ameisenstraßen gelegt wurden. Es wurde dann genau notiert, wann die verschiedenen Verbreitungseinheiten von den Ameisen fortgetragen wurden. Aus den so gewonnenen Resultaten ergaben sich mit großer Sicherheit Aufschlüsse über Vorhandensein und Größe der Myrmekochorie, der untersuchten Verbreitungseinheiten.

Sernander untersuchte 13 Arten und Varietäten europäischer Ameisen, die sechs verschiedenen Gattungen angehörten und viele hunderte von europäischen Pflanzen, unter welchen er 132 Myrmekochoren feststellen konnte. Seine außerordentlich zahlreichen Experimente machte er in den verschiedensten Gegenden Europas.

Auf Grund seiner Untersuchungen kommt Sernander zur Unterscheidung von 15 verschiedenen Typen von Myrmekochoren, die sich in zwei Hauptgruppen, die als Typus A und B bezeichnet werden, zusammenfassen lassen. Ich lasse hier eine kurze Uebersicht und Beschreibung dieser 15 Typen folgen:

Typus A:

Hierher gehören solche Myrmekochoren, denen andere Verbreitungsmittel, als die myrmekochoren fehlen. Diese Pflanzen sind in ihrer Verbreitung also auf Ameisen angewiesen.

Man kann diese Myrmekochoren nach der Beschaffenheit des Elaiosoms gliedern in: erstens solche Typen, die kein differenziertes Elaiosom besitzen und zweitens solche, die ein deutlich ausgebildetes Elaiosom besitzen.

1. Typen, die keine differenzierten Elaiosome besitzen.

1. Der *Puschkinia*-Typus.

Die Samen sind mit dünner Samenschale versehen, deren Zellwände vollständig mit Oel imprägniert sind, sodaß sie zur Reifezeit

¹⁾ Als „Auswurfsgut“ werden die Samen und Früchte bezeichnet, welche die Ameisen einige Zeit nach dem Eintragen wieder aus ihrem Bau entfernen. Solche Reinigung ihres Baues nehmen die Ameisen alle 5–6 Wochen vor.

mit einem dünnen Oelhäutchen umgeben sind, welches auf die Ameisen starke Anziehungskraft ausübt. Es gehören zu diesem Typus einige Liliaceen z. B. *Puschkinia scilloides*, *Allium ursinum*, *Ornithogalum Kotschyjanum*, *Tritelia uniflora* u. a. (Vgl. Fig. 1, Abbildg. I).

2. Typen, deren Verbreitungseinheiten mit deutlichem Elaiosom versehen sind.

Diese Gruppe umfaßt alle übrigen Typen von Elaiosomen und gliedert sich nach der Lage und Beschaffenheit des Elaiosoms in eine Reihe von Abteilungen.

I. Das Elaiosom bildet einen Teil des Samens oder der Frucht selbst.

2. Der *Viola odorata*-Typus,

ein schon von Kerner beschriebener Typus, ist charakterisiert durch Samen, deren Anhang (*Strophiole* oder *Caruncula*) als Elaiosom ausgebildet ist. Bisweilen sind auch größere oder kleinere Partien der Samenschale ölhaltig. Das Elaiosom, das oft eine ganz bedeutende Größe erreicht, hebt sich meist durch hellere Färbung von den dunkleren Samen scharf ab und läßt sich leicht entfernen. Dieser bekannteste aller Myrmekochoren-Typen umfaßt zahlreiche Mono- und Dicotylen und geht ohne scharfe Grenze in den weiter unten zu besprechenden *Euphorbia*-Typus über. Es gehören hierher u. a. die bekannten Fälle von *Chelidonium majus*, *Viola odorata* usw., die schon Kerner (Pflanzenleben II, 1898) beschreibt, ferner z. B. *Luzula pilosa*, *Chionodoxa Luciliae*, *Gagea*- und *Scilla*-Arten, *Galanthus nivalis*, *Iris ruthenica*, *Arenaria muscosa*, *Corydalis*-Arten, *Primula acaulis* u. v. a. (Vgl. Fig. 1, Abbildg. II, 1—3.) Interessant ist das verschiedene Verhalten oft ganz nahe verwandter Arten derselben Gattung. Berechnet man aus den zahlreichen von Sernander gegebenen Beobachtungstabellen die kürzesten Zeiten, welche verstrichen bis bei der oben beschriebenen Versuchsanordnung alle Verbreitungseinheiten von den Ameisen entfernt waren, so ergibt sich folgendes Verhalten:

<i>Scilla amoena</i>	zeigt kaum	Myrmekochorie; nach über 24 Stunden waren die Samen entfernt							
<i>S. sibirica</i>	„ sehr starke	„	„	7	Minuten	„	„	„	„
<i>Corydalis laxa</i>	„ sehr starke	„	„	3	„	„	„	„	„
<i>C. pumila</i>	„ starke	„	„	8—9	„	„	„	„	„
<i>C. fabacea</i>	„ mässige	„	„	10—30	„	„	„	„	„
<i>C. nobilis</i>	„ schwache	„	„	50	„	„	„	„	„
<i>Viola odorata</i>	„ sehr starke	„	„	2—3	„	„	„	„	„
<i>V. suavis</i>	„ mässige	„	„	13	„	„	„	„	„
<i>Veronica agrestis</i>	„ starke	„	„	7	„	„	„	„	„
<i>V. cymbalaria</i>	„ mässige	„	„	15	„	„	„	„	„
<i>V. hederifolia</i>	„ schwache	„	„	1½	Stunden	„	„	„	„

Diese Uebersicht enthält nur einige als myrmekochor erwiesene Arten; bedenkt man, daß andere nahe verwandte Arten derselben Gattungen keine Spur von Myrmekochorie zeigen, so ergeben sich

innerhalb mancher Formenkreise Mannigfaltigkeiten, die, wie wir später sehen werden, auf die entwicklungsgeschichtliche Ausbildung der Myrmekochorie interessante Schlüsse zulassen.

3. Der *Hepatica*-Typus,

schließt sich physiologisch dem *Viola odorata*-Typus eng an; statt des Samens trägt hier die Frucht das Elaiosom. Die Basalpartie der Frucht ist als Elaiosom ausgebildet, das sich gewöhnlich durch hellere, meist milchige Färbung scharf abhebt. Nur bei *Adonis vernalis* setzen sich die ölführenden Zellen ohne scharfe Grenze in die Epidermis des übrigen Perikarps fort.

Von bei uns verbreiteten Arten gehören besonders *Ranunculaceen* und *Papaveraceen* hierher z. B. *Anemone nemorosa*, *ranunculoides*, *hepatica* u. a., viele *Ranunculus*-Arten, *Fumaria*-Arten und einige *Potentilleae*. (Vgl. Fig. 1, Abbildg. III.)

II. Das Elaiosom bildet einen Teil des Perigons.

4. Der *Parietaria lusitanica*-Typus.

Der Fall, daß ein Teil des Perigons als Elaiosom ausgebildet ist, kommt recht selten vor; bisher sind nur wenige Arten bekannt geworden z. B. *Parietaria lusitanica*, die starke Myrmekochorie zeigt, während die auch bei uns vorkommende Verwandte *P. officinalis* gar nicht myrmekochor ist; ferner einige *Polygonaceae*. (Vgl. Fig. 1, Abbildg. IV.)

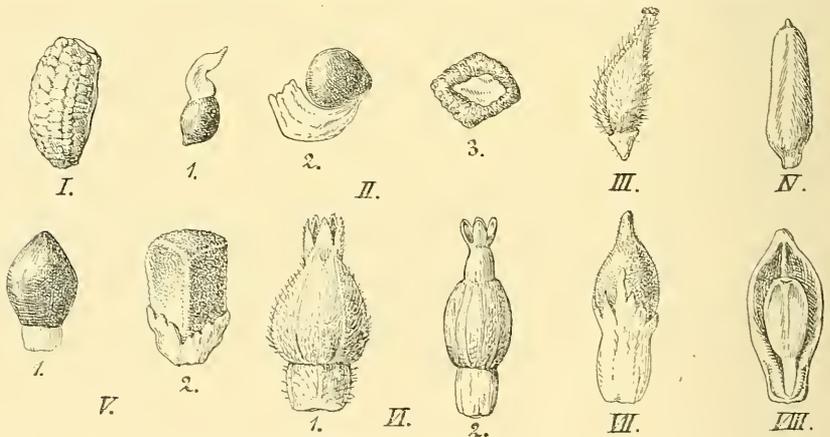


Fig. 1. Myrmekochoren-Früchte vom Typus A.

I. *Puschkinia*-Typus (*Puschkinia scilloides*). — II. *Viola odorata*-Typus (1. *Luzula pilosa*, 2. *Corydalis cava*, 3. *Primula acaulis*). — III. *Hepatica*-Typus (*Anemone hepatica*). — IV. *Parietaria lusitanica*-Typus (*Polygonum capitatum*). — V. *Ajuga*-Typus (1. *Myosotis sparsiflora*, 2. *Lamium maculatum*). — VI. *Aremonia*-Typus (1. *Aremonia agrimonoides*, 2. *Thesium alpinum*). — VII. *Carex digitata*-Typus (*C. montana*). — VIII. *Melica nutans*-Typus (*Melica nutans*). III nach Janczewski, alles übrige nach Sernander. — (Vgl. den Text.)

III. Das Elaiosom bildet einen Teil der Blütenachse oder des Blütenstiels. Hierher gehören zwei Typen:

5. Der *Ajuga*-Typus.

Die „Pseudostrophiole“ d. h. der bei der Ablösung an der Teilfrucht haften bleibende Teil der Blütenachse ist als Elaiosom ausgebildet (vergl. Fig. 1, Abbildg. V, 1, 2). Die Teilfrucht, das Nüßchen, stellt hier die Verbreitungseinheit dar.

Es gehören hierher viele Labiaten, z. B. die *Ajuga*-Arten, die eine sehr verschiedenartige Entwicklung der Myrmekochorie zeigen, ferner besonders viele Borraginaceen z. B. *Anchusa officinalis* und *arvensis*, *Borrago officinalis*, *Myosotis sparsiflora*, *Nonnea*-, *Pulmonaria*- und *Symphytum*-Arten, unter welchen *S. bulbosum* durch besonders starke Myrmekochorie auffällt.

6. Der *Aremonia*-Typus

wird durch die sehr stark myrmekochore Rosacee *Aremonia agrimonioides* und die Santalacee *Thesium alpinum* vertreten, die beide biologisch gleichen Fruchtbau besitzen: bei beiden ist der unmittelbar unterhalb der Frucht oder Scheinfrucht befindliche Teil als Elaiosom ausgebildet. (Vgl. Fig. 1, Abbildg. VI, 1, 2.)

IV. Das Elaiosom bildet einen Teil der Hochblätter.

7. Der *Carex digitata*-Typus

umfaßt zahlreiche Arten der Gattung *Carex*, innerhalb welcher, wie leicht erklärlich, die größte Mannigfaltigkeit herrscht. Es ist bei diesen Arten die Basis des Utriculus als Elaiosom ausgebildet. (Vgl. Fig. 1, Abbildg. VII.)

V. Das Elaiosom bildet einen Teil der Blütenstandachse.

8. Der *Melica nutans*-Typus

wird nur von wenigen Arten der Gattung *Melica* repräsentiert. Es liegt hier das Elaiosom ganz außerhalb der Blüte und besteht in einem keulenförmigen Organe, das von der fehlgeschlagenen Spelze der Achse gebildet wird. (Vgl. Fig. 1, Abbildg. VIII.)

Typus B:

Hierher gehören solche Typen von Myrmekochoren, bei welchen außer den Elaiosomen noch andere Verbreitungseinrichtungen vorhanden sind, welche die erste Verbreitung und Entfernung der Verbreitungseinheiten von der Mutterpflanze vermitteln. Die hierher gehörigen Pflanzen sind in ihrer Verbreitung also nicht nur auf die Ameisen angewiesen, sondern ihre Samen und Früchte werden auch durch Wind, Wasser oder die Kraft eigener Schleudervorrichtungen verbreitet.

Je nach Lage und Beschaffenheit des Elaiosoms lassen sich wieder verschiedene Gruppen unterscheiden.

I. Das Elaiosom bildet einen Teil von Samen, die nach dem *Viola odorata*-Typus gebaut sind.

9. Der *Euphorbia*-Typus.

Die Samen befinden sich in Kapseln und werden bei der Reife durch einen Ausschleuderungsmechanismus entleert. Der Typus geht ohne Grenze in den oben beschriebenen *Viola odorata*-Typus über und besteht vornehmlich aus den Gattungen *Euphorbia* und *Viola*, unter deren Arten besonders *Euphorbia segetalis* und *E. characias* durch sehr starke Myrmekochorie auffallen. (Vgl. Fig. 2, Abbildg. IX.)

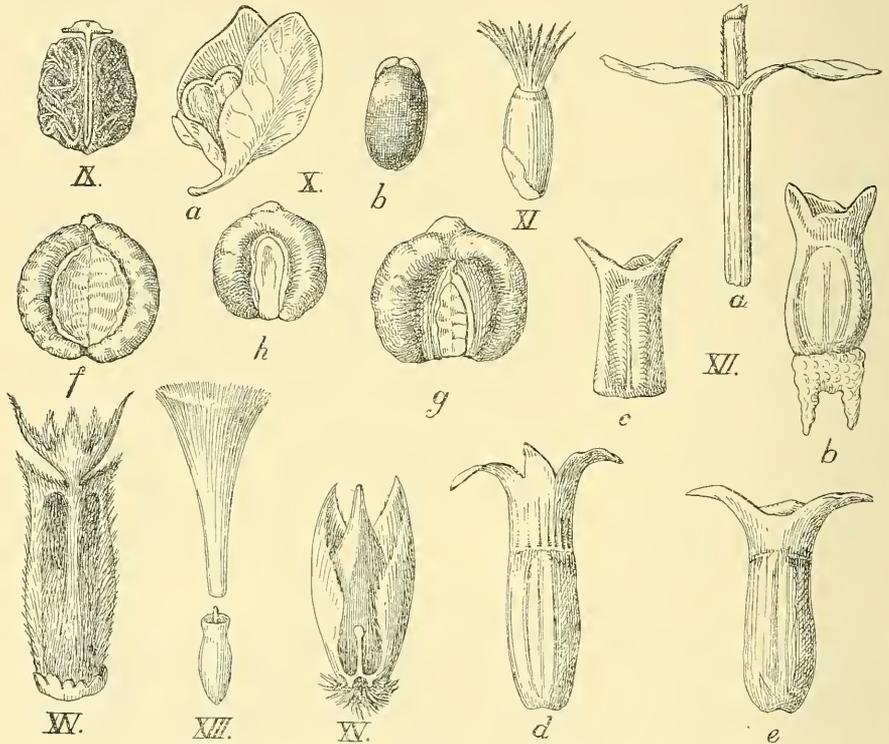


Fig. 2. Myrmekochoren-Früchte vom Typus B.

IX. *Euphorbia*-Typus (*Euphorbia lathyris*). — X. *Polygala*-Typus (*Polygala vulgaris*): a. die ganze Verbreitungseinheit, im Innern die Kapsel; b. einzelner Samen mit den beiden Elaiosomen an der Spitze.) — XI. *Amberboa*-Typus (*Centaurea cyanus*). — XII. *Fedia*-Typus: a. eingefasste Frucht mit ihrem Stiele; die Seitensproßen entfernt; b. eingefasste Frucht mit Fragmenten der Achse; c. dieselbe Frucht wie in a. isoliert, von der Ventralseite; d. und e. Flügel Früchte; f. Schalenfrucht; g. Uebergangsform zwischen Schalenfrucht und Ameisenfrucht; h. Ameisenfrucht. — XIII. *Galactites*-Typus (*Carduus pycnocephalus*). — XIV. *Trichera*-(*Knautia*-)Typus (*Knautia atrorubens*). — XV. *Triodia*-Typus (*Triodia decumbens*). Alles nach Sernander. — (Vgl. den Text.)

10. Der *Polygala*-Typus

ist dadurch charakterisiert, daß die Samen sich in einer Kapsel befinden, die durch flügelartige Ausbildung der sie umhüllenden Kelchblätter an die Verbreitung durch den Wind, sog. anemochore Verbreitung angepaßt ist. In dieser Kapsel werden die Samen von der Mutterpflanze entfernt, fallen aus und werden dann durch Ameisen weiter verbreitet, die durch zwei an der Spitze des Samens gelegene Elaiosome angelockt werden. Es gehören hierher z. B. *Polygala vulgaris* und *P. monspeliaca*, welche beide durch ziemlich starke Myrmekochorie ausgezeichnet sind. (Vgl. Fig. 2, Abbild. Xa, b.)

II. Das Elaiosom bildet einen Teil von Früchten, die nach dem *Hepatica*-Typus gebaut sind.

11. Der *Amberboa*-Typus

wird gebildet von Arten der Compositengattungen *Amberboa* und *Centaurea*. Die *Amberboa*-Arten besitzen Früchte mit wohlentwickeltem Pappus, der aus scheibchenförmigen, glänzenden Schuppen besteht und als wirksamer Fallschirmapparat dient. Bei den *Centaurea*-Arten ist der Pappus mehr oder weniger reduziert und besteht oft nur aus einigen wenigen Haaren, die für die Verbreitung durch den Wind kaum noch in Betracht kommen können. (Vgl. Fig. 2, Abbild. XI.) Dafür tritt hier eine unter Myrmekochoren sehr seltene Erscheinung, die „Bradysporie“ auf, welche darin besteht, daß die Früchtchen erst sehr spät reifen und in dem biologisch als Kapsel wirkenden Hüllkelche bis in den Herbst, ja selbst bis in den Winter hinein zurückgehalten werden.

Von bekannteren und häufigeren Vertretern unserer Flora gehören u. a. hierher *Centaurea scabiosa* und *C. cyanus* mit starker, *C. dealbata* und *jacea* mit schwacher Myrmekochorie.

12. Der *Fedia*-Typus,

vertreten durch die mediterrane Valerianacee *Fedia cornucopiae* zeichnet sich durch eine ganz auffällige Heterokarpie aus, auf die zuerst Ascherson in seiner Arbeit „Subflorale Achsen als Flugapparate“ in Jahrbuch des Königl. botan. Garten zu Berlin, Bd. I (1881), hinwies. Sernander hat diese Heterokarpie genauer untersucht und folgendes festgestellt: Die kompliziert gebaute Inflorescenz zerfällt in zwei ineinander übergehende Regionen, die untere dichasiale und die obere monochasiale Region. Jede Region besitzt verschiedene Fruchtformen. In der dichasialen Region kommen die von Sernander als „eingefaßte“ Früchte bezeichneten Formen vor, die bei der Reife in den Blattachsen von den Basen der Sprosse vollständig eingefafßt oder eingeschlossen sind. (Vgl. Fig. 2,

Abbild. XIIa.) Es lösen sich bei der Fruchtreife ganze Systeme dann strohartig trockener Internodien mit den eingefaßten Früchten ab und werden vom Winde als „Bodenläufer“ davongetragen. Die Früchte lösen sich aber nicht von ihrer Achse ab; entfernt man sie gewaltsam, so bleiben an der Basis Gewebepartien der Achse haften. (Vgl. Fig. 2, Abbildg. XIIb.) In der monochasialen Region der Infloreszenz finden sich drei Arten von Früchten, die Sernander als Flügelfrüchte, Schalenfrüchte und Ameisenfrüchte bezeichnet. Die Flügelfrüchte sind an die Verbreitung durch den Wind angepaßt; sie sind deshalb mit einem großen, auswärtsgerichteten Kelchsaume versehen, der in zwei, drei oder vier nach außen gewölbte Flügel (die Kelchzipfel) ausgezogen ist, und enthalten in ihrem Innern und im Kelche große Lufträume und Luftgewebe. (Vgl. Fig. 2, Abbildg. XII d, e.) Die Schalenfrüchte sind ebenfalls der Verbreitung durch den Wind oder vielleicht auch durch Wasser angepaßt; hier sind jedoch die sterilen Fächer der Frucht selbst zu großen Lufträumen entwickelt; sie bilden den größten Teil der Frucht, da die Kelchzipfel ganz rudimentär geworden sind und keinerlei mechanisches Gewebe enthalten. (Vgl. Fig. 2, Abbild. XII f.) Die Ameisenfrüchte sind durch Uebergangsformen (vgl. Fig. 2, Abbildg. XII g.) mit den Schalenfrüchten verbunden; in ihrer typischen Ausbildung (Fig. 2, Abbildg. XII h.) sind sie schmaler und kleiner als die Schalenfrüchte und zeigen eine eigenartige Schwellung der Basis des Scheidebalkens zwischen den Fächern und den benachbarten Partien, die aus dünnwandigen, plasmareichen Zellen besteht und von Sernander als Elaiosom aufgefaßt wird.

Bedenkt man, daß bei all diesen verschiedenen Fruchtformen noch mannigfache Variationen auftreten können, so ergibt sich eine Mannigfaltigkeit, wie sie in der Flora Europas wohl sonst nicht wieder vorkommt.

III. Die Früchte sind mit rasch abfallendem Pappus versehen; das Elaiosom wird von der Griffelbasis gebildet.

13. Der *Galactites*-Typus.

Der Pappus, welcher die Aufgabe hat, zur Oeffnung des Hüllkelches beizutragen und die Früchte von der Mutterpflanze zu entfernen, fällt sehr leicht ab. Die persistierende Griffelbasis, die als Elaiosom ausgebildet ist, stellt einen kegel- oder papillenförmigen Körper dar.

Es gehören hierher einige wenige Kompositen z. B. *Carduus pycnocephalus* mit ziemlich starker und *Cirsium acaule* mit schwacher Myrmekochorie. (Vgl. Fig. 2, Abbild. XIII.)

IV. Das Elaiosom bildet einen Teil von Hochblättern.

14. Der *Trichera-* (*Knautia-*) Typus.

Der lebhaft grün gefärbte Kelch fällt leicht ab und dürfte daher als Windverbreitungsorgan nur eine untergeordnete Rolle spielen. Die übrige Verbreitungseinheit besteht daher aus den vom sog. Außenkelch umschlossenen Früchten. Die Basalpartie der die Frucht umschließenden Vorblätter ist als Elaiosom ausgebildet. Dieses glänzendweiße Elaiosom hat die Form eines niedrigen, an den Seiten abgeplatteten Zylinders mit einer zentralen Einschnürung um die punktförmige Ansatzstelle, sodaß der Insertionspunkt von einem dicken, ringförmigen Wulste umgeben ist. (Vgl. Fig. 2, Abbild. XIV.)

Es gehören hierher die *Knautia*-Arten, unter welchen *K. arvensis* besonders starke Myrmekochorie zeigt.

15. Der *Triodia*-Typus.

Bei diesem Typus wirken die Früchte lose umschließende Blütenpelzen als Windflotteure. Das Elaiosom zeigt hier eine sehr eigenartige Ausbildung: es besteht aus zwei Wülsten auf der Hinterseite der inneren Blütenpelze, die an der Basis je einen Haarschopf tragen. Durch Einbiegung des Randes der Deckpelze werden die Elaiosome (die Wülste der inneren Blütenpelze) freigelegt. (Vgl. Fig. 2, Abbildg. XV.)

Es gehört hierher nur *Triodia decumbens*, ein auch bei uns verbreitetes Gras, das mäßig starke Myrmekochorie zeigt.

Durch den Namen Elaiosom, welchen Sernander demjenigen Organe beilegte, das an den Verbreitungseinheiten bei den soeben beschriebenen Typen auf die Ameisen die anlockende Wirkung ausübt, soll ausgedrückt werden, daß es das fette Oel ist, welches die Wirkung auf die Ameisen hervorruft; Stärke und Proteinkörner, wie sie bei den *Euphorbia*-Eliosome vorkommen, spielen eine verhältnismäßig untergeordnete Rolle. Nun ist interessant, daß Wassmann in seinen Arbeiten¹⁾ gezeigt hat, daß bei denjenigen Insekten, welche wegen ihres Exsudates von den Ameisen aufgesucht und gepflegt werden, die Exsudationsorgane mit auffallend mächtigen Schichten von Fettgewebe in Verbindung stehen.

Demgegenüber darf jedoch nicht verschwiegen werden, daß die vollständig wirksamen „Eliosome“ beim *Melica nutans*-Typus, die von den Ameisen begierig aufgesucht und zernagt werden, gar kein fettes Oel enthalten. Welcher Stoff hier die anlockende Wirkung ausübt, ist noch völlig rätselhaft.

¹⁾ Cf. E. Wassmann, Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen und Termitengästen — Biolog. Zentralbl., Bd. XXIII (1903), p. 67 u. s.

Nicht zufällig muß jedoch eine Erscheinung sein, die sich bei allen 15 Typen findet: die Behaarung der Elaiosome selbst oder ihrer unmittelbaren Nachbarschaft. Sernander meint, daß die Berührung dieser Haare bei den Ameisen Empfindungen erwecken könnte, die analog sind denjenigen, welche sie beim Berühren ihnen wertvoller Insekten haben und ihren Sammeltrieb stärker anregen. Die Annahme, daß habituelle Aehnlichkeit einer Verbreitungseinheit mit Insekten auf die Ameisen wirken könnte, weist Sernander von der Hand. Solche Verbreitungseinheiten sind z. B. die Samen von *Melampyrum pratense*, die wie Ameisenkokons, Achänen von *Calendula*, die wie Mikrolepidopternlarven, Früchte von *Melilotus*, die wie Blattläuse, Samen von *Helleborus foetidus*, die wie Käferlarven, Früchte von *Polygala*- und *Knautia*-Arten, die wie behaarte Insektenlarven aussehen und deshalb, wie Lundström, F. Ludwig u. a. annehmen, die Ameisen durch Mimikry täuschen sollen. Sernander verhält sich wie Hildebrand ablehnend; er meint, es seien vielmehr Elaiosome, deren Nachweis ihm auch in den meisten der genannten Beispiele gelang, welche die Ameisen anlocken.

Im Auswurfsgute der Ameisenbauten fand Sernander aber häufig auch Verbreitungseinheiten, die keine Spur eines Elaiosoms oder sonstiger Organe aufwiesen, welche auf die Ameisen hätten anlockend wirken können. Besonders zwei Arten von Ameisen, *Aphenogaster barbara* und *A. structor*, zeigten diese auffallende Erscheinung sehr häufig. Weshalb die Ameisen auch solche Früchte und Samen in ihren Bau tragen, ist schwer zu sagen; oft mag das fette Oel, das ja fast stets im Embryo oder Endosperm vorhanden ist, sie anlocken, oft wollen sie wohl nur Baumaterial gewinnen.

Es ist nun von großem Interesse zu verfolgen, welche Wirkung die Verbreitung von Samen und Früchten durch die Ameisen in der Natur hat.

Ueber die Menge, in welcher die Verbreitungseinheiten von Ameisen gesammelt werden macht Sernander folgende Angaben, die auf eigenen Beobachtungen basieren: Ein Staat unserer gemeinen Waldameise, *Formica rufa* trägt in Schweden durchschnittlich stündlich 19 Verbreitungseinheiten in seinen Bau. Nimmt man nun den Arbeitstag zu 12 Stunden und die Zeit, während welcher die Ameisen sammeln zu 80 Tagen im Jahre an, Zahlen, die sehr niedrig gegriffen sind, so ergibt sich, daß ein einziger normaler *Formica rufa*-Staat jährlich

$19 \times 80 \times 12 \times 2 = 36\,480$ Verbreitungseinheiten sammelt, wobei angenommen ist, daß etwa die Hälfte aller wirklich

erfolgten Transporte zur Beobachtung gelangte; eine gewiß ganz respektable Summe!

Die Entfernung, auf welche Verbreitungseinheiten von den Ameisen verschleppt werden können, ist gleichfalls recht bedeutend. Sernander gibt darüber folgende, auf eigene Beobachtung gegründete Zahlen: Unsere Waldameise, *Formica rufa*, verschleppte Verbreitungseinheiten von *Viola hirta* und *Melica nutans* je 70 m weit, solche von *Centaurea cyanus* 27 m und *Aphenogaster barbara*, eine süd-europäische Ameise, Verbreitungseinheiten von *Rosmarinus officinalis* 45 m weit. Sehr wichtig für die Effektivität der Verbreitung der Myrmekochoren ist, daß die Ameisen niemals einen Versuch machen, die Samenschalen oder Fruchtwände zu durchbrechen. Selbst an dem Auswurfsgute der Bauten findet man immer nur die Elaiosome an- oder abgefressen, niemals aber die Samen und Früchte selbst beschädigt.

Man sollte erwarten, daß der Transport der Verbreitungseinheiten stets erst dann beendet ist, wenn diese die Vorratskammern des Baues erreicht haben. Dies ist, wie die Beobachtung lehrt, jedoch nicht der Fall. Sehr häufig lassen die Ameisen Verbreitungseinheiten, bisweilen scheinbar ganz unmotiviert, weit vom Bau entfernt, auf den zum Bau führenden Straßen oder sonst irgendwo liegen. Die Gründe für dieses Liegenlassen der Verbreitungseinheiten sind verschieden: sehr häufig haben sie sich zwischen Steinchen, Pflanzen usw. so festgekeilt, daß die Ameisen sie nicht weiterbewegen können. Häufig sind jedoch die Elaiosome beim Transporte zerrissen oder abgefressen worden oder die Elaiosome oder Epidermiszellen sondern bei Verletzung durch die Ameisen Schleim ab, an dem Erdpartikelchen festkleben, sodaß die Samen und Früchte schließlich für die Ameisen nicht mehr transportabel werden z. B. bei *Reseda odorata*, *R. phyteuma*, *Carduus pycnocephalus* u. a. Auch Haare an den Verbreitungseinheiten werden ein Festhaften von Erdpartikelchen zur Folge haben können wie z. B. *Hepatica*, *Polygala* und *Knautia*, sodaß die Last schließlich für die Ameisen zu groß wird. Für die Pflanze ist dies insofern von Wichtigkeit, als dadurch eine Bedeckung mit Erde erreicht wird, welche die Bedingungen für die Keimung wesentlich beeinflussen kann.

Hieran knüpft sich die wichtigste Frage: In welchem Grade kommen die Verbreitungseinheiten an den Stellen zur Entwicklung, an die sie von den Ameisen gebracht wurden?

Beifolgende Skizze soll ein Bild geben von der Vegetation bei einem Bau von *Formica rufa*, den Sernander im August 1899 bei

Klokkar-hyttan auf einem alten, vermoderten Spänehaufen im Kiefernwalde beobachtet.

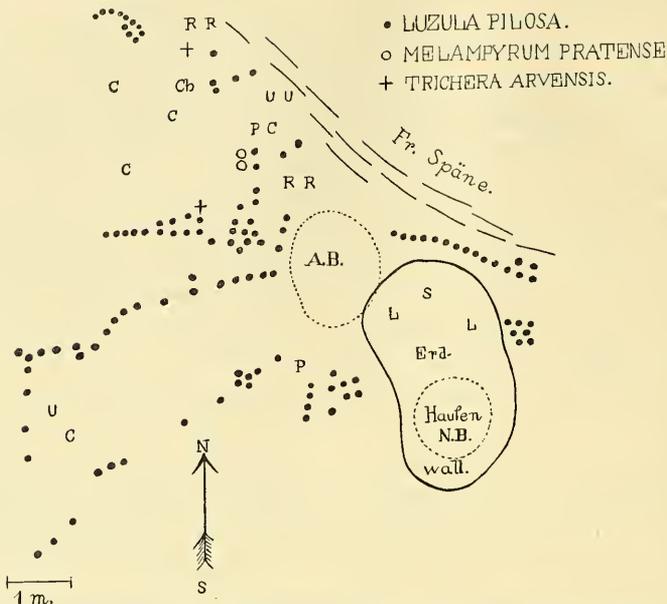


Fig. 3. Kartenskizze zur Darstellung der Verteilung der Myrmekochoren um einen Bau von *Formica rufa* im Kiefernwalde bei Klokkar-hyttan 21. VIII. 1899. (Nach Sernander l. c., p. 206.)

Der alte, jetzt verlassene Bau (A. B.) lag auf einem Spänehaufen im jungen Kiefernwalde; nordöstlich davon liegt eine Anhäufung noch frischerer Späne (Fr. Späne); der neue Bau (N. B.) liegt weiter südöstlich auf einem Erdwall. C = *Calamagrostis epigeios*; Ch = *Chenopodium album*; L = *Lamium purpureum*; P = *Poa trivialis*; PC = *Polygonum convolvulus*; R = *Rumex domesticus*; S = *Sonchus asper*; U = *Urtica dioeca*.

Die Grenzzonen werden gebildet von *Calamagrostis epigeios* und *Rubus idaeus*-*Epilobien*-Vereinen; (am Nordostrande liegen frischere Späne). Die Hauptmasse der Kolonie-Vegetation wird gebildet von *Luzula pilosa*, die ja eine besonders starke Myrmekochorie aufweist. Mit ihr zusammen kommen spärlicher *Melampyrum pratense* und *Knautia arvensis* vor. Ferner finden sich *Lamium purpureum*, *Polygonum convolvulus*, *Urtica dioeca*, *Poa trivialis*, *Rumex domesticus*, *Sonchus asper*, *Chenopodium album*.

Wie aus der Skizze deutlich hervorgeht, finden sich diese Pflanzen in deutlichen Reihen, die aber nicht nach dem jetzt bewohnten Bau, sondern nach einer Stelle nordwestlich davon konvergieren. Dies rührt daher, daß hier der Platz des alten Baues liegt, den die Ameisen später weiter nach Südosten verlegten.

Eine Art, die wie bekannt, in ihrer Verbreitung ganz besonders von den Ameisen abhängt, ist *Chelidonium majus*, deren Vorkommen besonders in Kiefern- und Fichtenwäldern stets an alte oder neue Ameisenansiedelungen (besonders von *Formica rufa*) und ihre Pflanzenvereine gebunden ist.

Eine gar nicht zu verkennende Bedeutung haben die Ameisen für die Epiphytenvegetation auch für die Flora der gemäßigten Zonen, ferner für die Felsen-, Ruinen- und Mauerpflanzen z. B. *Lamium album*, *Chelidonium majus*, *Viola hirta* u. v. a.

Sind nun Myrmekochoren als solche schon äußerlich kenntlich? Diese Frage ist ganz entschieden zu bejahen. Die Myrmekochoren weichen in ihrem morphologischen Aufbau von Pflanzen mit anderer Verbreitungsbiologie ganz erheblich ab, insbesondere sind Anemochoren d. h. Pflanzen, die in ihrer Verbreitungsbiologie an den Wind angepaßt sind, von den Myrmekochoren sehr verschieden.

Es sind besonders zwei Faktoren, welche diese Verschiedenheit der Myrmekochoren und Anemochoren bedingen: die verminderten Ansprüche der Myrmekochoren erstens an Arretierung und zweitens an die Exposition der Verbreitungseinheiten. Mit anderen Worten: Den Myrmekochoren muß es darauf ankommen, ihre Samen und Früchte möglichst schnell zu reifen und sofort auszustreuen, da die Ameisen nur während des Sommers sammeln, die Anemochoren dagegen haben diese Eile in der Fruchtentwicklung und Samenreife nicht nötig; für sie ist es sogar am günstigsten, wenn sie ihre Samen und Früchte noch zu einer Zeit besitzen, wenn die Atmosphäre am stärksten bewegt ist; die Verbreitungsbedingungen sind für sie also am günstigsten im Herbst und Winter.

Daraus ergibt sich, daß die Myrmekochoren größtenteils „Tachysporen“ (von $\tau\alpha\chi\acute{\upsilon}\varsigma$ = schnell und $\sigma\pi\epsilon\iota\sigma\epsilon\iota\nu$ = verbreiten) sein werden, d. h., ihre Samen schnell ausstreuen, die Anemochoren dagegen „Bradysporen“ (von $\beta\rho\alpha\delta\acute{\upsilon}\varsigma$ = langsam und $\sigma\pi\epsilon\iota\sigma\epsilon\iota\nu$) d. h. ihre Samen und Früchte langsam, spät, verbreiten werden. In der Tat sind auch alle Myrmekochoren, die, wie wir oben sahen, zum Typus A gehören, tachyspor; nur unter den Myrmekochoren vom Typus B finden wir auch bradyspore Arten. Diese können ja auch bradyspor sein, da sie in der Verbreitung ihrer Samen und Früchte sowohl an die Ameisen, wie an den Wind usw. angepaßt sind, z. B. die Arten der Gattung *Centaurea*, die ihre Frucht oft bis in den Winter hinein im hygrokopischen Fruchtkelche zurückbehalten. Sehr interessant ist ferner das Verhalten der *Melica nutans*, die sowohl myrmekochore wie anemochore Verbreitungseinheiten aus-

bildet: die myrmekochoren fallen sofort nach der Reife der Samen im Hochsommer aus den Aehrchen heraus, während die anemochoren noch lange, zum Teil bis in Winter hinein, sitzen bleiben. Aehnlich verhalten sich *Borrago officinalis*, *Symphytum officinale*, *Polygala vulgare* u. a.

Besonders instruktiv sind nun diejenigen Gattungen, deren Arten teils tachyspor-myrmekochor, teils bradyspor-anemochor sind; aus unserer Flora also beispielsweise die Gattungen *Luzula*, *Potentilla*, *Primula*, *Myosotis*, *Anemone* u. a.

Bei diesen sind:

tachyspore Myrmekochoren:

<i>Luzula pilosa</i>
<i>Anemone ranunculoides</i> oder <i>nemorosa</i>
<i>Potentilla alba</i>
<i>Primula acaulis</i>
<i>Myosotis spariflora</i>

bradyspore Anemochoren:

<i>L. multiflora</i>
<i>A. silvestris</i>
<i>P. argentea</i> oder <i>recta</i> und <i>pilosa</i>
<i>P. elatior</i>
<i>M. silvatica</i>

Diese zeigen uns ganz besonders deutlich die großen Unterschiede, ja direkten Gegensätze in der Organographie zwischen Myrmekochoren und Anemochoren:

Die floralen Achsen sind bei den Myrmekochoren ausgezeichnet durch schwache Entwicklung der mechanischen Elemente sowohl zur Blütezeit, wie auch in der Postfloration, in der keine Verstärkung eintritt, z. B. *Potentilla alba*, *Primula acaulis* u. a., deren dünne zarte Blütenschäfte und -stiele in der Anthese nur durch den Turgor aufrecht erhalten werden in der Postfloration und Fruchtreife nicht in die Länge wachsen und keine Verstärkung erfahren, infolgedessen schlaff werden, umsinken und sehr bald dem Boden aufliegen und ihre schnell reifenden Samen ausfallen lassen, sodaß sie den Ameisen sofort zugänglich werden. (Vgl. Fig. 4A, 5B.)

Ganz in Gegensatz hierzu stehen die Anemochoren: ihre meist schon zur Zeit der Anthese kräftigen Blütenstände werden in der Zeit der Postfloration und Fruchtreife noch bedeutend verstärkt; sie wachsen oft noch beträchtlich in die Länge und bilden reichlich mechanische Elemente, verholzen, und stehen infolgedessen zur Reifezeit der Früchte und Samen starr aufrecht. Durch die Verlängerung der Fruchtstände erreichen sie, daß ihre Verbreitungseinheiten dem Winde möglichst stark ausgesetzt werden und durch



Fig. 4. A. *Primula acaulis*, Beispiel einer tachysporen Myrmekochore: Blütenstiele nicht verholzend, schlank, bald umfallend; Kelch sich in der Postfloration vergrößernd; Samen schnell reifend und bald ausfallend. B. *Primula elatior*, Beispiel einer bradysporen Anemochore: Blütenschaft sich in der Postfloration verlängernd, stark verholzend, starr aufrecht; Kelch nicht auswachsend; Samen langsam reifend. — Original.

die Starrheit, daß die Fruchtsände dem Winde möglichst viel Widerstand entgegensetzen und infolgedessen eine möglichst große ballistische

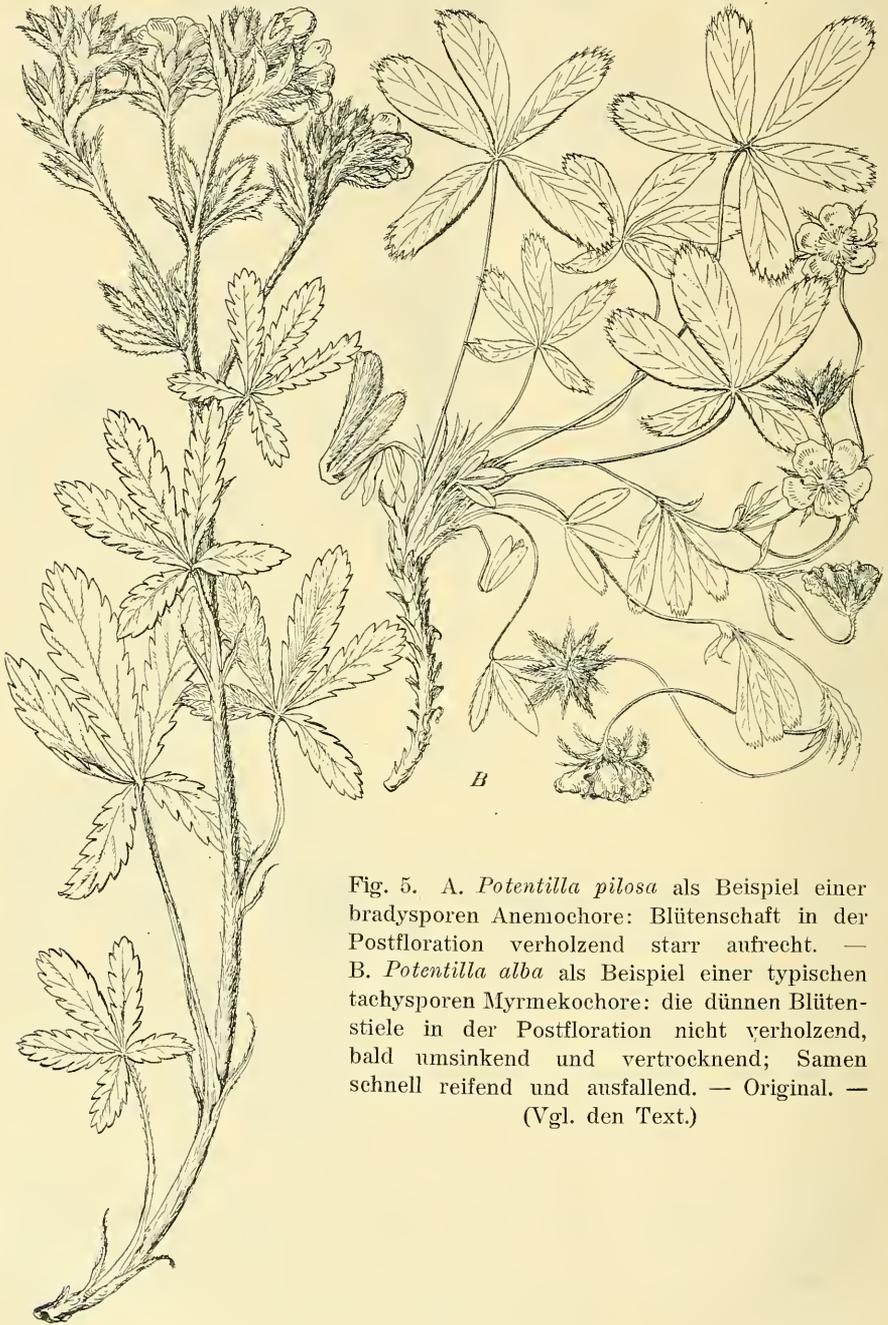


Fig. 5. A. *Potentilla pilosa* als Beispiel einer bradysporen Anemochore: Blütenschaft in der Postfloration verholzend starr aufrecht. — B. *Potentilla alba* als Beispiel einer typischen tachysporen Myrmekochore: die dünnen Blütenstiele in der Postfloration nicht verholzend, bald umsinkend und vertrocknend; Samen schnell reifend und ausfallend. — Original. — (Vgl. den Text.)

Wirkung entwickeln. (Vgl. Fig. 4B, 5A.) Denn nur die stärkeren Windstöße werden imstande sein, eine derartige Erschütterung der Fruchtstände hervorzurufen, daß die Samen ausfallen. Diese werden dann infolge des stärkeren Windes weiter fortgeschleudert oder fortgetragen. Als Beispiele seien erwähnt *Potentilla pilosa*, *recta argentea*, *Primula elatior*, *Anemone silvestris*, deren starre Fruchtstände dieses Verhalten sehr deutlich zeigen. (Vgl. Fig. 4 und 5.)

Es gibt jedoch Ausnahmen von der allgemeinen Regel der Schwäche des mechanischen Systems der floralen Achsen bei den Myrmekochoren. Die Myrmekochoren vom Typus B sind bisweilen wie ganz typische Anemochoren gebaut, d. h. mit sehr starken vegetativ-floralen Achsen versehen z. B. *Centaurea jacea* und *scabiosa*.

Weitere wichtige Unterschiede zeigen Myrmekochoren und Anemochoren in der Ausbildung der Fruchtwand und des Kelches. Den Myrmekochoren muß es darauf ankommen, ihre schnell reifenden Samen möglichst bald frei zu machen, um sie den Ameisen zur Verfügung zu stellen. Deshalb finden wir bei ihnen außerordentlich schwache Entwicklung der Fruchtwand: sie zeigt starke Reduktion des mechanischen Systems. Öffnen sich die Fruchtkapseln, so schrumpfen die dünnen Klappen wegen der verschwindenden Turgescenz oft zu ganz unbedeutenden Membranen zusammen, die für das Zurückhalten der Samen gar keine Bedeutung mehr haben. Häufig findet sich dagegen bei den Myrmekochoren reichliche Entwicklung des Parenchyms der Fruchtwandung in der Postfloration, wahrscheinlich, um den gesteigerten Ansprüchen an Nahrungszufuhr und Nahrungsbereitung gerecht zu werden.

Noch deutlicher zeigt sich dieses Bedürfnis nach Steigerung der Nahrungszufuhr und -Bereitung in der Entwicklung des Kelches bei den Myrmekochoren: Der Kelch entwickelt sich zu einem lokalen Assimilationsapparate, dessen Assimilationsprodukte ohne Zweifel den sich entwickelnden Samen und Früchten zugute kommen z. B. *Potentilla alba*. Sehr häufig finden wir daher bei den Myrmekochoren stark laubige Entwicklung des Kelches z. B. bei *Borrago*, *Nonnea* u. a. oder des Involukrums, welches dann die Stelle des Kelches vertritt z. B. bei *Anemone nemorosa*, *hepatica* u. a.

Bei den Anemochoren dagegen finden wir ganz entgegengesetzte Ausbildung von Fruchtwand und Kelch. Harte Kapseln mit stark entwickeltem mechanischem Systeme, welche die langsam reifenden Samen nur ganz allmählich und spät entlassen, und ein Kelch, der biologisch oft die Stelle einer Kapsel übernimmt, sind bei den Anemochoren sehr häufig. Die Kelchblätter vergrößern sich nicht,

sondern werden in der Postfloration starr und fest und halten die reifen Samen lange zurück; solche Verhältnisse finden wir z. B. bei *Potentilla argentea*, *pilosa* und *Primula elatior* u. a. (Vgl. Fig. 4B, 5A.) Ein weiterer Unterschied in der Organographie und im biologischen Verhalten zwischen Myrmekochoren und Anemochoren zeigt sich bei den karpotropischen Biegungen. Diese erfahren bei den Myrmekochoren eine Vereinfachung. Verfolgen wir z. B. das Verhalten der Blüten von *Anemone nemorosa* und *A. silvestris* von der Knospe bis zur Frucht: Die Blütenknospen sind bei beiden Arten nickend, richten sich zur Zeit der Anthese auf, und in der Postfloration nehmen die Blüten wieder nickende Stellung ein. Die Blüten von *A. nemorosa* und ihrer Verwandten, wie *ranunculoides* und auch *A. hepatica*, richten sich dann nicht wieder auf, sondern verharren in der nickenden Stellung bis zur Fruchtreife; die von *A. silvestris* dagegen richten sich in der Postfloration wieder auf und stehen zur Fruchtreife starr aufrecht.

Wir sehen also, daß die morphologischen Unterschiede zwischen Myrmekochoren und Anemochoren, die sich aus ihrer Oekologie ergeben, recht bedeutende sind. Aehnlich liegen die Verhältnisse im Vergleiche mit anderen verbreitungsbiologischen Typen.

Vom allgemein ökologischen Gesichtspunkte aus betrachtet, zeigen die Myrmekochoren eine ganz auffällige Homogenität. Wir finden unter ihnen, abgesehen von *Rosmarinus* und einigen *Euphorbia*-Arten, keine Holzpflanzen, sondern nur Kräuter und Gräser (inkl. Riedgräser). Unter diesen wiederum befinden sich keine Hydro- und Halophyten, sondern nur Mesophyten und Xerophyten; die Mesophyten stellen weitaus das größte Kontingent von Myrmekochoren.

Was nun die Verteilung der Myrmekochoren auf die verschiedene Pflanzenvereine betrifft, so zeigt sich auch hier eine große Einförmigkeit: Die Myrmekochoren kennzeichnen sich nämlich im großen und ganzen als Wald- oder als Ruderalpflanzen, zu denen noch eine dritte, sehr kleine Gruppe von Felsenpflanzen hinzukommt.

Myrmekochoren fehlen in der arktischen Region gänzlich. Als Waldpflanzen spielen sie in der eurasiatischen Nadelwaldregion eine ganz untergeordnete Rolle. Etwas zahlreicher treten sie auf Wiesen mit südlicher Lage in Kalkgebenden auf. Die Myrmekochoren der nordeuropäischen Nadelholzregion finden sich alle auch in der mitteleuropäischen Waldregion wieder. In der Zone der mitteleuropäischen Wälder (Drudes) treten sie in den Wiesen

und Buschformationen, sowie in verschiedenen Waldtypen auf. Am wichtigsten ist ihre Rolle in den Eichenmischwäldern, wo sie in großer Zahl auftreten. Eine erstaunlich große Zahl von Myrmekochoren beherbergen die reinen Buchenwälder in ihrer Kräuter- und Staudenvegetation; ich erinnere hier nur an die „Buchenbegleiter“, wie *Melica nutans* und *uniflora*, *Carex digitata*, *Luzula pilosa*, *Asarum europaeum*, *Hepatica triloba*, *Corydalis cava*, *Mercurialis perennis*, *Primula acaulis*, *Pulmonaria officinalis*, *Galeobdolon luteum*, u. v. a. Die Myrmekochorenflora der Birkenwälder ist im Vergleich mit derjenigen der Eichenmischwälder sehr arm und enthält vielleicht mit Ausnahme von *Carex pilulifera* keine Art, die in letzteren nicht allgemein wäre.

Die Fichtenwälder wechseln in ihrem Gehalt an Myrmekochoren stark je nach ihrem Boden, ihrem Alter und ihrer Entwicklungsgeschichte. Sehr arm an Myrmekochoren sind die Kiefernwälder, die bisweilen sogar Myrmekochoren überhaupt nicht besitzen.

In der Mittelmeerregion, deren ursprüngliche Vegetation ja durch die Jahrtausende alte Kultur bis auf wenige Reste vernichtet worden ist, besitzt nicht gerade viele Myrmekochoren. In der Vegetation der „Gariguen“ d. h. der auf Kalkboden auftretenden Reste der ursprünglichen Eichenwälder, die besonders aus *Quercus ilex* mit eingesprengter *Pinus halepensis* bestanden, spielen die Myrmekochoren eine recht unbedeutende Rolle. Auch in den „Maquis“, den Waldesresten auf Kieselboden, die sich bedeutend mehr den Gebüschmitten Mitteleuropas nähern, und besonders dort, wo *Quercus suber* und *Pinus maritima* zu geschlossenen Beständen zusammentreten, den Eichenmischwäldern Mitteleuropas physiognomisch eng anschließen, ist die Zahl der Myrmekochoren eine recht geringe.

In der eurasiatischen Steppenregion treten in den Waldformationen dieselben Myrmekochoren auf wie in den entsprechenden mitteleuropäischen Waldtypen; auf die eigentliche Steppe treten nur ganz wenige hinaus z. B. *Ajuga genevensis* und *reptans*, *Centaurea jacea*, *scabiosa* u. a., *Gagea lutea* und *minima*, *Knautia arvensis* und *Viola hirta*.

„Die myrmekochoren Ruderalpflanzen sind fast alle Hepaxanthen, an Plätze gebunden, wo der Boden offen zu Tage liegt und gelockert wird, sodaß sie sich eine Zeit lang vor den vom Klima sehr begünstigten Pollakanthen retten können. Wo sie aber von der Kultur, besonders vom Ackerbau, im Stiche gelassen werden, gehen sie wie auch andere Ruderalpflanzen im Kampfe mit den letzteren unter, und in dem alles umfassenden Walde finden einige wenige

von ihnen auf Brandstätten, auf Bergrutschen, im Boden ausgehobener Baumwurzeln sowie an Ufern und dergl. nur äußerst zufällige Entwicklungsmöglichkeiten.“

Von den 33 von Sernander als ruderale Myrmekochoren Europas bezeichneten Arten kommen 100 Prozent in der Mittelmeerregion vor, etwa die Hälfte (17) dringen auch in die mitteleuropäische Waldregion vor und nur neun finden sich auch in der eurasiatischen Nadelwaldregion. Zu diesen kommt noch eine Anzahl von „Subruderalen“, die in Pflanzenformationen eindringen, deren Standorte durch Zufuhr von Ammoniak oder Nitraten beeinträchtigt worden sind, z. B. gedüngte oder beweidete Plätze. Zu solchen Pflanzen gehören u. a. *Chelidonium majus*, *Lamium album* unter den perennierenden, *Borrago officinalis*, *Euphorbia pepus*, *Fedia cornucopiae*, *Theligonum cynocrambe*, *Veronica hederifolia* u. a. unter den hapaxanthen. Diese subruderalen Partien der Pflanzenformationen haben deswegen große Bedeutung, weil sie, nach Sernander, jedenfalls lange vor dem Auftreten der menschlichen Kultur normal existiert haben dürften; die subruderalen sind desalb für die Entwicklungsgeschichte der ruderalen Myrmekochoren sehr wichtig.

Wenn auch Sernander selbst nur die Myrmekochoren Europas untersucht hat, so lassen sich doch auch Schlüsse ziehen auf die Rolle, welche die Myrmekochoren in der Vegetation der Erde spielen, da ja die floristische Gliederung Europas keine einheitliche ist: der europäische Teil der eurasiatischen Waldregion ist nur als ein Ausläufer des sibirischen Waldgebietes zu betrachten; das Mittelmeergebiet umfaßt floristisch Partien der Nordküste von Afrika und von ganz Kleinasien und die südosteuropäischen Steppen erstrecken sich weit nach Zentralasien hinein.

Das ganze arktische Gebiet fällt für unsere Betrachtungen fort, da hier keine Myrmekochoren vorkommen. Im sibirischen Waldgebiete kehren besonders diejenigen myrmekochoren Waldpflanzen wieder, welche die Wälder und Wiesen der nordeuropäischen Waldungen kennzeichnen; daneben noch einige nördliche Formen der mitteleuropäischen Region. Sernander gibt an, daß höchstens 5—6 Prozent der ganzen Kräuter- und Gräserflora den myrmekochoren Waldpflanzen zuzuzählen sei. Da nun die myrmekochoren Ruderalpflanzen im sibirischen Waldgebiete eine ganz ebenso untergeordnete Rolle spielen, ergibt sich eine außerordentliche Armut an Myrmekochoren.

Bis in die nordamerikanische Waldregion erstrecken sich nur einige Myrmekochoren der Wälder Europas: z. B. *Hepatica triloba*,

Anemone nemorosa, *Luzula pilosa* u. a., welche auch dort im Unterwuchs vieler Laub- und Nadelwälder vorkommen.

Durch Mannigfaltigkeit und Reichtum an Myrmekochoren sind dagegen die Waldregionen Südwestasiens, besonders der Kaukasusländer ausgezeichnet, in welchen zahlreiche der für die mitteleuropäischen und mediterranen Eichenmisch- und Buchenwälder charakteristischen Myrmekochoren wiederkehren.

Die Myrmekochoren-Flora der Küsten Kleinasiens und Nordafrikas schließt sich dem europäischen Teile des Mittelmeergebietes eng an, ist stellenweise nur etwas ärmer.

Am reichsten an myrmekochoren Ruderalpflanzen sind außerhalb Europas die Mittelmeerregionen Afrikas und Kleinasiens. Sernander ist der Ansicht, daß unsere Kenntnis von der Biologie der Myrmekochoren Europas ausreicht, um die Erfahrungen auch auf die übrige Vegetation der Erde zu übertragen.

Im nordamerikanischen Waldgebiete dürften sich bei den Myrmekochoren in ökologischer Beziehung viele Analogien mit den eurasiatischen Waldtypen ergeben, da beide Gebiete ja eine Anzahl von Myrmekochoren gemeinsam besitzen und außerdem manche korrespondierenden Arten vorkommen.

Ueber tropische Myrmekochoren liegen, abgesehen von Ules Untersuchungen über die Ameisengärten der Hylaea, noch fast gar keine Beobachtungen vor.

Jedenfalls sprechen zufällige Beobachtungen und der Bau der Früchte und Samen vieler Arten für die Existenz von Myrmekochoren in den Tropen der alten und neuen Welt.

Andererseits läßt sich schon jetzt mit Sicherheit behaupten, daß in gewissen Gebieten Myrmekochoren fehlen oder wenigstens nur sehr spärlich vertreten sind. Dies gilt, abgesehen von den Polargebieten, z. B. auch für die Vegetation der Magellansländer, woselbst nach P. Duséns und C. Skottsbergs Untersuchungen kein einziger Fall synzoischer Samenverbreitung beobachtet worden ist.

Recht interessant sind die entwicklungsgeschichtlichen Fragen, welche Sernander an seine Ausführungen knüpft.

Es dürften danach wohl keine Zweifel darüber bestehen, daß die Myrmekochoren durch die Ausbildung ihrer Verbreitungseinheiten und ihren morphologischen Aufbau große Vorteile für ihre Verbreitung durch die Ameisen gewinnen. Die Annahme, daß diese ökologischen Anpassungen der Myrmekochoren durch die Ameisen hervorgerufen seien, hält Sernander nicht für berechtigt; diese ökologischen Anpassungen seien vielmehr indirekter Natur. Unsere

Kenntnisse von der Entwicklung der Flora der Erde seit der Tertiärzeit, lassen keinen Zweifel mehr darüber zu, daß die jetzigen europäischen Waldvereine direkte Nachkommen der arкто-tertiären Wälder sind. Die Waldtypen, welche jetzt die Hauptgruppe der Myrmekochoren beherbergen, die Eichenmisch- und Buchenwälder, haben wenigstens von der älteren Tertiärzeit an in ungeheuren Gebieten fortgelebt und es ist nach geologischen Funden als sicher anzunehmen, daß darin auch mehrere, den jetzt lebenden nahe verwandte Ameisen, dieselbe Rolle gespielt haben wie heutzutage. Daraus folgt, daß wir annehmen dürfen, daß die Ameisen wirklich der Selektionsfaktor der Erzeugung der myrmekochoren Oekologismen gewesen sind. Betrachten wir die Zusammensetzung der Vegetation in einem Hochwalde, so finden wir folgende Verteilung der Lebensformen und verbreitungsbioologischen Typen:

Die höchste Schicht, die „Hochwaldschicht“ (vgl. Fig. 6a.) wird von meist anemochoren Bäumen eingenommen; nur die *Cupuliferen* sind nicht anemochor; „die Bäumchen und Sträucher der Unterwald- (b) und Gebüschschichten (c) sind vorherrschend Endozoön; in der höchsten Feldschicht (d) herrschen vorzugsweise Anemochoren.

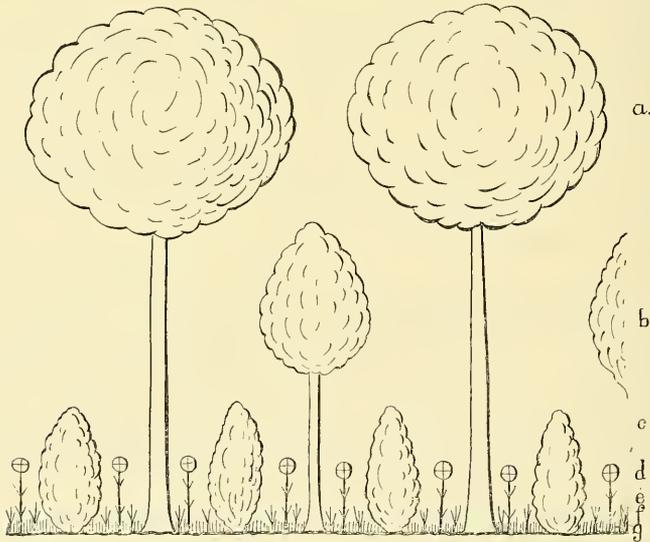


Fig. 6. Schema eines Waldes zur Darstellung der häufigsten Verbreitungstypen (nach Sernander) a. Hochwaldschicht (mit Ausnahme der *Cupuliferen* anemochor), b. Unterwaldschicht (in b. und c. Endozoön vorherrschend), d. oberste Feldschicht (vorzugsweise Anemochoren), e. mittlere Feldschicht (Anemochoren abnehmend, aber noch häufig); f. und g. unterste Feldschichten (Anemochoren ganz zurücktretend, Autochoren und Myrmekochoren häufig; Epizoön kommen in allen Feldschichten ziemlich gleichmäßig vor.) — (Vgl. den Text.)

In den darunterliegenden Schichten waltet ein buntes Gemisch verbreitungsbiologischer Typen: die Anemochoren, die noch in der mittleren Feldschicht (e) ziemlich häufig sind, treten in den beiden untersten Schichten (f und g), wo sich Autochoren und Myrmekochoren immer mehr geltend machen, entschieden zurück. Epizoën kommen ziemlich gleichmäßig auf die verschiedenen Feldschichten verteilt vor.“ Diese Verteilung der verbreitungsbiologischen Typen entspricht den im Walde herrschenden ökologischen Bedingungen.

In der obersten Schicht, der Hochwaldschicht, herrschen anemochore Verbreitungstypen vor, weil hier der Wind am stärksten wirkt. In der Unterwald- und Gebüschschicht halten sich die beerenfressenden kleinen Vögel am zahlreichsten auf, da sie hier ihre günstigsten Lebensbedingungen, Schutz vor Raubvögeln, Säugetieren und Reptilien, sowie vor Regen und Unwetter finden; hier sind beerenartige Früchte die vorherrschenden. Die Anemochoren, die noch in der obersten (d) und mittleren Feldschicht (e) ziemlich häufig sind, da ja hier der Wind innerhalb des Waldes seine größte Kraft entfaltet, treten in den beiden untersten Schichten (f und g) ganz zurück. Hier ist die Kraft des Windes eine ganz geringe, und Pflanzen, welche ihre Samen bis zum Herbst noch nicht verbreitet haben, die Wintersteher, sind in der kalten Jahreszeit in den kälteren Zonen lange Zeit von Schnee bedeckt.

Die in diesen beiden untersten Feldschichten (f und g) vorkommenden Pflanzen zeigen daher die verschiedensten Verfahren zur Verbreitung ihrer Samen und Früchte. Die Myrmekochorie ist nun nach Sernander ein derartiges Verfahren. „Die niedrigen Phanerogamen, die einst jene Plätze im Schichtensystem der Waldvereine bestanden, haben beim Aufbau ihrer Verbreitungseinheiten Nutzen ziehen müssen aus jedem Detail, das die auf dem Boden zahlreich herumwandernden Ameisen anregen konnte, sie aufzunehmen und ein kürzeres oder längeres Stück Weges von der Mutterpflanze fortzutragen.“

Viele Myrmekochoren sind typische Schattenpflanzen und treten dort besonders auf, wo andere als anemochore Verbreitungsvorrichtungen nötig sind. Es läßt sich mit großer Deutlichkeit zeigen, daß die Zahl der Myrmekochoren in den Feldschichten mit der Beschattung zunimmt. Der Zuwachs an Myrmekochoren mit Zunahme der Beschattung ist so groß, daß sich die Zahlen der Myrmekochoren einer Wiese und eines Waldes verhalten wie etwa 1 : 4, unter Umständen sogar wie 1 : 10.

Diese große Zunahme der Myrmekochoren in den schattenreichen Pflanzenvereinen läßt die Annahme, daß die Myrmekochoren

in diesen Pflanzenvereinen ihre ökologischen Eigentümlichkeiten erworben und entwickelt haben, natürlich erscheinen.

Dieser Schlußfolgerung widerspricht scheinbar das Verhalten der myrmekochoren Frühlingsgewächse wie *Anemone nemorosa*, *Ranunculus ficaria*, *Corydalis*, *Galanthus* u. a., welche im Frühling nicht nur blühen und fruchten, sondern auch ihre ganze Assimilations-tätigkeit vollenden und im Hochsommer von der Erdoberfläche verschwunden sind.

Diese Eigenschaft der Frühlingspflanzen, früh zu blühen und ihre ganzen Lebenserscheinungen auf eine kurze Periode zusammenzudrängen, sucht man meist damit zu erklären, daß die Frühlingspflanzen Nachkommen von Glazial- oder Steppenpflanzen seien.

Wären die myrmekochoren Frühlingspflanzen unserer Wälder glazialen Ursprungs, so müßten sie auch jetzt noch in dem Klima vorkommen, in welchem sie sich entwickelt haben, d. h. also, in der arktischen Region oder wenigstens in den alpinen Zonen unserer Hochgebirge. Dies ist aber nur ganz ausnahmsweise der Fall; viele, wie z. B. *Anemone hepatica*, sind sogar so wärmebedürftig, daß sie die Grenze der besseren Laubbäume nicht wesentlich überschreiten können. Wären sie Steppenpflanzen, so müßten sie auch in den jetzigen Steppen auftreten. Dies ist jedoch nur in ganz wenigen Ausnahmen der Fall, z. B. bei *Gagea lutea* und *G. minima*.

Ist die Myrmekochorie ein von den Mutterarten überkommenes Erbe, so wäre es schwer zu verstehen, wie dieser Oekologismus im glazialen Gebiete oder auf der Steppe entstanden sein sollte. Denn in den arktischen Regionen fehlen Ameisen, in den Hochgebirgen treten sie nur als Vorposten der unteren Zonen recht spärlich auf, und in den sturmdurchbrauten Steppen bietet der Wind so ausgezeichnete Verbreitungsmöglichkeiten, daß die etwaige Verbreitungsarbeit der Ameisen dagegen faßt bedeutungslos sein muß.

Sernander ist daher der Ansicht, daß die myrmekochoren Frühlingspflanzen unserer Wälder ihre charakteristischen biologischen Eigentümlichkeiten in demjenigen Vereinstypus erworben haben, dem sie jetzt angehören. Ihr frühes Blühen, Fruchten und Vergehen ist eine ökologische Anpassung an die Belichtungsverhältnisse im schattigen Laubwalde.

Die Entwicklungsgeschichte der myrmekochoren Ruderalpflanzen ist noch sehr wenig aufgeklärt. Viele Anzeichen sprechen dafür, daß an offenen Stellen in Gebüsch, an Felsabhängen, in Felsritzen und ähnlichen Standorten, wo ihnen schon zur Tertiärzeit gleiche Existenzbedingungen geboten waren und Ameisen derselben

Gattungen wie sie heutzutage dort leben, zahlreich auftreten, ihre Vorfahren gelebt haben dürften.

Biologisch betrachtet sind die Elaiosome als Organe *sui generis* zu betrachten: sie dienen nur der Anlockung von Ameisen. Nur eine Nebenfunktion haben sie bei vielen Typen: sie dienen, da sie meist proximal, d. h. an der Befestigungsstelle der Samen und Früchte usw., entstehen, als Ablösungsorgan der Verbreitungseinheit. Morphologisch sind die Elaiosome bei den verschiedenen Typen Umgestaltungen sehr verschiedener Organe; Sonderbildungen sind sie nicht. Das morphologische Grundorgan, aus welchem sie hervorgegangen sind, läßt sich immer leicht erkennen. Sie sind in vielen Fällen durch Potenzierung während der phylogenetischen Entwicklung der in den Trennungsgeweben der Samen und Früchte häufigen ölführenden Zellen hervorgegangen.

Was nun die Phylogenie der Myrmekochoren anbetrifft, so ist Sernander der Ansicht, daß sich die Myrmekochorie der Gruppe vom Typus B d. h. der *Polygala*-, *Amberboa*-, *Fedia*-, *Galactites*-, *Knautia*- und *Triodia*-Typus aus Anemochoren entwickelt habe, während der *Euphorbia*-Typus aus Formen mit explosiven Früchten hervorgegangen sei. Als Ganzes betrachtet sind die Myrmekochoren phylogenetisch als eine junge Gruppe zu betrachten und zwar sind am jüngsten die Typen, welche direkt aus Anemochoren hervorgegangen sind (Typus B).

Auch für die Myrmekochoren vom Typus A, welche also außer der Myrmekochorie keinen anderen Verbreitungsmodus besitzen, nimmt Sernander in den meisten Fällen Abstammung von anemochoren Formen an. Nur in wenigen Fällen muß man andere Ableitung annehmen, wie z. B. beim *Viola odorata*-Typus. Hier müssen wir annehmen, daß sich die myrmekochoren aus explosiven, autochoren Fruchtformen entwickelt haben. Die Kapseln myrmekochorer Arten z. B. vom *Viola odorata* zeigen ganz denselben komplizierten Ausschleuderungsmechanismus wie Arten mit explosiven Kapseln, nur mehr oder weniger stark reduziert, sodaß Funktionslosigkeit des Mechanismus eingetreten ist.

Die Anemochoren, aus welchen die Myrmekochoren vom Typus A hervorgingen, sind jedoch ganz anderer Art als diejenigen des Typus B, deren Verbreitungseinheiten selbst mit Organen versehen sind, die der Wind erfassen kann. Die Myrmekochoren vom Typus A sind aus ballistischen Anemochoren hervorgegangen d. h. aus Formen, bei welchen der Wind auf elastische und gut exponierte

Achsen wirkt, die bei starken Windstößen federn und dabei die Verbreitungseinheiten fortschleudern. Aus solchen ursprünglich mehr bradysporen, sind sie zu tachysporen Formen geworden, bei welchen Reduktionen aller die Bradysporie bedingenden mechanischen Einrichtungen eintrat, z. B. *Primula elatior* und *P. acaulis*. Die stengellosen, myrmekochoren Formen sind also entwickelungsgeschichtlich jünger und aus hochstengeligen anemochoren Formen hervorgegangen.

Im Anschluß an die Beschreibung der 15 von Sernander unterschiedenen Myrmekochoren-Typen (Vgl. Seite 216—223) möchte ich hier auf die sehr auffallenden anatomischen Verhältnisse im Fruchtbau der Scrophulariacee *Tozzia alpina* hinweisen, die Sernander in seiner Monographie nicht erwähnt. Weberbauer beschreibt den Fruchtbau dieser Art in seiner Arbeit „Ueber die Fruchtanatomie der Scrophulariaceen“ (Beihefte zum botanischen Zentralblatt Bd. X (1901), p. 435 und 456). Die Frucht von *Tozzia alpina* ist abweichend von allen Verwandten eine geschlossen bleibende Kapsel, die sich höchstens mit winzigem Spalt öffnet, während bei allen Verwandten die Kapseln mehr oder weniger weit klappig oder sonst irgendwie aufspringen. Die innersten Schichten der Fruchtwandung bestehen aus verholzten, geradwandigen und mäßig dickwandigen, faserförmigen Zellen. Zwischen diesem verholzten Gewebe und der nicht übermäßig derbwandigen äußeren Epidermis liegt nun eine Reihe von Schichten, die aus zartwandigen, weitleumigen, annähernd isodiametrischen Zellen bestehen, die mit großen Stärkekörnern dicht vollgepfropft sind. Auch die äußeren Epidermiszellen enthalten, wenn auch weniger reichlich, Stärkekörner. Weberbauer sagt nun hierzu (l. c., p. 456): „Ohne Zweifel liegt hier eine Anpassung an Verbreitung durch Tiere vor. Vielleicht wird dieselbe, wenigstens teilweise, durch Ameisen vermittelt. Hiermit würde die Tatsache im Einklang stehen, daß *Tozzia* sich so häufig in Nadelwäldern oder deren Nähe vorfindet.“ Dieser Ansicht Weberbauers schließe ich mich an; denn der ganze morphologische Aufbau von *Tozzia*, die schwachen, sklerenchymarmen floralen Achsen, die sich nach der Blütezeit in keiner Weise verstärken, die laubige Entwicklung der Tragblätter der Blüten, welche bei der raschen Versorgung der reifenden Früchte

und Samen mit Assimilaten wesentliche Dienste leisten können, die kurze Blüte- und Vegetationszeit und die Standortsverhältnisse, unter denen *Tozzia* vorkommt, sprechen für die Annahme, daß *T. alpina* eine Myrmekochore sei. Versuche und Beobachtungen über die Verbreitung ihrer Früchte und Samen durch Ameisen liegen bisher nicht vor; sie dürften bald darüber Aufschluß geben. Daß die Früchte von *T. alpina* Stärkekörner und nicht fettes Oel enthalten, würde nicht gegen die Annahme der Myrmekochorie sprechen; auch bei dem von Sernander beschriebenen *Melica nutans*-Typus (vgl. das auf Seite 223 gesagte) enthalten die „Elaiosome“ kein Oel, sondern Stärke; die Verbreitungseinheiten werden trotzdem begierig von den Ameisen gesammelt und die Elaiosome zernagt. Ein Organ, welches man als differenziertes „Elaiosom“ bezeichnen könnte, besitzen die *Tozzia*-Früchte nicht; die Stärke findet sich in großer Menge ganz gleichmäßig verteilt in allen Regionen der mittleren und äußeren Schichten der Fruchtwandung, wie man sich schon beim Zerschneiden einer trockenen Frucht überzeugen kann. Wir hätten dann also einen eigenen Myrmekochoren-Typus vor uns, der in der von Sernander gegebenen Aufzählung (s. o., p. 216) in der 1. Gruppe der Typen, die keine differenzierten Elaiosome besitzen, hinter dem *Puschkinia*-Typus als *Tozzia alpina*-Typus einzuschalten wäre. Dieser *Tozzia*-Typus wäre dann charakterisiert durch Früchte, deren Wandung reichlich Stärke enthält. Für die Verbreitung der *Tozzia*-Früchte durch Ameisen scheint mir auch der Umstand zu sprechen, daß die stärkehaltigen Partien der Fruchtwand außen, die den Samen schützenden sklerenchymatischen, innen liegen. Wenn also die Früchte von Ameisen zernagt werden, so schützt die innere sklerenchymatische Schicht den Samen vor Verletzung durch die Kiefer der Ameisen. Daß *Tozzia alpina* dem Sammeltypus A anzugliedern wäre, dafür scheint mir ihr morphologischer Bau zu sprechen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Botanischen Vereins Berlin Brandenburg](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [49](#)

Autor(en)/Author(s): Ulbrich Eberhard

Artikel/Article: [Ueber europäische Myrmekochoren. 214-241](#)