

Wie mobil sind Pflanzen?

CLAUDIA ERBAR & PETER LEINS

Centre for Organismal Studies (COS) Heidelberg – Biodiversität und
Pflanzensystematik, Universität Heidelberg

Zusammenfassung

Fest verwurzelte Pflanzen können nur über ihre Nachkommen wandern, z. B. in Form von Samen, und nutzen als Vehikel den Wind, das Wasser oder Tiere, oder sie breiten sich nach dem „do-it-yourself-Verfahren“ aus. Deshalb findet man in der Pflanzenwelt vielfältige, oft von hoher technischer Raffinesse geprägte Anpassungen von Samen, Früchten und Fruchtständen an ihre transportierenden Medien. Die unterschiedlichsten Techniken reichen von Kleb- und Klettverschlüssen zur Anheftung als blinde Passagiere über Flug-, Schwimm- und Schleudertechniken bis hin zur Wanderung über den Darm von Tieren.

Weitere interessante Aspekte betreffen die Fragen: Reicht das Ankommen auf einem geeigneten Keimplatz (Stichwort: Keimlingskonkurrenz)? Wie weit und wie schnell wandern Pflanzen? Wie erfolgt die Besiedlung ozeanischer Inseln, die tausende Kilometer vom nächsten Kontinent entfernt liegen? Was sind die Folgen einer solchen Weitestreckenausbreitung? Klimawandel – Fluch oder Segen für die Pflanzenwanderung?

1 Diasporen und ihre ausbreitenden Agenzien

Zu Wasser, zu Lande und durch die Luft – auch die durch ihre Wurzeln im Boden fest verankerten Pflanzen können sich vielfältig fortbewegen. Dabei gilt es, den aktiven Prozess der Ausbreitung vom Ergebnis des Prozesses, der Verbreitung von Pflanzen, also die Besiedlung von Arealen oder Wohngebieten, zu unterscheiden. Neben Klima, Standortbedingungen, Wettbewerbsfähigkeit einer Art gegenüber den Konkurrenten, ist die Ausbreitungschance einer Sippe im Laufe der Erdgeschichte ein wichtiger Faktor, der die derzeitige Arealgrenze von Arten bestimmt. Die festgewachsenen Pflanzen können nur dann ein Areal bilden und

erweitern, wenn sie Ausbreitungs- oder Vermehrungseinheiten bilden, sogenannte Diasporen¹. Wir unterscheiden zwischen vegetativen und generativen Diasporen. Vegetative Diasporen, z. B. Ableger oder Brutzwiebeln, werden auf ungeschlechtlichem Wege erzeugt, unterscheiden sich also genetisch von der Mutterpflanze nicht. Generative Diasporen sind im Zusammenhang mit den rekombinativen Vorgängen (Meiose, Geschlechtszellenverschmelzung) entstanden und ihre Ausbreitung bringt genetische Vielfalt auf den Weg. Wohl ursprünglich sind es bei den Blütenpflanzen (auf die wir uns in unserer Betrachtung beschränken wollen) die Samen selbst, die, aus der Frucht entlassen, als Diasporen fungieren. Während der Blütenpflanzenevolution haben sich jedoch auch die Fruchtblätter, die die Samenanlagen während ihrer Entwicklung zum Samen schützend umschließen, in vielfältiger Weise an der Bildung der Diasporen beteiligt. Einzelne Fruchtblätter (Karpelle) oder Teile der Fruchtblätter, ganze Früchte, Teile der Früchte, Fruchtsände oder Teile von Fruchtsänden, aber auch ganze Pflanzen mit ihren Samen können als Diasporen fungieren. Die Vielgestaltigkeit der Früchte und Diasporen lässt sich nur im funktionellen Zusammenhang und als Ausdruck unterschiedlichster Formen der Anpassung (bzw. des Angepasstseins) an die Ausbreitungsagenzien verstehen (Tabelle 3 in Leins & Erbar 2008, 2010). Zu den abiotischen Agenzien Wind und Wasser (Anemo- und Hydrochorie²) und den biotischen Agenzien Tiere (Zoochorie) aus unterschiedlichen Verwandtschaftsbereichen, kommt als vierte Kategorie das „do-it-yourself“-Verfahren hinzu, Mechanismen, die die Pflanze selbst zu ihrer Ausbreitung entwickelt hat (Autochorie).

1.1 Anemochorie (Ausbreitung durch Wind)

Wind als Transportmittel für die Diasporen ist in unterschiedlicher Weise wirksam: Entscheidend sind z. B. Windstärke, Windrichtung, Beibehaltung oder Änderung derselben, horizontale oder aufsteigende Luftströmungen, Böen usw. Eine allgemeine Anpassung der Diasporen an den Transport durch den Wind ist die Herabsetzung der Sinkgeschwindigkeit. Dies kann einerseits erreicht werden durch die Verminderung der Größe bzw. die damit verbundene Verringerung des Gewichts und andererseits durch eine den Luftwiderstand vergrößernde Gestalt (z. B. abgeflachte oder mit Flügeln oder Haaren versehene Formen). An Kleinheit und Gewicht sind die Samen der Orchideen nicht mehr zu unterbieten. Sie wiegen oft

¹ Von griech. „diaspeiro“ = ich säe aus.

² Möglicherweise von griech. „choros“ = Reigen, Tanz oder von „chorein“ = wandern.

weniger als 0,005 mg. Diese **Staubflieger** können wie der Blütenstaub über weite Strecken verfrachtet werden. In den feilspanförmigen Orchideensamen (Abb. 1a) ist der Embryo kaum differenziert, das Nährgewebe, das Endosperm, so gut wie nicht ausgebildet und die Samenschale, die den Embryo umgibt, ist dünnhäutig. Die Fruchtkapseln der Orchideen öffnen sich mit sechs langen Schlitzen, so dass die Samen leicht von der Luftströmung aufgenommen werden können.

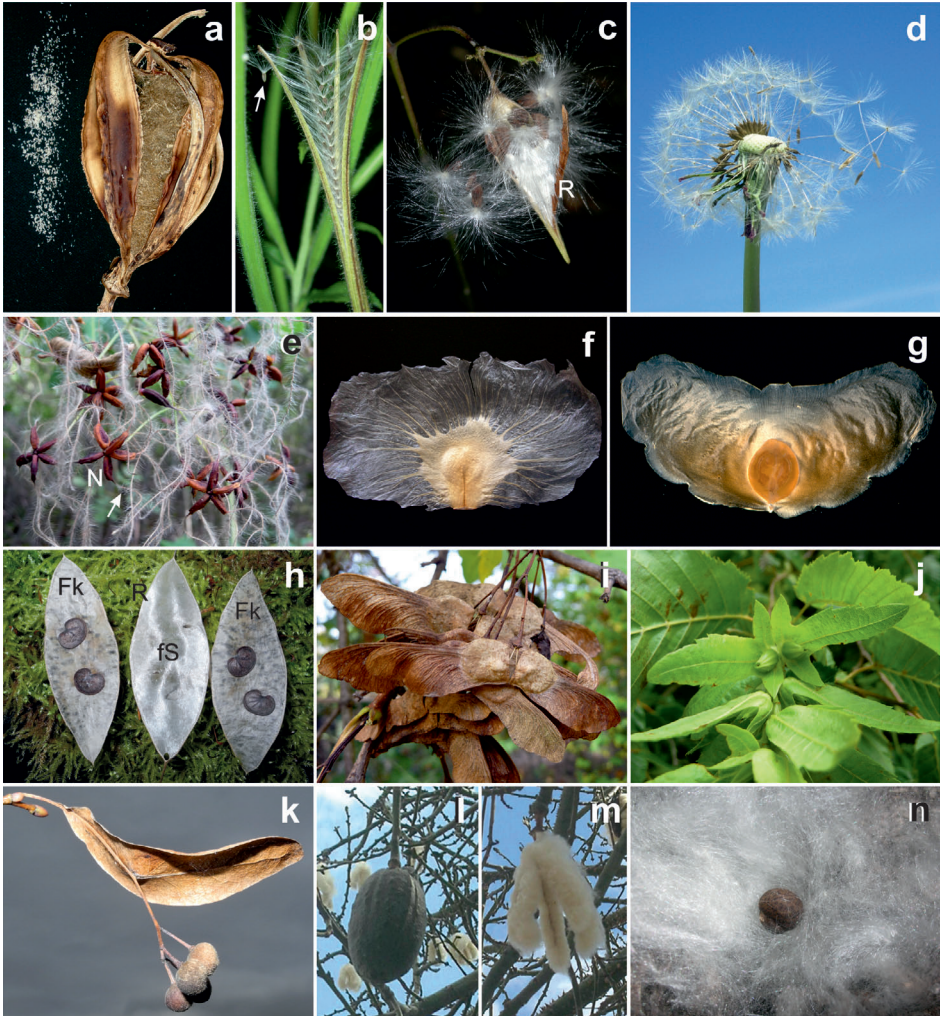


Abbildung 1: Beschreibung folgt auf der nächsten Seite.

Fortsetzung Abbildung 1: Beispiele für Windausbreitung. – a, Orchidee *Stanhopea nigroviolacea* (Orchidaceae). Staubsamen neben der mit Schlitzen sich öffnenden Kapsel Frucht. – b, Sumpf-Weidenröschen *Epilobium palustre* (Onagraceae). Die schmale Kapsel Frucht öffnet sich von oben nach unten, so dass die Samen nach und nach vom Wind erfasst werden können (Pfeil weist auf einen wegfliegenden Samen). – c, *Vincetoxicum hirundinaria* (Apocynaceae-Asclepiadoideae). Bei dieser Sonderform eines sog. Balges bleibt bei der Öffnung ein Rahmen (R) stehen, an dem die mit einem langen Haarschopf versehenen Samen zum Abtransport durch den Wind bereitgestellt werden. – d, Löwenzahn *Taraxacum officinale*. Nussfrüchte mit Pappusschirm lösen sich von der Blütenstandsachse. – e, Die Nüsschen (N) der Aufrechten Waldrebe *Clematis recta* (Ranunculaceae) mit Griffel (Pfeil) als Federschweif. – f, Geflügelter Samen vom Affenkamm *Pithecoctenium echinatum* (Bignoniaceae) mit etwa 7 cm Flügelspannweite. – g, Geflügelter Samen der Java-Gurke *Alsomitra macrocarpa* (Cucurbitaceae) mit etwa 14 cm Flügelspannweite. – h, Fruchtteile des Ausdauernden Silberblatts *Lunaria rediviva* (Brassicaceae). Zwei Fruchtklappen (Fk) mit anklebenden Samen, abgelöst vom Rahmen (R) mit der silbrigen falschen Scheidewand (fS). – i, Feld-Ahorn *Acer campestre* (Sapindaceae) mit sich in zwei geflügelte Teile spaltenden Früchten. – j, Hainbuche *Carpinus betulus* (Betulaceae) mit dreiteiligem Flugapparat unterhalb jeder der beiden Nüsse. – k, Winter-Linde *Tilia cordata* (Malvaceae-Tilioideae) mit einem der beiden Vorblätter des Blütenstandes als Flughilfe für mehrere gestielte Nüsse. – l–n, Kapok- oder Wollbaum *Ceiba pentandra* (Malvaceae-Bombacoideae). – l, Kapsel. – m, Haare der Kapselinnenseite nach Abfallen der Kapselklappen. – n, Samen im Flug, eingebettet in einem lockeren Knäuel aus 2–4 cm langen Haaren.

Größere Diasporen zeigen als **Windflieger** speziellere Anpassungen. Die Flugeinrichtungen der **Haarflieger** sind haarartige Bildungen, die allseitig oder meist einseitig an dem Ausbreitungsorgan angebracht sind. Beispiele sind die Samen der Weidenröschen (*Epilobium*, Abb. 1b) oder des Schwalbenwurz (*Vincetoxicum*, Abb. 1c). Bekannt sind die **Haarschirmflieger**, die „Pustebumen“ (Arten der Gattungen Bocksbart, *Tragopogon*, und Löwenzahn, *Taraxacum*, Abb. 1d) aus der Familie der Köpfchenblütler (Asteraceae), bei denen der Pappus (dieser entspricht dem Kelch einer zweiteiligen Blütenhülle) einen Fallschirm bildet. Zur Flugstabilisierung entwickelt sich nicht selten ein dünner hohler Stiel zwischen dem Pappusschirm und der eigentlichen Nuss-Frucht. **Federflieger** bilden einen langen Federschweif aus. Bei manchen Hahnenfußgewächsen (Ranunculaceae) wie der Küchenschelle *Pulsatilla* und der Waldrebe *Clematis* (Abb. 1e) ist es der behaarte Griffel, der sich nach der Blütezeit verlängert. Nicht selten sind die Griffel umgebogen und manchmal etwas wellig gestaltet, so dass auf diese Weise der Luftwiderstand noch weiter erhöht ist.

Bei schwereren Diasporen würden Haare für den nötigen Auftrieb beim Abtransport durch den Wind nicht mehr ausreichen. Flugeinrichtungen sind bei ihnen meist flügelartig und gewährleisten bei entsprechender symmetrischer Anordnung

einen Gleitflug oder bei asymmetrischer Ausbildung mannigfache Rotationsbewegungen. Flugkörper dieser Art können oft nur durch stärkere und horizontal gerichtete Winde und aus größeren Höhen über weitere Strecken ausgebreitet werden. Gleitflieger stellen die geflügelten Samen aller Trompetenbaumgewächse (Bignoniaceae, z. B. Affenkamm *Pithecoctenium echinatum*, Abb. 1f) dar. Der prächtigste und bekannteste Gleitflieger ist aber der mit einem hauchdünnen Flügel versehene flache Samen der Java-Gurke *Macrozania* (= *Alsomitra*) *macrocarpa* (Abb. 1g), einer tropischen Liane aus der Familie der Gurkengewächse (Cucurbitaceae). Die Spannweite des Flügels, in den der Samen (ähnlich dem Rumpf der „Concorde“) integriert ist, beträgt etwa 14 cm. Dieser Samen diente Igo Etrich und Franz Wels 1906 als Vorbild für ihren Gleitflieger (1905 hatte Igo Etrich ein Patent für einen Flugzeugflügel erhalten, den er nach dem Vorbild des *Macrozania*-Samens konstruierte). Den Gleit- oder Segelfliegern lässt sich auch die Diaspore der Silberblätter aus der Familie der Kreuzblütler (*Lunaria*, Brassicaceae, Abb. 1h) zuordnen (Leins et al. 2018), wengleich der Flug auch etwas „unruhig“ verläuft. Die Samen kleben an den Fruchtklappen, die sich vom Rahmen, in das die silbrige Scheidewand eingespannt ist (daher der Name „Silberblatt“), ablösen. Die Samen „benutzen“ gewissermaßen die Fruchtklappe als fliegenden Teppich und lassen sich bei stärkeren Winden durch die Luft tragen. Der Klebstoff wird übrigens von den Klappen und nicht von den Samen produziert.

Sind Flügel an den Diasporen einseitig angebracht, rotieren die Diasporen. Bekannte Beispiele für einen **Propellerflieger** sind die Diasporen von Ahornen (*Acer*, Sapindaceae, Abb. 1i). Die Frucht zerfällt in zwei Teile. Jede Teilnuss besitzt auf dem Karpellrücken einen Flügel, der für den charakteristischen Propellerflug verantwortlich ist. Bei der Hainbuche (*Carpinus betulus*, Betulaceae, Abb. 1j) dient eine dreilappige Schuppe (drei Vorblätter unterschiedlicher Ordnung) einer Nuss als rotierendes Flugorgan. Bei den Linden (*Tilia*, Malvaceae, Abb. 1k) ist die Diaspore ein ganzer aus gestielten Nüssen bestehender Fruchtstand. Der Flügel wird hier von einem der beiden Vorblätter an der Basis des Blütenstandes gebildet. Das „Flügelblatt“ ist ein Stück weit mit dem Blütenstands- bzw. Fruchtstandsstiel durch gemeinsames Hochwachsen verbunden. Seltener sind unter den Windfliegern die **Ballonflieger**. Sie zeichnen sich durch einen Luftraum rund um die Samen oder Früchte aus. Beim Kapok- oder Wollbaum (*Ceiba pentandra*, Malvaceae-Bombacoideae) öffnen sich die Kapsel Früchte, und die Samen liegen in einem Bett aus locker miteinander verwobenen Haaren, die der Innenseite der Kapselwand entspringen. Der Wind reißt einzelne, die glatten Samen umschließende Wattebüschchen heraus und treibt sie vor sich her (Abb. 1l–n).

Auch die Diasporen der Baumwoll-Arten (*Gossypium*, Malvaceae-Malvoideae) können hierzu gezählt werden. Hier sind die Samen allseits mit einem dichten, Lufträume einschließenden Haarkleid besetzt. Ballonartige Flugeinrichtungen weisen auch manche Hülsenfrüchtler (Fabaceae) auf. Beim Blasenstrauch (*Colutea arborescens*, Abb. 2a) ist es die „aufgeblasene“ Hülse selbst, beim Wundklee (*Anthyllis*-Arten, *Tripodion tetraphyllum*, Abb. 2b) ist es die Kelchröhre, die die Frucht ballonartig umhüllt. Die leichten Früchte können als Ganzes durch die Luft transportiert werden oder aber, wenn sie auf dem Boden landen, durch den Wind als **Bodenroller** oder **Bodenläufer** dahingetrieben werden. Typische Bodenroller sind die Früchte einiger Schneckenklee-Arten (z. B. *Medicago orbicularis*, Abb. 2c), ebenfalls aus der Familie der Schmetterlingsblütler (Fabaceae), bei denen die schneckenförmig aufgerollten Hülsenfrüchte Kugeln oder radförmige Scheiben von bis zu 2 cm Durchmesser bilden können. Aber auch leichte Samen, wie die der Dünen-Trichternarzisse (*Pancratium maritimum*, Amaryllidaceae, Abb. 3a), können vom Wind über offene Flächen getrieben werden.

Vertrocknet der zur Fruchtzeit oft kugelförmig werdende oberirdische Teil einer Pflanze, so kann dieser als Ganzes durch Stürme losgerissen werden und als Diaspore 1. Ordnung als sogenannte „Steppen“- oder „Strandhexe“ über weite Strecken verfrachtet werden. Beim „Hüpfen“ oder „Tanzen“ dieser großen Diaspore über den unebenen Boden werden als Diasporen 2. Ordnung beispielsweise die Früchte freigesetzt. Beispiele sind Vertreter der Gänsefußgewächse (Amaranthaceae) wie das Kali-Salzkraut (*Salsola kali*) an den Meeresküsten und das Ruthenische Salzkraut *Salsola kali* ssp. *ruthenica* im Binnenland (z. B. auf den Binnendünen der Oberrheinischen Tiefebene, Abb. 2d). Die Diasporen 2. Ordnung können zudem weiter vom Wind ausgebreitet werden, da die Nüsse dünn-häutig geflügelt sind (Abb. 2e). Der Meersenf (*Cakile maritima*, Brassicaceae) kann als Diaspore 1. Ordnung über den Strand geblasen werden (Abb. 2f). Dabei zerfallen die Früchte dieses Kreuzblütlers in zwei Teile (Gliederschote, Abb. 2g), wobei der untere Teil meist an der Pflanze verbleibt, während der obere durch seine Schwimmfähigkeit auch über das Wasser transportiert werden kann.

Becherförmige Diasporenbehälter auf elastischen Stängeln sind ein Charakteristikum der **Anemoballisten**, der **Windstreuer**. Die Diasporen können hier den Behälter nicht ohne äußere Einwirkung des Windes verlassen, sondern dieser muss infolge der Elastizität der Stängel durch den Wind zur Erschütterung gebracht werden, und dabei werden die Diasporen freigesetzt. Zahlreich sind die Beispiele, unter ihnen die in der Frucht aufrecht stehenden einzelnen Karpelle (Bälge) von Akelei und Trollblume (*Aquilegia*, *Trollius*, Abb. 2h, Ranunculaceae) und die

Poren-Kapseln von Mohn (*Papaver*, Papaveraceae, Abb. 2i) und Glockenblumen (*Campanula*, Campanulaceae).

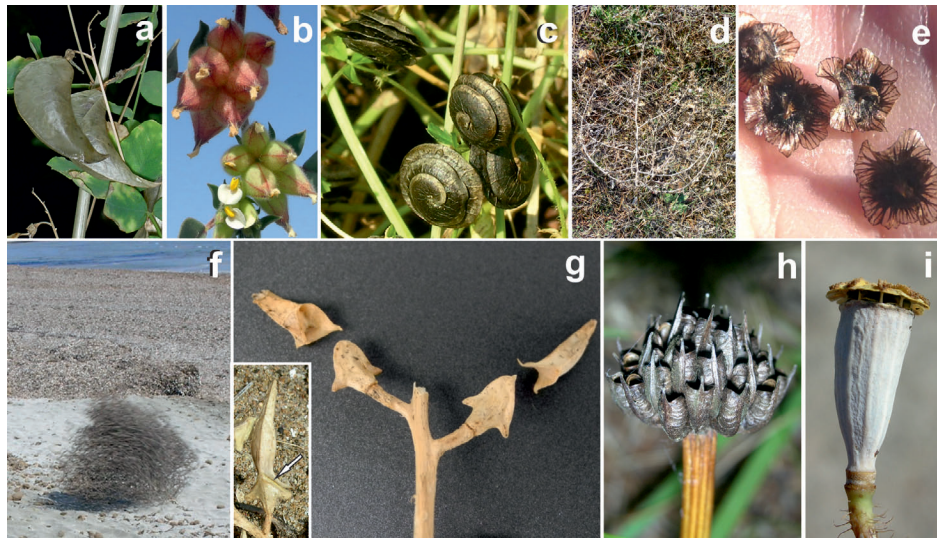


Abbildung 2: Weitere Beispiele für Windausbreitung. – a, Blasenstrauch *Colutea arborescens* (Fabaceae) mit blasig aufgetriebenen Früchten. – b, Blasen-Wundklee (*Tripodion tetraphyllum* (Fabaceae) mit blasig aufgetriebener Kelchröhre. – c, Aufgewundene Früchte des Tellerförmigen Schneckenklee *Medicago orbicularis* (Fabaceae). – d–e, Ruthenisches Salzkraut *Salsola kali* ssp. *ruthenica* (Amaranthaceae). – d, Losgerissene „Steppenhexe“. – e, Geflügelte Nüsse. – f–g, Meersenf *Cakile maritima* (Brassicaceae). – f, „Strandhexe“. – g, Gliederschote, die an einer Bruchstelle (Pfeil) in zwei Teile zerfällt; der obere Teil ist schwimmfähig. – h, Bälgefrucht der Trollblume *Trollius europaeus* (Ranunculaceae). – i, Porenkapsel des Saat-Mohns *Papaver dubium* (Papaveraceae).

1.2 Hydrochorie (Ausbreitung durch Wasser)

Das Wasser kann das transportierende Medium von Diasporen sein, die sich bereits von der Mutterpflanze losgelöst haben, oder aber es kann in Form fallender Regentropfen bewirken, dass Diasporen ihre Mutterpflanze verlassen. Als **Schwimmer (Nautochore)** müssen die Diasporen über Einrichtungen verfügen, die es ihnen ermöglichen, auf der Oberfläche fließender Wassermassen weggetragen zu werden. Solche Einrichtungen betreffen die Oberfläche der Diasporen, die unbenetzbar sein muss (dies kann durch eine entsprechende Ausbildung der Cuticula und eine geeignete Oberflächenskulptur erreicht werden), sowie luftgefüllte Hohlräume im Innern der Diasporen. Die Diasporen vieler Wasser- und Küstenpflanzen können

mit Hilfe eines Luftgewebes schwimmen, das entweder aus lufthaltigen Zellen besteht oder von größeren luftgefüllten Interzellularräumen durchzogen ist. Die wegen des stark lufthaltigen Gewebes ihrer Samenschale (von „styroporartiger“ Konsistenz) sehr leichten, etwa 1 cm großen, unregelmäßig (oft tetraederartig) geformten Samen der Dünen-Trichternarzisse (*Pancreatum maritimum*) können nicht nur als Bodenläufer vom Wind über den Sand getrieben werden (s.o., Abb. 3a), sondern sobald sie auf die Wasseroberfläche gelangen auch auf dieser schwimmen (Abb. 3b). Ein klassisches Beispiel für eine große schwimmfähige Diaspore liefert die Kokos-Palme (*Cocos nucifera*, Arecaceae), die die tropischen Meeresküsten besiedelt und deren große Früchte, die sogenannten „Kokosnüsse“, in Wirklichkeit einsamige Steinfrüchte darstellen. Die Fruchtwand differenziert sich in drei Schichten: Die innerste Schicht, das Endokarp, ist hart und umgibt den dicht anliegenden kugelförmigen Samen, dessen innerer Teil des Endosperms (Nährgewebe) flüssig ist („Kokoswasser“) und bei der Keimung als Wasserreservoir dient. Auf den harten Steinkern folgt nach außen das von langen Fasern (Leitbündel) durchzogene lufthaltige Mesokarp, das von einer lederigen Haut, dem Exokarp, umschlossen als Luftkissen wirkt. So ausgerüstet vermag die riesige Diaspore, von Meeresströmungen weg bewegt, einige tausend Kilometer zurückzulegen.

Neben den Nautochoren stellen die **Ombrochoren** eine zweite Kategorie von Pflanzen dar, die das Wasser, in diesem Fall das Regenwasser in Tropfenform, nutzen. Sie haben im Laufe der Evolution Einrichtungen entwickelt, durch herabfallende Regentropfen die Diasporen (meist die Samen) freizusetzen. Im einfachsten Fall können Samen durch Regentropfen aus offenen Fruchtgehäusen herausgespült werden. Beispiele für einen solchen **Regenschwemmling** sind die Milzkräuter (*Chrysosplenium*, Saxifragaceae, Abb. 3c). Eine durch Regen als auch durch Wind ausgelöste Diasporenausbreitung findet sich beim Winterling (*Eranthis hyemalis*, Ranunculaceae, Abb. 3d). Aus den sogenannten Bälgen einer Frucht (die einzelnen Fruchtblätter öffnen sich zur Fruchtzeit an der Bauchnaht) können die an der Spitze liegenden Samen durch Wind oder Regentropfen herausgeweht bzw. katapultiert werden (Emig et al. 1999). Die weiter unten liegenden Samen, die von den Rändern des Fruchtblattes überdeckt werden, können nur durch die Energieübertragung von Regentropfen auf die elastisch an der Blütenachse befestigten Bälge die Mutterpflanze verlassen. Die weit geöffnete Balgspitze dient hierbei als Aufprallstelle für die Regentropfen. Typisch für **Regenballisten** sind elastische Stiele und Regentropfen auffangende Einrichtungen. Schaufelartig ist die Kelch-Oberlippe bei den Lippenblütler-Gattungen Braunelle (Sack 2003) und Helmkraut (*Prunella*, Abb. 3e–f, *Scutellaria*, Lamiaceae) gestaltet. Auch viele

Kreuzblütler gehören zu den Regenballisten. Oft sind hier die typischen Früchte, die Schoten, schaufelförmig gestaltet, so dass durch die Kraft der auffallenden Regentropfen die Fruchtklappen und die Samen weggeschleudert werden (z. B. Acker-Hellerkraut, *Thlaspi arvense*, Abb. 3g).

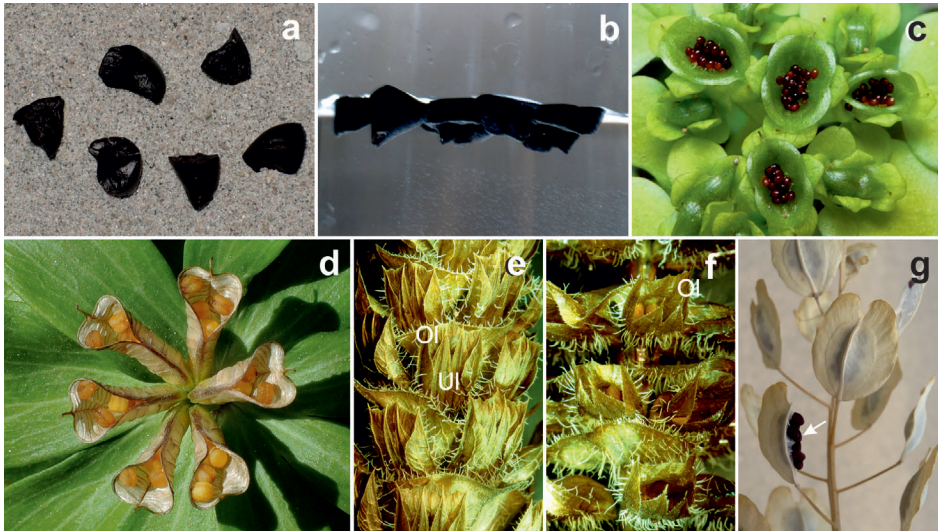


Abbildung 3: Beispiele für Wasserausbreitung. a–b, Dünen-Trichternarzisse *Pancretium maritimum* (Amaryllidaceae). – a, Schwarze, „styropor“-leichte Samen auf dem Sand. – b, Schwimmende Samen. – c, Geöffnete Kapseln mit frei präsentierten Samen des Wechselblättrigen Milzkrauts *Chrysozplenium alternifolium* (Saxifragaceae). – d, Winterling *Eranthis hyemalis* (Ranunculaceae). Samen in den geöffneten Bälgen (einzelne Fruchtblätter). – e–f, Kleine Braunelle *Prunella vulgaris* (Lamiaceae). Ausschnitte aus den Fruchtständen. – e, Im trockenen Zustand sind die Kelche geschlossen und nach oben gerichtet. – f, Im nassen Zustand sind die Kelche von der Achse weggespreizt und geöffnet (die orangefarbenen Diasporen, die typischen sog. Klausen der Lippenblütler, werden sichtbar). Der Regentropfen kann auf die schaufelförmige Oberlippe (Ol) auftreffen (Ul = Unterlippe). – g, Acker-Hellerkraut *Thlaspi arvense*. Eine der Fruchtklappen der Schotenfrucht entfernt, um die Samen (Pfeil) sichtbar zu machen. Mit Regentropfen werden sowohl die Fruchtklappen als auch die Samen weggeschleudert.

1.3 Zoochorie (Ausbreitung durch Tiere)

Ankleben, Anheften, Gefressen- oder Ausgespucktwerden – vielfältig sind die Anpassungen an die Diasporenausbreitung durch Tiere. Hinsichtlich der Aufnahme der Diasporen durch Tiere lassen sich drei Möglichkeiten unterscheiden: **Epizoochorie** (auf der Körperoberfläche von Tieren), **Endozoochorie** (Diasporen

gelangen in den Darmtrakt und werden als solche oder in kleineren Einheiten wieder ausgeschieden) und **Stomatochorie** (Diasporen werden mit oder vor dem Mund von den Tieren ausgebreitet). Die Tierausbreitung kann nun auch nach der Diasporen ausbreitenden Tiergruppe spezifiziert werden: **Ornithochorie** (durch Vögel), **Mammaliochorie** (durch Säugetiere), **Saurochorie** (durch Reptilien), **Ichthyochorie** (durch Fische) und **Myrmecochorie** (durch Ameisen).

Die Diasporenausbreitung durch Reptilien, bei der vor allem Eidechsen, Schildkröten und Alligatoren zu nennen sind, war in früheren erdgeschichtlichen Perioden wohl von größerer Bedeutung als heute. Schildkröten sind für Feucht- und Wüstengebiete als Ausbreiter bekannt, etwa die sich vegetarisch ernährende Südafrikanische Pantherschildkröte in der Karoo (Milton 1992). Da die meisten Reptilien eher keine ausgesprochenen Vegetarier sind, ist ihre Bedeutung als Diasporenausbreiter lange übersehen worden. Früchte fressende Eidechsen sind eher in Trockengebieten und auf Inseln zu finden als auf dem Festland (Valido & Olesen 2007). Auf den Inselbergen im Nordosten Brasiliens sind Eidechsen nicht nur die Bestäuber der Blüten des Melonenkaktus *Melocactus ernestii*, sondern auf dem extrem trockenen Standort dienen die saftigen Früchte als willkommene Wasserquelle (Abb. 4a; Gomes et al. 2014). Der in Florida neben „pond apple“ gebräuchliche Trivialnamen „alligator apple“ für die mit der Cherimoya verwandte *Annona glabra* (Rahmapfelgewächse, Annonaceae) ist Ausdruck dafür, dass, wie heute bestätigt ist (Platt et al. 2013), Alligatoren fleischige Früchte fressen, die ins Wasser fallen (bei den Früchten handelt es sich um eine Beerchenfrucht, bei der aber die Beerchen, die sich aus freien Einzelkarpellen entwickeln, zur Fruchtzeit eine Einheit bilden). Selbst bei der Riesenschlange *Python* gehören Mango-Früchte zum „Ernährungsplan“ (Mookerjee 1946).

Fische, die sich von Früchten ernähren und somit zur Samenausbreitung beitragen, gibt es auf allen Kontinenten, besonders zahlreich sind sie jedoch in den tropischen Überschwemmungsgebieten Südamerikas und Indonesiens (Horn et al. 2011). Fische sind für Früchte, die ins Wasser fallen, vor allem für die Ausbreitung flussaufwärts wichtig. Unter der Reihe von fischausgebreiteten Diasporen im Amazonasgebiet seien nur die Feigen- (*Ficus*-) Arten erwähnt (Gottsberger 1978), mit etwa 1.000 Arten eine der größten tropischen Pflanzengattungen, deren Fruchtstände auch Fledermäusen, Affen und Vögeln als wichtige Nahrungsquelle dienen.

Die bisher beschriebene Endozoochorie spielt auch bei den häufigsten Ausbreitern, den Säugetieren und Vögeln, eine große Rolle. Oft in großer Zahl werden Diasporen endozoochor ausgebreitet, ohne selbst an die betreffende Ausbreitungs-

form angepasst zu sein, wenn sie nämlich unweigerlich mit der Nahrung herbivorer Säugetiere in den Darmtrakt gelangen und mit dem Kot wieder ausgeschieden werden. Voraussetzung für eine erfolgreiche Ausbreitung ist lediglich eine Resistenz gegen die Verdauungssäfte und die mechanische Beanspruchung während die Diasporen den Darm passieren. Dies wird durch harte Schalen unterschiedlicher morphologischer Natur (Samenschale, Fruchtwand) erreicht. Anpassungen der Diasporen an eine gezielte Aufnahme durch Tiere bestehen meist in der Ausbildung genießbarer Teile und der Signalisierung derselben. Die genießbaren Teile sind in der Regel fleischig, saftig und zucker-, stärke- oder fetthaltig, und ihre Signale sind auf den optischen oder/und Geruchssinn der Tiere gerichtet. Olfaktorische Signale spielen vor allem bei Säugetieren, insbesondere nachtaktiven wie beispielsweise Fledermäusen, eine wichtige Rolle. Den tagaktiven Säugern wird durch den Geruch der Reifegrad der Früchte signalisiert. Vögel, deren Geruchssinn weniger gut ausgeprägt ist, werden durch eine auffällige Färbung der Diasporen angelockt. Früchte, die von Vögeln gefressen werden, erfahren vom unreifen zum reifen Zustand einen Farbwechsel von Grün zu Rot, Dunkelblau oder Schwarz und heben sich dann vom grünen Blattwerk deutlich ab. Vorherrschend sind dabei rote Farben, manchmal verstärkt durch einen Schwarz-Rot-Kontrast. Diese Farbkontraste können auf unterschiedliche Weise bewerkstelligt werden. In den Fruchtständen des Schwarzen Holunders (*Sambucus nigra*, Viburnaceae, Abb. 4b) kontrastieren die fast schwarzen, glänzenden und saftigen Steinfrüchte gegen die purpurroten Stängel der Schirmrispe, die im unreifen Zustand der Früchte noch grün sind. Beim Wolligen Schneeball (*Viburnum lantana*, Viburnaceae, Abb. 4c) stehen die Steinfrüchte selbst in einem Farbkontrast, indem die jüngeren rot, die vollreifen schwarz gefärbt sind. Dadurch mag für eine gewisse Zeit eine Signalverstärkung gewährleistet sein.

Auch der Glanz der Früchte hat eine anziehende Wirkung auf Vögel. Natürlicher Glanz wie bei den Kirschen kommt durch eine sehr glatte Oberfläche zustande. Kommt es durch Wasserverlust zu einem Welken, verschwindet auch der Hochglanz und die anziehende Wirkung auf Vögel lässt nach. Viele Früchte wie Blau- und Heidelbeeren (*Vaccinium*-Arten, Ericaceae) oder Schlehen (*Prunus spinosa*, Rosaceae) signalisieren ihren Reifegrad durch nicht-glänzende Früchte, da eine aufgelagerte Wachsschicht immer dicker wird. Diese Wachsschicht reflektiert ultraviolettes (UV-)Licht, was den Vögeln, die im Gegensatz zu uns das kurzwellige Licht sehen können (Pohland & Mullen 2005), die Nahrungserkennung erleichtert und für die Pflanzen den Ausbreitungserfolg der Samen erhöht.



Abbildung 4: Beispiele für Tierausbereitung. – a, Melonenkaktus *Melocactus ernestii* (Cactaceae) mit Früchte fressender Eidechse. Foto: V.G.N. Gomes, Z.G.M. Quirino & I.C. Machado. – b, Fruchtstand des Schwarzen Holunders *Sambucus nigra* (Viburnaceae). – c, Fruchtstand des Wolligen Schneeballs *Viburnum lantana* (Viburnaceae). – d, Aufgewundene und mit Haken versehene Früchte des Rauhen Schneckenklee *Medicago polymorpha* (Fabaceae). – e, Rasterelektronenmikroskopisches Bild der Fruchtoberfläche der Wald-Hundszunge *Cynoglossum germanicum* (Boraginaceae) mit kleinen Harpunen. – f, Fruchtstand des Behaarten Zweizahns *Bidens pilosa* (Asteraceae). An den einzelnen Früchten befinden sich am Ende zwei bis drei kräftige Borsten (Pfeil) mit harpunenartigen Widerhaken. – g, Fruchtstand der Großfrüchtigen Spitzklette *Xanthium orientale* mit hakenförmigen Hoch- bzw. Hüllblättern. – h–k, Trampelkletten. h–i, Amerikanische Rüsselfrucht *Proboscidea louisianica* (Martyniaceae). – h, Reife Frucht (der äußere Teil verrottet). – i, Blick in die Öffnung zwischen den beiden Hörnern mit herausgefallenen Samen. – j, Reife Frucht der Afrikanischen Teufelskralle *Harpagophytum procumbens* (Pedaliaceae). – k, Junge Frucht einer *Uncarina*-Art (Pedaliaceae).

Auch bei der Epizoochorie (die Anheftung von Diasporen am Tierkörper) spielen Säugetiere und Vögel eine besonders wichtige Rolle. Diese werden von den „blinden Passagieren“ als Vehikel benutzt, ohne dass die Transporteure eine Belohnung in Form von genießbaren Teilen bekommen. Kleine Diasporen von zahlreichen Wasser- und Sumpfpflanzen (z. B. Sonnentau, *Drosera*, Droseraceae) können zusammen mit feuchtem Schlamm an den Füßen, am Schnabel und Gefieder haften, und werden von Wasservögeln weggetragen und vielfach über recht weite Strecken verfrachtet. Diese Art von Ausbreitung sorgt zudem für einen Biotopverbund oft weit voneinander entfernter Gewässer. Bei größeren Diasporen, welche epizoochor transportiert werden, sind meist Haftvorrichtungen ausgebildet: steife Borsten, Haken und harpunenförmige Bildungen, aber auch Klebstoffe und Schleime, die die Diasporen überziehen, stellen betreffende Anpassungen dar. Die Samen des Klebsamens (*Pittosporum*, Pittosporaceae) sind überzogen von einem zähen Leimstoff, der aus bestimmten Bereichen der Fruchtwand nach innen abgesondert wird. Den Samen der Kresse *Lepidium* (Brassicaceae) verleiht eine Verschleimung der äußeren Samenschale die Haftfähigkeit. Klettvorrichtungen sind besonders häufig: Steife Borsten finden sich an den Teilfrüchten vieler Doldeblütler (etwa bei der Möhre *Daucus carota*, Apiaceae), hakenförmige Haare beim Zeckenklee *Desmodium* (Fabaceae, Schmetterlingsblütler), hakenförmige Emergenzen bei einigen Schneckenklee-Arten (z. B. *Medicago polymorpha*, Fabaceae, Abb. 4d), kleine Harpunen auf den Teilfrüchten vieler Raubblattgewächse (etwa bei der Hundszunge *Cynoglossum germanicum*, Boraginaceae, Abb. 4e) oder große Harpunen an den Nussfrüchten des Zweizahns (*Bidens*, Asteraceae, Abb. 4f). Bei anderen Köpfchenblütlern wie bei Arten der Gattungen *Arctium* (Kletten) und *Xanthium* (Spitzkletten, Abb. 4g) kann sich ein ganzer Fruchtstand als „Klette“ im Haarkleid von Säugetieren verfangen. Es sind die schmalen Hoch- bzw. Hüllblätter des köpfchenförmigen Blütenstandes, die am Ende in einen kräftigen Haken auslaufen. Die Fruchtstände der Großen Klette (*Arctium lappa*), die im Fell seines Hundes hängen blieben, inspirierten den Schweizer Ingenieur Georges de Mestral, den textilen Klettverschluss zu entwickeln.

Eine besondere Art von Kletten treffen wir in der Lippen-/Rachenblütler-Verwandtschaft bei den Trampelkletten an, die sich an die Füße von Huftieren ankrallen. Bei der Amerikanischen Rüsselfrucht (*Proboscidea louisianica*, Martyniaceae, Abb. 4h) entlässt die Frucht als Diaspore 1. Ordnung bei der Fortbewegung der Tiere durch die Erschütterung die Samen als Diasporen 2. Ordnung durch die schlitzförmige Öffnung zwischen den scharf zugespitzten Hörnern (Abb. 4i). Das südafrikanische bzw. madagassische Gegenstück sind Vertreter der Sesam-

gewächse (Pedaliaceae), etwa die Afrikanische Teufelskralle *Harpagophytum procumbens* (Abb. 4j) und die auf Madagaskar endemische Gattung Hakenfrucht *Uncarina*, bei denen die Fortsätze widerliche Widerhaken tragen (Abb. 4k).

Nicht verschwiegen werden darf, dass auch Tiere beim Vorbeistreichen an Pflanzen ähnlich wie der Wind und das Wasser ballistische Mechanismen auslösen können, so dass aus Behältern Diasporen auf die Tiere fallen können. Schwere Diasporen können aber auch einfach aufgrund der Schwerkraft zu Boden fallen. Da die Samen in den Nussfrüchten von Buchen, Eichen und Haselsträuchern viele Öle und Fette enthalten, sind sie auch für Vorratshaltung betreibende Tiere wie Eichhörnchen, Siebenschläfer und Eichelhäher interessant. Da dann einige dieser Depots vergessen werden, trägt diese „Versteckausbreitung“ zur natürlichen Verjüngung der Waldbestände bei. Die Samen finden günstige Bodenbedingungen zum Keimen und Wachsen vor und sind vor ungünstiger Witterung geschützt.

Sowohl der Transport mit den Mundwerkzeugen, im Schnabel oder im Maul als auch das Ausspucken von Samen oder Steinkernen (etwa bei der Kirsche) nach dem Verzehr der saftigen Fruchtanteile gehören zur Stomatochorie. Eine besondere Form dieser Ausbreitung ist die Myrmecochorie, die Ausbreitung durch Ameisen. Als Anpassung verfügen die Diasporen über sogenannte Elaiosomen. Das sind Futterkörper in Form saftiger Anhängsel, die vornehmlich Fette und Zucker, aber auch Eiweiße und Vitamine enthalten. Von besonderer Bedeutung ist in vielen Fällen das Vorkommen von Ricinolsäure, einer leicht flüchtigen ungesättigten Fettsäure, die auch im Sekret von Ameisenlarven nachgewiesen werden konnte und eine starke Signalwirkung auf die adulten Tiere ausübt (freigelegte Larven werden unverzüglich durch Arbeiterinnen ins Nest zurücktransportiert). Durch das Vorhandensein von Ricinolsäure sprechen die Pflanzen einerseits den Brutpflegetrieb an, andererseits lösen sie auch einen Schlüsselreiz zum Beutewegtragen aus, da die Elaiosomen einen weiteren wesentlichen Bestandteil enthalten, nämlich ein Diglycerid, das 1,2-Diolein. Es gehört zur Gruppe der neutralen Fette, die in der Hämolymphe mancher Insekten zu finden ist, die ein wichtiger Nahrungsbestandteil der Ameisen darstellen. Die Ameisen verhalten sich in der Weise, dass sie die Diaspore in ihr Nest transportieren und nach dem Verzehr des Elaiosoms diese in unmittelbarer Nähe des Nestes auf einem „Müllplatz“ deponieren. Der Vorteil einer solchen Ausbreitungsweise mag einmal darin liegen, dass die Diasporen auf einem nährstoffreichen Substrat ankommen und zum anderen vor Fressfeinden, die Ameisennester meiden, geschützt sind. Auch kann die Samenkeimung durch Verletzung der Diasporen bei der Entfernung der Elaiosomen erleichtert werden. In den Tropen werden die Diasporen vieler Epiphyten durch Ameisen ausgebreitet.

Myrmecochorie ist aber noch häufiger in den trockenen Hartlaub-Buschwäldern Australiens und Afrikas. Aber auch 30–40 % der Frühjahrsblüher in der Krautschicht der Wälder gemäßigter Breiten der Nordhemisphäre breiten ihre Diasporen über Ameisen aus. Die Elaiosomen können sich an unterschiedlichen Stellen befinden, beispielsweise an den Samen (beim Lerchensporn *Corydalis*, Papaveraceae, Abb. 5a–b), an den Fruchtblättern (beim Buschwindröschen *Anemone nemorosa*, Ranunculaceae) oder an einer Außenkelchhülle (z. B. bei der Acker-Witwenblume *Knautia arvensis*, Caprifoliaceae-Dipsacoideae, Abb. 5c).



Abbildung 5: Beispiele für Ameisenausbreitung. a–b, Gelber Lerchensporn *Pseudofumaria* (*Corydalis*) *lutea* (Papaveraceae-Fumarioideae). – a, Blüten und junge Früchte (Pfeile). – b, Samen mit den weißen Elaiosomen in einer von Hand geöffneten Frucht. – c, Frucht der Acker-Witwenblume *Knautia arvensis* (Caprifoliaceae-Dipsacoideae), deren weißes Elaiosom an der Basis der Außenkelchhülle eine Ameise angelockt hat.

Unter den Insekten sind hauptsächlich Ameisen als Diasporenausbreiter bekannt. Die für die Blumenbestäubung relevanten anderen Insektengruppen spielen keine wesentliche Rolle. In einigen wenigen Fällen wurden Wespen beobachtet, die Elaiosomen von Samen abtrennten und die Samen dann fallen ließen, etwa bei der Elfen-Scheinblume (*Vancouveria hexandra*, Berberidaceae; Pellmyr 1985), einer Berberitzenverwandten. Aber jeweils waren auch Ameisen Samenausbreiter. Mistkäfer wie der auf sandigen Böden vorkommende Stierkäfer (*Typhaeus typhoeus*) können insofern als Diasporenausbreiter fungieren, da im Kot pflanzenfressender Tiere wie Kaninchen Diasporen enthalten sein können. Der Stierkäfer legt Brutkammern an, in die er die Kotballen schleppt, in deren Nähe das Weibchen dann die Eier ablegt. Kürzlich ist eine Ausbreitung durch Käfer beschrieben worden, bei der eine enge Bindung an eine bestimmte Pflanze durch Betrug erreicht wird, nämlich durch eine fäkale Mimikry (Midgley et al. 2015). Die Nüsse eines südafrikanischen Savannengrases aus der Familie der Seilgrasgewächse (*Ceratocaryum argenteum*, Restionaceae) sind hinsichtlich Aussehen und Duft eine gelungene Imitation des Kots von Buntbock und Elen-Antilope. Der getäuschte

Mistkäfer transportiert und vergräbt die falschen Kugeln – sie können seine Brut nicht ernähren.

1.4 Autochorie (Selbstausbreitung)

Ablegen und Wegschleudern durch den Aufbau innerer Spannungen entweder durch Austrocknungsprozesse im Gewebe oder durch Ansteigen des Zellsaftdruckes und Anschwellen der Frucht, also die Bewegung lebender oder toter Pflanzenteile bestimmen die Mechanismen der Selbstausbreitung.

Selbstableger wie das Zymbelkraut (*Cymbalaria muralis*, Plantaginaceae) bringen durch entsprechende Wachstumsbewegungen die Diasporen an die richtige Stelle, in diesem Fall die Fels- oder Mauerritze. Der Blütenstiel erfährt nach der Blüte, die zur Bestäubung durch Insekten zunächst zum Licht gerichtet ist, eine Umkehrung. Der sich verlängernde Blüten- bzw. Fruchtsiel krümmt sich in die vom Licht abgewandte Richtung.

Spannungen, die sich in den Geweben der Frucht durch Austrocknungsvorgänge aufbauen, können durch plötzlichen Ausgleich die Samen wegschleudern. In der charakteristischen Frucht der Schmetterlingsblütler, der Hülse, die sich bei der Samenreife typischerweise an der Bauch- und „Rückennaht“ öffnet, verlaufen in vielen Fällen Zellulosefasern schräg zur Längsachse, wobei sich die der äußeren und die der inneren Schicht kreuzen, so dass es beim Austrocknen zu Torsionsspannungen kommt. Durch die blitzschnelle Torsion der Fruchthälften werden die Samenkörner weggestoßen.

Ebenfalls eine unterschiedliche Textur, aber außen „Quertextur“ und innen „Längstextur“, treffen wir beim Storchschnabel (*Geranium*, Geraniaceae, Abb. 6a) an, bei dem der aus fünf Fruchtblättern bestehende Fruchtknoten fünf Samenkörner zur Entwicklung bringt, die von der Basis der Karpellrücken löffelartig umgeben werden. Beim Austrocknen der Fruchtwand werden nach Überwindung der Spannung die Samenkörner nacheinander blitzartig weggeschossen. Es erinnert ein wenig an die Boule-Spieler, die mit dem Handrücken voran die Kugel werfen. In der Nachbargattung, dem Reiherschnabel (*Erodium*, Abb. 6b), kreuzen sich die Zellulosefasern des äußeren und inneren Teils der Fruchtblattrücken in der Weise, dass es beim Austrocknen zur einer Spiralisierung kommt. Die sich ablösenden Teile funktionieren als Bohrteilfrüchte, da es bei Benetzung wieder zu einer Streckung kommt. Indem der distale Teil nicht tordiert und abgewinkelt ist, bietet dieser einen Widerstand, und bei einem Feuchtigkeitswechsel bohren sich die Teilfrüchte ins Erdreich.

Turgor- oder Gewebedruckmechanismen unterschiedlicher Art können oft sehr kraftvoll für das Wegschleudern von Samen verantwortlich sein. Bei der mediterranen Spritzgurke (*Ecballium elaterium*, Cucurbitaceae) erfährt der Fruchttinnenraum während der Reifung eine enorme Turgorerhöhung. Durch den Flüssigkeitsdruck wird die derbe Außenwand der sogenannten Panzerbeere immer stärker elastisch gedehnt. Eine Sollbruchstelle bildet sich am Ansatz des Blüten- bzw. Fruchtstiels in einer ringförmigen Zone. Wird der Zusammenhalt zwischen Fruchtstiel und Frucht vom immer größer werdenden Innendruck überwunden, reißt der Blütenstiel wie ein Stöpsel aus der prall gefüllten Gurke, deren elastisch gespannte Wand sich blitzschnell zusammenzieht und den wässrigen Inhalt zusammen mit den Samen aus dem entstandenen Loch herausspritzt. Da die Samen ein Elaiosom ausbilden, kann in einem zweiten Schritt noch eine Ausbreitung durch Ameisen erfolgen. Ein starker Turgordruck entsteht auch in der äußeren Fruchtwand der *Impatiens*-Arten (Balsaminaceae, Abb. 6c), dem „Rührmichnichtan“. Durch den speziellen Bau der Fruchtwand rollen sich bei der explosionsartigen Überwindung des Turgordrucks die Fruchtblatteile nach innen ein und die Samen werden wiederum weggeschleudert.

Zur Selbstausbreitung kann es auch durch vegetative Vermehrung sich von der Mutterpflanze lösender Sprosstteile wie beispielsweise Ausläufer (Erdbeere *Fragaria*, Ausläuferknollen: Kartoffel *Solanum tuberosum*) oder Brutzwiebeln (Knoblauch, *Allium sativum*) kommen. Klonierungen sind bei Pflanzen mit ihrer „offenen Gestalt“ kein Problem.

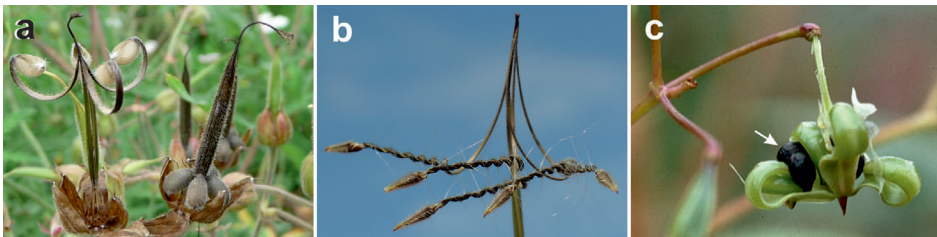


Abbildung 6: Beispiele für Selbstausbreitung. – a, Katapultfrüchte des Wiesen-Storchschnabels *Geranium pratense* (Geraniaceae); rechts: die die reifen Samen umschließenden Fruchtblattbasen beginnen sich am Grunde abzulösen, links: die Samen sind weggeschleudert, die Karpellrücken haben sich nach außen gerollt. – b, Malvenblättriger Reiherschnabel *Erodium malacoides* (Geraniaceae). Fünf sich ablösende Bohrteilfrüchte mit schon spiralisierten basalen Fruchtblattrücken. – c, Explodierte Frucht des Drüsingens Springkrauts *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae). Die Explosion wurde manuell ausgelöst, so dass nicht alle Samen (Pfeil) durch die sich sehr rasch nach innen einrollenden Fruchtblattflanken aus der Frucht herausgeschlagen wurden.

1.5 Diplo- und Polychorie

Die meisten Ausbreitungsereignisse sind vom Zufall geprägt. Eine gerichtete Ausbreitung an einen sicheren und zuverlässigen Ort für die Samen („safe site“) ist hauptsächlich bei der Ameisenausbreitung zu erwarten. Die Pflanzen „zahlen“ aber für die Fitness ihrer Nachkommen mit hochwertigen Nährstoffen im Elaiosom. Enge Diasporen/Ausbreiter-Bindungen scheinen sehr selten zu sein. Als Beispiel bekannt ist die Ausbreitung der hochgiftigen „Kasuar-Pflaume“ (*Cerbera floribunda*, Apocynaceae) durch den Kasuar (*Casuarium casuarium*), einen vom Aussterben stark bedrohten großen Laufvogel im Regenwaldgebiet des nordöstlichen Australien.

In vielen Fällen ist zu beobachten, dass nicht nur eine Transportmöglichkeit von den Pflanzen wahrgenommen wird; in unterschiedlichen Kombinationen können auch mehrere Möglichkeiten zusammenwirken – als Diplo- bzw. Polychorie wird das Phänomen bezeichnet. Als Beispiel für Diplochorie wurde in diesem Aufsatz bereits die mediterrane Dünen-Trichternarzisse *Pancratium* genannt (Wind- und Wasserausbreitung, Abb. 3a–b). Viele Veilchen- (*Viola*-) Arten schleudern die Samen autochor aus den Kapseln. Die Samen, die ein Elaiosom besitzen, liegen dann mehr oder weniger weit verstreut auf dem Boden. Die zunächst erfolgende Ablage von mehrsamigen Früchten wie beim Schneeglöckchen (*Galanthus nivalis*) dagegen bewirkt eine Ansammlung der (ebenfalls mit Elaiosomen versehenen) Samen auf engem Raum. Samengruppen aber sind für Fressfeinde (kleine Nagetiere und Vögel) interessanter als einzelne Samen. Auch die Samen vom Schneeglöckchen besitzen Elaiosomen. Feldversuche haben gezeigt, dass Ameisen einzeln liegende Elaiosomen tragende Samen genauso schnell und im gleichen Ausmaß wegtragen wie Samen, die in Gruppen zusammenliegen. Die weite Verteilung durch eine vorherige Ausstreuung verringert also die Attraktivität für Räuber. Der schnelle Abtransport auch von Samengruppen minimiert schnell das Risiko einer dichten Samenanhäufung.

Andere Diasporen wie die vieler Kardengewächse (Caprifoliaceae-Dipsacoideae) können fliegen, schwimmen und sich an Tiere anheften. Ein häutiger Außenkelch umschließt die Nussfrucht. Der entstandene Luftmantel verleiht eine gewisse Schwimmfähigkeit. Der Außenkelch bildet zudem einen mehr oder weniger breiten Kragen aus, der eine die Sinkgeschwindigkeit herabsetzende Einrichtung für eine zusätzliche Windausbreitung darstellt. Zusammen mit den an der Frucht verbleibenden borstenförmigen Kelchblättern kann er wohl auch für eine epizoochore Ausbreitung dienlich sein (vgl. Abb. 5c).

2 Wandergeschwindigkeiten und Muster der Diasporenausbreitung

2.1 Wandergeschwindigkeiten

Wie weit, wie schnell – in der Pflanzengeographie und in der Populationsbiologie wird immer wieder die Frage gestellt, wie weit eine Sippe in einem Jahr wandern kann. Wie aus den oben geschilderten Beispielen ersichtlich, können unterschiedliche Agenzien für unterschiedliche Weiten sorgen. Sie bewegen sich sehr häufig nur im Zentimeter- oder Meter-Bereich. Sind etwa Säugetiere, Vögel, Wasser oder Wind im Spiel, können Diasporen einige hundert Meter oder sogar einige Kilometer weit transportiert werden (größere Weiten sind die Ausnahme). Dabei spielen auch Ausbreitungsschranken wie Meere, Gebirge oder Wüsten eine Rolle. Für Diasporen mit geringen Wandermöglichkeiten hingegen stellen schon breite Flüsse, Seen oder ausgedehnte Wälder Ausbreitungshindernisse dar. Die Wandergeschwindigkeit hängt aber noch von anderen Faktoren ab. Ein wichtiger Faktor ist das sogenannte Fruchtbarkeitsalter oder die Generationsdauer. Einjährige können jedes Jahr um ihre durchschnittliche Ausbreitungsdistanz vorrücken. Bei Arten wie dem Gewöhnlichen Greiskraut (*Senecio vulgaris*, Asteraceae), das in einem Jahr zwei oder mehrere Generationen hervorbringt, beträgt die Wandergeschwindigkeit sogar das zwei- oder mehrfache der Ausbreitungsdistanz. Holzgewächse zeigen oft erst nach vielen Jahren Samenansatz, wodurch ihre Wandergeschwindigkeit ganz wesentlich herabgesetzt wird. Natürlich bestimmt auch die Höhe der Samenproduktion die Wandergeschwindigkeit. Eine Birke kann jährlich bis zu 30 Mill. Samen produzieren, eine Eiche kann bis zu 15.000 Samen erreichen (Leibundgut 1983), während für den krautigen Fingerhut über 500.000 Samen pro Pflanze angegeben werden. Für einige Waldbäume, besonders Buchen, Eichen und Ahorne ist noch zu berücksichtigen, dass sie in unterschiedlichen Zeitabständen besonders viele Früchte produzieren. Auf „Mastjahre“ folgen dann in der Regel „Rastjahre“ und Jahre mit durchschnittlicher Samenproduktion. Es sind die Pionierpflanzen wie Weiden und Kiefern, die oft viele kleine Samen haben, während die im Vergleich wenigen Samen der Baumarten der Klimax-Wälder wie Buchen und Eichen groß und mit vielen Reservestoffen versorgt sind. Die Wandergeschwindigkeit einer Sippe hängt also von verschiedenen Faktoren ab. Die Buche *Fagus sylvatica* hat für die Wanderung nach der letzten Kaltzeit vom Alpenrand bis zur Nord- und Ostsee (700 km) etwa 3.000 Jahre gebraucht, das einjährige Frühlings-Greiskraut *Senecio vernalis* ist in den letzten 250 Jahren aus dem Osten nach Mitteleuropa eingewandert und hat sich seither als sogenanntes Unkraut etabliert (Walter & Straka 1970). Das aus dem südafrikanischen Kapland stammende Schmalblättrige

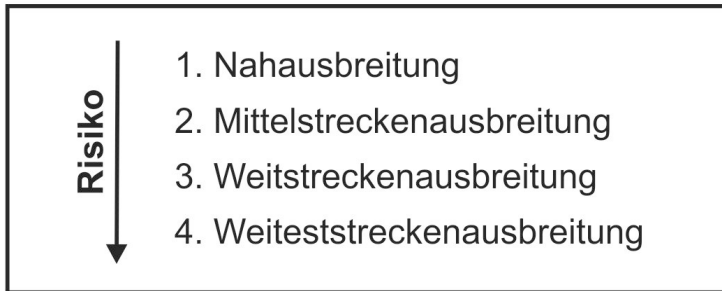
Greiskraut *Senecio inaequidens*, das im Spätsommer die Randstreifen unserer Autobahnen gelb färbt, wurde mit Schafwolle an verschiedene Orte in Europa eingeschleppt. In Deutschland ist es erstmals 1889 bei einer Wollkämmerei in der Nähe von Hannover belegt. Seit den 50er Jahren schreitet eine Expansionswelle aus Belgien nach Osten voran, die um 1970 Deutschland erreicht hat. In rasantem Tempo breitet sich dieses Greiskraut seitdem entlang der Verkehrswege aus, besiedelt seit den 90er Jahren auch östliche Bundesländer und hat mittlerweile die nordfriesischen Inseln (seit 2000 auf Sylt) erreicht (Nehring et al. 2013). Ein weiterer Faktor darf auch nicht außer Acht gelassen werden, nämlich die zufällige, sprungweise Ausbreitung der Samen. So hat Leibundgut (1983) errechnet, dass die Buche, wenn sie tatsächlich mit der errechneten durchschnittlichen Wandergeschwindigkeit unterwegs wäre, aus ihren kaltzeitlichen Rückzugsstandorten (in Frankreich) bis zu ihrer heutigen Ostgrenze (in Polen) 4 Mill. Jahre benötigt hätte.

2.2 Muster der Diasporen- bzw. Samenausbreitung

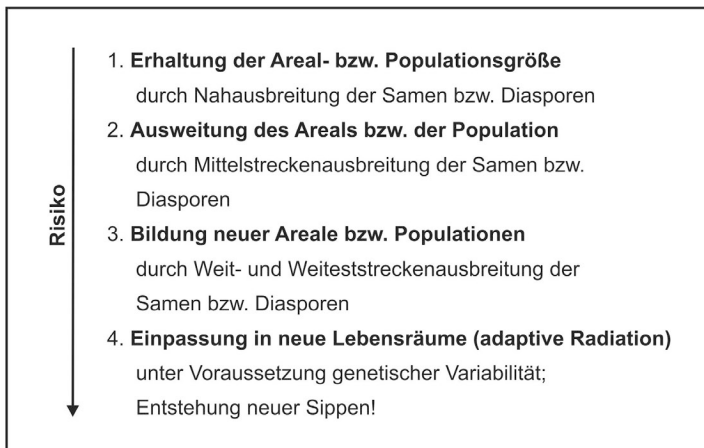
Die Wanderung der Pflanzen über ihre Samen bzw. Nachkommen, die sich genetisch durch das Durchlaufen der rekombinativen Prozesse (Meiose und Geschlechtszellenverschmelzung) unterscheiden, ist ein für die Evolution, namentlich die Selektion, fundamental wichtiger Vorgang. Die Selektion ist durch ein beherrschendes Prinzip nicht wie andere Evolutionsfaktoren (Mutation, Rekombination, Migration und Isolation) dem Zufall unterworfen, sondern wirkt kanalisierend und bedingt u. a. eine Höherentwicklung der Organismen. Es ist das sogenannte Ökonomische bzw. Optimierungsprinzip (Abb. 7), vor dessen Hintergrund sich eine „erbarmungslose“ Konkurrenz abspielt. Die Konkurrenz ist umso härter je mehr Konkurrenten, also Samen bzw. aus ihnen hervorgegangene Keimlinge auf einer von der Mutterpflanze erprobten Fläche sich befinden. „Survival of the fittest“ („Überleben der am besten Passenden“) heißt Charles Darwin's Devise. „Fittest“ bedeutet in unserem Fall der im Wachstum bzw. im Stoffwechsel schnellste, der quasi den Konkurrenten „die Nahrung wegnimmt“.

Wir können theoretisch die Diasporen- bzw. Samenausbreitung einer Pflanze auf vier Ereignisse aufteilen, ohne genauere Messgrenzen festzulegen:

Grob gesehen bewegen wir uns bei der Nahausbreitung im Zentimeter-, bei der Mittelstreckenausbreitung im Meter-, bei der Weitstreckenausbreitung im Kilometerbereich, bei der Weiteststreckenausbreitung im Bereich bis zu einigen tausend Kilometern.



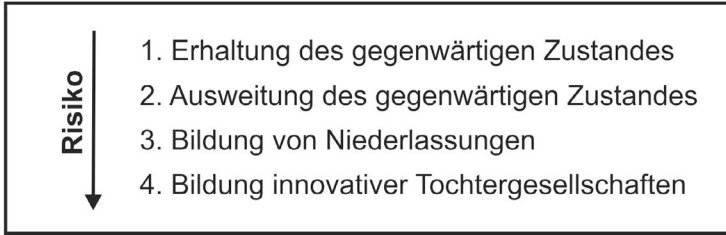
Die genannten Migrationsereignisse bilden bei „vollem Programm“ einen wichtigen Faktor der Blütenpflanzen-Evolution mit den möglichen Zielen:



Dieses „Programm“ deckt sich interessanterweise mit einem vierstufigen Betriebswirtschaftsplan:

Bei einer Firmengründung mag es z. B. opportun erscheinen (wenn auch wirtschaftsethisch nicht einwandfrei) anfänglich eine hohe Zahl an Bewerbern einzustellen und später wenige „beste“ zu behalten und diese für einen weiteren Ausbau und im übernächsten Schritt für die Gründung von Niederlassungen (nach den gleichen Prinzipien) zu „gewinnen“.

Blütenpflanzen „vermarkten“ ihre Samen sehr oft (man kann sagen, dass es fast die Regel ist – unabhängig vom ausbreitenden Agens) nach einem Verteilungsmus-



ter, das sich mit dem genannten Betriebswirtschaftsplan deckt. Das Samen- (bzw. Keimlings-) Verteilungsmuster äußert sich in einer rechtsschiefen Kurvenschar (Samenzahl in Abhängigkeit von der Ausbreitungsdistanz, Abb. 8). Eine Häufung von Samen in der Nähe der Mutterpflanze entpuppt sich nicht mehr als Nachteil, sondern als wesentlicher Trieb der Evolution in Richtung **Höherentwicklung**.

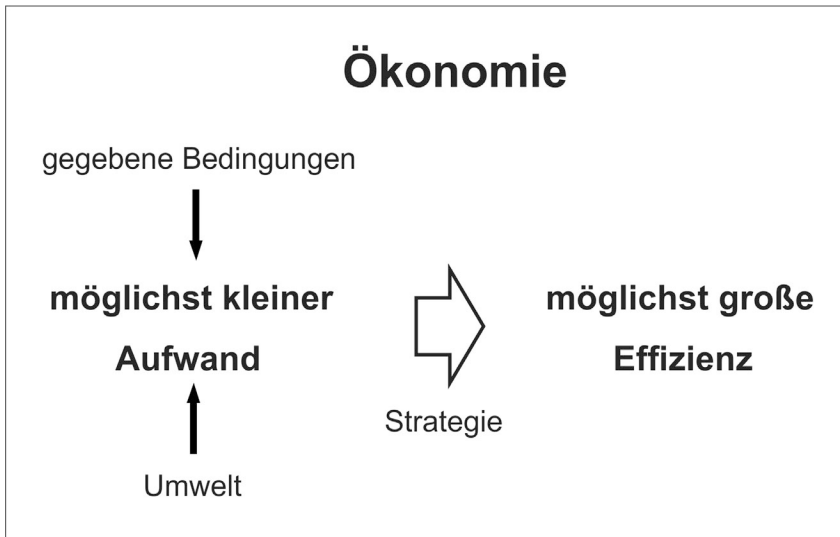


Abbildung 7: Das ökonomische Prinzip. Aus Leins & Erbar 2018.

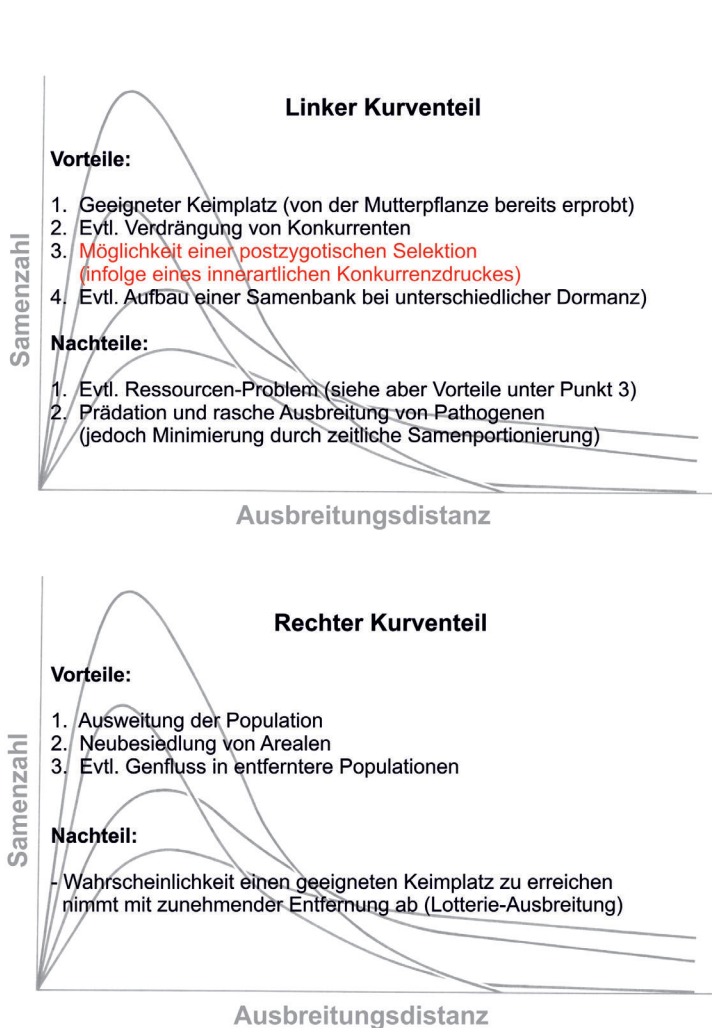


Abbildung 8: Vor- und Nachteile rechtsschiefer Samenverteilungskurven. Verändert aus Leins & Erbar 2008.

3 Weiteststreckenausbreitung – Ankommen ist nur die „halbe Miete“

Erfolgreiche Weiteststreckenausbreitungen sind außerordentlich seltene Ereignisse, da mit zunehmender Entfernung von der Mutterpflanze das Risiko der Etablierung steigt. Die Besiedlung vulkanisch entstandener ozeanischer Inseln (d.h. niemals durch Landbrücken mit anderen Landmassen verbunden) mit Pflanzen er-

folgte aber über derartige „Lotterie“-Ausbreitungen. Geht man beispielsweise von der heutigen Artenzahl der Blütenpflanzen auf den Hawaii-Inseln aus und legt das Alter der vulkanisch entstandenen Inseln zugrunde und berücksichtigt zudem die durch sogenannte adaptive Radiation gebildeten neuen Arten (sogenannte Neoenemiten), so muss man im Durchschnitt nur **eine** erfolgreiche Etablierung eines Ankömmlings von fernen Kontinenten (und Inseln) alle 20.000 Jahre annehmen. Analysen über die Herkunft der Besiedler ergeben, dass die Hawaii-Inseln aus allen Richtungen besiedelt wurden. Von Nordamerika durch 3.700 km und von jeder anderen Insel durch 800 km Ozean getrennt – für den Weiteststrecken-Transport von Diasporen über solch große Entfernungen über offene Wasserflächen kommen nur drei Vektoren in Frage: Meeresströmung, Wind und Vögel.

Samen und Früchte, die von Meeresströmungen verdriftet werden, gelten als klassische Beispiele für Fernausbreitung. Die Diasporen müssen ja nicht nur lange ihre Schwimmfähigkeit erhalten, sondern der Samen, d.h. der Embryo, muss auch einen wochenlangen Aufenthalt im Salzwasser überstehen können. Ausbreitung durch Meeresströmungen sollte also recht effektiv sein, und auf die Hawaii-Inseln wurden etwa 23 % der ursprünglichen Besiedler auf diese Weise verfrachtet. „Vom Winde verweht“ – man sollte annehmen, dass diese Transportmöglichkeit eine große Rolle spielt, bedenkt man beispielsweise die Sahara-Sande, die bis zu uns verweht werden. Auf dem Luftweg, also durch den Wind, sind aber wohl nur 1,4 % der geschätzten Blütenpflanzen-Einwanderer gelandet. Vögel sind mit Abstand die effektivsten Diasporen-Ausbreiter auf ozeanische Inseln. Es wird angenommen, dass ca. 75 % der ursprünglichen Einwanderer von Vögeln eingebracht wurden. Fast 13 % der ursprünglichen Besiedler sind als Samen eingebettet in Schmutz am Federkleid oder an anderen Stellen der Vögel gereist, 10 % der Einwanderer wurden regelrecht an die Vögel festgeklebt, weitere 13 % der Einwanderer wendeten mechanische Hilfsmittel wie Borsten oder Widerhaken an, um sich festzuheften, aber nahezu 40 % der ursprünglichen Einwanderer erreichten auf dem Weg des Gefressenwerdens die Hawaii-Inseln (Carlquist 1974, Ehrendorfer 1979).

Wenn also Diasporen auf natürlichem Wege über sehr weite Strecken ausgebreitet werden können, dann wundert man sich eigentlich, dass die Erfolge insgesamt über den langen Zeitraum gesehen nicht größer sind. Die Ankünfte sind sicherlich vom Zufall geprägt. Aber nicht der Transport, sondern die Etablierung ist der Engpass, d.h. die Schwierigkeiten der Keimung, des Wachstums und der Fortpflanzung müssen überwunden werden. Wenn nämlich nach allen Unbillen Samen lebend eine Insel erreichen, dann vielleicht nur, um an einer ungünstigen Stelle zu

landen. Aber auch wenn die Keimung gelingt, sind nicht alle Gefahren gebannt. Das Klima mag verhindern, dass es zu Blüten- oder Fruchtsatz kommt, oder der Bestäuber oder aber eine andere Pflanze fehlt zur Fremdbestäubung. Orchideen, deren Staubsaamen leicht vom Wind verweht werden können, würde man in hoher Artenzahl auf ozeanischen Inseln erwarten. Aber auf den Hawaii-Inseln wachsen natürlicherweise nur drei Arten. Vielleicht ertragen die Samen die tiefen Temperaturen in höheren Luftschichten nicht, aber wahrscheinlich steht auch die Abhängigkeit der Orchideen von Pilzen zumindest bei der Keimung und ihre oft enge Bindung an spezielle Bestäuber einer erfolgreichen Etablierung im Wege.

Wenn eine Population sich auf einer Insel etabliert hat, dann kann sie sich u. a. wegen des fehlenden Konkurrenzdrucks in einem nächsten Schritt an die neuen Umweltbedingungen, an neue ökologische Nischen, anpassen und wenn Isolation und disruptive Selektion zum Tragen kommen, dann führt das zu einer Spezialisierung und vielfältigen Auffächerung der ursprünglichen Population, zur sogenannten adaptiven Radiation, die letztlich zum hohen Anteil der Endemiten an den Inseln führt.

Neben dem Endemismus gehören weitere Phänomene zum sogenannten Insel-syndrom, nämlich der Verlust der Ausbreitungsfähigkeit, der Samen- und Frucht-gigantismus und die insuläre Holzigkeit („insular woodiness“). Viele der endemischen Arten zeigen keine Möglichkeiten mehr für eine Weitstreckenausbreitung, mit anderen Worten, die Anpassungen bzw. Merkmale, die die Diasporen der ursprünglichen Einwanderer haben mussten wie Schwimmfähigkeit und Klebstoffe oder Borsten, um überhaupt die Inseln zu erreichen, sind im Laufe der adaptiven Radiation verloren gegangen. Großsamigkeit ist eine Anpassung an schattige Standorte, da ein Waldsämmling mehr Nährstoffe aus dem Samen braucht bis er selber oberhalb der Laubschicht Photosynthese betreiben kann. Holzigkeit wird allgemein als ursprüngliches Merkmal angesehen. Bei Inselendemiten ist es allerdings ein abgeleitetes Merkmal. Holzigkeit steht für eine längere Lebensdauer und impliziert eine höhere Generationsdauer und mag hilfreich sein, dem Problem fehlender oder seltener Bestäuber und einer möglichen Inzuchtdepression durch Selbstbestäubung in den Gründerpopulationen entgegenzuwirken, da bei Holzigkeit ein Warten auf Bestäuber möglich ist.

4 Klimawandel – Fluch oder Segen?

Die Verbreitung der Pflanzen in Raum und Zeit ist von vielen Faktoren bedingt. Diese liegen in den Wechselbeziehungen zwischen den Lebensansprüchen der

Pflanzen und den Bedingungen des Lebensraumes, also in klimatischen und edaphischen Faktoren, sowie in ihrer Entstehungs- und Ausbreitungsgeschichte. Im Laufe der Evolution haben die Pflanzenarten sich in ihren gestaltlichen und physiologischen Eigenschaften an die Anforderungen ihrer speziellen Umwelt angepasst (natürlich zufallsbedingt). Als über gewisse Zeit konstante Standortfaktoren gelten Klima, Relief und Boden, während Umweltfaktoren wie Sonnenbestrahlung, Temperatur und Wasser kurzfristig variabler sein können. Ändern sich die Standortfaktoren, so liegt es an der Ausstattung, aber auch der genetischen Variabilität der Organismen, ob sie sich an diese Veränderungen anpassen können. Klimaveränderungen hat es im Laufe der Erdgeschichte immer wieder gegeben und sie haben zu Veränderungen bei den Lebewesen geführt. Klimaveränderungen haben aber auch immer Pflanzenwanderungen „ausgelöst“.

Vor etwa 23 Millionen Jahren machte sich weltweit eine fortschreitende Abkühlung des Klimas bemerkbar, die schließlich im Eiszeitalter (Quartär, Beginn vor ca. 2,5 Millionen Jahren) ihren Höhepunkt fand. Im Verlauf des Quartärs wechselten Kalt- und Warmzeiten miteinander ab. Während der Kaltzeiten kam es in Europa zu großflächigen Vergletscherungen. Einige wärmeliebende Pflanzenarten starben in Mitteleuropa aus; verschiedene konnten Rückzugsstandorte etwa auf dem Balkan, im östlichen Mittelmeergebiet oder am Südrand des Schwarzen Meeres erreichen. Die Rosskastanie gehörte vor etwa 2 Millionen Jahren zu den ersten Opfern, die am Ende des Tertiärs, noch bevor die eigentlichen Kaltzeiten begannen, dem dann schon kühleren Klima nicht gewachsen waren und in Mitteleuropa ausstarben, gefolgt vor etwa 1,5 Millionen Jahren von den Magnolien. Walnuss und Ess-Kastanie gehören zu den wärmeliebenden Bäumen, die erst relativ spät während der Eiszeit, nämlich vor 1 Million Jahre, aus Mitteleuropa verschwanden. Die genannten Baumarten sind heute wieder in unseren Breiten vertreten, allerdings sind sie auf verschiedenen Wegen und zu verschiedenen Zeiten durch den Menschen wieder in unsere Regionen gelangt (Leins & Erbar 2017).

Andere Pflanzen konnten dem Eis ausweichen und in Mitteleuropa überleben: Pflanzen aus dem arktischen Bereich wanderten nach Süden, Alpenpflanzen in tiefere Lagen. In der von Gräsern und Zwergsträuchern geprägten Tundra-Vegetation zwischen dem Eisschild im Norden und den Alpengletschern im Süden besiedelten Kälte ertragende Pflanzen, ehemals arktische oder alpine Pflanzen, ein gemeinsames Areal, in dem es zu einer Durchmischung der nördlichen und der alpinen Flora kam. Fossile Funde belegen diese einheitlichen (sog. geschlossenen) Areale in den Kaltzeiten. Als nach der maximalen Vereisung vor etwa 20.000 Jahren das Klima allmählich, wenn auch mit Rückschlägen, wieder wärmer wurde,

und sich die Eisschilde zurückzogen, folgten die kälteliebenden Pflanzen den Eisrändern. Alpenpflanzen wanderten in die Alpen zurück und ein Teil der Populationen eventuell auch in die Arktis, arktische Arten zogen zurück in die Arktis und wanderten teilweise auch in die Alpen. Die heutige sogenannte arktisch-alpine Disjunktion findet also ihre Erklärung in den großräumigen Wanderungen der Pflanzen während des Eiszeitalters.

Aber auch Erwärmung „löst“ Pflanzenwanderung „aus“, so der rasche Temperaturanstieg im Spät-Glazial, in der Alleröd-Zeit (vor ca. 12.000 Jahren). Nach Mitteleuropa drangen sowohl von Osten her kontinentale Steppenpflanzen (aus dem pontisch-pannonischen Florenggebiet, heutige Hauptverbreitung nördlich und östlich des Schwarzen Meeres) als auch von Süden (sub-)mediterrane Pflanzen in das damals waldfreie Gebiet vor. Vor allem die zunächst zahlreich vertretenen lichtbedürftigen Steppenpflanzen fanden in den sich bald einstellenden lichten Birken-Kieferwäldern noch hinreichende Lebensbedingungen vor, wurden aber ab dem Atlantikum (vor ca. 6.000 Jahren) mit der Ausbreitung dichter Laubmischwälder immer mehr auf inselartig verstreute waldfreie Sonderstandorte verdrängt, wie etwa die Binnendünen der Oberrheinischen Tiefebene.

Der aktuelle Klimawandel hat eine andere Dimension. In der Klimageschichte der Erde galt das Schmelzen des Eises am Ende der letzten Kaltzeit vor rund 18.000 Jahren als besonders rasche globale Erwärmung. Damals stieg die globale Mitteltemperatur über einen Zeitraum von 5.000 Jahren um 4 bis 7 °C an. Das sind rund 0,1 °C globale Erwärmung pro Jahrhundert. Im 21. Jahrhundert werden es im günstigsten Fall 2 °C sein (Essl & Rabitsch 2013). Temperaturveränderungen haben besonders starke Auswirkungen für Pflanzen, die an extreme Lebensräume wie die alpine Stufe angepasst sind. Frühling, Sommer und Herbst dauern schon jetzt im Alpenraum länger als früher (Schuster et al. 2014, Brasseur et al. 2017). Pro Grad Erwärmung verlängert sich die Vegetationsphase um etwa zwei Wochen; zudem hat sich die Jahresmitteltemperatur in den Alpen um etwa das Doppelte (1,5 °C) gegenüber dem globalen Durchschnitt (0,7 °C) erhöht. Ein Temperaturunterschied von nur einem Grad im Jahresdurchschnitt entspricht in den Bergen einem Höhenunterschied von 200 Metern. Die Klimaerwärmung bedeutet für die an Kälte angepasste Flora (und Fauna) der Bergwelt also, dass sie „klettern“ muss, immer weiter nach oben. Aber irgendwann ist der Berggipfel erreicht! Andererseits hat sich seit der messbaren Klimaerwärmung in den 1990er Jahren im Bereich der unteren alpinen Stufe im Bernina-Gebiet eine deutliche Zunahme der Arten, teilweise eine Verdopplung bis Verdreifachung, herausgestellt (Walter et al. 2005). Es sind aber eher „Allerweltpflanzen“ aus den tieferen Lagen, die

profitieren und die an Kälte angepassten Pflanzen verdrängen. Gletscherhahnenfuß (*Ranunculus glacialis*) und Stängelloses Leimkraut (*Silene acaulis*) scheinen zu den Verlierern zu gehören, die jetzt schon weiter oben als früher gefunden werden und irgendwann nicht weiter ausweichen können (Pauli et al. 2007). Beide Arten haben allerdings schon Wanderungen erfolgreich gemeistert: Sie gehören zu den Arten, die während der Vergletscherung in den Kaltzeiten den Alpenraum verlassen haben und am Ende der letzten Kaltzeit nicht nur diesen „zurückerobert“ haben, sondern auch in den arktischen Raum gewandert sind (arktisch-alpine Disjunktion, s.o.).

Andere Pflanzen hingegen wandern bergab, wie in den Gebirgen Nordkaliforniens belegt. Der Grund liegt in den zeitgleich angestiegenen Niederschlägen. So wurde das Klima in Nordkalifornien im untersuchten Zeitraum nicht nur um 0,6 °C wärmer, es regnete auch mehr. Für die Verbreitung der Pflanzenarten spielt neben der Temperatur der Wasserkreislauf oft eine noch größere Rolle (Crimmins et al. 2011). Da auch in vielen Regionen Europas in den vergangenen Jahren neben steigenden Temperaturen auch steigende Niederschlagsmengen gemessen wurden, kann man vermuten, dass auch hier Gewächse in noch wärmere Gebiete wandern könnten.

Für Europa wird angenommen, dass sich die Vegetationszonen in den nächsten Jahrzehnten um mehrere 100 km nordwärts verschieben werden. In einem modellbasierten Ansatz wurden nun für 140 europäische Pflanzenarten die Migrationsraten vorhergesagt. Diese lagen teilweise deutlich über den Raten, die für die nachkaltzeitliche Besiedlung Mitteleuropas nötig gewesen wären, aber deutlich unter den Migrationsraten, die als erforderlich angenommen werden, um mit dem Klimawandel Schritt zu halten. Den meisten Pflanzenarten wird somit prognostiziert, dass sie nicht in der Lage sind, ihr potentiell, nach Norden verschobenes Areal komplett auszufüllen (Cunze et al. 2013).

Was diese Modelle aber nicht berücksichtigen (können) – den Zufall. Und Zufall spielt, wie besonders auch im Falle der Weiteststreckenausbreitung gezeigt wurde, bei der Wanderung der Diasporen eine wichtige Rolle. Arten erobern Areale, indem sie wandern. Wie schnell und auf welchem Wege eine Sippe wandert, hängt von vielen Faktoren ab. Während der Wanderung können sie sich aber auch verändern und in neue Arten differenzieren. Während der Migration, die selber ein Faktor der Evolution ist, kommen auch die anderen Faktoren der Evolution wie Mutation, Rekombination, Isolation und Selektion immer wieder zum Tragen.

Literatur

- Brasseur, G.P., Jacob, D. & Schuck-Zöller, S. (eds.) 2017: Klimawandel in Deutschland: Entwicklung, Folgen, Risiken und Perspektiven. – Berlin & Heidelberg: Springer.
- Carlquist, S. 1974: Island Biology. – New York: Columbia Univ. Press.
- Crimmins, S.M., Dobrowski, S.Z., Greenberg, J.A., Abatzoglou, J.T. & Mynsberge, A.R. 2011: Changes in climatic water balance drive downhill shifts in plant species' optimum elevations. – *Science* **331**: 324–327.
- Cunze, S., Heydel, F. & Tackenberg, O. 2013: Are plant species able to keep pace with the rapidly changing climate? – *PLoS ONE* **8**: e67909.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067909>
- Ehrendorfer, F. 1979: Reproductive biology in island plants. – In: Bramwell, D. (ed.), *Plants and Islands*. 293 – 306. – London: Academic Press.
- Emig, W., Hauck, I. & Leins, P. 1999: Experimentelle Untersuchungen zur Samenausbreitung von *Eranthis hyemalis* (L.) Salisb. (Ranunculaceae). – *Bull. Geobot. Inst. ETH* **65**: 29–41.
- Essl, F. & Rabitsch, W. (eds.) 2013: Biodiversität und Klimawandel. Auswirkungen und Handlungsoptionen für den Naturschutz in Mitteleuropa. – Berlin & Heidelberg: Springer Spektrum.
- Gomes, V.G.N., Quirino, Z.G.M. & Machado, I.C. 2014: Pollination and seed dispersal of *Melocactus ernestii* Vaupel subsp. *ernestii* (Cactaceae) by lizards: an example of double mutualism. – *Plant Biol.* **16**: 315–322.
- Gottsberger, G. 1978: Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazonia. – *Biotropica* **10**: 170–183.
- Horn, M. H., Correa, S.B., Parolin, P., Pollux, B.J.A., Anderson, J.T., Lucas, C., Widmann, P., Tjiu, A., Galetti, M. & Goulding, M. 2011: Seed dispersal by fishes in tropical and temperate fresh waters: the growing evidence. – *Acta Oecologica* **37**: 561–577.
- Leibundgut, H. 1983: *Der Wald. Eine Lebensgemeinschaft*. 3., erweiterte Aufl. – Frauenfeld & Stuttgart: Verlag Huber.
- Leins, P. & Erbar, C. 2008: *Blüte und Frucht. Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion und Ökologie*. – Stuttgart: Schweizerbart.
- Leins, P. & Erbar, C. 2010: *Flower and Fruit. Morphology, Ontogeny, Phylogeny, Function and Ecology*. – Stuttgart: Schweizerbart Science Publisher.
- Leins, P. & Erbar, C. 2017: *Bäume und Sträucher in Herbst und Winter erkennen. Bebilderte Steckbriefe, Wissenswertes zu Namen, Mythologie und Verwendung*. 2. Aufl. – Stuttgart: Schweizerbart.

- Leins, P. & Erbar, C. 2018: Bäume und Sträucher in Frühjahr und Sommer erkennen. Bebilderte Steckbriefe und allerlei Begleitgeschichten aus Biologie, Mythologie und Verwendbarkeit. – Stuttgart: Schweizerbart.
- Leins, P., Fligge, K. & Erbar, C. 2018: Silique valves as sails in anemochory of *Lunaria* (Brassicaceae). – *Plant Biol.* **20**: 238–243.
- Midgley, J.J., White, J.D., Johnson, S.D., & Bronner, G.N. 2015: Faecal mimicry by seeds ensures dispersal by dung beetles. – *Nature Plants* **1**: 15141.
- Milton, S.J. 1992: Plants eaten and dispersed by adult leopard tortoises *Geochelone pardalis* (Reptilia: Chelonii) in the southern Karoo. – *S. Afr. J. Zool.* **27**: 45–49.
- Mookerjee, S. 1946: Mango fruit – on the menu of the common python (*Python molurus*). – *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* **46**: 733.
- Nehring, S., Kowarik, I., Rabitsch, W. & Essl, F. 2013: Naturschutzfachliche Invasivitätsbewertungen für in Deutschland wild lebende gebietsfremde Gefäßpflanzen. – *BfN-Skripten* **352**: 1–202.
- Pauli, H., Gottfried, M., Reiter, K., Klettner, C. & Grabherr, G. 2007: Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994–2004) at the GLORIA master site Schrankogel, Tyrol, Austria. – *Global Change Biology* **13**: 147–156.
- Pellmyr, O. 1985: Yellow jackets disperse *Vancouveria* seeds (Berberidaceae). – *Madroño* **32**: 56.
- Platt, S.G., Elsey, R.M., Liu, H., Rainwater, T.R., Nifong, J.C., Rosenblatt, A.E., Heithaus, M.R. & Mazzotti, F. J. 2013: Frugivory and seed dispersal by crocodylians: an overlooked form of saurochory? – *J. Zool.* **291**: 87–99.
- Pohland, G. & Mullen, P. 2005: UV-Sehen und UV-Reflexionen bei Vögeln. Farben aus der Vogelperspektive. – *BIUZ* **35**: 125–133.
- Sack P. 2003: Ausbreitungsbiologische Experimente an Arten der Subtribus Prunellinae (*Prunella* L. und *Cleonia* L.; Lamiaceae). – *Bibl. Bot.* **156**: 1–121.
- Schuster, C., Estrella, N. & Menzel, A. 2014: Shifting and extension of phenological periods with increasing temperature along altitudinal transects in southern Bavaria. – *Plant Biol.* **16**: 332–344.
- Valido, A. & Olesen, J.M. 2007: The importance of lizards as frugivores and seed dispersers. – In: Dennis, A.J. (ed.), *Seed Dispersal: Theory and its Applications in a Changing World*. 124–147. – Wallingford: CAB International.
- Walter, H. & Straka, H. 1970: *Arealkunde*. 2. Aufl. – Stuttgart: Ulmer.

Über die Autoren

Prof. Dr. **Claudia Erbar** wurde nach ihrem Biologie- und Chemiestudium, das sie mit dem 1. Staatsexamen in beiden Fächern abschloss, an der Universität Bonn zum Dr. rer.nat. promoviert. Für ihre Staatsexamensarbeit erhielt sie den Preis der Konrad-Adenauer-Stiftung für Studierende der Botanik. Seit 1983 ist sie Wissenschaftliche Mitarbeiterin an der Universität Heidelberg. Nach der Habilitation im Fach Botanik 1993 hat sie seit 2000 eine apl. Professur und ist heute Forschungsgruppenleiterin für das Gebiet „Blütenbiologie und Evolution“ am Centre for Organismal Studies (COS) Heidelberg. Ihre Forschungsschwerpunkte liegen in den Bereichen der Blütenentwicklungsgeschichte vor dem Hintergrund morphologisch-funktioneller Fragestellungen, Blütenökologie (Blütenfunktionen bei Bestäubung und Befruchtung und der Interaktion mit Insekten) und Verwandtschaft und Evolution der Blütenpflanzen. In der Lehre vertritt sie auch die Pflanzengeographie.

Prof. Dr. **Peter Leins** studierte Biologie, Chemie und Philosophie an den Universitäten Tübingen, Freiburg und München. In München wurde er zum Dr. rer.nat. promoviert. Anschließend war er Assistent, später Oberassistent, am Institut für Systematische Botanik bei Prof. Dr. Hermann Merxmüller. Zwischendurch erlernte er die Methodik der Pollenkunde bei Prof. Dr. Gunnar Erdtman in Stockholm. Er habilitierte sich im Fach Botanik mit einer pollensystematischen Forschungsarbeit an einer Compositengruppe. Danach erhielt er einen Ruf auf eine Professur am Botanischen Institut der Universität Bonn. Drei weitere Rufe folgten: FU Berlin, Uni Heidelberg, Uni Kiel (FU Berlin und Uni Kiel nicht angenommen). An der Universität Heidelberg war er Direktor des Instituts für Systematische Botanik und Pflanzengeographie und des Botanischen Gartens (später Abteilung Biodiversität und Pflanzensystematik des neu gegründeten Heidelberger Instituts für Pflanzenwissenschaften). Seit 2002 ist er im forschenden und lehrenden „Ruhestand“. Seine Forschungsschwerpunkte liegen in den Bereichen der Blütenmorphologie und -entwicklungsgeschichte, Blütenökologie, Blütenpflanzen-systematik, Pollenkunde, Ausbreitungsbiologie, Evolutionsbiologie und Biophilosophie.

Korrespondenz:

Prof. Dr. Claudia Erbar, Prof. Dr. Peter Leins

Universität Heidelberg

COS-Biodiversität und Pflanzensystematik

Im Neuenheimer Feld 345

69120 Heidelberg

E-Mail: erle@urz.uni-heidelberg.de

Homepage Erbar: <https://www.cos.uni-heidelberg.de/index.php/c.erbar?l=>

Homepage Leins: <https://www.cos.uni-heidelberg.de/index.php/p.leins?l=>