

Zeitschrift: Bulletin of the Geobotanical Institute ETH
Herausgeber: Geobotanisches Institut, ETH Zürich, Stiftung Rübel
Band: 65 (1999)

Artikel: Experimentelle Untersuchungen zur Samenausbreitung von *Eranthis hyemalis* (L.) Salisb. (Ranunculaceae)
Autor: Emig, Wolfram / Hauck, Isabelle / Leins, Peter
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-377824>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 05.05.2025

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

Experimentelle Untersuchungen zur Samenausbreitung von *Eranthis hyemalis* (L.) Salisb. (Ranunculaceae)

WOLFRAM EMIG, ISABELLE HAUCK & PETER LEINS

Institut für Systematische Botanik und Pflanzegeographie, Universität Heidelberg, Im Neuenheimer Feld 345, 69120 Heidelberg, Germany; wolfram.emig@urz.uni-heidelberg.de

Summary

Experimental investigations of seed dispersal in *Eranthis hyemalis* (L.) Salisb. (Ranunculaceae)

1 In *Eranthis hyemalis* seeds are dispersed through rain and wind. The horizontally and in top view radially arranged follicles, which are elastically attached to their upright stalks, as well as the broad opening at the distal end of each follicle, form a platform which can catch falling raindrops achieve ballistic ombrochory (i.e. seed dispersal by raindrops). In addition, seeds located on the platform of the follicles can be released by wind.

2 Four experiments were done to compare anemochory and ombrochory: (i) plants were treated with artificial raindrops, released from a burette; (ii) plants were exposed to natural rainfall and surrounded by a windscreen; (iii) plants were exposed to natural rainfall and wind; and (iv) plants were exposed to natural wind only. In all experiments the seed dispersal distances were measured, and the results of several replicated experiments were pooled.

3 The dispersal patterns obtained from all experiments were basically similar. They can be expressed by a leptokurtic curve with a long tail for increasing dispersal distance. A complete release of the seeds from the mother plant under natural conditions seems to be only caused by rain, although in wind tunnel experiments high wind velocities result in emptying of the entire fruit. The reason for this may be, that some of the seeds are enclosed by the bag-shaped proximal parts of the follicles.

4 The data support the common view that seeds of most plant species remain close to the mother plant. The advantage is, that, on the one hand, the conditions for seed germination and seedling establishment are most likely to be guaranteed near the mother plant since the safe site has already been proved by the parent itself. On the other hand a locally high seedling density leads to postzygotic selection due to intraspecific competition.

Zusammenfassung

1 Die Ausbreitung der Samen von *Eranthis hyemalis* wird sowohl durch Regen- als auch durch Windeinwirkung bewerkstelligt. Für die ballistische Diasporenfreisetzung durch Regentropfen (Ombrochorie) sind die im rechten Winkel zur Hauptachse orientierten

Bälge geeignet, aus denen die Samen nach einer elastischen Auslenkung durch auftreffende Regentropfen ausgeschleudert werden. Der im apikalen Bereich der Teilfrucht weit geöffnete Ventralspalt erlaubt es zusätzlich dem Wind, die dort positionierten Samen zu erfassen und von der Mutterpflanze zu entfernen.

2 Beide Agenzien führten im Experiment sowohl bei gleichzeitiger als auch bei getrennter Einwirkung zu Ausbreitungsmustern, die jeweils durch eine rechtsschiefe und leptokurte Kurve ausgedrückt werden können. In allen durchgeführten Experimenten wurden die meisten Diasporen nur eine kurze Strecke von ihrer Mutterpflanze entfernt, während eine verhältnismäßig kleine Anzahl maximale Flugweiten bis zu 128 cm zurücklegte. Eine vollständige Entleerung der Bälge war nur bei mittleren bis starken Regenfällen, nicht aber durch Wind (unter gewöhnlichen Bedingungen) gegeben.

3 Die Anhäufung von Samen in der unmittelbaren Umgebung ihrer Mutterpflanze dürfte einen innerartlichen Konkurrenzdruck erzeugen, der zur Auslese der in ihrer genetischen Ausstattung am besten geeigneten Keimpflanzen führen sollte. Die verhältnismäßig wenigen sich weiter entfernenden Diasporen können dagegen im günstigen Fall für die Erweiterung des von der Population besiedelten Areals sorgen.

Keywords: anemochory, leptokurtic distribution, ombrochory, seed dispersal

Bulletin of the Geobotanical Institute ETH (1999), 65, 29–41

Einleitung

Neben der Mutation, Rekombination und Selektion zählt die Migration zu den Hauptfaktoren der Evolution. Bei Pflanzen erfolgt die Wanderung meist durch die Ausbreitung der embryonalen Ruhestadien, entweder in Form nackter Samen, unter Beteiligung des Perikarps als Teilfrüchte bzw. Früchte oder in komplexeren Einheiten.

Das Ausbreitungsmuster, also die von den Ausbreitungseinheiten (Diasporen) zurückgelegten Distanzen und die unterschiedliche Dichte der ausgestreuten Diasporen, ist im Zusammenspiel mit der Zahl und Position geeigneter Keimplätze ein für die erfolgreiche Keimung und Etablierung der Keimpflanzen bestimmender Faktorenkomplex. Mit zunehmender Entfernung von der Ausstreuquelle wird das Erreichen geeigneter Keimplätze immer unwahrscheinlicher, vor allem wenn die Mutterpflanze nur eine geringe Diasporen-

zahl produziert (Geritz *et al.* 1984). Die erfolgreiche Etablierung von Nachkommen aus Samen, die über größere Strecken transportiert werden, ist aber von großer Bedeutung für die Erweiterung des bereits besiedelten Areals und die Neugründung von Populationen (Augspurger & Kitajima 1992) sowie für den Genfluß zumindest innerhalb einer Population (Levin & Kerster 1974; Gouyon *et al.* 1987). In unmittelbarer Nähe zur Mutterpflanze ist die Wahrscheinlichkeit für die Nachkommen, ein für die Keimpflanzen-Etablierung günstiges Substrat vorzufinden, dagegen meist hoch, da die Elternpflanze selbst auf diesem Substrat zu reproduktivem Erfolg gekommen ist (Berg 1983). Andererseits verringern eine hohe Samen- oder Keimpflanzendichte und eine geringe Distanz zur Mutterpflanze häufig die Etablierungsrate aufgrund innerartlicher Konkurrenz, die zu

einer erhöhten dichteabhängigen Mortalität führen kann (Harper 1977; Augspurger & Kitajima 1992; Fowler 1995; Begon *et al.* 1997; Bennington & Stratton 1998), sowie aufgrund höherer Befallsraten durch Prädatoren und Pathogene (Janzen 1970, 1971; Beattie & Lyons 1975; Bazzaz 1991; Bonser & Reader 1995; aber siehe Edwards & Crawley 1999). Vermeidung von Prädation und Konkurrenz sollte daher zu einer möglichst gleichmäßigen Verteilung auf dem Ausstreuareal ohne größere Anhäufungen von Diasporen bzw. Keimpflanzen führen.

Experimentelle Untersuchungen zur Diasporenausbreitung ergeben aber im Gegenteil bei vielen Arten (primäre) Verteilungsmuster, die – dargestellt als zweidimensionale Ausbreitungskurven – nahe bei der Mutterpflanze ein Maximum zeigen, um danach exponentiell abzufallen und in einem mehr oder weniger langgestreckten Endbereich ("tail") auszufließen (Bonn & Poschod 1998). Derartige Verteilungen sind nach der Ausbreitung durch verschiedene Agenzien wie Wind (Anemochorie) und Tiere (Zoochorie) oder nach Selbstausbreitung (Autochorie) belegt worden, wobei Abweichungen in der Regel nur durch die Steilheit des Kurvenabfalls bedingt sind (Levin & Kerster 1974; Morse & Schmitt 1985; McCanny & Cavers 1987; McEvoy & Cox 1987; Portnoy & Willson 1993; Chambers & MacMahon 1994; Emig & Leins 1996; siehe Willson 1993 für eine zusammenfassende Darstellung). Das häufige Auftreten einer rechtsschiefen (linksgipfligen), mehr oder weniger leptokurten (schmal gewölbten) Ausbreitungskurve stellt nach unserer Auffassung eine Anpassung an einen für die Evolution wichtigen Vorgang dar, auf den in der Diskussion kurz eingegangen wird.

Zunächst aber zu unserem Untersuchungsobjekt *Eranthis hyemalis* (L.) Salisb., einem Regenballisten (Müller-Schneider 1936, 1983),

der für eine quantitative Analyse eines Ausbreitungsmusters sehr geeignet erscheint. Entsprechende empirische Untersuchungen sind für Regenballisten (Ombrochoren) im Gegensatz zu morphologischen Studien zur Diasporenbergung und -freisetzung (Ridley 1930; Müller-Schneider 1936; Brodie 1955) noch rar. Für *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae), bei der die Diasporen (Klausen) im postfloral vergrößerten Kelch geborgen liegen und ausschließlich durch die Einwirkung von Regentropfen freigesetzt werden (Ascherson 1906; Brenner 1906), liegen unter experimentellen Bedingungen entstandene vollständige Verteilungsmuster bereits vor (Sack 1997; Leins & Emig 1999).

Bei *Eranthis hyemalis* läßt der Bau der Früchte darauf schließen, daß hier zusätzlich Windausbreitung möglich sein sollte. Zur näheren Untersuchung der Ausbreitungsfähigkeit des Winterlings wurden Experimente unter Einwirkung verschiedener «Auslöser» durchgeführt (einzeln fallende Wassertropfen, Regen, Regen und Wind in Kombination, ausschließlich Wind). Hierbei war ein besonderes Augenmerk auf die Fragen gerichtet, inwieweit Wind bei einem «Regenballisten» zur Samenausstreue beiträgt und in welcher Weise sich die Verteilungsmuster ändern, wenn die Diasporenausbreitung durch die beiden unterschiedlichen Agenzien erfolgt.

Material und Methoden

PFLANZENMATERIAL

Die untersuchten Pflanzen von *Eranthis hyemalis* stammen aus dem Botanischen Garten der Universität Heidelberg und von einer öffentlichen Grünfläche im Heidelberger Stadtgebiet. Die Individuen wurden unmittelbar nach der Öffnung ihrer Bälge im April 1998 geerntet und im Herbarium der Universität erschütterungsfrei gelagert.

VERMESSEN DER FRÜCHTE, SAMEN UND FALLGESCHWINDIGKEIT

Die biometrischen Untersuchungen umfassten zunächst die Vermessung der Balglängen sowie der Länge und Breite der Balgöffnung im Freiland mit Hilfe einer digitalen Schiebellehre. Unter einer Stereolupe mit Messokular erfolgte die Erfassung der Samen-Dimensionen. Die durchschnittliche Masse eines Samens wurde ermittelt, indem Diasporenportionen auf einer Analysenwaage gewogen wurden und das gemessene Gewicht durch die Zahl der Diasporen jeweils einer Portion geteilt wurde; weiterhin wurde deren Anzahl pro Balg erfaßt.

Die Verteilung der Diasporen-Fallgeschwindigkeiten in windstiller Luft konnte nach einer Methode von Mayer (1993) ermittelt werden, indem insgesamt 140 Samen im freien Fall nach Erreichen der Endgeschwindigkeit mit einer Videokamera gefilmt wurden. Da die verwendete Kamera 50 Einzelaufnahmen pro Sekunde produziert, mußte die Strecke, die ein Samenkorn zwischen zwei aufeinanderfolgenden Einzelbildern zurückgelegt hatte, mit 50 multipliziert werden, um die Fallgeschwindigkeit zu erhalten.

LABOREXPERIMENT ZUR AUSBREITUNG DURCH WASSERTROPFEN

In einem ersten Experiment wurden insgesamt 50 Versuchspflanzen in einem geschlossenen Raum einzeln fallenden Wassertropfen ausgesetzt. Diese Tropfen kamen aus einer Bürette, die so angebracht war, daß sich die Hahnöffnung in einer Höhe von 3 m über dem Boden befand. Die Tropfengröße war hierbei durch den Durchmesser der Austrittsöffnung des Büettenhahns festgelegt und betrug ca. 4 mm. Die Tropfengeschwindigkeit nach 3 m freiem Fall (7 m s^{-1}) entsprach in etwa der während eines kräftigen Regens (Malberg 1997).

Als Ausstreuläche diente in diesem Experiment ein 4 m^2 großes, auf einen Holzrahmen gespanntes Leintuch. Zur leichteren Erfassung der Samen-Wurfweiten wurde darauf ein Koordinatensystem aus gespannten Zwirnfäden mit 10 cm-Rasterung angebracht. Um Schatteneffekte auszuschliessen und die in unmittelbarer Nähe der Mutterpflanzen niedergegangenen Samen leichter erfassen zu können, wurden die einzelnen Versuchspflanzen nicht in Töpfen, sondern in einer Knetmasse steckend auf die Mitte der Ausstreuläche in den Ursprung des Koordinatensystems gestellt. Die Position der Pflanzen wurde während des Experimentes nicht verändert. Die Expositionshöhe der Bälge über dem Boden betrug – der durchschnittlichen Stengellänge entsprechend – in allen durchgeführten Experimenten 12 cm. Die Koordinaten der ausgeworfenen Samen wurden auf 0,5 cm genau vermessen und die Ausstreudistanzen über den Satz des Pythagoras ermittelt.

LABOREXPERIMENT ZUR AUSBREITUNG IM WINDKANAL

Zur Klärung der Frage, ob es bei *Eranthis* auch durch den alleinigen Einfluß des Windes zur vollständigen Entleerung der Bälge kommen kann, wurden zehn Individuen im Windkanal einer horizontalen und annähernd laminaren Windströmung mit von 1 m s^{-1} bis 13 m s^{-1} kontinuierlich ansteigenden Windgeschwindigkeiten ausgesetzt (zur näheren Beschreibung des Versuchsaufbaues siehe Emig & Leins 1996). In diesem Zusatzexperiment wurden nur die Samenentlassungsraten, nicht aber die Ausbreitungsdistanzen berücksichtigt.

FREILANDEXPERIMENTE ZUR AUSBREITUNG DURCH WIND UND/ODER REGEN

Um die nach der Einwirkung von Wind und Regen unter Freilandbedingungen resultieren-

den Ausbreitungsmuster zu studieren, wurden auf dem Dach des Institutes für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Universität Heidelberg insgesamt drei Diasporenfallen ausgelegt. Diese jeweils 4 m² grossen Ausstreulflächen bestanden aus PVC-Platten, auf die eine 10 cm-Rasterung aufgezeichnet war. Nach dem Umhüllen der Platten mit durchsichtiger Polypropylenfolie wurden sie mit stark klebendem Insektenleim (Aurum[®], Neudorff GmbH, D-Emmerthal), der zuvor im Wasserbad verflüssigt wurde, dünn eingestrichen. Dieser wochenlang nicht austrocknende Leim verhindert ein Wegschwemmen der Diasporen durch Wasser und ein Verwehen, so daß eine sekundäre Ausbreitung ausgeschlossen werden konnte.

Jeweils ein Individuum wurde in gleicher Weise wie im Laborexperiment zur Ausbreitung durch Wassertropfen in der Mitte der Ausstreulfläche plaziert. Die Koordinaten der ausgestreuten Diasporen wurden täglich auf 0,5 cm genau erfaßt und die Samen anschließend von den Klebeplatten entfernt. Nach Entleerung der Bälge, oder wenn es zu keiner weiteren Samenfreisetzung mehr kam, wurden die Pflanzen durch neue Individuen ersetzt. Die Expositionshöhe der Diasporen über dem Boden blieb dabei konstant.

Tägliche Wetterbeobachtungen erlaubten die Trennung von Samen, die durch den Einfluß von Regen und Wind ausgebreitet wurden («Wind/Regen», 38 Pflanzen), von solchen, die nur durch den Wind abtransportiert wurden («Wind», 15 Pflanzen). Um den Einfluß des Windes auszuschließen, wurde eine der Ausstreulflächen von einem 1 m hohen Windschutz aus Kunststoffplatten umgeben. Ausbreitungsmuster, die unter diesen Bedingungen entstanden, waren somit alleine auf den Einfluß des Regens zurückzuführen («Regen», 5 Pflanzen).

STATISTISCHE AUSWERTUNG

Die Ausbreitungsmuster und die Verteilungen der Flugdistanzen wurden mit «Excel 97» erstellt, wobei die Distanzverteilungen bezogen auf die Mutterpflanze jeweils in 5 cm-Klassen unterteilt wurden.

Bei der Analyse der verschiedenen Verteilungen, die auf den Datenmengen der vier Teilexperimente beruhen, ist von Bedeutung, ob sich die Medianwerte auch statistisch signifikant voneinander unterscheiden. Mit dem Programm «SigmaStat 2.03» der Firma SPSS, mit dem auch die «Point and Column-Plots» der Einzelindividuen erstellt wurden (vgl. Abb. 4), wurde daher eine Kruskal-Wallis-Varianzanalyse durchgeführt. Ein an die Varianzanalyse anschließender multipler Mittelwertvergleich (Dunn's Test) testet die Daten der verschiedenen Experimente paarweise gegeneinander.

Resultate

MORPHOLOGIE UND BIOMETRIE DER FRÜCHTE UND SAMEN VON *ERANTHIS HYEMALIS*

Das chorikarpe Gynoeceum der untersuchten *Eranthis hyemalis*-Individuen bestand aus meist 6 (4–13) Karpellen, die nach einer im Botanischen Garten der Universität Heidelberg im Jahr 1998 registrierten Fruchtreifezeit von rund drei Wochen Bälge ausbildeten. Die reifen, durch den Griffelrest etwas geschnäbelten Bälge waren nahezu horizontal gegen ihre aufrechten Karpellstiele nach außen abgewinkelt. Sie waren bei den untersuchten Exemplaren $14,2 \pm 1,5$ mm lang (Mittelwert $\pm$ SD, $n = 50$), ihre Stiele $7,8 \pm 0,7$ mm. Durch das Aufreißen der Ventralnaht entstand eine breite, löffelförmige Öffnung im apikalen Teil des Balges, die sich nach proximal rasch zu einem Spalt verjüngt (Abb. 1). Die gesamte Balgöffnung wies eine Länge von $9,1 \pm 2,3$ mm



Abb. 1. Balgfrucht von *Eranthis hyemalis* (L.) Salisb. von oben gesehen.

und (im apikalen Bereich) eine Breite von $6,8 \pm 1,0$ mm auf. Hierdurch wurden die in der Regel 6 (1–8) teilweise noch am Funiculus hängenden Samen jedes Balges den Ausbreitungsagenzien präsentiert.

Bis zur vollständigen, kontinuierlich von der Spitze zur Basis erfolgenden Öffnung der Bälge vergingen im Freiland 7–8 Tage, so daß nicht alle Samen zur gleichen Zeit freigelegt wurden. Die Oberfläche eines frischen Samens war zunächst noch gelb gefärbt und glatt. Schon nach wenigen Tagen nahmen die Samen eine Braunfärbung an und erhielten infolge Wasserverlust eine reich strukturierte Oberfläche. Ihr Gewicht verringerte sich dabei von 16,8 mg auf nur noch 4,3 mg; ihre Größe betrug im Mittel 2,5 mm x 1,8 mm. Infolge ihrer Größe und ihres Gewichtes vielen die Diasporen (trockene Samen) in

windstillen Luft mit einer Geschwindigkeit von $4,3 \pm 0,3$ m s⁻¹ ($n = 140$) relativ schnell zu Boden.

SAMENFREISETZUNG IM EXPERIMENT

Die Verteilungen der Flugdistanzen zeigen nach der Aufsummierung sämtlicher Einzelwerte bei allen Experimenten eine rechtschiefe und leptokurte Form (Abb. 2). Die Medianwerte der Ausbreitung lagen bei reiner Windausbreitung am höchsten und bei experimenteller Ausbreitung durch einzeln fallende Wassertropfen am niedrigsten (Tab. 1). Das Ergebnis der Kruskal-Wallis-Varianzanalyse, in der die Verteilungen der gemessenen Flugdistanzen aller vier Experimente miteinander verglichen werden, belegt, daß statistisch signifikante Unterschiede vorliegen ($H = 361,2$, $P < 0,001$). Nach den Ergebnissen von Dunn's

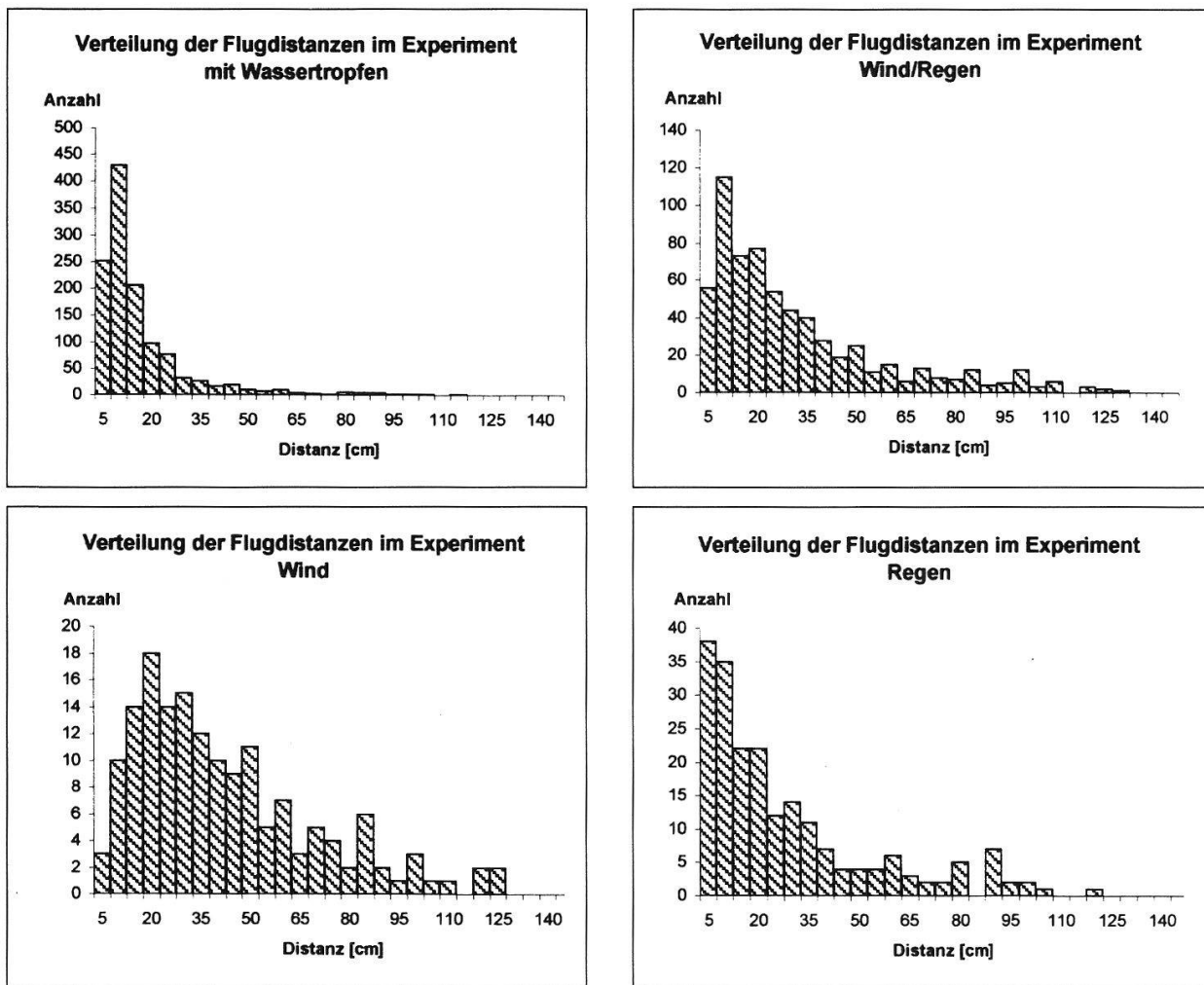


Abb. 2. Verteilung der Flugdistanzen in den vier Experimenten nach Aufsummierung sämtlicher Einzelwerte.

multiplem Mittelwertvergleich unterscheidet sich die Verteilung der Ausstreuweiten von Samen, die ausschließlich durch Windeinwirkung ausgebreitet wurden, von allen anderen durchgeführten Experimenten. Ebenso bestehen signifikante Unterschiede zwischen den Ergebnissen des Experimentes mit einzeln fallenden Wassertropfen und allen drei im Freiland durchgeführten Untersuchungen sowie im Vergleich der Freilandexperimente «Wind und Regen» und «nur Regen».

In Abb. 3 ist exemplarisch das Ausbreitungsmuster von insgesamt 639 Samen in einem Koordinatensystem dargestellt, die sowohl natürlichem Wind als auch natürlichem Regen ausgesetzt waren. Wurden die Ergeb-

nisse aller Einzelversuche aufsummiert, so ergaben sich für dieses Experiment eine mittlere Distanz der Samenausbreitung von 29 cm und ein Medianwert von 20 cm. Die maximale Ausstreuweite wurde bei 128 cm festgestellt. Die Samenfreisetzungsrates betrug – unabhängig von der Zahl der Samen pro Balg und der Zahl der Bälge pro Balgfrucht – bei allen verwendeten Pflanzen 100 %.

Das Ausbreitungsmuster der 15 Pflanzen mit reiner Windausbreitung ist exemplarisch in Abb. 4 dargestellt. Ein ausgeprägt negativ exponentieller Verlauf der Verteilungskurven war in diesem Experiment bei der Betrachtung der einzelnen Individuen nicht festzustellen. Die arithmetischen Mittelwerte und Me-

Tab. 1. Flugdistanzen der Samen in den Experimenten «Wassertropfen» (aus einer Bürette unter Laborbedingungen entlassene einzeln fallende Tropfen), «Wind/Regen» (Freilandexperiment unter dem Einfluß sowohl des Windes als auch von Regen), «Regen» bzw. «Wind» (Freilandexperimente unter ausschließlicher Einfluß von Regen bzw. des Windes); n, Anzahl ausgestreuter Samen

	Flugdistanzen der Samen (cm)			
	Wassertropfen	Regen	Regen/Wind	Wind
n	1208	204	639	160
Medianwert	9,0	16,7	20,0	32,3
25 %-Quartile	5,7	7,4	9,3	19,1
75 %-Quartile	15,8	34,1	38,2	54,0
Maximale Flugdistanz	112,4	117,0	128,0	122,7

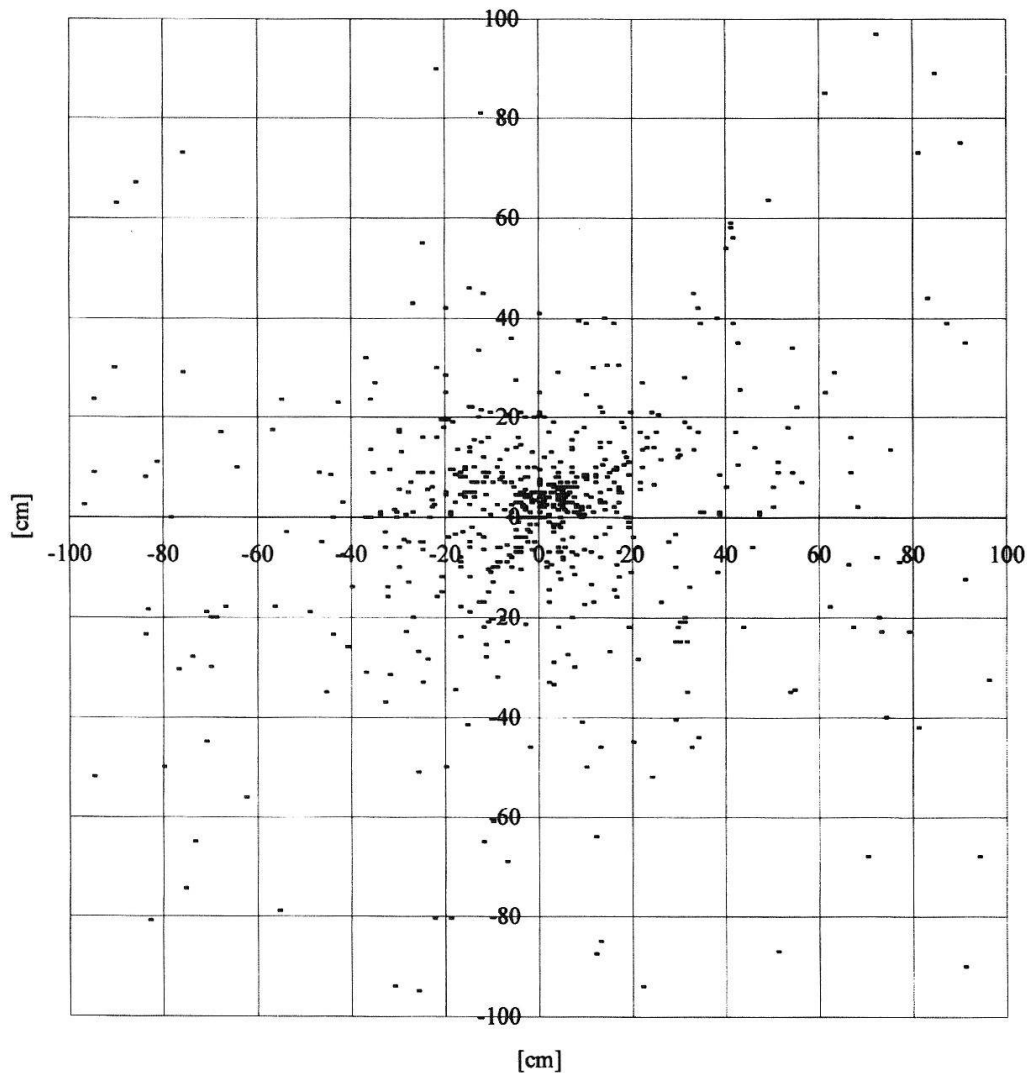


Abb. 3. Diasporenverteilung nach Einwirkung von Wind und Regen im Freiland. Die Resultate von 38 Versuchspflanzen wurden aufsummiert (insgesamt 639 Samen).

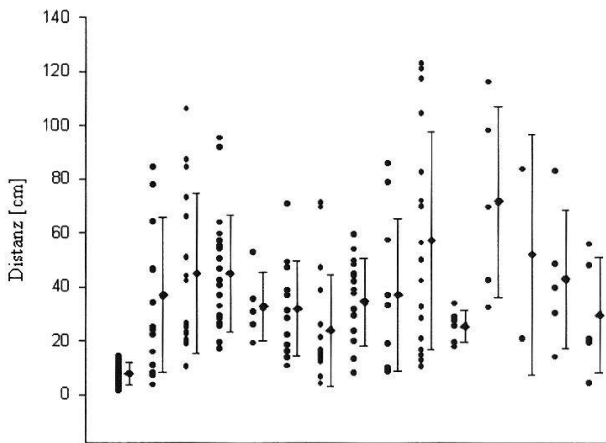


Abb. 4: Point- und Column-Plots der Samenverteilung der 15 Pflanzen, deren Diasporen im Freilandexperiment ausschließlich durch die Einwirkung des Windes freigesetzt wurden. Die zurückgelegten Distanzen der einzelnen Samen jedes Individuums sind als Punkte gekennzeichnet. Die vertikalen Linien mit der Markierung in der Mitte bezeichnen jeweils die Standardabweichung und den arithmetischen Mittelwert.

dianwerte lagen bei den Einzelindividuen zwischen 23,9 cm und 71,6 cm bzw. im Bereich von 15,2 bis 69,4 cm. Nach der Aufsummierung der Einzelwerte wiesen die mittlere Ausstreuweite und der Medianwert mit 39,8 cm bzw. 32,3 cm deutlich höhere Werte als im vorangegangenen Experiment auf. Die maximale Distanz betrug 122,7 cm (Tab. 1). In diesem Experiment kam es im Gegensatz zu den Vorangegangenen nicht zur vollständigen Entleerung der Bälge: Die Samenfreisetzungsraten lagen – abhängig von der Stärke des einwirkenden Windes – bei $67 \pm 17\%$ (38–90 %). Im Windkanalexperiment wurden die Früchte erst bei Windgeschwindigkeiten von $11\text{--}12\text{ m s}^{-1}$ vollständig entleert, wobei es bei den dem Windstrom zugewandten Bälgen früher als bei den dem Wind abgewandten Teilfrüchten zur Freisetzung aller Samen kam.

Das Ausbreitungsmuster aufgrund der Einwirkung natürlichen Regens zeigte eine starke Samenanhäufung in der Nähe der Mutter-

pflanze (Abb. 2). Die arithmetischen Mittelwerte und Medianwerte lagen in einem Bereich zwischen 16,0 cm und 42,8 cm bzw. zwischen 13,0 cm und 36,0 cm. Wurden die Ergebnisse der einzelnen Individuen zusammengefaßt, ergab sich die mittlere Ausstreuweite zu 26 cm, und der Medianwert lag bei 16,7 cm; die maximale Distanz von der Mutterpflanze war 117 cm (Tab. 1). Die Samenfreisetzungsrate betrug – wie im Experiment mit Wind und Regen – 100 %.

Diskussion

MORPHOLOGISCHE ANPASSUNGEN

Die sternförmig angeordneten, im rechten Winkel zur Hauptachse der Pflanzen stehenden Bälge von *Eranthis hyemalis* verkörpern ideale «Stoßempfänger» (Nordhagen 1936) für die ballistische Regenausbreitung. Die breite, löffelförmige Öffnung im apikalen Teil der Bälge unterstützt diese funktionelle Wirkung, indem ihre Größe gut an die Größe fallender Regentropfen angepaßt ist, die im Mittel 0,5–5 mm groß werden (Malberg 1997). So kann beim Auffangen der Regentropfen die volle kinetische Energie auf die elastischen Balgstiele übertragen werden. Die größte Beweglichkeit liegt dabei im Insertionsbereich des Balges. Beim Zurückschnellen des Balges in seine ursprüngliche Position werden die darin liegenden Samen ausgeschleudert (Müller-Schneider 1983). Begünstigend wirkt hierbei die rundliche bis ovale Form der Diasporen und das Fehlen jeglicher Anhängsel, die die Samenfreisetzung behindern könnten.

AUSBREITUNGSDISTANZEN

Trotz der geringen Expositionshöhe der Balgfrüchte über dem Boden können die *Eranthis*-Samen durch diesen Mechanismus über zum Teil beträchtliche Distanzen von der Mutterpflanze entfernt werden. Müller-Schneider

(1936) beobachtete nach einem heftigen Gewitter Flugweiten von bis zu 40 cm. Die Diasporen von Individuen, die im hier beschriebenen Experiment natürlichem Wind und Regen ausgesetzt wurden, erreichten sogar trotz der relativ hohen Fallgeschwindigkeiten maximale Ausstreudistanzen von 128 cm, wobei eine sekundäre Ausbreitung durch Wind oder abfließendes Wasser wegen der Verwendung von Insektenleim auf den Ausstreuf Flächen ausgeschlossen war. Es ist durchaus möglich, daß einzelne Samen noch größere Entfernungen zurücklegten, die sich jedoch wegen der auf 4 m² begrenzten Versuchsfläche der Beobachtung entzogen. Je nach Ausbildung der umgebenden Vegetation im natürlichen Habitat vermag diese die ballistische Flugbahn der Diasporen mehr oder weniger zu behindern.

In den durchgeführten Experimenten war jedenfalls eine Verteilung der Flugdistanzen zu beobachten, die eine extrem rechtsschiefe und leptokurte Form annahm. Das Maximum der Diasporendichte lag in allen Versuchen sehr nahe, aber nie direkt bei der Mutterpflanze: Im Experiment mit einzeln fallenden Wassertropfen war die Hälfte der freigesetzten Samen innerhalb eines Radius von nur 9 cm um die Mutterpflanze zu finden. Auffällig war hierbei die verhältnismäßig gleichmäßige Verteilung in allen Richtungen. Im wesentlichen dürften die stets gleichbleibenden Ausbreitungsbedingungen sowie die regelmäßige Anordnung der Bälge um die Achse diese in allen Richtungen erfolgende Verteilung der Samen verursachen.

UNTERSCHIEDLICHE WIRKUNG VON WIND UND REGEN

Im Falle von *Eranthis hyemalis* legten unter dem gleichzeitigen Einfluß von Wind und Regen sowie nach der alleinigen Einwirkung von Regen 50 % der Diasporen eine größere Distanz als 20 cm bzw. 16,7 cm zurück, und die

arithmetischen Mittelwerte hatten sich im Vergleich zum Laborexperiment in etwa verdoppelt. War alleine der Wind das ausbreitende Agens, so entfernte sich die Hälfte der freigesetzten Samen sogar mehr als 32 cm von ihren Mutterpflanzen (Tab. 1), und der arithmetische Mittelwert der Flugweiten war nahezu um das Dreifache vergrößert. Wie der Vergleich der durchgeführten Experimente und die statistische Analyse zeigen, kann kräftiger Wind die Samen durchaus über grössere Distanzen abtransportieren als es durch die Einwirkung von Regen allein möglich ist. Ein Hinweis darauf kann auch in den gefundenen geringeren durchschnittlichen Flugdistanzen im Experiment «Regen» gegenüber «Wind und Regen» gesehen werden.

Es bleibt ungewiß, inwieweit der Wind an den Naturstandorten des Winterlings (vor allem unter Berücksichtigung der umgebenden Vegetation und der Abnahme der Windstärke in der Nähe des Bodens) an der Ausbreitung der *Eranthis*-Diasporen beteiligt ist. Die natürlichen Standorte von *Eranthis hyemalis* sind entweder lichte, edellaubholzreiche Wälder oder lichte Zedernwälder in Südeuropa und Vorderasien. Nach eigenen Beobachtungen im Taurus-Gebirge besiedeln die Winterlinge die ausgedehnten, freien Flächen der stark ausgelichteten Zedernwälder. Es ist daher anzunehmen, daß hier der Wind bei der Ausbreitung sicherlich eine wichtige Rolle spielt. Es ist jedoch davon auszugehen, daß bei der geringen Wuchshöhe der Pflanzen der Wind nur mit einer stark reduzierten Kraft wirken kann. Andererseits würden bei einer größeren Entfernung von der Mutterpflanze speziell an diesem Wuchsort die Samen bzw. Keimlinge keinem besonderen Risiko ausgesetzt werden, da die Keimbedingungen über weite Flächen sich kaum ändern.

Aufgrund der im Freiland gegebenen unterschiedlichen Regenintensitäten und der (vom

gleichzeitig einwirkenden Wind abhängigen) variierenden Winkel, mit denen Regentropfen auf die Bälge treffen können, waren in den Experimenten «Regen» und «Wind und Regen» die mittleren Flugdistanzen deutlich größer als bei dem Experiment mit einzeln fallenden Wassertropfen.

Der wesentliche Unterschied zwischen der Ausbreitung durch Regentropfen gegenüber der durch Windeinwirkung besteht aber darin, daß nur bei Regen, nicht aber durch Wind (mit Stärken, die in Bodennähe zu erwarten sind) eine vollständige Entleerung der Bälge gewährleistet wird. Bei hohen Windgeschwindigkeiten könnte jedoch – wie das Windkanalexperiment zeigte – es auch durch dieses Agens zu einer völligen Samenfreisetzung kommen. Dieses Ergebnis sowie die strukturellen Anpassungen der Mutterpflanze an die Samenausbreitung (insbesondere die Ausbildung der Bälge und das Fehlen von oberflächenvergrößernden Strukturen an den Diasporen) sprechen dafür, daß Regentropfen das effizientere Agens für die quantitative Freisetzung der *Eranthis*-Samen darstellen.

ZUR BEDEUTUNG LEPTOKURTER AUSBREITUNGSKURVEN

In jedem Falle aber häufen sich beim Winterling die ausgestreuten Samen in der näheren Umgebung der Mutterpflanze, so daß es auch bei diesem Regenballisten zu der schon häufig beobachteten rechtsschiefen und leptokurten Verteilung der Ausbreitungsdistanzen kommt. Wir interpretieren diese Anhäufung von Samen bzw. Keimpflanzen als nützlichen Mechanismus: Zunächst ist die Wahrscheinlichkeit, in der Nähe der Eltern geeignete Keimplätze anzutreffen, im Vergleich zu größeren Distanzen oft erhöht. Desweiteren kann die aus der Konzentration vieler Nachkommen auf engem Raum resultierende innerartliche Kon-

kurrenz zur Selektion von für den jeweiligen Standort genetisch besonders vorteilhaft ausgestatteten Individuen führen (Dichteabhängige Selektion; Roughgarden 1971). Die ungleiche Aufteilung der verfügbaren Ressourcen zwischen den konkurrierenden Individuen resultiert zwar häufig in einer erhöhten Mortalitätsrate und somit zunächst in einer Reduktion der absoluten Fitness. Diesem Effekt steht aber eine Begünstigung der Fitness der überlebenden Nachkommen und eine Förderung evolutionärer Prozesse entgegen (siehe z.B. Miller 1995). Die eine Hauptkomponente der Fitness (die Gesamtzahl der Nachkommen) tritt also hinter die andere (die Qualität der Nachkommen) zurück. Da zudem die Umweltbedingungen, denen die Individuen einer Population ausgesetzt sind, weder räumlich noch zeitlich konstant bleiben, können sich aufgrund der herrschenden Konkurrenz an den verschiedensten Standorten und Zeitpunkten vorwiegend diejenigen Keimpflanzen etablieren, die genetisch am besten an die Bedingungen des jeweiligen Standortes angepaßt sind (Erhaltung genetischer Variabilität innerhalb einer Population, Falconer 1984).

Die Valenz von Genotyp/Dichte-Interaktionen wird nach wie vor kontrovers diskutiert (Goldberg 1988; Tonsor 1989; Shaw & Platenkamp 1993; Fowler 1995; Miller 1995; Shaw et al. 1995; Bennington & Stratton 1998). Harper (1977) erinnert aber – ganz im Sinne von Dobzhansky (1973; “Nothing in biology makes sense except in the light of evolution.”) – an die Bedeutung selektiver Prozesse: “The fact that organisms leave more progeny than can possibly survive means both that there is usually an excess of individuals on which the process of natural selection can act *and* that pressures from overpopulation (inter- and intraspecific) are likely to be of prime importance in the process.” Die Tatsache, daß leptokur-

kurte Verteilungskurven der Diasporen, die zu einer Konzentrierung des größten Teiles der Nachkommen auf kleinem Raum führen, bei sehr vielen Pflanzenarten beobachtet wurden, spricht eindrucklich dafür, daß Dichteabhängige Selektion ein wichtiger Grund für die zunächst unvorteilhaft erscheinende – weil Mortalität bewirkende – Verteilung der Nachkommenschaft ist.

Danksagung

Unser herzlicher Dank gilt Herrn Dipl.-Biol. Peter Sack und zwei anonymen Gutachtern für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und konstruktive Hinweise zur Verbesserung desselben.

Literatur

- Ascherson, P. (1906) Samenverbreitung bei *Brunella* und Campanulaceen. *Naturwissenschaftliche Wochenschrift, Neue Folge*, 5, 546.
- Augsburger, C.K. & Kitajima, K. (1992) Experimental studies of seedling recruitment from contrasting seed distributions. *Ecology*, 73, 1270–1284.
- Bazzaz, F.A. (1991) Habitat selection in plants. *American Naturalist*, 137, 116–130.
- Beattie, A.J. & Lyons, N. (1975) Seed dispersal in *Viola* (Violaceae): Adaptions and strategies. *American Journal of Botany*, 62, 714–722.
- Begon, M., Mortimer, M. & Thomson, D.J. (1997) *Populationsökologie*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Bennington, C.C. & Stratton, D.A. (1998) Field tests of density- and frequency-dependent selection in *Erigeron annuus* (Compositae). *American Journal of Botany*, 85, 540–545.
- Berg, R.Y. (1983) Plant distribution as seen from plant dispersal: General principles and basic modes of plant dispersal. *Sonderbände des naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg*, 7, 13–36.
- Bonn, S. & Poschlod, P. (1998) *Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas*. Ulmer, Stuttgart.
- Bonser, S.P. & Reader, R.J. (1995) Plant competition and herbivory in relation to vegetation biomass. *Ecology*, 76, 2176–2183.
- Brenner, W. (1906) Samenverbreitung bei *Brunella* und *Campanula*. *Naturwissenschaftliche Wochenschrift, Neue Folge*, 5, 406–411.
- Brodie, H.J. (1955) Springboard plant dispersal mechanisms operated by rain. *Canadian Journal of Botany*, 33, 156–167.
- Chambers, J.C. & MacMahon, J.A. (1994) A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 25, 263–292.
- Dobzhansky, T. (1973) Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *American Biology Teacher*, März 1973, 125–129.
- Edwards, G.R. & Crawley, M.J. (1999) Rodent seed predation and seedling recruitment in mesic grassland. *Oecologia*, 118, 288–296.
- Emig, W. & Leins, P. (1996) Ausbreitungsbiologische Untersuchungen in der Gattung *Campanula* L. II. Die Bedeutung der Kapselmorphologie und der Samenausgestaltung für das Ausbreitungsverhalten. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 118, 505–528.
- Falconer, D.S. (1984) *Einführung in die Quantitative Genetik*. Ulmer, Stuttgart.
- Fowler, N. (1995) Density-dependent demography in two grasses: a five-year study. *Ecology*, 76, 2145–2164.
- Geritz, S.A.H., De Jong, T.J. & Klinkhamer, P.G.L. (1984) The efficacy of dispersal in relation to safe site area and seed production. *Oecologia*, 62, 219–221.
- Goldberg, D.E. (1988) Response of *Solidago canadensis* clones to competition. *Oecologia*, 77, 357–364.
- Gouyon, P.H., King, E.B., Bonnet, J.M., Valdyron, G. & Vernet, P. (1987) Seed migration and the structure of plant populations. An experimental study on *Thymus vulgaris* L. *Oecologia*, 72, 92–94.
- Harper, J.L. (1977) *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501–528.
- Janzen, D.H. (1971) Seed predation by animals. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 2, 465–492.
- Leins, P. & Emig, W. (1999) Über den Umgang der Blütenpflanzen mit ihren Samen. *Biologie in unserer Zeit* (im Druck).

- Levin, D.A. & Kerster, H.W. (1974) Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology*, **7**, 139–220.
- Malberg, H. (1997) *Meteorologie und Klimatologie: Eine Einführung*. Springer, Berlin.
- Mayer, V. (1993) *Experimentelle Untersuchungen zur Funktion der akzessorischen Fruchtstrukturen bei der Gattungsgruppe Scabiosa (Dipsacaceae)*. Dissertation, Universität Wien.
- McCanny, S.J. & Cavers, P.B. (1987) The escape hypothesis: a test involving a temperate, annual grass. *Oikos*, **49**, 67–76.
- McEvoy, P.B. & Cox, C.S. (1987) Wind dispersal in dimorphic achenes of ragwort, *Senecio jacobaea*. *Ecology*, **68**, 2006–2015.
- Miller, T.E. (1995) Evolution of *Brassica rapa* L. (Cruciferae) populations in intra- and interspecific competition. *Evolution*, **49**, 1125–1133.
- Morse, D.H. & Schmitt, J. (1985) Propagule size, dispersal ability, and seedling performance in *Asclepias syriaca*. *Oecologia*, **67**, 372–379.
- Müller-Schneider, P. (1936) Über Samenverbreitung durch den Regen. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft*, **45**, 181–190.
- Müller-Schneider, P. (1983) Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. *Veröffentlichungen des Geobotanischen Instituts ETH, Stiftung Rübel*, **61**, 1–226.
- Nordhagen, R. (1936) Über dorsiventrale und transversale Tangentballisten. *Svensk Botanisk Tidskrift*, **30**, 443–473.
- Portnoy, S. & Willson, M.F. (1993) Seed dispersal curves: behaviour of the tail of the distribution. *Evolutionary Ecology*, **7**, 25–44.
- Ridley, H.N. (1930) *The Dispersal of Plants throughout the World*. Reeve, Ashford.
- Roughgarden, J. (1971) Density-dependent natural selection. *Ecology*, **52**, 453–468.
- Sack, P. (1997) *Ausbreitungsbiologische Experimente an Prunella vulgaris L. (Lamiaceae)*. Diplomarbeit, Universität Heidelberg
- Shaw, R.G. & Platenkamp, G.A.J. (1993) Quantitative genetics of response to competitors in *Nemophila menziesii*: a greenhouse study. *Evolution*, **47**, 801–812.
- Shaw, R.G., Platenkamp, G.A.J., Shaw, F.H. & Podolsky, R.H. (1995) Quantitative genetics of response to competitors in *Nemophila menziesii*: a field experiment. *Genetics*, **139**, 397–406.
- Tonsor, S.J. (1989) Relatedness and intraspecific competition in *Plantago lanceolata*. *American Naturalist*, **134**, 897–906.
- Willson, M.F. (1993) Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio*, **107/108**, 261–280.

Received 22 February 1999

revised version accepted 18 May 1999

