

Schriftenreihe für Vegetationskunde	H. 38	2002	177–196	Bundesamt für Naturschutz, Bonn
-------------------------------------	-------	------	---------	---------------------------------

Merkmale von Samen, Früchten, generativen Germinulen und generativen Diasporen

BERIT OTTO

Summary: Traits of seeds, fruits, generative germinules, and generative diaspores

The development of seeds and fruits is very important both for species conservation where already established and for their dispersal. In many taxonomical groups of the seed plants the generative organs possess very specific and often strongly differentiated morphological characters which can be used to identify species. This range of features is a result of evolutionary processes and is connected for example with interspecific competition, selection as well as interactions with pollinators and diaspore dispersers. Therefore morpho-metrical data about seeds and fruits is of great importance for systematists, taxonomists and florists as well as for ecologists.

Although the need for such information is evident, a comprehensive database in printed or electronic form is still not available, which would consider characteristic features of seeds and fruits properly. Either the number of species or parameters taken into consideration are strongly limited. Information from numerous publications has been collated and compiled with my own results in this database. This is an attempt to make a clearly-structured and user-friendly overview of the majority of Central European seed plants available to all interested persons.

In addition to the generative diaspores (dispersal unites) special attention was paid to the generative germinules (germination unites). Because of their ecological relevance the morphology of diaspores is rather well investigated for many seed plants. In contrast to this the knowledge about germinules and the structures which really exist during the germination respectively is comparatively low.

Due to time constraints it was not possible to study and assess all the relevant European literature. For the same reason it was necessary to concentrate on my own morphological studies on very important or relatively easy obtainable specimens. Therefore the database contains no or only incomplete information about a lot of apomictic species or microspecies. With the aim of presenting a representative set of data for the assessment of the flora of Central Europe this seems compatible. My own investigations are based on freshly collected material or that dried from the herbarias.

The features included in the database can be classified under the following four categories:

- 1) type of fruit, generative germinule, and generative diaspore
- 2) occurrence of heteromorphism
- 3) supplementary structures or additional covers at the generative germinule
- 4) size and weight of generative germinules and diaspores

Information is available on all species on features belonging to category 1 in the data base. For categories 2 to 4 corresponding to the aims of this study, data was collected as extensively as possible, mainly for the germinules. Therefore the survey of diaspores, which is restricted to features of categories 1 to 3 is only additional.

All terms used in the database are defined, and additional information on special terms for specific features is provided. For the metric data as well as the types of heteromorphism, explanations regarding measurement and classification methods are listed.

The last chapter deals with the distribution or frequency of selected features in the species examined.

1 Einleitung

Die meisten Spermatophyten vermehren sich vorrangig oder ausschließlich auf generative Weise. Der Ausbildung von Samen und Früchten kommt somit sowohl für die Arterhaltung an bereits besiedelten Standorten als auch für die Ausbreitung der Arten entscheidende Bedeutung zu. In vielen Verwandtschaftskreisen der Samenpflanzen besitzen die generativen Organe sehr spezifische und zum Teil stark differenzierte morphologische Merkmale, die für die Determination der Pflanzenarten gut geeignet sind. Diese Merkmalsvielfalt ist das Ergebnis evolutionärer Prozesse und steht u. a. im Zusammenhang mit interspezifischer Konkurrenz, Selektion sowie Interaktionen mit Bestäubern oder Diasporenverbreitern. Deswegen sind morphologisch-metrische Daten über Samen und Früchte nicht nur für Systematiker, Taxonomen und Floristen, sondern auch für Ökologen von großem Wert. Obwohl der Bedarf an solchen Informationen evident ist, gibt es bisher keine umfassende Datenbank in gedruckter oder elektronischer Form, die Merkmale von Samen und Früchten gebührend berücksichtigt. Entweder ist die Zahl der behandelten Arten stark limitiert, oder es erfolgte eine Beschränkung auf wenige Parameter, die z. T. bei metrischen Werten lediglich in Klassen zusammengefasst werden (siehe z. B. FRANK & KLOTZ 1990, GRIME et al. 1988, KLEYER 1995, LINDACHER 1995). Mit der vorliegenden Datenbank, in der Angaben aus zahlreichen und teils schwer zugänglichen Publikationen mit eigenen Ergebnissen kompiliert sind, wird versucht, allen an morphologisch-metrischen Daten Interessierten eine klar strukturierte und gut nutzbare Übersicht für die meisten Pflanzenarten der mitteleuropäischen Flora zur Verfügung zu stellen.

Neben Samen und Früchten wurde den generativen Diasporen (Ausbreitungseinheiten) und vor allem den generativen Germinulen (Keimungseinheiten) besondere Beachtung geschenkt. Während die Morphologie der Diasporen aufgrund ihrer besonderen ökologischen Relevanz bereits Gegenstand zahlreicher Studien war und für viele Arten vergleichsweise gut bekannt ist (vgl. z. B. POSCHLOD et al. 1993, ULBRICH 1928), weiß man über die Germinulen bzw. die bei der Samenkeimung tatsächlich noch vorhandenen Strukturen und deren Eigenschaften nur sehr wenig. Dieses Defizit ist vor allem einer relativ aufwändigen Untersuchungsmethodik geschuldet. Problematisch ist in diesem Zusammenhang auch die Auswertung der englischsprachigen Literatur über Germinulen, da die Terminologie zum Teil sehr unpräzise ist. Für die Keimungseinheit wird oft lediglich der Begriff „seed“ verwendet, unabhängig davon, ob es sich tatsächlich um einen Samen oder um eine einsamige Schließfrucht oder gar um eine Frucht mit Zusatzbildung handelt (vgl. z. B. Journal of Ecology 1943 ff).

Der vorgegebene zeitliche Rahmen ließ es nicht zu, bei der Sichtung und Auswertung der Literatur Vollständigkeit anzustreben. Auch bei den eigenen morphologischen Studien war aus Zeitgründen eine sinnvolle Beschränkung auf die Untersuchung von besonders wichtigem und relativ leicht beschaffbarem Belegmaterial erforderlich. Aus diesen Gründen enthält die Datenbank z. B. für viele apomiktische Sippen bzw. so genannte Kleinarten keine oder nur unvollständige Eintragungen. Mit dem Ziel des Vorhabens, für die Beurteilung der Flora Mitteleuropas repräsentative Daten bereitzustellen, ist dies vereinbar. Abschließend sei

angemerkt, dass beim Autor zahlreiche Angaben verfügbar sind, die sich auf Merkmalskomplexe beziehen, die in der vorliegenden Datenbank nicht erfasst sind (z. B. Farbe von Diasporen, Oberflächenstrukturen, Schleimbildungen; vgl. Kapitel 3).

2 Datenerhebung und -bewertung

Für die Erfassung von Samen- und Fruchtparametern wurden einerseits Floren (z. B. BÄSSLER et al. 1996, HEGI 1966 ff., TUTIN et al. 1964 ff.), Atlanten und Übersichtswerke zur Samen- bzw. Diasporenmorphologie (z. B. BERGGREN 1981, BROUWER & STÄHLIN 1975, HANF 1990, HEINISCH 1955) sowie monographische Bearbeitungen von Artengruppen und Gattungen ausgewertet, andererseits bilden umfassende eigene Untersuchungen bzw. Messungen an Herbar- und Frischmaterial insbesondere die Grundlage für die metrischen Daten. Erwartungsgemäß waren die Angaben in der erwähnten floristischen Standardliteratur für die Erfüllung der Zielstellung unzureichend, teilweise haben sie sich auch als konträr und von sehr unterschiedlicher Qualität erwiesen. Zumeist detaillierte und im Allgemeinen verlässliche Informationen sind dagegen in den verschiedenen, sich speziell mit der Morphologie von Samen und Früchten beschäftigenden Arbeiten zu finden. Allerdings behandeln diese Publikationen stets nur eine beschränkte Zahl der in Deutschland vorkommenden Arten und sind z. T. auf Grund ihres bereits Jahrzehnte zurückliegenden Erscheinungsdatums bzw. wegen sich ändernden taxonomischen Auffassungen nur eingeschränkt nutzbar. Im Falle widersprüchlicher Literaturangaben und fehlender eigener Studien wurde u. a. durch Vergleiche mit verwandten Taxa sowie durch Einschätzung der Datenqualität versucht, die glaubwürdigste Literaturquelle auszuwählen. Konnte diesbezüglich keine plausible Entscheidung getroffen werden, entfallen für die entsprechenden Parameter die Angaben für die Datenbank. Grundsätzlich nicht aufgenommen wurden Literaturangaben zu metrischen Daten, bei denen keine klare Zuordnung zu heute akzeptierten Arten (ehemals Sammelarten) oder zu Morphotypen (bei Heteromorphismus) vorgenommen wurde. In mehreren Fällen existieren in der eingesehenen Fachliteratur verlässliche Angaben, die nicht Eingang in vorliegende Datenbank gefunden haben. Es handelt sich dabei um Angaben für Pflanzen, die nachträglich in die Artenliste aufgenommen wurden und für die eine Literaturrecherche nur noch begrenzt möglich war. Da die Datenerfassung im Wesentlichen im Dezember 2001 abgeschlossen wurde, konnten Publikationen jüngerer Datums, z. B. JÄGER & WERNER (2002), nicht mehr berücksichtigt werden.

Fehlende oder widersprüchliche Angaben in der Literatur gaben immer wieder Anlass, eigene Untersuchungen vorzunehmen. Bei zahlreichen seltenen und in ihrer Verbreitung sehr beschränkten Arten musste auf getrocknetes Material in Herbarien und Botanischen Gärten zurückgegriffen werden, wobei nicht immer verifizierbar war, ob die Proben korrekt bestimmt waren. In solchen Fällen wurde der Fremdbestimmung vertraut. Es wurden nur Daten von Samen oder Früchten erhoben, die ausgereift erschienen. Kritisch sei hier angemerkt, dass die Beurteilung des Reifezustandes teilweise schwierig und deswegen mitunter subjektiv ist. Soweit möglich wurden Proben aus Deutschland oder Mitteleuropa untersucht, in einigen Fällen musste auf Material aus anderen Regionen Europas zurückgegriffen werden (Probenherkunft in Datenbank nicht ausgewiesen). Außereuropäische Aufsammlungen wurden ebenso wie Literaturangaben für außereuropäisches Material wegen zu erwartender morphologisch-metrischer Abweichungen generell nicht berücksichtigt. Bei den metrischen Parametern wurde versucht, durch Angabe von Schwankungsbreite und Mittelwert die intraspezifische Variabilität zu verdeutlichen.

Wie bereits aus der Einleitung hervorgeht, weist die Datenbank bei den Samen und Fruchtparametern nicht für alle aufgelisteten Taxa Eintragungen auf. Grundsätzlich ausgeklammert wurden Hybriden. Für die Farnpflanzen werden nur sehr eingeschränkt Angaben aufgeführt. Weiterhin konnten von verschiedenen artenreichen, taxonomisch schwierigen oder selten gesammelten Gattungen lediglich Daten von einigen ausgewählten Vertretern erhoben werden. Bezogen auf die vorgegebene Artenliste betrifft dies vor allem *Alchemilla*, *Hieracium*, *Oenothera*, *Rubus*, *Sorbus* und *Salix*, außerdem mehrere Gattungen der Orchideen.

3 Untersuchte Merkmale

Die in die Datenbank aufgenommenen Merkmale bzw. Parameter lassen sich inhaltlich folgenden Komplexen zuordnen:

- 1) Typisierung von Frucht, generativer Germinule und Diaspore
- 2) Auftreten von Heteromorphismus
- 3) Anhangsgebilde von generativen Germinulen sowie zusätzliche Hüllstrukturen
- 4) Größe und Gewicht von generativen Germinulen und Diasporen

Für alle Arten erfolgten Eintragungen zu den Merkmalen des Komplexes 1. Für die Komplexe 2 bis 4 wurde entsprechend der Zielstellung dieser Studie vorrangig für die Keimungseinheiten eine möglichst umfangreiche Erfassung angestrebt. Lediglich ergänzenden Charakter tragen dagegen die Datenerhebungen für die Diasporen, die sich zudem auf die Parameter der Komplexe 1 bis 3 beschränken. Es sei in diesem Zusammenhang auf die umfangreiche Literatur zur Klassifizierung, Morphologie und Ökologie von Diasporen verwiesen (siehe Einleitung bzw. Literaturverzeichnis).

3.1. Fruchttyp

Für den Begriff „Frucht“ finden sich in der Literatur unterschiedliche Definitionen. Häufig wird die Gesamtheit der aus einer Blüte hervorgegangenen Organe, welche die Samen bis zur Reife umschließen und nachfolgend ihrer Ausbreitung dienen („Blüte im Zustand der Samenreife“), als Frucht bezeichnet (vgl. u. a. STRASSBURGER 1998, BÄSSLER et al. 1996). Entsprechend dieser Sichtweise sind erhaltenbleibende Teile der Blütenhülle sowie Bildungen der Blütenachse Bestandteil der Frucht. Auch für die Klassifizierung der Fruchttypen liegen verschiedene, z. T. sehr detaillierte und umfangreiche Systeme vor, in denen hauptsächlich Mechanismen zur Freisetzung der Samen, die Ausbildung des Perikarps sowie die Zahl und Verwachsung der Karpelle eine Rolle spielen (vgl. u. a. SPJUT 1994).

Vor allem im Hinblick auf eine möglichst präzise Zuordnung und gute Anwendbarkeit der morphologischen und metrischen Daten wurde in der vorliegenden Arbeit eine Definition verwendet, die als Frucht lediglich den Fruchtknoten zur Zeit der Samenreife betrachtet (= Frucht im engeren Sinn). Eventuell vorhandene Teile der Blütenhülle (Kelch, Krone) oder Blütenachse wurden daher als „Zusatzbildungen“ (Zb) angesehen und dementsprechend bei den Germinulen- und Diasporentypen ausgewiesen. Im Interesse der Übersichtlichkeit und der damit verbundenen guten Nutzbarkeit der Daten wurde auf eine komplizierte Klassifikation von Früchten, wie sie beispielsweise von SPJUT (1994) vorgeschlagen wird, verzichtet.

In der Datenbank werden folgende Fruchttypen angegeben: die Einzelfrüchte Kapsel, Schote, Hülse, Balg, Spaltfrucht, Bruchfrucht, Nuss, Steinfrucht und Beere sowie die Sammel Früchte Sammelbalg, Sammelnuss, Sammelsteinfrucht und Sammelbeere.

Eine Einzelfrucht geht stets nur aus einem einzigen Fruchtknoten hervor. Die miteinander verbundenen Fruchtblätter („Früchtchen“) einer Blüte mit freien Fruchtblättern (chorikarpes Gynö-

zeum) werden als Sammelfrucht bezeichnet. Dieser Verbund entsteht durch basales Achsen- gewebe oder nachträgliche Verwachsung bzw. Verklebung. Im Gegensatz beispielsweise zur Definition bei JÄGER & WERNER (2002) muss die Sammelfrucht nicht zwangsläufig die Ausbreitungseinheit darstellen, d. h. Früchtchen oder Samen (bei Sammelbalgfrucht) können auch einzeln verbreitet werden. Das Präfix „Sammel-“ wird mit den entsprechenden Fruchttypen kombiniert.

Bis auf eine Ausnahme (*Aethionema saxatile*) bilden die Arten der mitteleuropäischen Flora nur einen Fruchttyp aus.

Folgende Begriffe bzw. Typen werden als Eintragung in Datenfelder für den Fruchttyp verwendet:

Kapsel (Ka)

Def.: > trockene Streufrucht aus mehreren verwachsenen Fruchtblättern, die sich durch Längsspalten, Deckel, Klappen oder Poren öffnet <

Schote (Sch)

Def.: > trockene Streufrucht, bei der sich zwei Klappen von einem Rahmen (Replum) ablösen, der die Samen trägt <

Eine Unterscheidung bezüglich des Längen-Breiten-Verhältnisses in Schote und Schötchen wurde nicht vorgenommen.

Hülse (Hü)

Def.: > trockene Streufrucht aus einem Fruchtblatt, welche sich an Rücken- und Bauchnaht öffnet <

Balg (Ba)

Def.: > trockene Streufrucht aus einem Fruchtblatt, die sich an der Bauchnaht öffnet <

Spaltfrucht (SpF)

Def.: > Trockenfrucht, die reif durch Spaltung echter Scheidewände längs der Fruchtblattgrenzen in mehrere meist einsamige, geschlossen bleibende Teilfrüchte zerfällt, d. h. die Teilfrüchte entsprechen Fruchtblättern <

Bruchfrucht (BrF)

Def.: > Trockenfrucht aus einem oder zwei Fruchtblättern, die durch Spaltung falscher Scheidewände quer in mehrere stets einsamige, geschlossen bleibende Teilfrüchte zerfällt, d. h. die Teilfrüchte bestehen nur aus Fragmenten eines oder mehrerer Fruchtblätter <

Zu diesem Fruchttyp gehören Gliederhülse, Gliederschote, Klausenfrucht.

Nuss (Nu)

Def.: > Frucht mit einer trockenen Wand (Perikarp), die sich bei Samenreife nicht oder höchstens unregelmäßig öffnet (Schließfrucht) <

Das Perikarp kann holzig, ledrig oder häutig sein. In letzterem Fall ist es oft brüchig bzw. leicht ablösbar, was zur raschen Freisetzung des Samens führt (u.a. bei *Chenopodiaceae*, vgl. auch Anmerkung unter „familienspezifische Anmerkungen“). Bei einigen Arten kommt es bei Samenreife zum Aufreißen der Schließfrucht (u.a. *Illecebrum*). Dies geschieht allerdings im Gegensatz zu Streufrüchten unregelmäßig und nicht an vorgeprägten Stellen.

Sonderformen der Nuss sind die Karyopse und die Achäne, bei denen die Fruchtwand fest mit der Samenschale (Testa) verwachsen ist.

Steinfrucht (StF)

Def.: > ein-, selten auch mehrsamige Frucht, die sich bei Samenreife nicht öffnet (Schließfrucht) und deren innere Fruchtschicht (Endokarp) hart und holzig und deren äußere Schicht (Mesokarp) saftig, fleischig oder oder wenigstens schwammig ist (außen aufgelagert das häutige Exokarp) <

Bei einigen Arten ist das Mesokarp lediglich als dünne Schicht bzw. nicht deutlich fleischig ausgebildet, so dass der Charakter einer Steinfrucht nur schwach ausgeprägt ist (z. B. *Cotinus*, *Zannichellia*). Ebenfalls einbezogen in den Terminus werden Arten, deren Früchte in der Literatur als „steinfruchtähnlich“ bezeichnet sind (u. a. *Potamogeton*, *Ruppia*).

Beere (Be)

Def.: > meist vielsamige Frucht, die sich bei Samenreife nicht öffnet (Schließfrucht) und deren Fruchtschichten mit Ausnahme der Fruchtschale (Exokarp) saftig oder wenigstens mehr oder weniger fleischig sind <

Selten findet unmittelbar vor der Samenreife ein Eintrocknen der Fruchtschichten statt (*Asparagus*). Die Fruchtschale kann sich deutlich verfestigen (Panzerbeeren).

Hier einbezogen werden auch Arten, deren Frucht in der Literatur als „beerenartig“ bezeichnet ist (u.a. *Hydrilla verticillata*) sowie die nur noch schwach und unregelmäßig gegliederte, schwammig Frucht von *Raphanus sativus*.

Sammelbalg (SaBa)

Def.: > miteinander verbundene oder verwachsene Balgfrüchte bei einer Blüte mit freien Fruchtblättern (chorikarpes Gynözeum) <

Sammelnuss (SaNu)

Def.: > miteinander verbundene oder verwachsene Nussfrüchte bei einer Blüte mit freien Fruchtblättern (chorikarpes Gynözeum) <

Sammelsteinfrucht (SaStF)

Def.: > miteinander verbundene oder verwachsene Steinfrüchte bei einer Blüte mit freien Fruchtblättern (chorikarpes Gynözeum) <

Sammelbeere (SaBe)

Def.: > miteinander verbundene Beeren bzw. mit der Achse verwachsene, von mehr oder weniger fleischigem Gewebe umhüllte Fruchtblätter bei einer Blüte mit freien Fruchtblättern (chorikarpes Gynözeum) <

Hierzu werden die meist als „beerenartig“ bezeichneten, unregelmäßig aufreißenden Sammelfrüchte von *Nuphar* und *Nymphaea* sowie die von *Phytolacca esculenta* gezählt.

Pomum (Po)

Def.: > Frucht mit unterständigem bzw. halbunterständigem Fruchtknoten, deren weitgehend freie, mehr oder weniger ledrige Fruchtblätter vollständig von fleischigem Achsen- gewebe umgeben sind <

Fehlend (f)

Def.: > Frucht wird nicht ausgebildet, d. h. die Samenanlagen sind nicht in ein Fruchtblatt eingeschlossen, sondern liegen frei <

Bei den Spermatophyten bilden die Arten der Unterabteilung *Coniferophytina* („Nacktsamer“) noch keine Früchte aus.

Vegetativ (v)

Def.: > Reproduktion erfolgt weder durch Samen noch durch Früchte, sondern durch andere pflanzliche Organe <

Diese Angabe bezieht sich auf das Reproduktionsverhalten im Bearbeitungsgebiet, außerhalb Deutschlands kann es durchaus zur Ausbildung generativer Organe kommen.

3.2 Typen von generativen Germinulen und generativen Diasporen

Die bezogen auf die Phylogenie ursprüngliche und letztendlich entscheidende generative Diaspore (= Ausbreitungseinheit) der Spermatophyten ist der Same. Er bleibt bei Reife in vielen, stammesgeschichtlich jüngeren Verwandtschaftskreisen in den Fruchtblättern, teils sogar in Teilen der Blütenhülle, in Hochblättern oder im Achsengewebe eingeschlossen. Daraus resultieren sehr unterschiedliche Strukturen, die der Ausbreitung der Samen dienen. Nicht selten besitzt eine Pflanzenart unterschiedliche Diasporentypen. Beispielsweise können Samen freigesetzt oder in einer Frucht eingeschlossen bleiben, können Samen oder Früchte mit oder ohne Zusatzbildungen verbreitet werden, was z. B. bei vielen *Poaceae* auf die Brüchigkeit von Ährchenachsen und Spelzen oder bei *Asteraceae* auf die z.T. leichte Ablösbarkeit von Pappi zurückzuführen ist.

Auf den geringen Kenntnisstand und auf die Probleme, die sich bei der Ermittlung der generativen Germinulen (= Keimungseinheit) ergeben, wurde bereits in der Einleitung hingewiesen. Da es im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich war, für Hunderte von Arten (z. B. viele *Asteraceae*, *Chenopodiaceae*, *Poaceae*) zu prüfen, inwieweit z. B. durch Transport, Nässe bzw. Fäulnis, Bodenkontakt oder Tierfraß Frucht- und Zusatzbildungen erhalten bleiben oder aber verloren gehen, wurde im Falle fehlender verlässlicher Angaben aus der Literatur oder aus eigenen Studien angenommen, dass alle als Diaspore ermittelten Strukturen auch als Germinule fungieren können. Von dieser Annahme formal ausgenommen wurden lediglich die komplexen Bildungen Fruchtstand (außer bei *Xanthium*) und Zapfen sowie bestimmte Teilfruchtstände (Ährchenverbände) bei *Poaceae*.

Die Termini generative Diaspore und generative Germinule werden weit gefasst, d. h. Embryonen bzw. Samen können auch ohne Befruchtung entstanden sein (Agamospermie). Als generative Diaspore werden Samen einschließlich eventuell sie umgebende oder fest anhaftende Pflanzenteile (z. B. Fruchtwand, Blütenhülle, Achsenbildungen, Hochblätter) zum Zeitpunkt der Samenreife und Ablösung von der Mutterpflanze verstanden. Folgende Typen werden unterschieden: Same, Teilfrucht, Teilfrucht mit Zusatzbildung, Früchtchen, Früchtchen mit Zusatzbildung, Frucht, Frucht mit Zusatzbildung, Sammelfrucht, Teilfruchtstand, Fruchtstand, Zapfen, Zapfenteil sowie Spore (nur bei Pteridophyten). Als generative Germinule wird der Samen einschließlich eventuell ihn umgebende oder fest anhaftende Pflanzenteile (z. B. Fruchtwand, Blütenhülle, Achsenbildungen, Hochblätter) zum Zeitpunkt der Keimung definiert. Es werden unterschieden: Same, Teilfrucht, Teilfrucht mit Zusatzbildung, Fruchtteil, Früchtchenteil, Früchtchen, Früchtchen mit Zusatzbildung, Frucht, Frucht mit Zusatzbildung, Sammelfrucht, Teilfruchtstand sowie Spore (nur bei Pteridophyten).

Folgende Begriffe bzw. Typen werden als Eintragung in Datenfelder für die generativen Germinulen oder generativen Diasporen verwendet:

Same (S)

Def.: > generatives Fortpflanzungsorgan der Spermatophyten, welches stets den Embryo, zumeist auch Nährgewebe enthält und von einer Hülle (Testa) umgeben ist <

Teilfrucht (TF)

Def.: > meist einsamiges und geschlossen bleibendes Fragment von Zerfallfrüchten, bestehend aus einem vollständigen Fruchtblatt oder aus Teilen eines oder mehrerer Fruchtblätter <

Teilfrüchte sind entweder Spalt- oder Bruchfrüchte. Sonderformen treten bei *Fabaceae* auf, wenn sich die Hülsenklappen trennen und die Samen nur an einer Klappe ansitzen (z. B. *Robinia*).

Teilfrucht mit Zusatzbildung (TFZb)

Def.: > Teilfrucht mit Teilen der Blütenhülle <

Bei diesen Zusatzbildungen handelt es sich ausschließlich um Bildungen des Kelchs (z. B. bei *Eryngium*).

Fruchtteil (FT)

Def.: > holziges Endokarp einer Steinfrucht, welches den Samen enthält <

Dieser Typ wird für die Steinkerne der aus einer Einzelfrucht hervorgegangenen Steinfrüchte verwendet.

Früchtchenteil (FchT)

Def.: > holziges Endokarp eines aus jeweils einem Fruchtblatt entstandenen Teils einer Sammelfrucht, welches den Samen enthält <

Dieser Typ wurde lediglich bei den Germinulen für die „Steinkernchen“ verwendet.

Früchtchen (Fch)

Def.: > aus jeweils einem Fruchtblatt entstandener, alle Fruchtschichten umfassender Teil einer Sammelfrucht <

Im Falle von Diasporen kann es sich sowohl um nuss-, steinfrucht- als auch beerenartige Ausbildungen handeln, bei den Germinulen wird der Typ lediglich für Nüsse i.w.S. verwendet.

Früchtchen mit Zusatzbildung (FchZb)

Def.: > aus jeweils einem Fruchtblatt entstandener, alle Fruchtschichten umfassender Teil einer Sammelfrucht, der mit einem weiteren Pflanzenteil verbunden bleibt <

Dieser spezielle Diasporen- bzw. Germinulentyp wurde lediglich bei den beiden Hornköpfchen-Arten (*Ceratocephala* spp.) verwendet, bei denen die (nussähnlichen) Früchtchen mit Teilen des Fruchtbodens verbreitet werden.

Frucht (F)

Def.: > Gebilde, das sich zur Samenreife aus dem Fruchtknoten entwickelt hat <

Hinsichtlich der Fruchtdefinition vergleiche auch Kapitel 3.1.

Frucht mit Zusatzbildung (FZb)

Def.: > eine Frucht, die zusätzlich mit Teilen der Blütenhülle (Blüten-, Kelchblätter), mit Achsengewebe oder mit Laubblättern (Vor-, Trag-, Hochblatt) verbunden ist, welche entweder die Ausbreitung unterstützen oder eine Rolle bei der Schaffung geeigneter Keimungsverhältnisse spielen <

Es handelt sich um einen relativ häufigen Diasporen- und Germinulentyp, der hinsichtlich seiner Ausprägung sehr variabel sein kann. Es wird deshalb empfohlen, zusätzlich zu den metrischen Angaben immer noch die für die Morphologie zu berücksichtigen, um weitere Informationen zur Art der Zusatzbildung zu erhalten.

Bestimmte Gattungen der *Poaceae* (u.a. *Setaria*) sind durch eine Verhärtung der Spelzen (= Zusatzbildung) zur Fruchtreife gekennzeichnet, so dass die Karyopse fest eingeschlossen bleibt und die Spelzfrucht die einzige Keimungseinheit darstellt.

Sammelfrucht (SaF)

Def.: > durch Achsengewebe oder nachträgliche Verwachsung bzw. Verklebung verbundene Früchtchen einer Blüte mit freien Fruchtblättern (chorikarpes Gynözeum) <

Bezogen auf Diasporen und Germinulen tritt dieser Typ lediglich als Sammelnuss, Sammelsteinfrucht, Sammelbeere und Pomum auf.

Fruchtstand (FSt)

Def.: > ein Blütenstand, der im Zustand der Samenreife eine funktionelle Einheit bildet, er besteht somit aus mehreren Früchten, die z.T. wie eine Einzelfrucht wirken <

Die Fruchttypen solcher Fruchtstände können verschieden sein (Nuss z. B. bei *Tilia*, *Arc-tium*, Beere z. B. bei *Lonicera*).

Teilfruchtstand (TFSt)

Def.: > Fragment eines Blütenstandes, der im Zustand der Samenreife eine funktionelle Einheit bildet, dieser besteht aus mehreren Früchten, die z.T. wie eine Einzelfrucht wirken <

Diesem Typ wurden Diasporen und Germinulen verschiedener Gattungen der *Poaceae* zugeordnet, bei denen mehrblütige Ährchen verbreitet werden (z. B. *Anthoxanthum*, *Hierochloa*). Diese müssen zumindest aus einer fertilen und einer sterilen Blüte bestehen. Im Falle einer Verhärtung der Spelzen zur Fruchtreife und damit verbunden eines dauerhaften Einschlusses der Karyopsen entspricht der Teilfruchtstand der Germinule.

Zapfen (Za)

Def.: > Blüte oder Blütenstand mit verlängerter, verholzender Achse bzw. verholzenden Tragblättern <

Zapfen treten ausschließlich in der Unterabteilung *Coniferophytina* (Nacktsamer) auf.

Zapfenteil (ZaT)

Def.: > eine sich von der verholzten Zapfenachse lösende Samenschuppe <

Dieser Typ ist lediglich bei *Abies alba* entwickelt.

Spore (Spo)

Def.: > primär unseptierte Keimzelle, die sich ohne Sexualvorgang zu einem neuen Organismus entwickeln kann <

Es handelt sich um die generativen Diasporen bzw. Germinulen der *Pteridophyta*.

Vegetativ (v)

Def.: > Reproduktion erfolgt weder durch Samen noch durch Früchte, sondern durch andere pflanzliche Organe <

Diese Angabe bezieht sich auf das Reproduktionsverhalten im Bearbeitungsgebiet, außerhalb Deutschlands kann es durchaus zur Ausbildung generativer Organe kommen.

3.3 Heteromorphismus

Die Ausbildung mehrerer Diasparentypen an der gleichen Mutterpflanze mit unterschiedlicher Ausbreitungsfähigkeit bzw. Anpassung an Ausbreitungsmodi wird als Heterodiasporie bezeichnet (vgl. u. a. VAN DER PIJL 1982, WILSON 1992). Die betreffenden Ausbreitungseinheiten können in ihrer Merkmalsausprägung (z. B. Form, Gewicht, Farbe, Oberflächenstruktur) bzw. ihrer Keimungsphysiologie z.T. stark voneinander abweichen und ermöglichen somit einer Art variierende Ausbreitungsmuster (siehe z. B. BONN & POSCHLOD 1998). Dieser Sachverhalt ist nicht zu verwechseln mit dem Auftreten unterschiedlicher Diasparentypen, die auf Grund des Zerfalls einer Ausgangsdiaspore entstehen (z. B. Freisetzen der Karyopse aus der Spelzfrucht bei *Poaceae*, eventuelles Ablösen der Fruchtwand vom Samen bei *Chenopodiaceae*).

Unter ausschließlich morphologischen Gesichtspunkten erfolgt dagegen die Verwendung der Begriffe Heterokarpie, Heteromerikarpie und Heterospermie, die hier als „Heteromorphismus“ zusammengefasst sind. Diese beziehen sich lediglich auf morphologische Unterschiede der entsprechenden generativen Strukturen (Frucht, Teilfrucht, Same) ohne Berücksichtigung bzw. Prüfung ihrer Ausbreitungspotenziale bzw. ihrer Keimungsphysiologie (vgl. SCHOLZ 1978). Diese Beschränkung auf den Heteromorphismus machte sich erforderlich, da ausbreitungsbiologische und physiologische Untersuchungen, bezogen auf das Phänomen Heterodiasporie, nur sehr eingeschränkt möglich waren.

Heteromorphismus tritt häufig bei *Asteraceae* (z. B. *Crepis*, *Hypochoeris*, *Picris*) und *Chenopodiaceae* (hier v. a. *Atriplex*) auf, ist aber beispielsweise auch für verschiedene Arten der *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae* und *Poaceae* bekannt. Zum Teil ist die Zahl der beschriebenen Morphotypen groß und deren Abgrenzung nicht immer eindeutig nachvollziehbar. So unterscheidet beispielsweise BERGGREN (1981) acht verschiedene Diasparentypen bei *Atriplex longipes*. HILGER & REESE (1982) weisen auf die Vielzahl möglicher Typen und deren schwierige Abgrenzung wegen intermediärer Formen bei *Calendula* hin. In der vorliegenden Arbeit werden in solchen Fällen in Anlehnung an HEGI (1906 ff) und BÄSSLER et al. (1996) maximal vier morphologische Ausprägungstypen unterschieden.

Entsprechend der relativ weiten Fassung des Begriffs wird Heteromorphismus z. B. auch für *Bromus japonicus* angegeben, welcher Spelzfrüchte mit unterschiedlich langen und gekrümmten Grannen ausbildet.

Alle in der Datenbank ausgewiesenen Fälle von Heteromorphismus sind auch in der Literatur dokumentiert, d. h. eigene Studien konnten bisher keine zweifelsfreien weiteren Fälle nachweisen.

Die bei Heteromorphismus möglichen Typen sind in der Datenbank entsprechend der in Tabelle 1 wiedergegebenen Einteilung in 2 Spalten durch die Angabe von Typ und Ausprägung codiert (z. B. „C“ „2“ für „geflügelter Same“). Bei Arten, von denen die Ausbildung heteromorpher Samen oder Früchte bekannt ist, im Falle metrischer Angaben aus der Literatur eine Zuordnung zum jeweiligen Heteromorphismustyp jedoch nicht möglich war, wurde der Typ „L“ vergeben.

3.4 Anhangsgebilde von generativen Germinulen sowie zusätzliche Hüllstrukturen

Entsprechend dem Schwerpunkt der Datenerfassung beziehen sich die Angaben zur Ausbildung morphologischer Merkmale in erster Linie auf die als Germinulen eingestufteten Bildungen. Da diese wie bereits im Zusammenhang mit der Klassifizierung ausgeführt in vielen Fällen mit den Diasporen identisch sind, liegen gleichzeitig für eine Vielzahl von Arten auch Informationen zur Diaspore vor. Es sei darauf hingewiesen, dass die Angabe von

Tab. 1: Übersicht über die Heteromorphismustypen der Germinulen

Typ	Ausprägung 1	Ausprägung 2	Ausprägung 3	Ausprägung 4
A	Scheiben- oder Mittelfrucht	Randfrucht:		
B	obere (Teil-)Frucht	untere (Teil-)Frucht		
C	ungeflügelter Same	geflügelter Same		
D	flache oder bikonvexe Germinule / ~ mit Perigon o. Pappus	dreieckige Germinule / ~ mit Perigon o. Pappus		
E	geflügelte Raupenfrucht	ungeflügelte Raupenfrucht	Hakenfrucht	Flug- oder Kahnfrucht
F	schwarzer Same / ~ mit Perigon	brauner Same / ~ mit Perigon		
G	schwarze Germinule / ~ mit Perigon	schwarze Germinule / ~ mit Vorblatt	rotbraune o. kleinere braune Germinule / ~ mit Vorblatt	gelbbraune o. größere braune Germinule / ~ mit Vorblatt
H	Spelzfrucht / F aus Spelzfrucht	TFSt / F aus TFSt		
I	Spelzfrucht mit langer Granne	Spelzfrucht mit kurzer Granne		
J	Kelch zweizählig	Kelch dreizählig		
K	zeitig gebildete(r), schwarze(r) Same/Frucht	später gebildete(r), gelbbraune(r) Same/Frucht		
L	keine Information zu typenbezogenen metrischen Angaben			

Anhangsgebilden nicht von ihrer Relevanz für Ausbreitungsprozesse abhängig ist. Vielmehr wird auch das Vorhandensein vergleichsweise kleiner, ausbreitungsbiologisch vermutlich unbedeutender Anhänge dokumentiert, sofern sie charakteristisch für die Art sind.

Unterschieden wurde zwischen folgenden Merkmalskomplexen: nährstoffreiche Anhänge bzw. Bildungen; flächige Anhänge bzw. Bildungen; gestreckte Fortsätze; zusätzliche Hüllstrukturen.

Hinsichtlich der Konstanz bzw. der Ausprägungsstärke eines Merkmals wird zwischen drei Kategorien unterschieden, die wie folgt definiert sind:

- 1) Merkmal ist immer vorhanden und deutlich, d. h. der Anhang ist im Verhältnis zur Germinule ziemlich groß ausgebildet
- 2) Merkmal ist nur manchmal vorhanden oder undeutlich, d. h. der Anhang ist im Verhältnis zur Germinule nur klein bzw. schwach ausgebildet (z. B. unscheinbare Flügel, kurze oder dicht anliegende Haare)
- 3) Angaben in der Literatur bzw. im Vergleich zu eigenen Beobachtungen widersprüchlich
Gibt es für eine Art weder in der Literatur noch durch eigene Untersuchungen Informationen über eventuelle Anhangsgebilde, wird dies in der Spalte „Information vorhanden“ durch die Eintragung „nein“ ausgewiesen. Liegen lediglich Daten über gattungstypische Merkmale vor (z. B. Vorhandensein eines Pappus [= Typ eines gestreckten Fortsatzes]) erfolgt eine Eintragung bei den betreffenden Arten, allerdings bei gleichzeitigem Vermerk „nein“ in der Spalte „Information vorhanden“. Damit soll deutlich gemacht werden, dass die Angabe nicht auf einer artspezifischen Information beruht.

Die unterschiedenen Anhangsgebilde und Hüllstrukturen werden wie folgt definiert:

Nährstoffreiche Anhänge bzw. Bildungen (E)

Def.: > alle nähr- und oft lockstoffreichen Bildungen an Samen oder Früchten, diese können relativ kleinflächig (= Elaiosom) oder hüllenartig (z. B. Arillus) sein, dürfen aber keine deutlich fleischig-saftige Konsistenz aufweisen <

Elaiosomen sind hinsichtlich ihrer Größe, Form und Lage sehr verschieden (z. B. deutlich erhaben [u.a. *Euphorbia*, *Symphytum*], als Samennaht [*Corydalis*], flächig [*Allium ursinum*]). Sie stellen spezielle Anpassungen an die Tierausbreitung (vor allem Myrmekochorie) dar und werden zumeist im Zuge der Ausbreitung gefressen oder entfernt. Mitunter sind sie jedoch noch fragmentarisch oder eingetrocknet an den Germinulen feststellbar. Bei den Arilli gibt es dünne Ausbildungen (z. B. *Vicia*) als auch auffallend fleischige (z. B. *Taxus*). Da letztgenannte im Dienste der Endozoochorie stehen und auch durch Fäulnis schnell zersetzt werden, ist davon auszugehen, dass sie an den Germinulen bzw. bei Samenkeimung generell nicht mehr vorhanden sind. Deswegen wurden sie in der Begriffsdefinition ausgeklammert.

Flächige Anhänge bzw. Bildungen (F)

Def.: > alle Strukturen, die sich vom kompakten Teil der Germinule oder von deren Zusatzbildungen durch ihre abgeflachte, dünne Form deutlich abheben, sie tragen wesentlich zur Oberflächenvergrößerung bei <

Neben den direkt von den Germinulen gebildeten Flügeln und Testasäcken werden hier auch verschiedene Ausbildungen von Kelch- Kronen-, Trag- und Deckblättern erfasst, sofern sie wenigstens um das Doppelte breiter oder länger als die eingeschlossene Germinule sind bzw. sich durch ihre abgeflachte Form von dieser stark abheben (z. B. Flügel an Utriculi [*Carex*]), Perigonblätter [u. a. *Rumex*]). Diese Bildungen werden auch in der Rubrik „Zusätzliche Hüllstrukturen“ berücksichtigt. Eine zweifache Aufnahme erschien sinnvoll, um eine Unterscheidung von den die Germinule eng umschließenden Hüllen (z. B. Achsenbecher bei *Alchemilla*) zu ermöglichen.

Gestreckte Fortsätze (H)

Def.: >alle Bildungen, die sich vom kompakten Teil der Germinule durch ihre gestreckte Form deutlich abheben<

Der Begriff umfasst alle Typen von stark verlängerten Strukturen, u.a. Haare (auch mehr oder weniger gekräuselte), Grannen, Dornen (auch gekrümmte), Borsten, langgestreckte Griffel, Achsenssegmente, Schnäbel (incl. Utriculus-Schnäbel), Pappi. Eingeschlossen in den Terminus sind weiterhin lange, zugespitzte Kelchzähne (z. B. *Trifolium*). Im Gegensatz zu den flächigen Anhängen werden die gestreckten nicht noch einmal bei den „zusätzlichen Hüllstrukturen“ geführt.

Zusätzliche Hüllstrukturen (B)

Def.: >alle nicht zur Frucht im hier verwendeten Sinne gehörenden Bildungen, welche die Germinule mehr oder weniger umhüllen<

Es handelt sich um verschiedenartige Ausprägungen persistenter, die Germinule zumindest basal umschließender Kelch- oder Kronblätter (z. B. *Trifolium*), um becherförmige Bildungen des Kelchs und des Achsengewebes (z. B. *Agrimonia*) sowie um hüllen- oder sackartige Strukturen aus Deck-, Trag- oder Vorblättern (z. B. Deckspezle der *Poaceae*, Utriculus bei *Carex*, Vorblatt bei *Atriplex*). Ausgeschlossen sind haar- und borstenförmige Kelchbildungen, die als gestreckte Anhänge erfasst werden.

3.5 Metrische Angaben

In diesem Merkmalskomplex werden, wiederum schwerpunktmäßig für die Germinulen, sowohl Angaben zur Länge, Breite und Dicke als auch zum Gewicht aufgeführt. Sofern möglich erfolgte ergänzend dazu die Erfassung von Größen- und Gewichtsangaben für die entsprechenden Diasporen. Diese liegen bei einem Großteil der Arten, z. B. bei den meisten Streu- und Zerfallfrüchten, auf Grund der Übereinstimmung von Diaspore und Germinule ohnehin vor. Ferner konnten im Rahmen eigener Untersuchungen sowie der Literaturlauswertung für viele weitere Arten auch Informationen zu metrischen Werten von Diasporen zusammengetragen werden, die nicht den Germinulen entsprechen. Wegen fehlender Literaturangaben insbesondere für Breite und Dicke gingen dabei oft nur die eigenen Messungen in die Datenbank ein. Somit wurden über den ursprünglichen inhaltlichen Rahmen hinaus zahlreiche Erhebungen durchgeführt, die allerdings noch längst nicht den Anspruch auf Vollständigkeit erheben können. Die Präsentation dieser Daten erschien dennoch als sinnvoll, da in zahlreichen neueren Untersuchungen, z. B. zur Populationsbiologie oder zum Bodensamenvorrat, der Größe bzw. dem Gewicht von Ausbreitungs- und Keimungseinheiten eine Schlüsselrolle zugesprochen wird.

Für alle berücksichtigten Arten erfolgt in der Spalte „Mittel“ der entsprechenden Dimension bzw. zum Gewicht eine Eintragung. Bei dieser kann es sich um einen zumeist aus der Literatur übernommenen Einzelwert handeln oder um einen tatsächlichen Mittelwert beim Vorliegen eigener Messungen bzw. mehrerer Literaturangaben. In solchen Fällen werden weiterhin der sich aus allen verfügbaren Daten ergebende Minimum- und Maximumwert aufgeführt. Die Angabe von Länge, Breite und Dicke erfolgt grundsätzlich in Millimetern, für das Gewicht in Milligramm.

Als Länge wird generell die größte Dimension aufgefasst, auch wenn es sich dabei nicht um die mediane Achse beispielsweise durch das Hilum von Samen handelt (Germinulen im morphologischen Sinn breiter als lang z. B. bei verschiedenen *Caryophyllaceae*). Bei dreikantigen Samen bzw. Früchten (z. B. *Carex*-, *Polygonum*-Arten) wird der Wert der breitesten Seitenfläche für die Breite verwendet, der der beiden schmaleren wurde formal als Dicke deklariert, d. h. die beiden Achsen für Breite und Dicke stehen nicht rechtwinklig zueinander.

Bildet eine Art gestreckte, mehr oder weniger parallel zum Samen oder der Frucht verlaufende Anhänge aus, werden diese lediglich bei der Länge berücksichtigt, eine eventuell auftretende schwache seitliche Ausrichtung (z. B. bei Perigonborsten) wurde bei der Breitenmessung dann nicht beachtet. Deutlich zur Seite abstehende Haare oder Dornen (z. B. bei verschiedenen *Apiaceae*) fließen dagegen in die Breitenangabe mit ein.

Nährstoffreiche Bildungen sollen die Ausbreitung der Samen, Teilfrüchte oder Früchte durch Tiere fördern. Während die flächigen und gestreckten Anhänge zumeist nur einen geringen Einfluss auf das Gesamtgewicht haben, tragen die nährstoffreichen Anhänge zum Teil beträchtlich zum Gewicht bei. Häufig werden sie im Zuge der Ausbreitung gefressen, oder sie lösen sich nach einer gewissen Zeit ab, trocknen ein oder werden mikrobiell zersetzt, woraus sich mitunter erhebliche Gewichtsunterschiede zwischen Diasporen und Germinulen ergeben (außerdem durch längeren Aufenthalt an trockenen Standorten bzw. durch Lagerung bei Germinulen z. T. deutliche Gewichtsabnahmen). Ähnliche Unterschiede können sich aufgrund der häufig vergleichsweise großen Ausmaße der nährstoffreichen Bildungen auch bezüglich der Länge oder Breite ergeben.

Bei Arten mit nährstoffreichen Bildungen wurden daher nur dann Größen- und Gewichtsangaben für die Diasporen aufgenommen, wenn entweder selbst frisches Material untersucht werden konnte oder in der Literatur der eindeutige Bezug auf die Diaspore erfolgte. Für die Germinulen wird, sofern Daten vorhanden, sowohl das Gewicht mit als auch ohne Elaiosom angegeben (Werte ohne Elaiosom durch Vermerk „wahr“ in Spalte Einschränkung gekennzeichnet; siehe unten). Eine Unterscheidung der Größenwerte für Diaspore und Germinule erfolgte nicht, wenn die nährstoffreiche Bildung auf Grund ihrer Form und Ausdehnung (mantelartig, eng anliegend und dünn [z. B. *Vicia* spp.]; sehr klein [z. B. *Euphorbia platyphylla*]) oder ihrer Lage (in einer Höhlung und deswegen höchstens schwach austretend) nur unwesentlich zur Gesamtgröße beiträgt.

Auch bei fragilen gestreckten oder flächigen Anhängen bzw. Hüllbildungen ist eine zumindest teilweise Zerstörung im Zuge der Ausbreitung oder der Verankerung am Boden möglich. Sofern Informationen vorliegen bzw. eine Differenzierung sinnvoll erschien, werden deshalb auch hier für die Germinule Größe und Gewicht sowohl mit entsprechendem Anhang bzw. Hülle als auch ohne angegeben. Durch die Gegenüberstellung beider Werte ist eine Einschätzung der Bedeutung bzw. Wirksamkeit eines Anhangs möglich, außerdem können konkretere Aussagen über den Anteil von Embryo und Endosperm getroffen werden. Im Interesse solcher Erkenntnisse wurden beispielsweise auch für einige Teilfrüchte mit dauerhaften Kelchblättern (z. B. *Eryngium* spp.) Angaben nur für die Teilfrucht in die Datenbank aufgenommen, obwohl diese nicht als Keimungseinheit in Betracht kommen (als Germinulentypp dementsprechend nicht erwähnt).

Die obigen Ausführungen über unterschiedliche Merkmalsausprägungen machen eine Spezifizierung der metrischen Werte von Größe und Gewicht für Verbreitungs- und Keimungseinheiten erforderlich. Aus diesem Grund wurde das Feld „Einschränkung“ eingeführt. Die Einschränkung ist als „wahr“ (im Sinne von zutreffend) gekennzeichnet, wenn sich die Werte auf Diasporen und Germinulen mit variabler und im konkreten Fall fehlender Ausbildung von Anhängen (insbesondere Grannen) beziehen oder auf solche ohne leicht abfallende, leicht entfernbare bzw. leicht zersetzbare, häutige oder fädig-dornige Strukturen (z. B. Elaiosom, Hautflügel, Grannen, Dornen). Wichtig ist dabei der ausschließliche Bezug auf die als Diaspore oder Germinule deklarierte Struktur (Frucht mit Zusatzbildung, Frucht, Teilfrucht, Same). Von dieser wurden also Teile nicht gemessen, die z. B. bei der Keimung vermutlich nicht mehr vorhanden (u. a. Elaiosom) oder bezogen auf die Keimlingsentwicklung ohne besondere Relevanz sind (u. a. Granne) bzw. fal-

sche Vorstellungen über Samengröße, Endospermmenge etc. hervorrufen. Solche metrischen Werte ergänzen die Angaben für die vollständigen als Verbreitungs- oder Keimungseinheit ausgewiesenen Strukturen (Kennzeichnung als „falsch“ im Sinne von keine Einschränkung) und sollen vor allem den spezifischen Belangen der Keimungsbiologie Rechnung tragen.

3.6 Anmerkungen zu ausgewählten Familien

Asteraceae

Bei einem Großteil der Arten bleibt bei Fruchtreife der Kelch (Pappus) mit der Frucht (Achäne) verbunden und bildet zusammen mit ihr die generative Diaspore (= Frucht mit Zusatzbildung). Der Pappus kann in Form, Beschaffenheit und Persistenz bei den einzelnen Arten sehr verschieden sein. Zumeist ist er als ein sich zur Reife vergrößernder Haarkranz ausgebildet und wird dann in der Datenbank dem Merkmalskomplex der gestreckten Anhänge zugeordnet, auch wenn es sich um wollig-gekräuselte Pappi handelt (z. B. bei *Senecio viscosus*). In einigen Gattungen ist der Pappus als mehr oder weniger deutliches saumartiges Krönchen entwickelt und wird in solchen Fällen als flächiger Anhang eingestuft (z. B. *Tanacetum*).

Sofern durch eigene Beobachtungen oder Literaturangaben eindeutig ein rasches Ablösen oder Zerfallen des Pappus belegt ist, wird als Diaspore sowohl die Frucht mit als auch ohne Pappus angegeben, als Germinule jedoch nur die Frucht (z. B. *Onopordum*, *Erigeron*). Bei persistenten, gut anhaftenden Pappi erfolgt dagegen für die Germinule die Angabe von Frucht und Frucht mit Zusatzbildung, während als Diaspore nur letztgenannte Struktur angesehen wird.

Für zahlreiche Arten liegen Hinweise vor, dass Scheiben- und Randblüten eines Blütenstandes (Köpfchen, Körbchen) verschieden gestaltete Achänen ausbilden (u. a. *Picris*, *Senecio*). Im Falle von *Anthemis tinctoria* und *Tripleurospermum maritimum* wurden die in KYN-CLOVA (1970) publizierten Angaben in der Datenbank bei den Eintragungen zum Heteromorphismus nicht berücksichtigt, da die Unterschiede zwischen den Ausprägungen nur minimal sind.

Bemerkenswert ist bei den *Asteraceae* die Vielzahl der möglichen Ausprägungsformen bei den heteromorphen Arten. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurde daher in dieser Familie (mit Ausnahme von *Calendula*, vgl. unten) lediglich zwischen Scheiben- und Randfrucht differenziert, ohne näher auf die spezifischen Unterschiede einzugehen. Zum Teil lassen diese sich anhand der Angaben zum Germinulentyp oder zu den Anhangsgebilden bzw. Hüllstrukturen ableiten. Mitunter äußern sich die Unterschiede jedoch auch in hier nicht erfassten Merkmalen, wie z. B. der Form, Farbe oder Behaarung.

Bei den bezüglich der Frucht stark heteromorphen *Calendula*-Arten wird zwischen folgenden Typen unterschieden: geflügelte Raupenfrucht, Raupenfrucht, Hakenfrucht und Kahnfrucht. Diese weisen allerdings zumeist eine große Variationsbreite und mitunter fließende Übergänge auf (vgl. HILGER & REESE 1982). Während in der Datenbank eine Differenzierung der Früchte hinsichtlich der Morphologie vorgenommen wurde, erschien die Angabe von Größen und Gewichten nicht als sinnvoll. Zum einen erfolgt in der Literatur nur zum Teil eine Zuordnung der Messdaten zu den morphologischen Typen, zum anderen konnten nur wenige eigene Messungen an *Calendula*-Material durchgeführt werden, so dass die zurzeit verfügbaren Daten sicherlich nicht die hohe phänotypische Plastizität der Achänenmerkmale bei *Calendula* widerspiegeln würden.

Chenopodiaceae

In dieser Familie ist der vorherrschende Fruchttyp die Nuss, welche zumeist eingeschlossen in das Perigon oder in Vorblätter verbreitet wird (= Frucht mit Zusatzbildung). Für einige Arten ist durch eigene Beobachtungen bzw. durch Literaturangaben belegt, dass die Früchte und z. T. auch die Samen bereits an der Mutterpflanze sehr leicht freigesetzt werden und die einzigen Diasporen- bzw. Germinulentypen darstellen (z. B. *Chenopodium hybridum*, *Ch. polyspermum*). Für den überwiegenden Teil der Arten mit eingeschlossenen Früchten liegen leider keine konkreten Informationen darüber vor, inwieweit Perigon oder Vorblätter bis zur Keimung erhalten bleiben. Daher wird in solchen Fällen sowohl die Frucht mit als auch ohne Hüllbildungen als mögliche Keimungseinheit aufgeführt.

Die Familie zeichnet sich durch einen vergleichsweise hohen Anteil von Arten mit heteromorphen Samen bzw. Früchten aus. Dies bedingt die teilweise große Anzahl möglicher Typen bei den Germinulen. Zur Codierung der einzelnen Morphotypen vergleiche Tabelle 1.

Das Perikarp der Nuss hat zum Teil keinen festen Kontakt zum Samen und ist mitunter nur sehr dünnhäutig ausgebildet. Dadurch löst es sich relativ leicht ab bzw. ist leicht entfernbar. In diesen Fällen wird als Germinule der Samen statt der Frucht angegeben (z. B. *Chenopodium* pp., *Kochia*, *Bassia*, *Salicornia*, *Suaeda*). Auf Grund der äußerst geringen Größenunterschiede bei diesen Arten zwischen Same und Frucht sind die metrischen Werte für beide gleichgesetzt worden.

Cyperaceae

Als Diaspore fungiert in dieser Familie zumeist eine Frucht mit Zusatzbildung. Letztere kann z. B. ein Tragblatt (Utriculus bei *Carex*) oder ein borstenförmiges Perigon sein. Bei Arten mit leicht abfallenden oder nur fakultativ ausgebildeten Borsten wird sowohl die Frucht als auch die Frucht mit Zusatzbildung für Diaspore und Germinule angegeben (z. B. *Eleocharis palustris*). In einigen Fällen sind diese Borsten kürzer als die Frucht, wodurch die Größenangaben für die Frucht mit und ohne Perigon identisch sind (*Schoenoplectus* pp.).

Fabaceae

Der Grundtyp der Frucht in dieser Familie ist die Hülse, die sehr verschiedene Abwandlungen, z. B. bezüglich der Form, der Samenzahl und der Samenfreisetzung, erfahren kann. Wenn in der Literatur widersprüchliche Angaben zur Öffnungsweise der Frucht zu finden sind oder eine als Schließfrucht bezeichnete Frucht sich sehr spät doch noch öffnen kann, werden sowohl Same als auch Frucht bzw. Frucht mit Zusatzbildung als Diasporen- bzw. Germinulentypen genannt (u. a. *Trigonella*, *Melilotus*, *Medicago*). Bei den Vertretern der beiden letztgenannten Gattungen ist der Kelch vergleichsweise klein und unbedeutend, die Länge der Frucht mit Zusatzbildung ist deswegen nicht von der Fruchtlänge verschieden.

Innerhalb der Gattung *Trifolium* wurde für alle Arten mit Ausnahme von *T. melilotus-ornithopodioides* die Frucht mit Zusatzbildung als Diaspore angenommen (vgl. u. a. ZOHARY & HELLER 1984). Sofern eine artspezifische und zuverlässige Information über das regelmäßige Aufspringen der Frucht bzw. über deren sehr dünnhäutige Beschaffenheit oder vergängliche Struktur vorliegt, wird als Germinulentyp lediglich der Same angegeben (z. B. *T. resupinatum*, *T. arvense*). Bei allen übrigen Arten werden Same, Frucht und Frucht mit Zusatzbildung, nicht aber der Fruchtstand als mögliche Keimungseinheit eingestuft.

Poaceae

Als Diaspore fungiert in dieser Familie in den meisten Fällen die Spelzfrucht, d. h. die von Deck- und Vorspelze umschlossene Karyopse, welche als Frucht mit Zusatzbildung klassifiziert ist. Ebenfalls zu diesem Typ werden einblütige Ährchen (= Spelzfrucht mit Hüllspelzen) gezählt. Dadurch ist eine Differenzierung gegenüber den als Teilfruchtstand eingestuftem mehrblütigen Ährchen möglich, zu denen auch Ährchen mit lediglich einer fertilen und ein bis mehreren sterilen Blüten gerechnet werden. Mitunter stellt auch die Karyopse selbst eine oder die einzige (z. B. bei *Glyceria*) Diaspore dar. Da über die Persistenz der Hüllbildungen bzw. die Wahrscheinlichkeit der Freisetzung der Frucht kaum Informationen vorliegen, werden, sofern nicht anders belegt, als Germinule sowohl alle als Diaspore nachgewiesenen Strukturen als auch die Karyopse angegeben. Ausgenommen sind aus formalen Gründen lediglich die Ährchenverbänden entsprechenden Teilfruchtstände von *Bothriochloa*, *Hordeum* und *Tragus*.

Bei den Süßgräsern sind zum Teil an den Spelzfrüchten mehr oder weniger lange Grannen entwickelt, mitunter sind auch nur kurze Grannenspitzen ausgebildet. Bei den Längenangaben für die Diasporen bezieht sich der Messwert auf die gesamte Spelzfrucht einschließlich der Granne bzw. Grannenspitze. In der Regel lässt sich nicht mit Sicherheit sagen, ob bzw. inwieweit diese an der Keimungseinheit erhalten bleiben. Daher wird für die Germinule die Länge der Spelzfrucht mit und ohne Granne ausgewiesen (Kennzeichnung in Spalte „Einschränkung“). Sofern eine Grannenspitze deutlich von der Spelze abgesetzt ist und ihre Länge exakt ermittelbar war, erfolgt auch hier eine differenzierte Größenangabe, d. h. mit und ohne Grannenspitze. Sofern bekannt, wird bei Arten, die nicht regelmäßig eine Granne ausbilden, sowohl für die Diaspore als auch für die Germinule die Länge der Spelzfrucht mit und ohne Granne bzw. Grannenspitze angegeben.

3.7 Auswertung

Die Abb. 1 vermittelt einen Überblick über die Verteilung der Fruchttypen bei 3445 in diesem Teil der Datenbank berücksichtigten Samenpflanzen. Ersichtlich ist, dass sich die überwiegende Zahl der Arten ausschließlich oder auch auf generativem Wege durch Frucht- und damit Samenbildung vermehrt. Lediglich für 0,7 % der erfassten Arten ist in Deutschland eine ausschließlich vegetative Fortpflanzung bekannt. Der Anteil an Streufrüchte (Balg, Schote, Hülse, Kapsel, auch Sammelbalg) bzw. trockene Schließfrüchte (Nüsse i. w. S., incl. Sammelnussfrüchte) entwickelnden Samenpflanzen ist relativ hoch. Zum Teil ist dies auf die vergleichsweise große Artenzahl bestimmter Familien zurückzuführen. So tragen z. B. zum Anteil der Nussfrüchte besonders die zahlreichen, Karyopsen bzw. Achänen bildenden *Poaceae* bzw. *Asteraceae* bei. Die Ausbildung mehr oder weniger fleischig-saftiger Fruchttypen (Beere, Steinfrucht, Sammelsteinfrucht, -beere, Pomum) spielt dagegen nur eine untergeordnete Rolle.

Die Abb. 2 stellt für jeweils 3 531 Samen- und Farnpflanzen Deutschlands die prozentuale Verteilung der in dieser Datenbank ausgewiesenen Diasporen- bzw. Germinulentypen dar. Die wesentlichen Unterschiede im Typenspektrum beider generativer Einheiten ergeben sich durch das Entfernen bzw. den Zerfall von fleischigen oder hinfalligen Fruchtschichten und -teilen im Zuge der Ausbreitung. Dadurch sind bei den Germinulen u. a. die prozentualen Anteile von Sammelfrüchten und Früchten mit Zusatzbildungen zugunsten von Früchten ohne weitere Hüllbildungen und Samen deutlich erniedrigt. Weiterhin ist darauf z. B. auch das Auftreten der neuen Typen „Fruchtteil“ und „Früchtchenteil“ bei den Germinulen zurückzuführen.

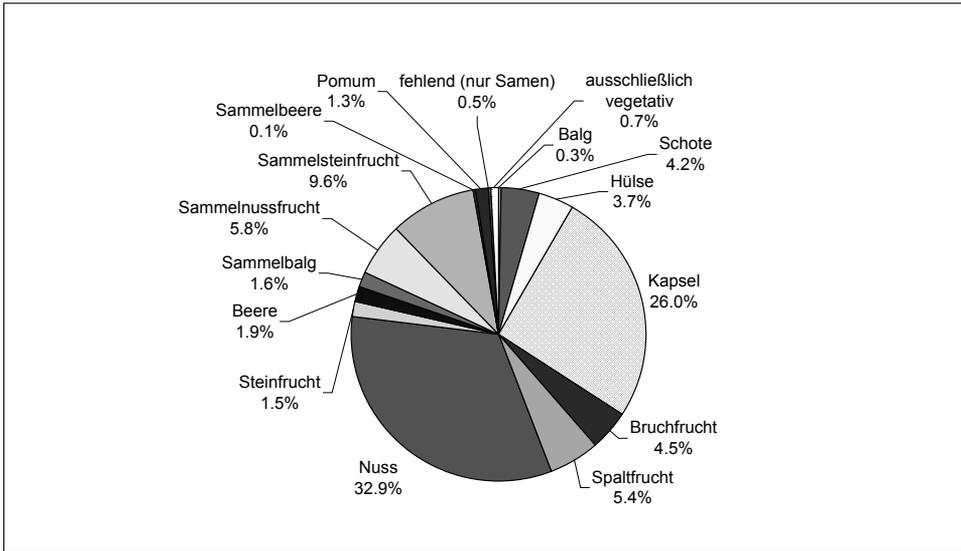


Abb. 1: Prozentuale Verteilung der Fruchttypen von Farn- und Samenpflanzen Deutschlands.
Proportion of the different fruit types of vascular plants in Germany.

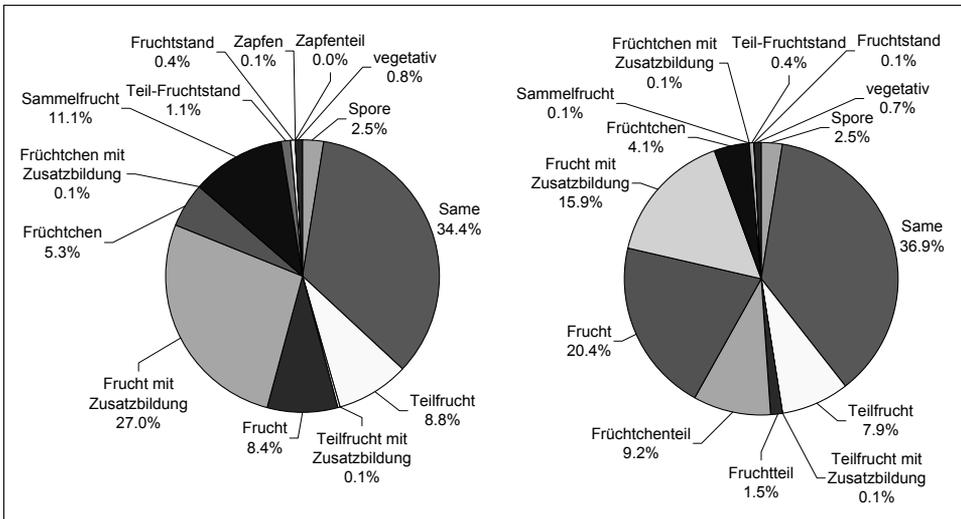


Abb. 2: Prozentuale Verteilung der Diasporentypen (links) und der Germinulentypen (rechts) der Farn- und Samenpflanzen Deutschlands.
Proportion of the different types of diaspores (left) and germinules (right) of vascular plants in Germany.

Die Häufigkeitsverteilung der dekadisch logarithmierten Germinulengewichte gibt Abbildung 3 wieder. Die meisten Germinulen haben ein Gewicht von weniger als 1 mg, wobei insgesamt die Anzahl der sehr leichten Germinulen weitaus höher ist, als die der sehr schweren

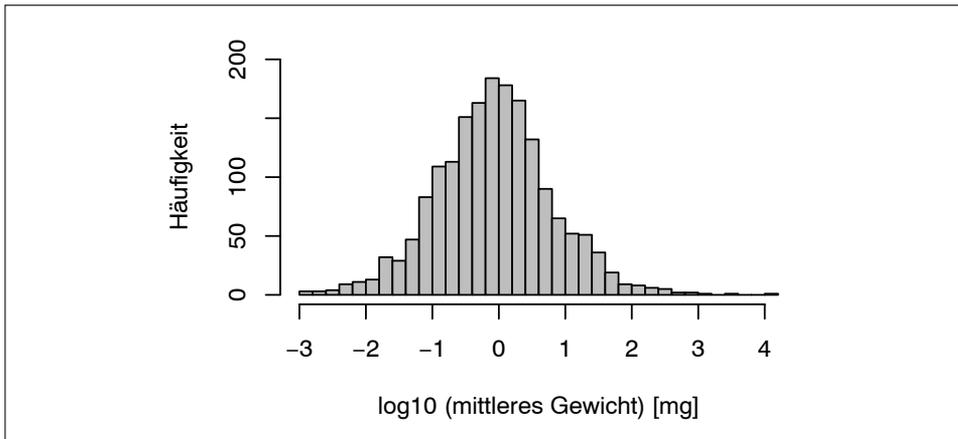


Abb. 3: Häufigkeitsverteilung der Germinulengewichte (dekadisch logarithmiert) von Gefäßpflanzen der deutschen Flora.

Histogram of germinule weights (log-transformed) of the German vascular flora.

(beachte Transformation!). Die Verteilung weicht signifikant von einer log-Normal-Verteilung ab. Dies bedeutet, dass die Gewichtsverteilung nicht durch komplexe stochastische Prozesse erklärt werden kann, sondern zielgerichtete biologisch evolutionäre Prozesse die Germinulengewichte beeinflusst haben.

Danksagung

Die Erfassung und Beurteilung Tausender Daten wurde auf vielfältige Weise durch Einzelpersonen und Institutionen unterstützt. Besonderer Dank gebührt Herrn M. DILGER, Dresden für die Bereitstellung von zahlreichen Belegen aus seiner Privatsammlung sowie den Herren Dr. M. BALTISBERGER, Zürich (*Ranunculus*), Dr. S. BRÄUTIGAM, Görlitz (*Hieracium*), Dr. K. KAPLAN, Metelen, (*Saxifraga*), Dr. J. KRUSE, Gatersleben (*Allium*), Prof. Dr. V. MELZHEIMER, Marburg (*Ranunculus*), M. BREITFELD, Markneukirchen (*Callitriche*), Prof. Dr. M. SCHNITTLER, Greifswald (*Carex*), Prof. Dr. H. SCHOLZ, Berlin (*Poaceae*), Mag. Dr. W. STARMÜHLER, Graz (*Aconitum*), Prof. Dr. Dr. H.E. WEBER, Vechta (*Rubus*) Dr. R. WISSKIRCHEN, Remagen (*Polygonaceae*), P. WOLFF, Saarbrücken (*Hydrilleen*).

Botanische Gärten folgender Einrichtungen haben freundlicherweise Samen oder Früchte bereitgestellt: Botanischer Garten Berlin-Dahlem, Humboldt-Universität Berlin, Universität Bonn, Technische Universität Braunschweig, Palmengarten Frankfurt/M., Universität Gießen, Universität Göttingen, Universität Halle/S., Universität Hohenheim, Universität Jena, Universität Kiel, Universität Leipzig, Universität Marburg, Universität München, Universität Regensburg, Forstbotanischer Garten Tharandt der Technischen Universität Dresden, Universität Tübingen, Universität Ulm. Für die Benutzung von Belegmaterial sei den Verantwortlichen der Herbarien der Universitäten Halle/S. und Leipzig gedankt.

Literatur:

BÄSSLER, M.; JÄGER, E. J. & WERNER, K. (1996): Exkursionsflora von Deutschland. Bd. 2 Gefäßpflanzen. 16. Aufl. – Jena (Fischer).

- BERGGREEN, G. (1981): Atlas of seeds and small fruits of Northwest-European plant species (Sweden, Norway, Denmark, East Fennoscandia and Iceland) with morphological descriptions. part 3 – Swedish Museum of Natural History, Stockholm.
- BONN, S. & POSCHLOD, P. (1998): Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. – Wiesbaden (Quelle & Meyer).
- BROUWER, W. & STÄHLIN, A. (1975): Handbuch der Samenkunde. – 2. Aufl., Frankfurt/M. (DLG).
- FRANK, D. & KLOTZ, S. (1990): Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. – Wissenschaftliche Beiträge der Martin-Luther-Universität Halle P41.
- GRIME, J.P., HODGSON, J.G. & HUNT, R. (1988): Comparative Plant Ecology: A functional approach to common British species. – London (Unwin Hyman).
- HANF, M. (1990): Ackerunkräuter Europas mit ihren Keimlingen und Samen. 3. Aufl., BLV München, DLG-Verl. Frankfurt/M., Landwirtschaftsverlag Münster-Hiltrup, Österr. Agrarverlag Wien, Bugra Suisse Wabern-Bern.
- HEINISCH, O. (1955): Samenatlas der wichtigsten Futterpflanzen und ihrer Unkräuter. – Berlin, Dt. Akad. D. Wiss. zu Berlin.
- HEGL, G. (Begr.; 1906 ff): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. – 1.-3. Aufl., München, Berlin.
- JÄGER, E. J. & WERNER, K. (2002): Exkursionsflora von Deutschland. Bd. 4 Gefäßpflanzen: Kritischer Band. 9. Aufl. – Heidelberg, Berlin (Spektrum).
- Journal of Ecology (1943 ff): Biological Flora of the British Isles.
- KLEYER, M. (1995): Biological traits of vascular plants. A database. – Arbeitsberichte Inst. Landschaftsplanung u. Ökologie Univ. Stuttgart N.F. 2: S. 1-23.
- KYNČLOVA, M. (1970): Comparative Morphology of Achenes of the Tribe *Anthemideae* Cass. (Family *Asteraceae*) and its Taxonomic Significance. – Preslia 42: S. 33-53.
- LINDACHER, R. (1995): PHANART – Datenbank der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel. Zürich, 125
- POSCHLOD, P., BONN, S., KIEFER, S., FISCHER, S., FUCHS, A., JACKEL, A.-K., LILIENTHAL, D. & TRÄNKLE, U. (1997): Die Ausbreitung von Pflanzenarten und –populationen in Raum und Zeit am Beispiel der Kalkmagerrasen Mitteleuropas. – Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 9: S. 139-157.
- SCHOLZ, H. (1978): Synaptospermie und Heterodiasporie in der Gattung *Bromus* (*Gramineae*). – Willdenowia 8: S. 341-350.
- SPJUT, R.W. (1994): A systematic treatment of fruit types. – Memoirs of the New York Botanical Garden 70: S. 1-182.
- STRASSBURGER (Begr.): Sitte, P., Ziegler, H., Ehrendorfer, F. & Bresinsky, A. (1998): Lehrbuch der Botanik für Hochschulen – 34. Aufl., Stuttgart, Jena, New York (Fischer).
- TUTIN, T.C. & HEYWOOD, V.H. (1964 ff): Flora Europaea. – Vol. 1-5, Cambridge (Cambridge University Press).
- ULBRICH, E. (1928): Biologie der Früchte und Samen (Karpobiologie). – Berlin (Springer).
- VAN DER PIJL, L. (1982): Principles of Dispersal in Higher Plants. – 3. Aufl., Berlin (Springer).
- WAGENITZ, G. (1997): Wörterbuch der Botanik. – Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm (Fischer).
- WILSON, M.F. (1992): The Ecology of Seed Dispersal. – In: FENNER, M. (ed.): Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities. Wallingford: CAB International, S. 61-85.
- ZOHARY, M. & HELLER, D. (1984): The Genus *Trifolium*. – The Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem.

Anschrift der Verfasserin:

Berit Otto
 Edvard-Grieg-Weg 9
 06124 Halle/S.