

## Ameisenausbreitung von *Thesium rostratum* Mert. & Koch (Santalaceae) in der Pupplinger Au

Von C. Erbar und P. Leins, Heidelberg

### Zusammenfassung

*Thesium rostratum* (Santalaceae) ist eine Myrmecochore. Die Früchte verfügen zwar über kein spezielles Elaiosom, sondern besitzen ein das gesamte unterständige Ovar umgebendes fleischiges Exokarp, das den Ameisen als Nahrung dienen kann. Vor Fraß geschützt bleibt der „nackte“ (Testa freie) Samen durch einen harten Steinkern, der aus dem Mesokarp hervorgeht. Das Endokarp, welches anfänglich stark entwickelt und parenchymatisch ausgebildet ist, löst sich während der Entwicklung des „nackten“ Samens auf. Individuen von *Formica cunicularia*, einer Ameisen-Art, die sich nur gelegentlich von Pflanzenteilen ernährt, wurden im Sommer 1999 in der Pupplinger Au beim raschen (fast panikartigen) Abtransport der gerade abgefallenen Früchte beobachtet. Über das weitere Schicksal der ins Nest transportierten Früchte können keine Angaben gemacht werden. Es ist jedoch davon auszugehen, daß beim Verzehr des saftigen Exokarps der harte, den Samen umgebende Mesokarp-Steinkern nicht zerstört wird.

### Summary

*Thesium rostratum* (Santalaceae) is a myrmecochorous plant. The fruits developing from an inferior ovary do not bear a special elaiosome but have a fleshy exocarp that can be eaten by ants. The single seed without a testa is protected by a hardened mesocarp. The initially fully developed endocarp dissolves during the ripening of the seed. Perhaps the dissolving endocarp is nutrient to the developing endosperm. Individuals of *Formica cunicularia*, an ant species that sparsely depends on plant nutrient, were observed in the Pupplinger Au (lower terrace of the Isar river near Wolfratshausen, Bavaria) in summer 1999 transporting very quickly the fruits just detached from the plant. We have no information about the further fate of the fruits within the nest. Nevertheless, we can assume that the hardened mesocarp enclosing the seed is not harmed through feeding on the fleshy exocarp.

### Einleitung

Pflanzen und Ameisen – mit keiner anderen Insektengruppe stehen Blütenpflanzen in so vielfältigen Beziehungen. Bei den Fraßbeziehungen sind die Blattschneiderameisen das faszinierendste Beispiel seitens der Ameisen. Bei den fleischfressenden Pflanzen stellen die Ameisen einen wesentlichen Anteil der Beutetiere (bis zu 30%, ZIZKA 1990). Diesen Feindbeziehungen stehen die mutualistischen Beziehungen gegenüber, die sowohl für die Ameisen als auch für die Pflanzen von Vorteil sind. Die Mutualismen lassen sich in vier Kategorien einteilen, in denen die Ameisen Pflanzen mit wichtigen Nährstoffen versorgen (Myrmecotrophie), Pflanzen vor Fraßschädlingen schützen (Myrmecophylaxis), Pflanzen bestäuben (Myrmecophilie) und pflanzliche Diasporen ausbreiten (Myrmecochorie). Die Leistungen der Ameisen stellen für die Pflanzen die Lösung der Probleme dar, die sich aus ihrer Ortsgebundenheit ergeben. Als Gegenleistung erhalten die Ameisen von den Pflanzen Nistraum (Wohnung) und/oder Nahrung.

Diasporen-Ausbreitung durch Ameisen ist außerordentlich häufig. Daß Ameisen Samen und Früchte sammeln, steht schon in den Sprüchen Salomons. 30–40% der Arten in der Krautschicht von Wäldern der kühl-gemäßigten Breiten haben durch Ameisen ausgebreitete Samen oder Früchte. Etwa 300

myrmecochore Arten sind aus den gemäßigten Breiten bekannt (SERNANDER 1906, BUCKLEY 1982, BEATTIE 1983). In unseren Wäldern finden sich unter den Myrmecochoren hauptsächlich Frühjahrsblüher, z. B. die Haselwurz *Asarum europaeum* (Aristolochiaceae), Ranunculaceen wie das Leberblümchen *Hepatica nobilis* oder das Scharbockskraut *Ranunculus ficaria*, die Lerchensporne (*Corydalis*, Fumariaceae) und die Veilchen. Myrmecochorie ist noch viel häufiger in den trockenen Hartlaub-Buschwäldern Australiens und Südafrikas. 1500 bzw. 1000–1300 myrmecochore Arten sind hier beschrieben (BUCKLEY 1982, BOND & SLINGSBY 1984).

Die Diasporen besitzen in der Regel ein Anhängsel, das sog. Elaiosom, das den Ameisen als Nahrung dient; es enthält Fette und Zucker, aber auch Eiweiße und Vitamine. Je nach der morphologischen Natur der Diasporen sind auch die Elaiosomen von unterschiedlichster morphologischer Art (SERNANDER 1906, BRESINSKY 1963, LEINS 2000). Die Samen oder Früchte fallen von der Pflanze ab oder werden etwa durch autochore Mechanismen ausgestreut und dann mit dem Elaiosom von den Ameisen ins Nest getragen. Dort wird das Elaiosom entfernt und gefressen. Die Samen, deren Testa häufig durch die Bearbeitung durch die Ameisen eingeritzt wurde (was wahrscheinlich die Wasseraufnahme bei der Keimung erleichtert) werden dann auf den Abfallplätzen des Ameisenvolkes im Nestbereich deponiert.

Das System erscheint einfach: Nahrung gegen Ausbreitung von Diasporen, d. h. Entfernen der Samen von der Mutterpflanze. Warum investiert die Pflanze dann aber in einen so nährstoffreichen, für sie „teuren“ Futterkörper? Ausbreitung kann z. B. durch Wind „billiger“ erreicht werden. Wo liegt der selektive Vorteil? Wichtig ist die Frage nach dem Schicksal der Samen, nachdem diese die Mutterpflanze verlassen haben. Im Zusammenhang damit ist interessant, daß beispielsweise bei vielen Veilchen-Arten die Ameisen-Ausbreitung, wie oben angedeutet, mit Autochorie gekoppelt ist, so daß die Samen-ausbreitung in zwei Etappen erfolgt. Die Samen werden zunächst durch einen Quetschmechanismus aus den Kapseln herausgeschleudert und liegen dann über den Boden verstreut, zuweilen bis zu mehreren Meter von der Mutterpflanze entfernt. Bei anderen Veilchen-Arten wie auch beim Schneeglöckchen, Lerchensporn oder bei der Haselwurz werden einfach etwa durch Erschlaffen des Fruchtsaftes die Samen bei der Mutterpflanze eng zusammenliegend zum Abholen bereit gestellt. Samenhäufchen aber sind für Fraßfeinde, etwa kleine Nagetiere oder Vögel, interessanter als einzelne Samen. Feldversuche an Veilchen haben gezeigt, daß Ameisen einzeln liegende Samen genauso schnell und im gleichen Ausmaß wegtragen wie Samen, die in kleinen Gruppen zusammenliegen (BEATTIE & LYONS 1975). Das rasche Wegtragen mag in vielen Fällen den Samenverlust durch Prädatoren minimieren. Tatsächlich erhöht sich im Feldversuch beispielsweise bei der Samenhäufchen setzenden *Asarum canadense* der Prozentsatz der von Räubern gefressenen Samen bei Ausschluß von „wegtragenden“ Ameisen von unter 40% auf 70% significant (HEITHAUS 1981). Bei Myrmecochorie sind die ins Nest verfrachteten Samen vor weiterem Zugriff durch die Räuber gut geschützt, da die Ameisen ihr Nest verteidigen.

Ameisen vergrößern durch die Verschleppung der Diasporen nicht unbedingt die Distanz zur Mutterpflanze. Nicht das „wie weit“ ist entscheidend, sondern das „wohin“. Pflanzen, die in Ameisennestern keimen, sind im allgemeinen insgesamt kräftiger und haben ein besser ausgebildetes Wurzelwerk. Auch die Keimungsrate der Samen ist in Ameisennestern oft deutlich höher (CULVER & BEATTIE 1980, HANZAWA et al. 1988). Studien haben gezeigt, daß der Boden im Bereich von Ameisennestern sich vom umgebenden Boden unterscheidet und zwar als Folge der Tätigkeit der Ameisen. Ameisen verändern die chemische und physikalische Struktur des Bodens (LYFORD 1963, CULVER & BEATTIE 1978). Das Ameisennest ist damit in mehrfacher Sicht ein sicherer und zuverlässiger Ort für die Samen. Die Investition in eine gerichtete Ausbreitung lohnt sich also.

Insgesamt sind die Vorteile der Myrmecochorie auf der Pflanzenseite sehr komplex, aber die Ameisendienste beeinflussen stets die Fitness der Pflanzen im positiven Sinn (CULVER & BEATTIE 1980, BEATTIE 1983, 1985, BOND & SLINGSBY 1984). Der vermeintliche Nachteil einer Anhäufung von Samen der gleichen Art auf den „Mülldeponien“ kann im Sinne einer Keimlingskonkurrenz und einer daraus resultierenden (postzygotischen) Selektion eher als vorteilhaft angesehen werden (LEINS 2000).

Während einer Studentenexkursion am 2. Juni 1999 in die Pupplinger Au (Niederterrasse der Isar bei Wolfratshausen) fielen uns etwa 4 mm große Ameisen auf, die fast panikartig 8 mm große zitronengelbe Früchte davontrugen. Es handelte sich dabei um die Früchte von *Thesium rostratum* (Abb. 1), dem Schnabelfrüchtigen Leinblatt, für das HEGI (1909–1912) Vogelausbreitung vermutete; den einzigen Hinweis auf Ameisenausbreitung fanden wir bei MÜLLER-SCHNEIDER (1977). Die Diasporen tragen kein eigens dazu differenziertes Elaiosom, wie es etwa bei den bekannten myrmecochoren *Thesium*-Arten (*Thesium alpinum*, *Thesium ebracteatum*, *Thesium pyrenaicum*) am Übergang des unterständigen

Fruchtknotens zum Blütenstiel (SERNANDER 1906, HEGI 1909–1912) zu finden ist. Offensichtlich dient bei *Thesium rostratum* der gesamte äußere fleischige Teil der steinfruchtartigen Frucht als Nahrungsmittel. Die „aufgeregten“ Ameisen erwiesen sich als *Formica cunicularia*-Individuen (Abb. 2), eine Art, die sich wohl nur selten von Pflanzenteilen ernährt.

### Material und Methoden

Für die Untersuchungen entnehmen wir im Gelände einige wenige Einzelblüten bzw. junge Früchte, zwei reife Früchte und zwei Ameisen.

Die in FAA-fixierten Blüten wurden nach der bei uns üblichen Weise für die Untersuchung im Rasterelektronenmikroskop (Leitz AMR 1200B) vorbereitet (Entwässerung in Dimethoxymethan = Formaldehyddimethylacetal, Kritisch-Punkt-Trocknung, Aufkleben und Präparation, Goldbedampfung; siehe ERBAR & LEINS 1989).

Für die histologische Untersuchung diente eine aufsteigende Alkoholreihe der Entwässerung der Früchte, die über ein Infiltrationsmedium in ein Methacrylatharz eingebettet wurden (Kulzer Technovit 7100). Die mit einem Rotationsmikrotom hergestellten 6 µm dicken Schnitte wurden mit Toluidinblau angefärbt.

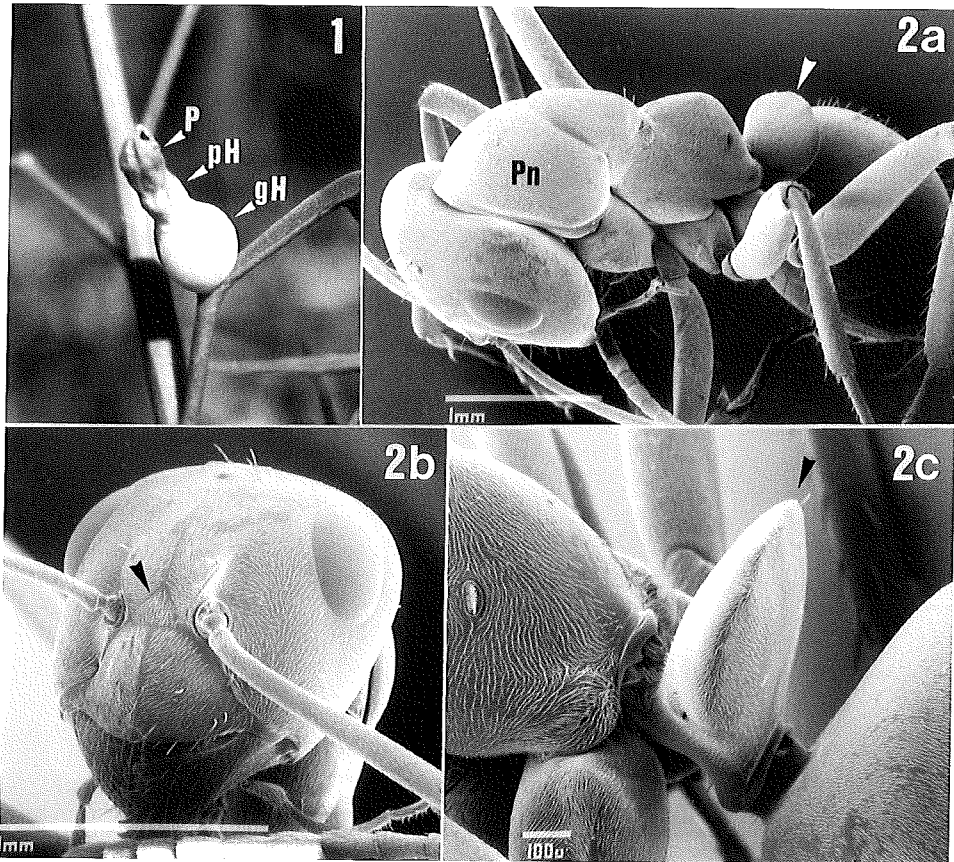


Abb. 1: Reife Frucht von *Thesium rostratum*; P = Perianth, pH = perigynes Hypanthium, gH = gynoceales Hypanthium (unterständiges Ovar). – Abb. 2a-c. REM-Aufnahmen von *Formica cunicularia*. Pn = Pronotum; Pfeile in 2a+c deuten auf das Stielchenglied (Petiolus); Pfeil in 2b weist auf das Stirnfeldchen.

## Vorkommen von *Thesium rostratum*

Die Santalacee *Thesium rostratum* Mert. & Koch hat von allen heimischen *Thesium*-Arten das kleinste Areal. Es erstreckt sich im nördlichen Alpenraum von der NO-Schweiz bis nach Salzburg und strahlt ins nördliche Alpenvorland aus, vor allem ins Lech- und Isargebiet. Dem Teilareal in den nördlichen Kalkalpen entspricht ein Areal in den südlichen Kalkalpen, das sich von Südtirol nach Kärnten hinzieht. Das Schnabelfrüchtige Leinblatt wächst zerstreut in lichten Kiefernwaldgesellschaften auf trockenen Kalkstein- oder Mergelböden, auf Moränen-Schottern und Kiesalluvionen (HEGI 1909–1912, PAUL 1938, MEUSEL et al. 1965).

## Anatomie des Ovars und der Frucht

Die Frucht entwickelt sich aus einem unterständigen Fruchtknoten, an welchem das für die Gattung *Thesium* charakteristische perigyne Hypanthium (Stamen-Perigontubus) und die Blütenhülle verbleiben (Abb. 1). Die Fruchtwand differenziert sich grob in drei Schichten: Eine äußere, die als Exokarp bezeichnet werden kann, ist insgesamt fleischig, besitzt eine durchgehende, von einer ansehnlichen Cuticula bedeckte Epidermislage, und darunter folgt ein saftiges, parenchymatisches, relativ großzelliges Gewebe, das nach innen zu mit etwa 2–3 Lagen kleinerzellig wird und übergeht in eine sklerenchymatische, als Mesokarp zu bezeichnende Schicht (Ex, Mes in Abb. 6–9). Bereits in jungen Stadien ist diese Schichtung angedeutet (Abb. 5a). Unter der sklerenchymatischen Schicht erstreckt sich ein zunächst mächtiges, nach der Befruchtung sich immer stärker auflösendes, großzelliges Endokarp (En in Abb. 5–7, 10d–f). In reifen Früchten sind von dieser Schicht nur noch spärlichste Reste zu erkennen (Abb. –9). Leitbündel befinden sich im innersten Bereich des Exokarps (Abb. 10d–f). Die Gliederung der Fruchtwand bei *Thesium rostratum* entspricht der bei *Thesium bavarum* (= *T. montanum*; SCHULLE 1933) sowie *Thesium alpinum* und *Thesium wightianum* (BHATNAGAR & AGARWAL 1961) beschriebenen.

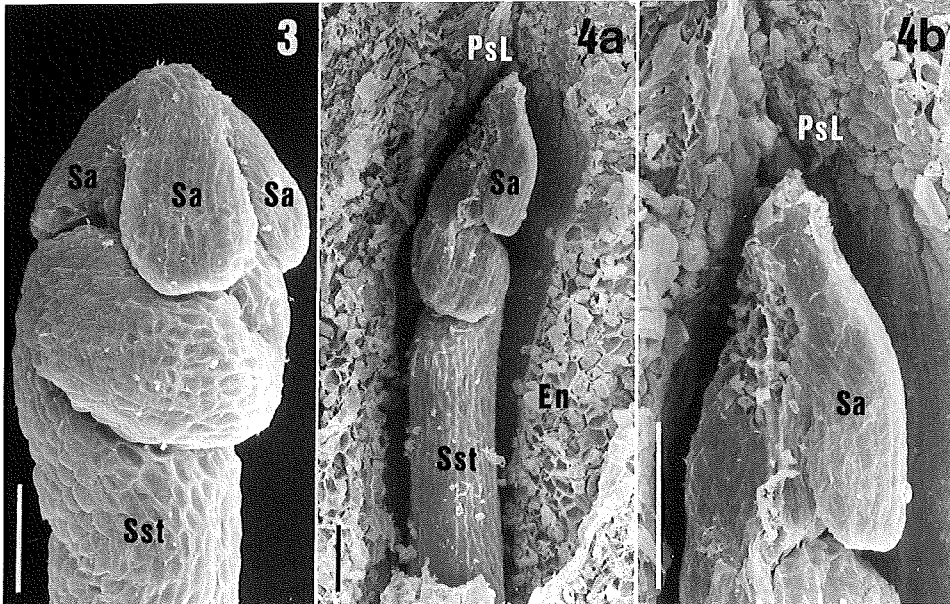


Abb. 3–4: *Thesium rostratum*, REM-Aufnahmen. – Abb. 3. Oberer Teil des freipräparierten Samentielchens mit S-förmiger Windung. – Abb. 4. Samentielchen im engen Lumen des Endokarps; b Ausschnitt aus a. – En = Endocarp, PsL = Pollenschlauchleitgewebe, Sa = Samenanlage, Sst = Samentielchen; der Maßbalken entspricht jeweils 100µm.

Wie es für die Gattung *Thesium* üblich ist, erhebt sich in den durch die Ausdehnung des Endokarps extrem engen Innenraum des unterständigen Ovars von der Basis her ein schmales Stielchen, das nach einer S-förmigen Biegung an seinem distalen Ende drei nach abwärts gerichtete Samenanlagen trägt (Abb. 3–6). Über den Samenanlagen ist die Spitze des Samenträgers verlängert und nimmt Kontakt mit einem Pollenschlauchleitgewebe im Griffelzentrum auf (Abb. 4–6). Die im Querschnitt dreieckige Form des Pollenschlauchleitgewebes (Abb. 10a–b) sowie das apikal zu einem Dreieck zusammenlaufende Gewebe des späteren Steinkarps (Mesokarp; Abb. 10c) lassen auf die wohl für die Gattung *Thesium* übliche Dreikarpelligkeit des Gynoeceums schließen.

Auch was die Samenentwicklung betrifft, zeigen sich bei *Thesium rostratum* (siehe auch RUTISHAUSER 1937) die für die ganze Gattung zu beobachtenden Besonderheiten (HOFMEISTER 1858, GUIGNARD 1885, SCHULLE 1933, FAGERLIND 1939, BHATNAGAR & AGARWAL 1961): Dazu gehören die Verlängerung und Einkrümmung des chalazalen Embryosackteils, in welchem sich die drei Antipoden auflösen und der weit in das Samenstielchen eindringt und damit die Versorgung des sich entwickelnden Endosperms übernimmt (Endospermaustorium). Zu Beginn der Endospermentwicklung trennt sich hier einer der Tochterkerne, welcher sich im chalazalen Embryosackteil befindet, durch eine Zellwand ab (Abb. 5). Der chalazale Abschnitt bleibt einzellig, und sein dem Nährgewebe zugewandter Bereich, der den Kern enthält, ist noch lange Zeit während der Fruchtentwicklung deutlich zu erkennen.

In der reifen Frucht findet sich nur ein entwickelter Samen. Dieser besitzt keine Samenschale und läßt nur einen schmalen Zwischenraum zwischen sich und dem Mesokarp frei (Abb. 8–9). Der Grund für die Nacktheit des Samens liegt darin, daß schon früh das Endosperm bei seiner Vergrößerung die Samenanlage (mit reduziertem Integument) verläßt (Abb. 5–6). Dadurch gelangt das Endosperm in das sich mehr und mehr auflösende Endokarp (Abb. 7, 10d–f), aus dem es sehr wahrscheinlich zusätzlich Nährstoffe, die seine mächtige Entwicklung ermöglichen, aufnimmt.

#### *Formica cunicularia* als Diasporenausbreiter ?

*Formica cunicularia* Latr. gehört zu den Formicinae, den Schuppenameisen. Das Stielchenglied (Petiolus), das sich zwischen Vorder- und Hinterkörper befindet, ist schuppenförmig ausgebildet (Abb. 2a, c). Bei der Gattung *Formica* ist das Stirnfeldchen über dem Kopffeld deutlich begrenzt und etwa rechtwinkelig (Abb. 2b). Durch die geringe Behaarung auf dem Pronotum (vorderer Bereich des 1. Thoraxsegments; Pn in Abb. 2a) unterscheidet sich *Formica cunicularia* von den sehr ähnlichen *Formica rufibarbis* und *Formica glauca*, die gleiche Habitate besiedeln (SEIFERT 1996).

Die planar bis montan verbreitete Art bevorzugt thermophile Graslandhabitate und baut meist einfache Erdnester, nur in höhergrasigen Lebensräumen hohe Erdhügel (SEIFERT 1996). *Formica cunicularia* ernährt sich wohl nur selten von Pflanzenteilen; allerdings ist bekannt, daß sie extraflorale Nektarien von *Vicia sativum* nutzt (DE BISEAU et al. 1997). Außerdem finden sich Angaben, daß sie Elaiosomen tragende Samen von *Viola hirta* und *Viola odorata* in ihr Nest transportiert (CULVER & BEATTIE 1980). Die sehr schnelle und visuell leistungsfähige Art ergänzt ihren Lebensunterhalt auch durch Gelegenheitsdiebstähle, bei denen langsamere Arten überrumpelt werden. Kurzzeitaufnahmen werden sehr schnell genutzt (SEIFERT 1996).

Wie wir beobachten konnten, wurden die reifen Früchte von *Thesium rostratum*, kaum daß sie von der Pflanze abgefallen waren, auch schon von *Formica cunicularia*-Individuen weggetragen und in ihre Erdnester gebracht. Wir konnten zwar über das weitere Schicksal der Früchte nichts in Erfahrung bringen, halten es aber für sehr unwahrscheinlich, daß die Samen, die in dem harten Mesokarp eingeschlossen sind, beim Abschälen des Exokarps zerstört werden. Hierzu fingen wir eine Ameise und sperrten diese zusammen mit einer reifen Frucht in ein Schnappdeckelgläschen ein. Nach Verzehr des saftigen Exokarps blieb der Steinkern unversehrt. Wir können also davon ausgehen, daß die Ausbreitung der *Thesium rostratum*-Früchte durch *Formica cunicularia*, vor allem durch die Schnelligkeit des Abtransports und dadurch Schutz vor Prädation, recht effizient ist.

Vielleicht spielte beim panikartigen Verhalten der Ameisen eine Rolle, daß nach dem starken Pfingsthochwasser des Jahres 1999, bei dem auch die höheren Bereiche der Pupplinger Au überflutet waren, die Nahrungsressourcen für die Ameisen begrenzt waren.

## Ricinolsäure als Anlockmittel für die Ameisen ?

Leider konnten wir im Exokarp unserer FAA-fixierten Früchte nicht den Nachweis von Fetten und Ricinolsäure erbringen; dazu müßte Frischmaterial sofort bearbeitet werden.

Fette sind üblicherweise in Elaiosomen reichlich vorhanden und oft wird auch die zu den ungesättigten Fettsäuren zählende Ricinolsäure als Inhaltsstoff gefunden (BRESINSKY 1963; siehe aber dazu auch BEATTIE 1985). Die Ricinolsäure ist offensichtlich ein wichtiges Lockmittel, das auch im Sekret von Ameisenlarven nachgewiesen werden konnte (BRESINSKY 1963). Eine weitere in Elaiosomen vorkommende Substanz, die die Ameisen zum Wegtragen der Diasporen veranlaßt, ist das Diglycerid 1,2-Diolein (MARSHALL et al. 1979; siehe dazu auch BEATTIE 1985). Es ist auch in der Hämolymphe mancher Insekten zu finden, die einen wichtigen Nahrungsbestandteil vieler Ameisen darstellen. Möglicherweise wirken noch andere Substanzen signalisierend für den Transport der Diasporen in die Ameisennester. Die Steuerung der Signalkette: Transport ins Nest – Fressen der Elaiosomen bzw. der saftigen Diasporenanteile – Diasporen- (Abfall-) Beseitigung ist noch völlig ungeklärt. Vielleicht kann es in manchen Fällen so sein, daß zuerst die Ricinolsäure als auf den Bruttrieb gerichtetes Signal – frei gelegte Larven werden sofort von den Ameisen tief ins Nest verfrachtet – wirksam wird und anschließend nach deren Verflüchtigung (?) das 1,2-Diolein als den Freßtrieb auslösendes Signal zum Zuge kommt. Der Reiz, die Samen ins Nest zu tragen, mag bei manchen Myrmecochoren durch ein zusätzliches optisches Signal verstärkt werden. So besitzen beispielsweise die Samen von *Corydalis* Elaiosomen, die in ihrem Aussehen Ameisenlarven ähnlich sind.

Viele Fragen sind noch offen bei der so einfach erscheinenden Myrmecochorie und viele Phänomene lassen sich auch in Mitteleuropa noch erforschen.

### Danksagung

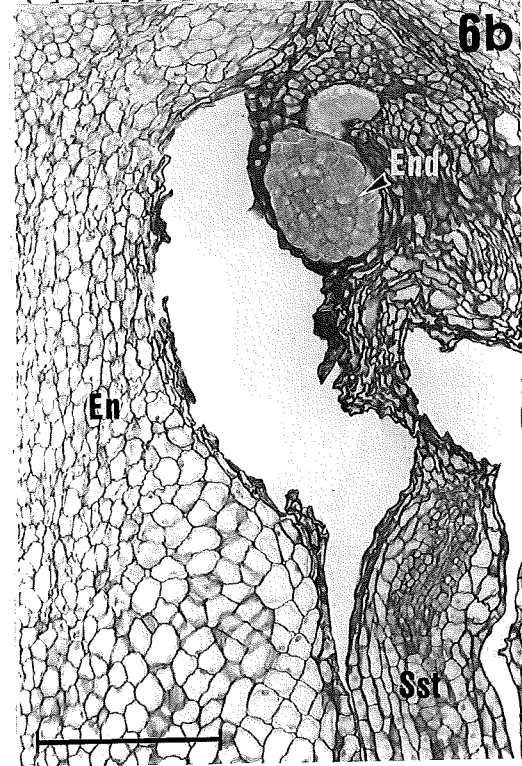
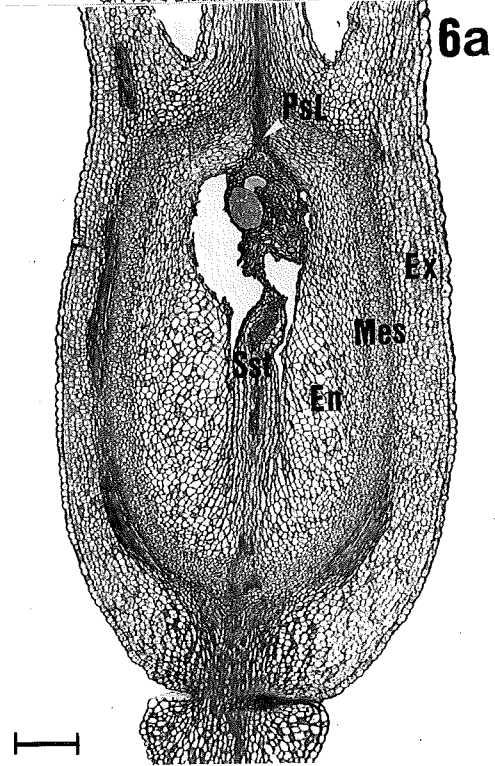
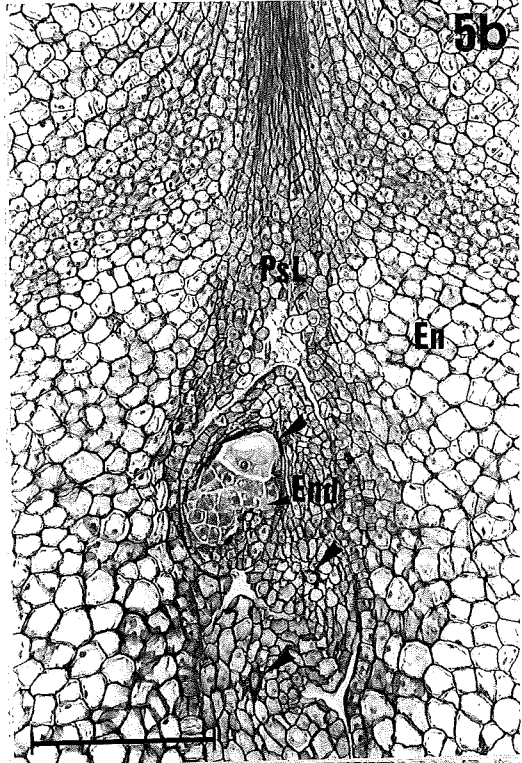
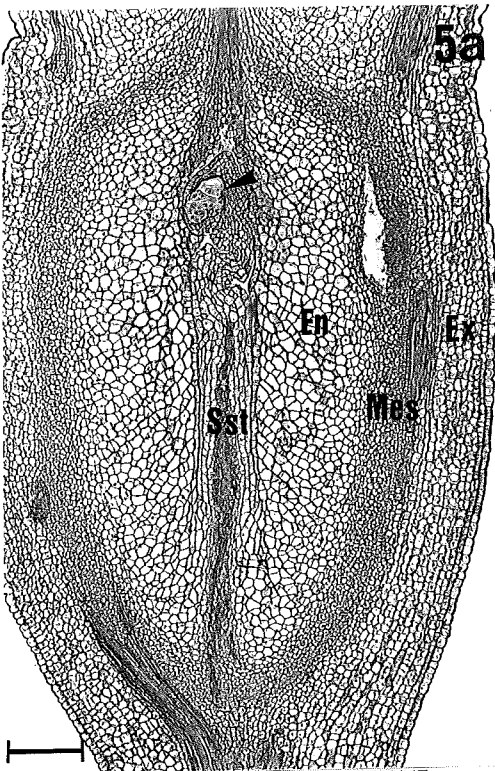
Für die Bestimmung der Ameise danken wir Herrn Prof. Dr. Peter SCHNEIDER (Heidelberg) und Herrn Prof. Dr. Alfred BUSCHINGER (Darmstadt).

### Literatur

- BEATTIE, A.J. 1983: Distribution of ant-dispersed plants. Sonderb. Naturwiss. Vereins Hamburg 7: 249–270.  
– BEATTIE, A.J. 1985: The Evolutionary Ecology of Ant Plant Mutualisms. New York: Cambridge Univ. Press.  
– BEATTIE, A.J. & LYONS, N. 1975: Seed dispersal in *Viola* (Violaceae): adaptations and strategies. Amer. J. Bot. 62: 714–722. – BHATNAGAR, S.P. & AGARWAL, S. 1961: Morphological and embryological studies in the family Santalaceae. VI. *Thesium* L. Phytomorphology 11: 273–282. – BOND, W. & SLINGSBY, P. 1984: Collapse of an ant-plant mutualism: the argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous Proteaceae. Ecology 65: 1031–1037. – BRESINSKY, A. 1963: Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen. Studien zur myrmekochoren Verbreitung von Samen und Früchten. Biblioth. Bot. 126: 1–54. – BUCKLEY, R.C. 1982: Ant-plant interactions: a world review. In: BUCKLEY, R.C. (ed.), Ant-plant Interactions in Australia. The Hague: Junk Publishers. – CULVER, D.C. & BEATTIE, A.J. 1978: Myrmecochory in *Viola*: dynamics of seed-ant interactions in some West Virginia species. J. Ecol. 66: 53–72. – CULVER, D.C. & BEATTIE, A.J. 1980: The fate of *Viola* seeds dispersed by ants. Amer. J. Bot. 67: 710–714. – DE BISEAU, J.-C., QUINET, Y., DEFFERNEZ, L. & PASTEELS, J.M. 1997: Explosive food recruitment as a competitive strategy in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae). Insectes soc. 44: 59–73. – ERBAR, C. & LEINS, P. 1989: On the early floral development and the mechanisms of secondary pollen presentation in *Campanula*, *Jasione* and *Lobelia*. Bot. Jahrb. Syst. 111: 29–55. – FAGERLIND, F. 1939: Kritische und revidierende Untersuchungen über das Vorkommen des Adoxa- („Lilium“)

---

Abb. 5–6. *Thesium rostratum*. – Abb. 5. Längsschnitt durch das unterständige Ovar mit Samenstielchen; b Ausschnitt aus a. Pfeile weisen auf einzelliges Endospermhaustorium, dessen breiter Teil mit dem Zellkern in der Samenanlage und dessen schmaler Fortsatz in der S-förmigen Windung des Samenstielchens zweimal im Schnitt getroffen ist. – Abb. 6. Etwas älteres Stadium mit weiter fortgeschrittener Auflösung des Endokarps; b Ausschnitt aus a, Endosperm „verläßt“ das sich ebenfalls auflösende Gewebe der Samenanlage. – En = Endokarp, End = Endosperm, Ex = Exokarp, Mes = Mesokarp, PsL = Pollenschlauchleitgewebe, Sst = Samenstielchen; der Maßbalken entspricht jeweils 200 µm.



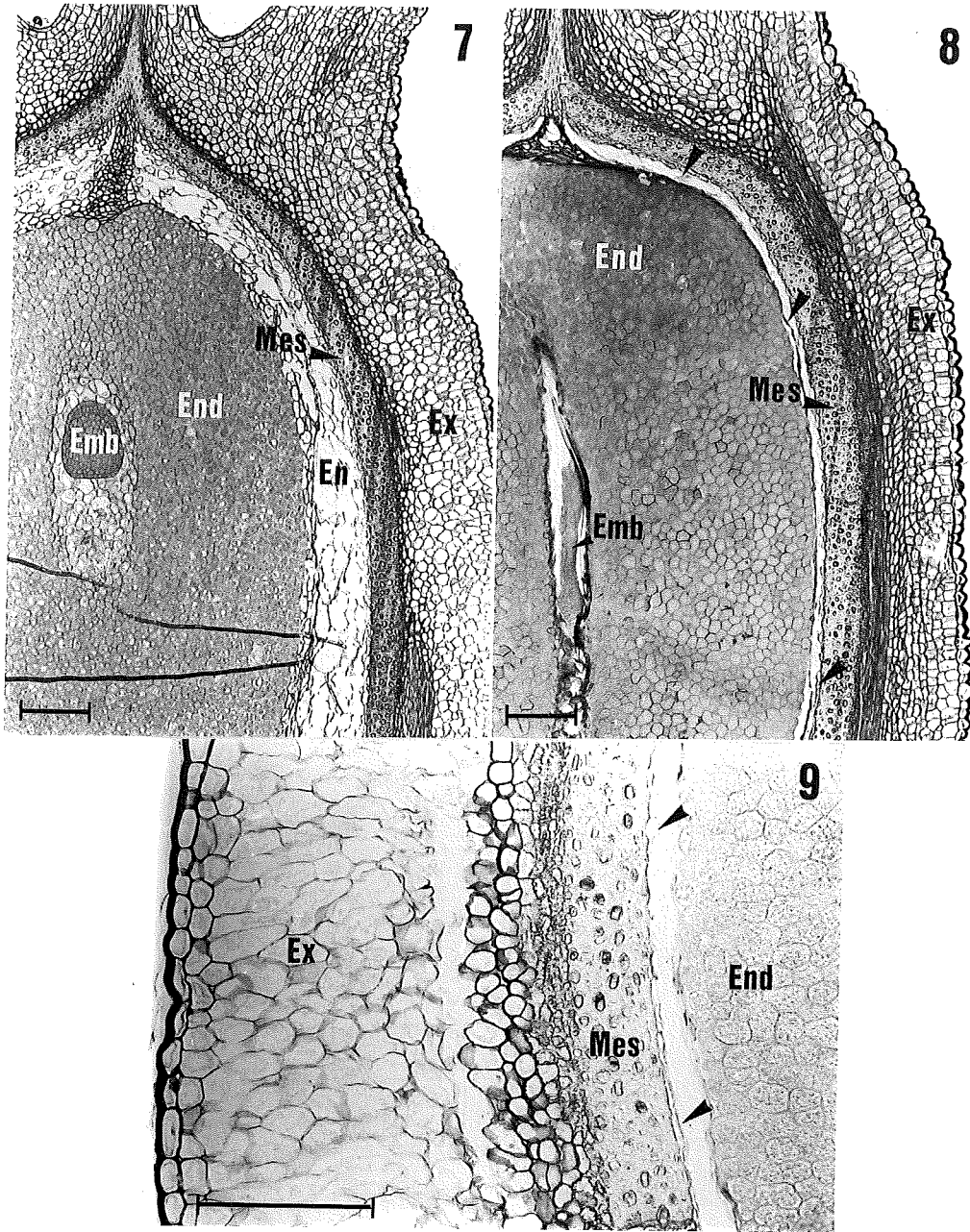


Abb. 7-9: *Thesium rostratum*. – Abb. 7-8. Das sich vergrößernde Endosperm verdrängt das sich auflösende Endokarp. In Abb. 8 – wie in Abb. 9 – nur noch wenige Reste des Endokarps vorhanden (Pfeile ohne Bezeichnung). – Abb. 9. Ausschnitt eines Längsschnitts durch eine reife, sich von der Mutterpflanze bereits gelöste Frucht. – Emb = Embryo, End = Endosperm, En = Endokarp, Ex = Exokarp, Mes = Mesokarp; der Maßballen entspricht jeweils 200  $\mu\text{m}$ .



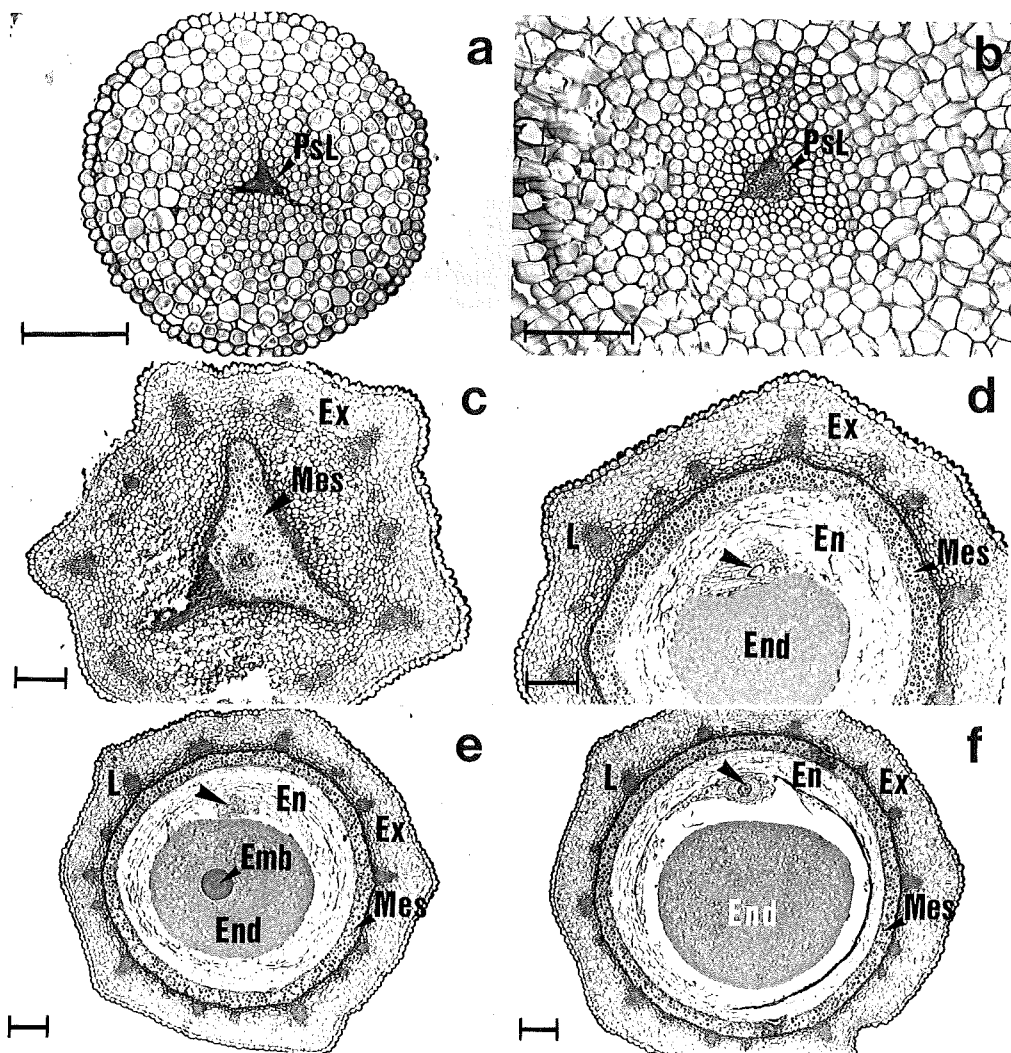


Abb. 10: *Thesium rostratum*. Querschnitte durch den Griffel (a) und die Frucht (d-f) in verschiedener Höhe von oben nach unten; b-c: Ovardach. Pfeile verweisen jeweils auf Endospermaustorium im zur Seite gedrängten Samenschleichen. In 10c ist im Schnitt der dreieckige apikale Bereich des Mesokarps getroffen, im Zentrum das Pollenschlauchleitgewebe. – Emb = Embryo, En = Endokarp, End = Endosperm, Ex = Exokarp, L = Leitbündel, Mes = Mesokarp, PsL = Pollenschlauchleitgewebe; der Maßbalken entspricht in a+b 100 µm, in c-f 200 µm.

Typs. Acta Horti Berg. 13: 1-49. – GUIGNARD, L. 1885: Observations sur les Santalacées. Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 7, 2: 181-202. – HANZAWA, F.M., BEATTIE, A.J. & CULVER, D.C. 1988: Directed dispersal: demographic analysis of an ant-seed mutualism. Amer. Naturalist 131: 1-13. – HEGI, G. 1909-1912: Illustrierte Flora von Mitteleuropa III. München: Lehmanns Verlag. – HEITHAUS, E.R. 1981: Seed predation by rodents in three ant-dispersed plants. Ecology 62: 136-145. – HOFMEISTER, W. 1858: Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. Wiss. Bot. 1: 82-188. – LEINS, P. 2000: Blüte und Frucht. Aspekte der Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion und Ökologie. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. – LYFORD, W.H. 1963: Importance of ants to brown podzolic soil genesis in New England. Harvard Forest Pap. 7: 1-18. – MARSHALL, D.L., BEATTIE, A.J. & BOLLENBACHER, W.E. 1979: Evidence for diglycerides as attractants in an ant-seed interaction. J. Chem. Ecol. 5: 335-344. – MEUSEL, H., JÄGER, E. & WEINERT, E. 1965: Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora I. Jena: Fischer. – MÜLLER-SCHNEIDER, P. 1977:

Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. 2. Aufl. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 61: 1–226.  
– PAUL, H. 1938: Über einige montane Pflanzen der Bayerischen Alpen. Jahrb. Vereins Schutze Alpenpfl. Alpentiere 10: 35–54. – RUTISHAUSER, A. 1937: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Thesium rostratum* M. u. K. Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen 13: 25–47. – SCHULLE, H. 1933: Zur Entwicklungsgeschichte von *Thesium montanum* Ehrh. Flora 127: 140–184. – SEIFERT, B. 1996: Ameisen: beobachten, bestimmen. Augsburg: Naturbuch-Verlag. – SERNANDER, R. 1906: Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. Kongl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. 41 (7): 1–410. – ZIZKA, G. 1990: Pflanzen und Ameisen. Partnerschaft fürs Überleben. Der Palmengarten, Sonderheft 15: 1–126.

Prof. Dr. Claudia ERBAR  
Prof. Dr. Peter LEINS  
Universität Heidelberg  
Heidelberger Institut für Pflanzenwissenschaften  
Biodiversität und Pflanzensystematik  
Im Neuenheimer Feld 345  
D-69120 Heidelberg  
e-mail: ERLE@urz.uni-heidelberg.de