ÖSTERREICHISCHE

BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

LXVII. Jahrgang, Nr. 10—12. Wien, Oktober—Dezember 1918.

Die Verbreitung von Samen und Blütenstaub durch die Luftbewegung.

Von **Wilhelm Schmidt** (Wien).

(Mit 1 Textfigur).

Wäre die Luft draußen ebenso ungestört und frei von allen Wirbeln, wie wir sie im geschlossenen Zimmer zuweilen antreffen, so wäre es ein Leichtes, den Bereich der Verbreitung von kleinen Samen, Früchten, Sporen, Pollenkörnern u. dgl. anzugeben. Man braucht dazu nur die Höhe der Stelle, wo der Samen ausgestreut wird, über dem Boden zu kennen — sie sei h —, ferner die Sinkgeschwindigkeit des Samens c, d. i. die Strecke, um die er in vollkommen ruhiger Luft in der Sekunde tiefersinkt[1]), schließlich die Windgeschwindigkeit v, mit der die Luft durchaus gleichförmig wagrecht strömt. Dann wird sich der Samen während der Zeit $t = h/c$, die er zum Durchmessen der Höhe h brauchte zusammen mit der ihn umgebenden Luft um die Strecke $v.t = v.h/c$ in wagrechter Richtung verschoben haben, er kommt also in diesem Abstand zu Boden.

Ganz anders verhält sich aber die Luft im Freien: kleine Wirbel sorgen für ständige Mischung, sie reißen Luftteilchen in die Höhe, drücken andere wieder herab und sind so von wesentlichstem Einfluß auf die Verbreitung von Samen aller Art. Meteorologische Untersuchungen haben nun in letzter Zeit Aufschlüsse über jene Mischvorgänge gebracht, insbesondere die Mittel an die Hand gegeben, ihre durchschnittliche Wirkung zu berechnen[2]). Auf sie sei wegen aller Einzelheiten verwiesen; hier stehen nur die zum Auflösen der Aufgabe notwendigsten Ergebnisse.

---

[1]) Da die gleichförmige Geschwindigkeit bei den vornehmlich in Betracht kommenden geringen Sinkgeschwindigkeiten schon nach sehr kurzer Zeit erreicht wird, kann man von der anfänglichen Beschleunigung vollkommen absehen.

[2]) Vgl. Wilhelm Schmidt, Der Massenaustausch bei der ungeordneten Strömung in freier Luft und seine Folgen, Wien. Sitzber., m.-n. Kl., II a, **126** (1917); ders., Wirkung des Luftaustausches auf das Klima und den täglichen Gang der Lufttemperatur in der Höhe, ebda., **128** (1918).

Verteilung bei vollkommenem Schweben.

Wir wollen etwa annehmen, es werde an einem bestimmten Punkte, sagen wir vom Fruchtkörper eines auf einem Baume wachsenden Pilzes, plötzlich eine größere Anzahl von Sporen der Luft übergeben. Die Sporen sollen eine so geringe Sinkgeschwindigkeit haben, daß wir von ihr ganz absehen können; wir setzen also voraus, jede einzelne bleibe immer in jenem kleinsten Luftteilchen, in das sie zuerst gelangt ist, und mache alle seine Schicksale mit. Durch das erwähnte fortwährende Mischen werden nun die Luftteilchen auseinander gerissen, die anfangs auf sehr kleinen Raum beschränkte Sporenwolke breitet sich aus, u. zw. umso rascher, je lebhafter die Durchmischung der Luft ist. Kommt es, wie hier, nur auf die Ausbreituug in der Höhe an[1]), dann genügt, wie aus rein physikalischen Überlegungen hervorgeht, die Angabe einer einzigen Zahl A, der „Größe des Austausches", um die Stärke der Durchwirbelung und damit ihre Wirkung zu kennzeichnen. Hätte z. B. A den Wert 20 im absoluten Maßsystem (seine Dimension ist $cm^{-1} g\ sek^{-1}$), den Wert, den wir im folgenden als einen mittleren zugrunde legen werden, so würde sich die bei ihrer Entstehung, zur Zeit $t = 0$, in einem Punkte vereinigt gedachte Sporenwolke nach 10 Sekunden schon so verbreitert haben, daß in dem Bereich von etwa 42 cm oberhalb bis 42 cm unterhalb der Ausgangshöhe h nur noch gerade die Hälfte aller Sporen enthalten ist, die andere Hälfte liegt schon außerhalb. Um 4/5 aller Sporen zu fassen, müßte man schon die Schichten von 81 cm darüber bis 81 cm darunter nehmen, 9/10 der Sporen haben schon den Raum bis 102 cm beiderseits von der Ausgangshöhe eingenommen. Nach 4, 9, 16...mal solanger Zeit, also bei $t = 40$ Sekunden, $1^1/_2$ Minuten, $2^2/_3$ Minuten.., ist die Ausbreitung der Reihe nach 2, 3, 4...mal soweit vorgeschritten.

Für rechnerische Auswertung empfiehlt sich jedoch eine andere Ausdrucksweise, die allerdings mit der hier gebrachten eng zusammenhängt, nämlich jene, die Antwort gibt auf die Frage: oberhalb welcher Höhe findet sich zur Zeit t gerade der Bruchteil q/Q aller Sporen, wenn deren Anzahl insgesamt Q ist? Man erhält hiefür die allgemeine Formel:

$$z = \sqrt{4\eta \frac{A}{\varrho} \cdot t} \quad \text{oder} \quad z^2 = 4\eta \frac{A}{\varrho} \cdot t,$$

wobei z nun die Höhe oberhalb h angibt; wir gehen also mit seiner Zählung nicht vom Erdboden aus, sondern rechnen es von dem Punkte

[1]) Die seitliche Ausbreitung durch die kleinen Luftwirbel erfolgt rund ebenso rasch wie die senkrechte, sie kommt also, wie man an den folgenden Zahlen abnimmt, nicht in Betracht gegenüber der Ausbreitung durch den Wind, mag dieser auch so schwach sein, daß man ihn als Windstille bezeichnet.

aufwärts, wo die Sporen in Freiheit gesetzt wurden. A wurde schon als die Größe des Austausches bezeichnet, ϱ ist die Dichte der Luft, als die wir wohl durchaus den Normalwert nahe der Meeresoberfläche bei 760 Millimeter Druck und 0° Temperatur einsetzen dürfen, d. i. $1{,}293.10^{-3}$, A/ϱ wird also $6{,}19.10^{4}$; die Zahl η endlich hängt von dem Bruchteil q/Q ab, nimmt für $q/Q = 0{\cdot}4$ $0{\cdot}2$ $0{\cdot}1$ $0{\cdot}05$ $0{\cdot}01$ $0{\cdot}001$ $0{\cdot}0001$ $0{\cdot}000025$ folgeweise die Werte an: $\eta = 0{\cdot}179$ $0{\cdot}595$ $0{\cdot}906$ $1{\cdot}163$ $1{\cdot}645$ $2{\cdot}18$ $2{\cdot}63$ $2{\cdot}86$[1]). Alle Größen sind im absoluten Maßsystem gemessen, die Zeit also in Sekunden, die Höhe in Zentimetern.

---

[1]) Für den, der die mathematische Herleitung von Formel und Werten zu kennen wünscht, dienen kurz folgende Angaben: es sei unter s der Gehalt der Luft an Sporen verstanden, etwa die Anzahl, die sich in einer horizontalen Luftschicht von 1 cm Mächtigkeit vorfindet. Dieser Sporengehalt gleicht sich nach ganz ähnlichem Gesetz durch Mischung mit jenem der benachbarten Schichten aus wie etwa die Temperatur; es besteht nämlich die Gleichung

$$\frac{ds}{dt} = \frac{A}{\varrho} \cdot \frac{\delta^2 s}{\delta z^2},$$

die vollkommen jener für Temperaturleitung entspräche, wenn man A/ϱ durch den Temperaturleitungskoeffizienten ersetzte. Für die Wärmeleitung ist nun schon folgende Aufgabe gelöst: bis zur Zeit 0 sei die Temperatur eines allseits ausgedehnten isotropen Mittels gleich Null und es werde in diesem Augenblick einer bestimmten Schicht, für die $z = 0$ ist, die Wärmemenge Q zugeführt; welches ist dann die Verteilung der Temperatur in den einzelnen Höhen zur Zeit t? Die Antwort auf diese Frage liefert nun sofort auch eine auf die Frage nach der Verteilung des Sporengehaltes; wir brauchen eben nur an Stelle des Temperaturleitungskoeffizienten wieder unseren Ausdruck A/ϱ einzuführen und erhalten:

$$s = \frac{Q}{2\sqrt{\frac{A\pi t}{\varrho}}} \cdot e^{-\frac{z^2}{4\frac{A}{\varrho}\cdot t}} \qquad (e = 2{\cdot}718128\,..).$$

Das gibt also die Verteilung der Sporen auf die einzelnen Schichten. Die Menge aller Sporen, die sich zur Zeit t oberhalb der Höhe z befindet, ist

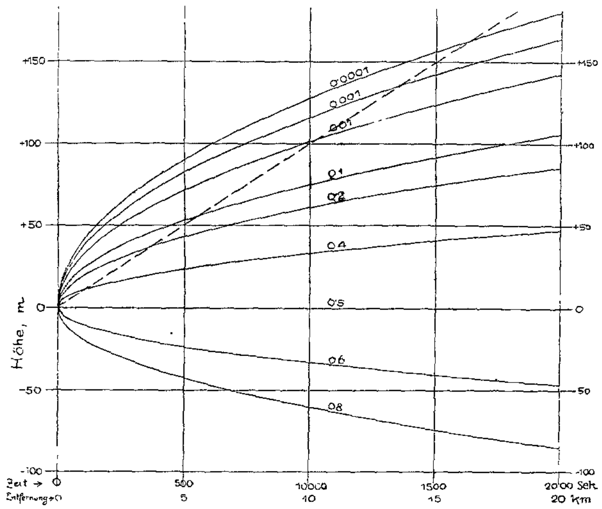
$$q = \int_z^\infty s\,dz = \frac{Q}{2\sqrt{\frac{A\pi t}{\varrho}}}\int_z^\infty e^{-\frac{z^2}{4\frac{A}{\varrho}\cdot t}}\,dz = \frac{Q}{\sqrt{\pi}}\int_{\frac{z}{2\sqrt{\frac{At}{\varrho}}}}^\infty e^{-\zeta^2}\,d\zeta, \text{ oder}$$

$$\frac{q}{Q} = \frac{1}{2}\left\{1 - \Phi\left(\frac{z}{2\sqrt{\frac{At}{\delta}}}\right)\right\},$$

wenn man das Integral $\frac{2}{\sqrt{\pi}}\int_0^\eta e^{-\zeta^2}\,d\zeta$ mit $\Phi(\eta)$ bezeichnet.

$\Phi(\eta)$ ist nun Tabellen zu entnehmen. Man findet für die im Text gewählten Stufen in q/Q folgeweise als entsprechende Werte von $\Phi(\eta)$ $0{\cdot}2$, $0{\cdot}6$, $0{\cdot}8$, $0{\cdot}9$, $0{\cdot}98$, $0{\cdot}998$, $0{\cdot}9998$, $0{\cdot}99995$ und diese Φ-Werte werden nach den Tabellen für die oben angeführten η erreicht.

Statt eine Reihe damit gerechneter Zahlen in einer Tabelle zusammenzufassen, soll die hier folgende Figur alles Wesentliche verdeutlichen. In ihr wurden die Höhen in Ordinatenrichtung gleich in Metern abgetragen (Seitenskale links), die Zeiten als Abszissen (Skale am Fuß). Die mit $q/Q = 0{\cdot}01$ beschriebene Kurve sagt z. B., daß sich ein Hundertstel aller Sporen nach 500 Sekunden oberhalb 72 m befindet, nach 1000 Sekunden oberhalb 102 m usf. Oder anders ausgedrückt: für eine Spore ist die Wahrscheinlichkeit, daß sie nach 500 Sekunden mindestens bis 52 m Höhe gelangt ist, gleich 1/100; die Wahrscheinlichkeit, daß sie in 1000 Sekunden bis 102 m Höhe gelangt ist, ebenfalls 1/100 usf.



Die Figur gibt aber, wie leicht ersichtlich, nicht bloß den zeitlichen Verlauf der Ausbreitung einer Sporenwolke, sondern ebenso die räumliche Verteilung, wenn ein gleichmäßiger Wind weht. Hat dieser z. B. eine Geschwindigkeit von 10 m in der Sekunde — wir werden diesen Wert hinfort als einen mittleren benützen — so wird sich der Zustand, der für $t = 500$ Sekunden gilt, auch in der Entfernung $10 \times 500 = 5000$ m vom Ausgangspunkt finden usf. Diese Entfernungen sind in der Figur gleich unter die Zeiten hingeschrieben.

Will man die Figur für größere Bereiche verwenden, dann braucht man bloß die Zeiten oder Entfernungszahlen z. B. mit 100 zu multiplizieren, die Höhen mit 10, und die Kurven gelten dann in gleicher Weise.

Auf die Berechnung der Ausbreitungsweite hat die ursprüngliche Höhe h kaum Einfluß, da für die vor allem in Betracht kommenden kleinen q/Q und großen Zeiten oder Entfernungen die z dagegen groß ausfallen. Wir werden also im Folgenden so vorgehen, als finde die Ausstreuung an der Bodenoberfläche selbst statt, setzen also $h = 0$.

Verteilung bei bestimmten Sinkgeschwindigkeiten.

Den bisherigen Betrachtungen lag die Annahme reinen Schwebens der Sporen, also vollkommenen Fehlens eines Absinkens zugrunde. Nunmehr führen wir eine bestimmte Sinkgeschwindigkeit c jeder Spore, jedes Samens in ruhiger Luft ein. Dann kann man den Zustand zur Zeit t dadurch erhalten, daß man zunächst die Verteilung zur Zeit t bei fehlendem Absinken aufsucht und sie um diejenige Strecke abwärts verschiebt, um die alle Samen während der Zeit t abgesunken wären, d. i. um $c.\ t$. Uns kommt es nun vor allem darauf an, zu erfahren, welcher Teil der Samen nach einer bestimmten Zeit, in einer bestimmten Entfernung vom Ausgangspunkt, noch in der Luft ist. Statt nun für jeden Fall, d. i. jede Sinkgeschwindigkeit eine besondere Kurvenschar zu zeichnen, können wir ohne weiteres die Figur verwenden, wenn wir an Stelle des Absinkens der Sporen gegen den Boden ein reines Schwebenbleiben der Sporen in der Luft und dafür ein gleichförmiges Ansteigen des gedachten Bodens annehmen: es kommt ja bloß auf den gegenseitigen Abstand zwischen Spore und Boden an [1]. Man wird z. B. bei $c = 10$ cm in der Sekunde den Boden nach einer Sekunde in 10 cm Höhe annehmen, nach 10 Sekunden in 1 m, nach 100 Sekunden in 10 m usw.; man hat also bloß die in der Figur gestrichelte schräge Gerade zu zeichnen. Wir entnehmen ihrem Verlauf sofort folgende Angaben: nach 370 Sekunden ist noch $^1/_5$ aller Samen in der Luft, bis 560 ein $^1/_{10}$, bis 1350 Sekunden $^1/_{1000}$ . . .; m. a. Worten: ein Fünftel aller Samen gelangt in Entfernungen von 3·7 km, ein Zehntel bis 5·6 km und von 1000 durchschnittlich einer bis mindestens 13·5 km Entfernung. Man sieht auch, daß sie inzwischen merklich in die Höhe getragen werden. Nach 100 Sekunden ist z. B. ein Zehntel aller in mehr als 19 m über dem Boden (man hätte für fehlendes Schweben 29·5 m gefunden, davon abzuziehen die angenommene Hebung des Bodens, 10 m), nach 500 Sekunden ein Tausendstel etwa 32 m hoch usw. Leichte Samen können also ohneweiters durch den Wind auf Türme u. dgl. vertragen werden.

Die erreichten Flugzeiten oder Flugweiten lassen sich auch einfach rechnen. Oben war die Formel für die Höhe abgeleitet worden,

---

[1]) Dem, der darauf aufmerksam wird, sei zugegeben, daß der benützte Kunstgriff nicht vollkommen richtige Werte liefert. Die einzelnen Sporen verfolgen ja nicht Bahnen von der Form der Kurven in der Figur, sondern vielfach verschlängelte, und es werden noch solche mitberücksichtigt, die den gedachten Boden von unten her durchsetzen. Strenge Ableitung erscheint nun zwar möglich, sie wird aber unübersichtlich und könnte höchstens die Entfernungen etwas verkleinern, das wesentlichste Ergebnis, die rasche Abnahme der Streudichte in einem bestimmten Abstand, abhängig von der Sinkgeschwindigkeit, bliebe unberührt.

oberhalb welcher sich ein bestimmter Bruchteil nach der Zeit t befindet u. zw. bei vollkommenem Schweben; sinken jedoch die Samen mit der Geschwindigkeit c ab, so ist jene Höhe für jede verstrichene Sekunde um c zu verringern, also für t Sekunden um $c.t$, und man erhält:

$$z = \sqrt{\frac{A}{\varrho} \cdot \eta t} - ct = \sqrt{61870 \eta t} - ct.$$

Die gesamte mindeste Flugzeit T jenes Bruchteils folgt daraus, wenn man $z = 0$ setzt, also annimmt, daß er eben geradesoviel gestiegen wie gesunken ist, d. h. daß er knapp wieder zum Boden herabkommt. Das gibt dann:

$$c^2 T^2 = \frac{A}{\varrho} \cdot \eta T = 61870 \,.\, \eta T \text{ oder}$$

$$T = \frac{A}{\varrho} \cdot \frac{\eta}{c^2} = 61870 \cdot \frac{\eta}{c^2} \text{ und die mindeste Flugweite:}$$

$$F = v \,.\, T = \frac{v}{c^2} \cdot \frac{A}{\varrho} \cdot \eta \text{ oder mit unserem Wert von } v \text{ (10m/sek.):}$$

$$F = \frac{618 \cdot 7}{c^2} \cdot \eta, \text{ wenn wir } c \text{ in Zentimetern in der Sekunde,}$$

F aber in Kilometern angeben.

Den Formeln entnimmt man sofort das allgemeine Gesetz: Flugdauer und Flugweite der Samen sind umgekehrt proportional dem Quadrat ihrer Sinkgeschwindigkeit in ruhiger Luft. Sinkt ein Samen zehnmal so langsam wie ein anderer, so wird er durchschnittlich hundertmal soweit vertragen; eine geringe Hebung der Schwebefähigkeit fördert die Verbreitung schon merklich.

Hier noch die Formel für die größte erreichte Höhe Z (in Zentimeter):

$$Z = \frac{A}{\varrho} \cdot \frac{\eta}{4c} = 15470 \frac{\eta}{c} \text{ oder auch } = T \cdot \frac{c}{4}\text{[1]}.$$

Sie verhält sich, wie vielleicht schon zu erwarten, umgekehrt wie die Steiggeschwindigkeit; ein Samen, der doppelt, dreimal... so rasch absinkt wie ein anderer, erreicht also durchschnittlich die Hälfte, ein Drittel... von dessen größter Höhe.

---

[1]) Das Maximum für z wird nämlich nach der bekannten einfachen Vorschrift zu jener Zeit t_1 erreicht, für die $dz/dt = 0$ ist; man hat also nach der Formel für z:

$$\frac{1}{2} \cdot \frac{\sqrt{\frac{A}{\varrho} \cdot \eta}}{\sqrt{t_1}} - c = o \qquad \text{daraus } t_1 = \frac{A}{\varrho} \cdot \frac{\eta}{4c^2}$$

und dies gibt, in den Ausdruck für z eingesetzt, den Wert im Text.

Durchschnittliche Verbreitung der Löwenzahnfrüchte.

Die etwas trockenen, jedoch zur Sicherung der Grundlagen durchaus notwendigen Formeln wollen wir nun durch Anwendung auf bestimmte Beispiele beleben. Einfache Versuche im Zimmer hatten als Sinkgeschwindigkeit trockener leichter Löwenzahnfrüchte in ruhiger Luft durchschnittlich $c = 10$ cm/sek mit geringen Abweichungen ergeben. Damit können wir nun alles, was für die Verbreitung dieser Früchte durch die Luftbewegung wichtig ist, bestimmen.

Gemäß unserem Ansatz, nach dem wir h, die Höhe des Fruchtstandes über dem Boden, vernachlässigten, kommt die Hälfte aller Früchte schon in nächster Nähe zu Boden. Für die mindeste Flugzeit T der weitestkommenden $^4/_{10}$ aller haben wir jedoch in die Formel den Wert $\eta = 0 \cdot 179$ einzusetzen und erhalten mit $c^2 = 100$ $T = 111$ Sekunden. In dieser Zeit gelangen die Früchte bis 1·1 km von ihrem Ausgangspunkt, wenn wir als Windgeschwindigkeit 10 m in der Sekunde wählen. Der Scheitelpunkt ihrer Flugbahnen liegt in mindestens $Z = 280$ cm. Auf gleiche Weite sind dieselben Größen für die weitergelangenden Gruppen von Früchten gerechnet, u. zw. für die oben angeführten Stufen. Sie stehen vereinigt in der folgenden Tabelle.

Bruchteil q/Q	Flugdauer T Sekunden	Flugweite F Kilometer	Flughöhe Z Meter	Von 100.000 Früchten kommen auf 1 km Entfernung zu Boden
0·5	0	0	0	
				9000
0·4	111	1·1	2·8	
				7780
0·2	368	3·7	9·2	
				5180
0·1	561	5·6	14·0	
				3140
0·05	720	7·2	18·0	
				1330
0·01	1020	10·2	25·5	
				273
0·001	1350	13·5	33·8	
				32
0·0001	1630	16·3	40·8	
				5
0·000025	1770	17·7	44·2	

Man sieht zunächst, daß durchaus keine besonders geringe Sinkgeschwindigkeit vonnöten ist, um wenigstens einem merklichen Bruchteil der Früchte eine weitere Verbreitung zu sichern. So gelangt von 10 Früchten durchschnittlich eine in mehr als 5 km Entfernung, unter hundert eine bis 10 km, von 1000 durchschnittlich eine bis über 13 km. Wenn wir jedoch mit den Bruchteilen noch weiter gehen, nimmt ihre Flugweite nur unbedeutend zu; so kommt von 10.000 nur eine über 16 km weit. Daß man hier etwa praktisch eine mittlere Grenze der Verbreitung ansetzen kann, zeigt sich noch deutlicher aus den Zahlen der nächsten Spalte, die auf folgende Weise gewonnen wurden: 0·4 aller Früchte z. B. kamen bis 1·11 km, 0·2 aller bis 3·68 km (wir benützen hier an Stelle der Zahlen der Tabelle die ungekürzten), der Unterschied beider Mengen, d. i. 0·2, fiel also in der Strecke zwischen beiden Entfernungen nieder, d. i. im Bereich von 3·68 — 1·11 = 2·57 km Länge. Nimmt man als ursprüngliche Fruchtzahl 100.000 an, so kamen auf dieser Strecke 20.000 zu Boden, also auf 1 km durchschnittlich 7780. Entsprechend sind auch die anderen Zahlen der fünften Spalte der Tabelle gerechnet. Die Streudichte, wie man diese Werte nennen kann, ist, wie natürlich, am größten in nächster Umgebung des Ausstreupunktes, nimmt jedoch mit der Entfernung von diesem zunächst nur mäßig ab, bis etwa zur Flugweite des Bruchteils $q/Q = 0{\cdot}01$, d. i. 10 km; weiter werden aber die Früchte rasch selten, gelangen doch nur zwei von allen über 18 km weit. Jedenfalls darf man im vorliegenden Beispiel 10 km als die Grenze der hauptsächlichen Verbreitung ansetzen und rund das Doppelte davon als diejenige, außerhalb deren man ein Vorkommen vertragener Samen schon als sehr unwahrscheinlich bezeichnen muß.

Hätten wir, statt alles auf die Entfernung als Einheit zu beziehen, gerechnet, wieviel Früchte durchschnittlich auf die Flächeneinheit in den verschiedenen Zonen um die Ausstreustelle entfallen, so wäre gleich vom Beginn eine sehr rasche Abnahme der Streudichte hervorgetreten. Solche Angaben wären vielleicht dort berechtigt, wo man es mit ziemlich gleich häufigem Wind von allen Seiten zu tun hat; tatsächlich gibt es aber fast überall eine vorherrschende Windrichtung, die auch die größten Windstärken aufweist, und nach dieser wird der Hauptteil der Früchte vertragen — dafür ist nun die von uns gewählte Darstellung angemessener.

Verbreitung verschiedener Samen.

Um darzutun, in welch hohem Maße die Verbreitung der Samen von ihrer Sinkgeschwindigkeit und damit wieder vom Bau der Früchte abhängt, folgt hier für eine Reihe von Arten eine Zusammenstellung von Sinkgeschwindigkeit und mittlerer Verbreitungsgrenze V, d. i. jener, bis zu der unter den Bedingungen der eben vorgenommenen ausführlicheren Rechnung — $A = 20$ und $c = 10$ m in der Sekunde — noch rund ein Hunderstel der Samen, bzw. Früchte gelangt. Die Entfernung $2V$ wird nur sehr selten überschritten werden.

Ich stütze mich dabei wesentlich auf Hermann Dinglers[1]) Beobachtungen, nur bringe ich seine Hauptgruppen nicht in derselben

[1]) Die Bewegung der pflanzlichen Flugorgane, München 1889, Th. Ackermann.

Reihenfolge wie er, da er — an Nägelis Untersuchungen anschließend — noch mit einer die Körper umgebenden dünnen Lufthülle arbeitete, während man heute die Abhängigkeit des Luftwiderstandes und damit der Sinkgeschwindigkeit von den Abmessungen der Körper so darstellt, daß bei den kleinsten nur die innere Reibung der Luft eine Rolle spielt, mit zunehmender Größe aber immer mehr der hydrodynamische Widerstand, der auf der Erzeugung von lebendiger Kraft bewegter Luft beruht, eintritt. Verschieden fällt dabei das Ergebnis aus, je nachdem ob der sinkende Körper wesentlich in derselben Luftmasse bleibt oder aber sein Gewicht durch seitliche Bewegung auf immer neue Massen überträgt; das letzte liefert — in den Grundlagen ähnlich unseren heutigen Flugzeugen — trotz größerer Abmessungen und Gewichte sehr günstige Ausbreitungsbedingungen.

Sinkgeschwindigkeiten und mittlere Verbreitungsgrenzen der Sporen, bzw. Samen und Früchte verschiedener Pflanzenarten.

Gruppe n. H. Dinglers Benennung	Zahl	Art	Sinkgeschwindigkeit c cm/sek	Mittlere Verbreitungsgrenze V Kilometer
a) Staubflieger	1	*Lycoperdon*	0·047	470.000
	2	*Po'ytrichum*	0·23	19.000
	3	*Lycopodium*	1·76	330
b) Körnchenflieger	4	Mohn, *Papaver somniferum*	500	0·004
	5	*Pitcairnia flavescens (Bromeliac.)*	100	0·10
c) Haarflieger	6	*Pitcairnia imbricata (Bromeliac.)*	30	1·1
d) Blasenflieger	7	*Cynara Scolymus*	83	0·15
e) Schirmflieger	8	*Asterocephalus spec. (Dipsac.)*	380	0·007
	9	Löwenzahn, *Taraxacum officinale*	10	10·2
	10	Habichtskraut, *Hieracium*	20	2·5
f) Napfflieger	11	*Ptelea trifoliata (Rutac.)*	150	0·045
	12	*Eccremocarpus scaber (Bignoniac.)*	100	0·10
	13	*Cochlospermum orinocense (Cochlosp.)*	137	0·054
g) Segelflieger	14	*Bignonia echinata (Bignoniac.)*	19—32	2·8—1·0
	15	*Calosanthes indica (Bignoniac.)*	35—97	0·8—0·11
	16	*Zanonia javanica (Cucurbitac.)*	37	0·74
h) Scheibenflieger	17	Birke, *Betula verrucosa*	25	1·6
	18	*Aspidosperma (Asclepiad.)*	67	0·13
i) Schraubenflieger (Ahorntypus)	19	Spitzahorn, *Acer platanoides*	107	0·09
	20	Traubenahorn, *Acer pseudoplatanus*	107	0·09
	21	*Machaerium angustifolium (Papilionac.)*	100	0·10

Gruppe n. H. Dinglers Benennung	Zahl	Art	Sinkgeschwindigkeit c cm/sek.	Mittlere Verbreitungsgrenze V Kilometer
	22	Fichte, *Picea excelsa*	57	0·31
	23	Tanne, *Abies alba*	106	0·09
	24	Rotföhre, *Pinus silvestris*, langflügel. Samen	43	0·55
		„ „ „ breitflügel. Samen	83	0·15
	25	Weißbuche, *Carpinus betulus*	120	0·07
	26	*Cedrela brasiliensis (Cedrelac.)*	47	0·46
k) Schraubendrehflieger (Eschentypus)	27	*Liriodendron tulipifera (Magnoliac.)*	125	0·065
	28	*Fraxinus exelsior (Oleac.)*	200	0·025
l) Plattendrehflieger	29	*Ailanthus glandulosa (Simarubac.)*	91	0·12
	30	*Bignonia unguis (Bignoniac.)*	111	0·08
	31	*Tecoma stans (Bignoniac.)*	106	0·09
	32	*Entada (Papilionac.)*	187	0·03
m) Walzendrehflieger	33	*Combretum spec. (Combretac.)*	300	0·011
	34	*Halesia tetraptera (Styracac.)*	330	0·009

Zu den Zahlen der Tabelle, die augenfällig die von der Flugfähigkeit abhängige außerordentlich große Verschiedenheit der Verbreitung zeigen, ist noch folgendes zu bemerken. Die Sinkgeschwindigkeit von Sporen, Gruppe a, entnahm ich einer Arbeit von John Zeleny und L. W. Mc. Keehan[1]), die zwar auf ähnliche Weise vorgingen wie Dingler, aber die Genauigkeit viel weiter trieben und ihre Mittelwerte auf unverhältnismäßig viel größeren Zahlen aufbauten.

Nun sind bei diesen kleinsten Sporen (Zahl 1) die v ganz ungeheuer groß, so groß, daß man die Verbreitungsgrenzen nicht mehr wörtlich nehmen darf — beträgt ja der gesamte Erdumfang nur rund 40.000-Kilometer —, ja daß sich auch die begrenzte Höhe der Atmosphäre geltend machen müßte. Die Zahlen werden also nur sagen, daß sich diese Sporen fast beliebig weit durch die ungeordnete Bewegung der Luft ausbreiten, wenn sie nicht auf eine andere Weise daran gehindert werden. Das geschieht nun tatsächlich: man weiß nämlich, daß sich der Wasserdampf in freier Luft bei eintretender Übersättigung in Form feinster Tröpfchen ausscheidet — sie geben in ihrer Gesamtheit einen Nebel oder eine Wolke. Solche Tröpfchen bilden sich aber in der Regel nur um schon in der Luft schwebende „Kondensationskerne“, das sind Stäubchen, kleine Salzkörner, schließlich Sporen.

[1]) Die Endgeschwindigkeit des Falles kleiner Kugeln in der Luft, Phys. Zeitschr., 11, 78 (1910).

Da nun Kondensationen recht häufig vorkommen, muß man also damit rechnen, daß die Sporen auf ihrem Weg abgefangen, in die feinsten Tröpfchen aufgenommen werden und im Regen zu Boden gelangen, wenn nicht etwa jene wieder vollkommen verdunsten. Das dürfte das wesentlichste Hemmnis der Verbreitung der leichtesten Sporen sein.

Obwohl bloß durch verschiedene Größe der Samen bedingt, ist der Unterschied zwischen Gruppe a und b ein gewaltiger. Tausenden von Kilometern dort stehen hier einzelne Meter gegenüber. Man bekäme jedoch sicher ziemlich geschlossenen Übergang, wenn die Sinkgeschwindigkeiten kleinster Samen bekannt wären.

Einzelne Haare (Z. 6), Haarkugeln (Z. 7), aus Haaren gebildete Fallschirme (9, 10) besser als häutige (8) begünstigen Ausbreitung durch den Wind außerordentlich. Sie erstreckt sich wieder über eine Reihe von Kilometern. Da viele unserer einheimischen Pflanzen hierhergehörige Organe aufweisen, wäre eine Untersuchung der Sinkgeschwindigkeiten für andere Arten leicht und lohnend. Die anschließende Gruppe der Napfflieger (f) schneidet dagegen ungünstig ab.

Gewaltig gesteigert wird die Verbreitungsfähigkeit der Samen durch eintretende Eigenbewegung beim Sinken. Vorbildlich kann dafür der Schwebeflug gelten, wie er bei *Zanonia* (16) eintritt — ein bekanntes Beispiel, das natürliche Gegenstück zu den stabilen Flugzeugen der alten Etrich-Taubenform. Verhältnismäßig schwere Samen (die Frucht von 14 wiegt gegen 40 mg) können dadurch ebensoweit vertragen werden, wie die leichten, mit Haarkelch versehenen unserer Korbblütler (vgl. etwa 10).

Nur durch die Form der häutigen Säume, nicht wesentlich in deren Wirkung verschieden ist Gruppe h: auch die Samen unserer Birke (17) schweben in wagrechter Stellung langsam abwärts unter Beschreiben weiter Kreise. Ihre mittlere Verbreitung erstreckt sich dadurch schon auf mehr als 1 km. Unmittelbar daran anschließen läßt sich Gruppe i: vor allem unsere Nadelbäume (22—24) verdanken ihre über mehrere 100 m ausgedehnte Ausbreitungsfähigkeit geeigneten Fluglorganen.

Die als Schraubendrehflieger (Gruppe k, Eschentypus), Plattendrehflieger (l), Walzendrehflieger (m) bezeichneten liegen schon auf stark absteigender Linie: bei ihnen ermöglicht die ungeordnete Bewegung der Luft gerade noch eine Anzahl Meter als mittlere Verbreitungsgrenze, ihre Flugorgane sind also kaum mehr merklich wirksam. Es spielt dann schon die freie Fallhöhe, die wir im allgemeinen vernachlässigen konnten, eine Rolle: auf dem Weg von der Ablösestelle bis zum Boden werden die Samen auch vom Wind vertragen und man müßte das in der Figur dadurch berücksichtigen, daß man die schräge, den Boden vertretende gestrichelte Gerade nicht durch den Punkt O, sondern einen entsprechend tieferen hindurchlegt. So erhielte man z. B. für die unter 33 angeführte Art unter der Annahme, die Samen werden in 10 m Höhe über dem Boden frei, statt $V = 11$ m den erheblich größeren Wert $V = 60$ m. Stehen die Pflanzen jedoch nicht auf einem freien erhöhten Platz und sind sie selbst nicht hochgewachsen, dann gewähren Wind und ungeordnete Bewegung ihren Samen nur geringe Verbreitungsmöglichkeit.

Verbreitung von Blütenstaub.

Andere pflanzliche Organe, deren Verbreitung von ausschlaggebender Bedeutung für die Erhaltung der Art ist, sind die Pollenkörner der Windblütler, von den bei uns heimischen u. a. vorzugsweise die der Getreidearten und Nadelbäume. Leider konnte ich keine unmittelbare Angabe über deren Sinkgeschwindigkeit in ruhiger Luft erhalten; eine angenäherte Kenntnis ermöglicht uns aber die Stokessche Formel für die Sinkgeschwindigkeit sehr kleiner kugelförmiger Teilchen. Ist a der Halbmesser des Kügelchens, σ seine Dichte, $\varrho = 0{\cdot}0013$ die Dichte der Luft, $g = 981$ die Beschleunigung der Erdschwere, $\mu = 0{\cdot}000191$ der Koeffizient der inneren Reibung der Luft, alles im absoluten Zentimeter-Gramm-Sekunden-System ausgedrückt, so wird nach jener Formel die Sinkgeschwindigkeit

$$c = \frac{2}{9} \cdot \frac{g\,a^2\,(\sigma - \varrho)}{\mu} \text{ Zentimeter in der Sekunde.}$$

Wir wenden dies nun auf ein Pollenkorn der Rotföhre, *Pinus silvestris*, an. Ein solches besitzt allerdings nicht Kugelform, sondern eher die eines Ellipsoides mit den zwei bekannten angehängten Luftsäckchen, wir nehmen aber an Stelle dessen eine Kugel an und setzen den Halbmesser — an einer Zeichnung des Pollenkorns ausgemessen — gleich $0{\cdot}0024$ cm. Als Dichte σ dieser Kugel wählen wir mit Rücksicht auf die Luftsäckchen $0{\cdot}8$. Diese Werte, in die Formel eingesetzt, liefern $c =$ rund $5{\cdot}3$ cm/sek als angenäherte Sinkgeschwindigkeit der Pollenkörner der Rotföhre. Diese Zahl ist, den benützten Vereinfachungen entsprechend, nur als ganz rohe Annäherung zu betrachten: sie gibt bloß die Größenordnung richtig wieder, ist dabei mit ziemlicher Sicherheit zu groß. Wenn wir also mit ihr die Verbreitung des Blütenstaubs durch Wind und ungeordnete Bewegung rechnen, so erhalten wir zu kleine Entfernungen.

Es ergibt sich nun unter Einsetzen von $c = 5{\cdot}3$ in die Formel für die Mindestflugweite F, daß 0·4 0·2 0·1 0·01 0·001 0·0001 aller Pollenkörner schon unter mittleren Verhältnissen bis mindestens 4 13 20 36 48 58 km vom blühenden Baum gelangen.

Man darf wohl für alle hier in Betracht kommenden Pollenkörner eine ähnliche Sinkgeschwindigkeit von einigen Zentimetern in der Sekunde voraussetzen; dann ergibt sich aber als natürliche Folge jener kilometerweite Transport des Blütenstaubs durch ungeordnete Luftbewegung und Wind, der unter günstigen Umständen die auffällige Erscheinung des Schwefelregens hervorruft.

Ausdrücklich bemerken will ich hier nochmals, daß es sich bei allen Zahlenangaben bloß darum handelte, ganz rohe Werte zu gewinnen, nur um eine Vorstellung davon zu geben, mit welchen Tragweiten man überhaupt zu rechnen hätte. Die Unterschiede in der Sinkgeschwindigkeit kommen in der Verbreitung außerordentlich verstärkt zur Geltung. Hätte man bei reinem ruhigem Wind die mittleren Grenzen der Verbreitung etwa verkehrt proportional der Sinkgeschwindigkeit ansetzen dürfen, so werden sie durch das Hinzutreten der ungeordneten Bewegung einerseits viel weiter, anderseits aber verkehrt proportional dem Quadrat der Sinkgeschwindigkeit; in der Verbreitungsmöglichkeit rücken die verschiedenen Pflanzen viel weiter auseinander.

Diesen übersichtlichen Angaben gegenüber wollen die folgenden Bemerkungen nur dartun, innerhalb welcher Grenzen im Einzelfall Übereinstimmung mit den aus allgemeinen Annahmen abgeleiteten Ergebnissen zu erwarten steht. Die Abweichungen werden unter Umständen sehr groß sein können; was sich aber angenähert erhält, sind die Verhältnisse, und auf diese kommt es vor allem an.

Einfluß von Windstärke und Höhe über dem Boden.

Alles wurde mit $A = 20$ und $v = 10$ m/sek durchgerechnet; es fragt sich nun, wieweit diese Zahlen mittleren Verhältnissen entsprechen und von welchen äußeren Bestimmungsstücken sie abhängen.

A selbst ist zunächst auch an einem bestimmten Ort durchaus nicht konstant; es ist um die Mittagsstunden durchschnittlich höher als in der Nacht, hängt aber in viel stärkerem Maße von der Windgeschwindigkeit ab. Bei halb so starkem Wind sinkt es annähernd — es können heutzutage nur ganz rohe Angaben geliefert werden — auf die Hälfte usw.

Das ist nun von größtem Einfluß auf die Verbreitungsfähigkeit der Pflanzen: wenn es durch irgendeine Vorrichtung — z. B. durch Einschließen der Samen in Kapseln, zwischen Schuppen, aus denen sie erst herausgeschüttelt werden müssen, oder durch eine stärkere Befestigung an der Unterlage, die erst einer gewissen Gewalt bedarf, um gelöst zu werden — zuwege gebracht wird, daß der Samen erst bei höherer Windgeschwindigkeit an die Luft übertritt, dann steigt auch die mittlere

Flugweite, u. zw. in zweifacher Weise: einmal rein wegen der vergrößerten Windgeschwindigkeit, die den Samen in der gleichen Zeit weiter verträgt, dann aber auch wegen des erhöhten Austausches, der schon an und für sich Flugdauer und Flugweite in gleichem Maße steigert (vgl. die Formel). Wenn also durch eine Einrichtung der erwähnten Art der Samen statt bei 5 m/sek erst bei 10 m/sek Windgeschwindigkeit an die Luft übertritt, dann wird er rund die vierfache Verbreitung finden.

Eine andere bemerkenswerte Abhängigkeit zeigt die Größe A von der Höhe über dem Boden. Knapp an diesem ist sie sehr gering, nimmt von ihm weg rasch zu. Die folgende Reihe von Verhältniszahlen wurde aus Beobachtungen der Windgeschwindigkeit abgeleitet:

Höhe Z über dem Boden in Metern:	0·05	0·1	0·2	0·4	0·6
A proportional zu:	0·09	0·16	0·27	0·48	0·67

$Z =$	0·8	1·0	2·0	3·0	4·0	6·0	8·0	10·0	20	30	50	m
$A \sim$	0·84	1·0	1·74	2·41	3·05	4·20	5·28	6·31	11·0	15·2	22·9	

Eine Pflanze, deren Fruchtstand doppelt so hoch hinaufreicht, findet demnach schon fast den doppelten Austausch vor, also annähernd doppelt so günstige Ausbreitungsbedingungen. Bäume von einigen Metern Höhe streuen ihre Samen bei gleicher Schwebefähigkeit gegen zehnmal soweit wie etwa Wiesenpflanzen. Besonders bevorzugt erscheinen freie, dem Wind stark ausgesetzte Standpunkte auf Bauwerken, freistehenden Felsen und Bäumen.

Stark vermindert ist der Austausch A innerhalb eines geschlossenen Bestandes, sei es nun ein Wald oder eine Wiese. Die Luftruhe unter den Bäumen ist ja bekannt, immerhin hält sie aber keinen Vergleich aus mit jener, die man im Zimmer oder Versuchskasten herstellen kann. Stets sind dort noch ganz merkliche Strömungen und damit merklicher Austausch vorhanden und Sporen werden durch jene immer noch unverhältnismäßig viel weiter und wirksamer vertragen, als es die durch die Eigenwärme des Pilzes hervorgerufenen Zirkulationsströmungen [1]) je könnten.

In dichtgewachsener Wiese können alle Pflanzen, deren Fruchtstände nicht stark emporgehoben sind, nicht mehr auf wirksame Verbreitung durch den Wind rechnen, es sei denn, die Sinkgeschwindigkeit ihrer Samen hätte die Größenordnung jener der Sporen.

Der Einfluß der Verschiedenheit des A nach der Höhe wirkt nicht so stark ein wie früher erwähnte Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit. Die niedrigen A-Werte finden sich ja bloß in Bodennähe, die Ausbreitung der Samen ist also nur so lange erschwert, als sie noch in den

---

[1]) Auf diese legt R. Falck großes Gewicht; vgl. Beitr. zur Biologie der Pflanzen, 9 1 (1909), Mykologische Unters. und Ber., 2. Heft, 78 (1916).

untersten Schichten schweben. Jene aber, die durch die Luftwirbel einmal höher hinauf vertragen sind, kommen dort schon unter günstigere Verbreitungsbedingungen.

Was schließlich die Absolutwerte des A anlangt, so wurde es nach Temperaturbeobachtungen für die untersten 100 m im allgemeinen Mittel gleich 10 gefunden. Hierin gingen aber gerade die schönen Tage mit ihrer geringeren Windgeschwindigkeit mit größerem Gewicht ein. der A-Wert ist also bestimmt erheblich niedriger als an den für die Verbreitung von Samen vornehmlich wichtigen Tagen mit lebhafter Luftbewegung allein. Tatsächlich führten die Windbeobachtungen zu einem größeren Wert. Man wird deshalb $A = 20$, das wir der Rechnung zugrundelegten, wohl angemessen finden.

Das gleiche gilt vom Wert 10 m/sek für die Windgeschwindigkeit; er entspricht frischerem Wind, der schon die größeren Zweige der Bäume bewegt, ist etwa doppelt so stark wie das Gesamtmittel in einigen Metern Höhe über freiem Boden in unseren Gegenden.

Zusammenfassung.

Durch die stets vorhandene ungeordnete Bewegung der strömenden Luft, die sich in kleinen Wirbeln u. dgl. kundgibt, werden Samen, Sporen, Früchte, Blütenstaub viel weiter von ihrem Entstehungsort vertragen als durch ruhigen Wind. Unter Annahme von Mittelwerten für die Luftunruhe und die Windgeschwindigkeit — beide durch meteorologische Beobachtungen gegeben — läßt sich für jeden Samen, dessen Sinkgeschwindigkeit in ruhiger Luft bekannt ist, rechnen, welcher Bruchteil der ursprünglichen Anzahl in bestimmte Entfernungen gelangt. Man findet, daß sich Samen innerhalb eines gewissen Abstandes V, der „mittleren Verbreitungsgrenze", noch verhältnismäßig häufig finden; außerhalb gelangt nur ein Hundertstel aller, die Entfernung $2V$ wird nur höchst selten überschritten.

Die mittlere Verbreitungsgrenze V — im allgemeinen verkehrt proportional dem Quadrat der Sinkgeschwindigkeit — rückt außerordentlich weit hinaus für die feinsten Sporen; deren Ausbreitung müßte sich unmittelbar über die ganze Erde erstrecken, wenn sie nicht auf andere Weise, durch Kondensationsvorgänge, eingeschränkt würde. Bei den bestfliegenden Früchten unserer heimischen Korbblütler erreicht V einige Kilometer, nicht viel stehen ihnen nach die einen eigentlichen Schwebeflug benützenden, wie z. B. die der *Zanonia*, Birke oder auch der meisten Nadelhölzer. Gering, nur nach Metern zu messen, ist die Wirkung der Luftbewegung auf Früchte von der Gestalt jener der Esche, des *Ailanthus* u. ä.

Eine angenäherte Berechnung seiner Sinkgeschwindigkeit erklärt es, daß der Blütenstaub der Rotföhre — ein Beispiel für unsere heimischen Windblütler — auf weite Strecken vertragen wird; *V* übersteigt da 30 km.

Die angeführten Zahlen haben nur als roheste Annäherung an Mittelwerte zu gelten; im Einzelfall mögen sie, abhängig von meteorologischen Bedingungen und örtlichen Einflüssen, stark abweichen. Jedenfalls geben aber auch da noch die *V* ein richtiges Bild der verhältnismäßigen räumlichen Verbreitung verschiedener Früchte und Samen.

Wien, Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik.

Was ist *Trifolium Pilczii* Adamović?

Von **F. Vierhapper** (Wien).

(Mit 3 Abbildungen.)

(Schluß.)[1]

Von besonderem Interesse ist es, daß die Sectio *Lupinaster*, während sie im Himalaya und den südasiatischen Gebirgen fehlt, in Afrika durch nahe verwandte Arten vertreten wird. In erster Linie kommen die der Sectio *Ochreata* Loj., *T. polystachyum* Fres., *contractum* Fres. und *simense* Fres., sämtliche aus den tropischen Gebieten des Kontinentes, in Betracht. Sie stimmen in der Tracht und Art der Verzweigung mit *lupinaster* überein, sind aber durch dreizählige Blätter und viel kleinere, zu dichten, ährenförmigen Köpfchen zusammengedrängte Blüten, *simense* überdies durch seinen scheidenförmigen Blattgrund und viel schmälere Blättchen, *polystachyum* durch die viel größere Anzahl der Infloreszenzen leicht von ihm auseinanderzuhalten. Die von Engler (Die Pflanzenwelt Afrikas III. 1. in Engler u. Drude, Veg. d. Erde, IX. [1915], p. 567—568) auch hieher gestellten tropisch-afrikanischen Arten *T. ukingense* Harms, *usambarense* Taub. und *Wentzelianum* Harms sind mir nur aus den Diagnosen bekannt. Hier schließt sich dann wohl auch *T. lydenburgense* Harms aus dem Transvaal an, das in der Nervatur der Blättchen dem *T. lupinaster* und *eximium* ähnlich ist, sich jedoch von diesen durch länger gestielte Blätter und Infloreszenzen sowie durch eine größere Anzahl kleinerer Blüten in diesen unterscheidet und in der Tracht an das amerikanische *T. longipes* und einige andere erinnert. Schließlich ist noch auf einige Arten Abessiniens hinzuweisen. Es sind vor allem die einjährigen *T. Schimperi* Steud. und *multinerve* Steud. der Subsectio *Loxospermum* (Sectio *Euamoria*), die durch ihre, ähnlich wie bei *simense* sehr schmalen Blättchen, wenig (5—1) blütigen

[1]) Vgl. „Österr. botan. Zeitschr.“, Jahrg. 1918 (LXVII), Nr. 8/9, S. 252—264.